生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (4): 25406, pages 1–14
doi: 10.17520/biods.2025406
cstr: 32101.14.biods.2025406

•研究报告•

浙江省百山祖25 ha亚热带森林动态监测样地木本植物叶片虫食强度分布格局及其影响因素

黄语卓[1], 王梓潇[1], 周伟龙[2], 莫佳瑶[1], 张敏华[1], 郝春晖[1], 兰荣光[3], 叶沛阳[3], 刘宇[1,4*]

1. 华东师范大学-阿尔伯塔大学生物多样性联合实验室, 华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; 2. 钱江源-百山祖国家公园百山祖科研监测中心, 浙江丽水 323000; 3. 钱江源-百山祖国家公园庆元保护中心, 浙江庆元 323800; 4. 上海污染控制与生态安全研究院, 上海 200092

摘要: 植食性昆虫与木本植物的互作关系因其在生态系统中的重要作用而受到广泛关注。尽管已有大量研究探讨了森林中虫食强度的分布格局及其影响因素, 并提出了诸多理论假说, 但这些假说在不同森林群落中缺乏普适性, 尤其是对中亚热带常绿阔叶林的系统性验证较为有限。此外, 现有研究多聚焦于少数树种, 其结论能否推广至整个森林群落仍有待进一步检验与证实。为此, 本研究以浙江百山祖25 ha亚热带森林动态监测样地(简称百山祖样地)中149种阔叶树种的400株个体为研究对象, 比较了不同树种间虫食强度的差异, 其中虫食强度包括虫食率(即叶片虫食面积占比)和虫食频率(即虫食叶片占比); 基于样地监测数据, 采用广义线性混合效应模型探究了多种因素对虫食率的影响, 包括采样树种类别(按树木生活型和多度划分)、叶片大小、邻体树种多样性及其组成, 以及土壤养分等, 旨在揭示影响百山祖样地虫食率的主要驱动因素。结果表明: (1)样地内99.40%的虫食损伤由咀嚼类昆虫造成。平均虫食率为7.18%, 平均虫食频率为65.38%。不同树种的虫食率和虫食频率存在显著差异。其中, 常绿种的虫食率显著高于落叶种, 常见种的虫食率显著高于稀有种, 乔木的虫食率显著高于灌木。(2)树种类别对虫食率具有显著影响, 且虫食率与邻体树种系统发育多样性之间存在显著正相关关系。方差分解结果表明, 采样树的生活型(乔木vs.灌木)的相对贡献最大, 达62.33%。本研究结果支持昆虫植食作用的植物显性假说, 常绿、常见及乔木树种均因其在群落中的显性较高而遭受更强的虫食。同时, 研究也表明百山祖样地存在关联敏感效应, 即系统发育距离越远的树种混交更易吸引植食性昆虫取食。

关键词: 亚热带森林; 虫食强度; 生活型; 种间差异; 植物显性假说; 关联敏感效应

黄语卓, 王梓潇, 周伟龙, 莫佳瑶, 张敏华, 郝春晖, 兰荣光, 叶沛阳, 刘宇 (2026) 浙江省百山祖25 ha亚热带森林动态监测样地木本植物叶片虫食强度分布格局及其影响因素. 生物多样性, 34, 25406. doi: 10.17520/biods.2025406; cstr: 32101.14.biods.2025406.
Huang YZ, Wang ZY, Zhou WL, Mo JY, Zhang MH, Hao CH, Lan RG, Ye PY, Liu Y (2026) Distribution patterns of leaf herbivory intensity and their influencing factors in woody plants across the 25-ha subtropical forest dynamics plot at Baishanzu, Zhejiang Province. Biodiversity Science, 34, 25406. doi: 10.17520/biods.2025406; cstr: 32101.14.biods.2025406.

Distribution patterns of leaf herbivory intensity and their influencing factors in woody plants across the 25-ha subtropical forest dynamics plot at Baishanzu, Zhejiang Province

Yuzhuo Huang[1], Ziying Wang[1], Weilong Zhou[2], Jiayao Mo[1], Minhua Zhang[1], Chunhui Hao[1], Rongguang Lan[3], Peiyang Ye[3], Yu Liu[1,4*]

1 *ECNU-UAlberta Joint Laboratory for Biodiversity Study, School of Ecology and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China*
2 *Baishanzu Scientific Research and Monitoring Center, Qianjiangyuan-Baishanzu National Park, Lishui, Zhejiang 323000, China*
3 *Qingyuan Conservation Center, Qianjiangyuan-Baishanzu National Park, Qingyuan, Zhejiang 323800, China*

收稿日期 Received: 2025-10-13; 接受日期 Accepted: 2026-01-29
基金项目: 国家自然科学基金(31670531; 32071645)和百山祖国家公园研究项目(2022JBGS04; 2023JBGS06) Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670531; 32071645) and Research Project of Baishanzu National Park (2022JBGS04; 2023JBGS06)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yuliu@des.ecnu.edu.cn

4 *Shanghai Institute of Pollution Control and Ecological Security, Shanghai 200092, China*

ABSTRACT

Aim: The interactions between herbivorous insects and woody plants have attracted wide attention due to their critical roles in ecosystems. So far, an increasing number of studies have investigated the distribution patterns of leaf herbivory intensity across the forest and the underlying factors influencing it. Consequently, numerous hypotheses have been proposed in the context. However, these hypotheses may not be universally applicable across different forest communities. In particular, systematic validation in mid-subtropical evergreen broad-leaved forests remains limited. Moreover, current research has predominantly focused on a limited number of species, and the extent to which these findings can be generalized to the entire forest community requires further investigation and verification.

Methods: In this study, we investigated 400 individuals from 149 broad-leaved tree species in a 25-ha subtropical forest dynamics plot at Baishanzu (Baishanzu plot), Zhejiang Province. First, interspecific differences in leaf herbivory intensity (herbivory rate and frequency) were compared among tree species. Here herbivory rate was proportion of leaf area consumed by herbivory and herbivory frequency was proportion of leaf by herbivory. And then, based on the plot data, a generalized linear mixed model was used to systematically investigate the effects of sampled tree species categories (classified by tree life form and abundance), leaf size, neighboring tree diversity and composition, and soil nutrients on herbivory rate, with the aim of identifying the dominant factors driving herbivory rate in the Baishanzu plot.

Results: (1) 99.40% of herbivory in the plot was caused by chewing insects. The average herbivory rate was 7.18%, and the average herbivory frequency was 65.38%. There were significant differences in herbivory rate and frequency among different tree species. Moreover, the herbivory rate of evergreen species was significantly higher than that of deciduous species, common species were significantly higher than rare species, and tree species were significantly higher than shrub species. (2) The results of the model indicated that tree categories significantly influenced herbivory rate, and there was a significant positive correlation between herbivory rate and the phylogenetic diversity of neighboring trees. Furthermore, the results of the variance decomposition showed that tree life form (tree *vs.* shrub) exhibited the highest relative contribution, accounting for 62.33% of the explained variation.

Conclusion: The findings of this study corroborated the plant-apparency hypothesis regarding insect herbivory, indicating that evergreen, common, and tree species experienced greater levels of herbivory due to their higher apparency within the community. Additionally, this study also revealed the existence of an associational susceptibility effect in the Baishanzu plot, suggesting that mixtures of phylogenetically distant trees resulted in more severe insect herbivory.

Key words: subtropical forest; herbivory intensity; life form; interspecific variation; plant apparency hypothesis; associational susceptibility effect

昆虫是地球上物种多样性最丰富的生物类群, 其中约50%为植食性昆虫(Schoonhoven et al., 2005)。与此同时, 植物是地球生态系统中生物量的主要组成部分(Bar-On et al., 2018)。作为地球上最重要的种间互作关系之一, 昆虫与植物间的相互作用对自然生态系统动态平衡和生物多样性维持具有关键作用(Stam et al., 2014)。植食性昆虫会对植物的根、茎、叶、花、果实等器官造成危害, 不仅能影响植物个体的生长状况, 还能调节植物的种群动态及群落结构(Mulder et al., 1999)。已有研究表明, 在森林生态系统中, 木本植物叶片面积的7%–12%会受到植食性昆虫的取食(Crawley, 1985; Coley & Barone, 1996)。鉴于叶片是植物光合作用的主要器官, 评估昆虫对叶片的取食所造成的损失以及分析影响其取食的因素, 将有助于揭示植食性昆虫如何影响森林生态系统的结构与功能。

影响木本植物叶片虫食强度的因素极为复杂。已有研究表明, 昆虫对木本植物叶片的取食强度在生物因素和非生物因素的影响下存在显著差异(Jactel et al., 2021)。在植物个体水平上, 植物叶片的虫食强度与其叶片性状之间存在显著相关性(Coley & Barone, 1996), 叶片性状在吸引或防御植食性昆虫方面起着重要作用(Cárdenas et al., 2014; Kumar et al., 2020; 应宇馨等, 2025)。此外, 根据生长速率假说(growth rate hypothesis) (Coley et al., 1985; Endara & Coley, 2011), 植物在资源分配上会形成生长-防御权衡策略, 具体而言, 快速生长的植物倾向于降低对防御机制的投资, 以促进其快速生长, 即使这可能导致虫食率(herbivory rate)的增加。近期一项基于全球多个森林生态系统生物多样性实验

的研究表明, 树木生长速率与虫食率之间总体呈显著正相关关系(Li et al., 2025), 进一步验证了该模式在不同森林群落中的普遍性。

在群落水平上, 当多种植物混合生长时, 植食性昆虫对特定植物的取食概率可能会降低, 从而表现出关联抗性(associational resistance) (Root, 1973); 但是, 高植物多样性也可能增加对特定植物的取食强度, 从而表现为关联敏感性(associational susceptibility) (Barbosa et al., 2009)。虫食强度与植物多样性之间的关系主要取决于植食性昆虫的食性宽度、其选择寄主的方式以及植物组成。植物显性假说(plant apparency hypothesis)指出, 植物的显现性(即其可见性和易被发现程度)与植食性昆虫的选择性取食之间存在密切关系。高显性的植物更容易受到攻击, 而低显性的植物则通过减少被发现的机会降低风险(Feeny, 1976)。对于广食性昆虫而言, 这种显性可能只体现在植物的叶片大小、高度或数量上; 而对于专食性昆虫, 则主要体现在寄主植物的可见性上(Castagneyrol et al., 2013)。因此, 对于后者, 更高的植物多样性通常意味着非寄主植物的丰度也会随之增加。这些非寄主植物可以通过干扰昆虫基于视觉和化学特征识别宿主植物的方式, 从而降低寄主植物的可见性(Dulaurent et al., 2012; Jactel et al., 2021)。资源集中假说(resource concentration hypothesis)也指出, 植食性昆虫更倾向于在寄主植物密度相对较高的地点聚集或暴发, 而较高的植物邻体多样性则会降低寄主植物的占比(Root, 1973)。但资源稀释假说(resource dilution hypothesis)则认为较高的植物多样性稀释了寄主植物的相对密度, 使得更多的植食性动物集中在较少的植物个体上, 将加剧对植物个体的取食强度(Otway et al., 2005; Sholes, 2008)。此外, 关联抗性与关联敏感性的发生还取决于邻体植物与焦点植物在系统发育上的相似程度。群落中植物物种之间的系统发育距离以及植食性昆虫的食性宽度共同决定了植食性昆虫从一个寄主转移到另一个寄主的能力(Bertheau et al., 2010)。一般而言, 广食性昆虫可以取食多种寄主植物, 植物多样性的增加会使其受益, 从而产生关联敏感性。然而, 当焦点植物与邻体植物之间的系统发育距离足够大(如阔叶树种和针叶树种), 以至于邻体植物不再适合作为替代寄主时, 则可能表现为关联抗性(Jactel et al., 2021)。

目前, 国内外学者针对虫食强度的驱动机制已开展了一系列研究。例如, Jactel和Brockerhoff (2007)通过meta分析发现, 在植物多样性高的森林中, 虫食强度显著降低。然而, 这一现象会随着昆虫的宿主特异性和树种组成的变化而有所不同。Castagneyrol等(2018)的研究结果虽然为关联敏感性提供了支持, 但认为其主要是由环境因子所引起的, 与植物叶片性状和显现度均无关。然而, Zhang S等(2023)在西双版纳热带森林的研究发现, 虫食强度与采样树邻体树种没有关系, 而是与采样树叶片性状相关且与采样树冠层高度呈负相关关系。此外, 近期在秦岭温带落叶森林开展的一项研究中, 研究者将虫食分为广食性(咀嚼类)和专食性(潜叶类), 结果表明, 只有专食性虫食的强度随着邻体树种系统发育多样性的增加而减少, 同时随着宿主植物密度的增加而增强(Jia et al., 2024)。综上所述, 影响木本植物叶片虫食强度的因素错综复杂。虫食格局是多因子在特定生态系统背景下共同作用的结果, 要揭示亚热带常绿阔叶林内虫食强度的主要驱动因素, 需要进行系统性的研究。这不仅包括群落中所有植物的性状、生活型及多度, 植食性昆虫取食类型及专化度, 以及邻体植物多样性和树种组成, 还需考虑土壤营养水平, 因为土壤营养可通过影响植物性状及生物量来影响植食性昆虫的取食行为(Fine et al., 2004)。

百山祖25 ha亚热带森林动态监测样地(以下简称百山祖样地)处于中山地带, 属于典型的中亚热带常绿阔叶林。该区域植物群落结构完整, 物种丰富且区系复杂(刘啸林等, 2024)。野外调查发现, 样地内昆虫取食现象十分普遍。然而对于全部树种的虫食格局、种间差异及其与各种因子的关联性, 目前尚缺乏全面性与系统性的研究。此外, 鉴于常绿种与落叶种、乔木与灌木以及常见种与稀有种在资源分配策略、防御投入以及树木显现度等方面存在显著差异(Coley et al., 1985; Feeny, 1976), 本研究依据上述3类树种的划分, 基于生长–防御权衡与植物显性假说等理论框架, 探讨了植食作用在森林群落构建过程中的影响机制。在本研究中, 我们对百山祖样地内149种树种进行了全面采样, 系统性地调查和分析了该区域木本植物叶片虫食强度的分布

格局及其主要驱动因素, 试图回答以下问题: (1)百山祖样地内各树种虫食率和虫食频率的分布情况如何? 不同树种间以及不同树种类别间是否存在差异? (2)影响百山祖样地内虫食率的因素有哪些? 哪些因素为主导? 期望通过对上述两个问题的深入探讨, 揭示影响百山祖样地虫食率的主要驱动因素, 深化我们对植食性昆虫与木本植物相互作用关系的理解。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

百山祖样地位于浙江省丽水市庆元县百山祖国家级自然保护区(119°08′–119°14′ E, 27°41′–27°51′ N)内。该区域年均温12.8℃, 年降水量2,341.8 mm, 相对湿度84%, 无霜期187 d。土壤类型以黄壤为主, pH值范围在3.3–5.8之间。百山祖样地由1个南坡、1个北坡及1个山谷组成, 海拔范围为1,437–1,656 m, 其垂直投影呈现为一个500 m × 500 m的正方形(刘啸林等, 2024)。

样地内胸径(diameter at breast height, DBH) ≥ 1 cm的木本植物独立个体总计为222,643株, 分属40科85属163种。根据木本植物的多度进行划分: 将在样地中多度超过总数1%的树种定义为常见种, 而将平均每公顷多度 ≤ 1株的树种定义为稀有种(Hubbell & Foster, 1986), 即在百山祖样地中多度 ≤ 25株的树种。其余树种则为中间种。常见种共19种, 如鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)、微毛柃(*Eurya hebeclados*)、窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)等; 稀有种共57种, 如山胡椒(*Lindera glauca*)、阔叶槭(*Acer amplum*)、山鸡椒(*Litsea cubeba*)等; 中间种共87种。按木本植物的生长类型划分: 类型1 (life form 1), 样地内有常绿种90种, 落叶种73种; 类型2 (life form 2), 包括58种乔木、26种小乔木及79种灌木。

1.2 样地内树种选择及样本采集

采样工作于2024年6–7月进行。除了胡颓子科的攀援灌木和檫木(*Sassafras tzumu*)因树木过高, 以及凤凰润楠(*Machilus phoenicis*)、豺皮樟(*Litsea rotundifolia* var. *oblongifolia*)和长叶珊瑚(*Aucuba himalaica* var. *dolichophylla*)的个体在样地内已完全死亡, 共7种树种未进行采集外, 其余39科156种树种皆进行采样, 原则上每个树种随机选择3株个体进行采集(附录1)。然而, 在实际调查中发现, 部分中间种, 如假地枫皮(*Illicium jiadifengpi*)和木犀(*Osmanthus fragrans*)等, 以及部分稀有种生长情况不佳或者大量死亡, 导致实际可采集的样本量有限, 仅为1–2株。鉴于森林中树木个体之间相互作用距离半径通常在20 m的范围内(Murphy et al., 2017), 为避免取样树之间的相互干扰, 原则上应确保相互间的距离超过20 m, 即在同一个20 m × 20 m的小样方里仅采集1个样本。但由于稀有种个体数少且采样困难, 所以无论其相距多近我们都尽量采集。

1.3 叶片虫食情况评估

由于高枝剪最大作业高度的限制, 以及根据样地内树木冠层高度的主要分布情况, 我们从每株采样树距地面高度2–15 m处随机采集30片叶片(稀有种根据其生长情况进行适当采集), 这30片叶片应至少分别来自朝向3个不同方向的枝条。将叶片展平后放入密封袋中保存, 并在采集后的12 h内完成叶片扫描。由于黄山松(*Pinus taiwanensis*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)等7种针叶树种的虫害发生率极低且难以辨识, 因此在样本采集完成后, 仅进行了观察, 并未对其虫食情况进行具体统计。最终, 本研究共调查了样地内149种阔叶树种, 涉及400株树木个体和11,647片叶片的虫食率及虫食频率情况。

(1)虫食状频率。基于被昆虫取食后叶片留下的形状, 将其分为3种易于辨识的取食状: 咀嚼状、潜叶状和虫瘿状(于晓东等, 2001; 江红等, 2005), 并计算每类虫食状的频率。

$$\text{虫食状频率}(\%) = \text{某种虫食状出现次数}/\text{虫食状总数} \times 100\% \quad (1)$$

(2)虫食率和虫食频率。使用LeafAnalysis叶片分析软件(华芯中科科技有限公司, 北京)沿虫洞边缘圈出虫洞以准确量化咀嚼状虫食的叶片面积损失、潜叶状虫食痕迹的面积以及虫瘿状虫食的大小。对于边缘被咀嚼类昆虫损坏的所有叶片, 手动使用Adobe Photoshop 2019软件填充缺失区域、绘制完整叶片边缘后再进行识别量化。对每株取样树的虫食率和虫食频率进行加和平均, 得出每个树种的虫食率和虫食频率。

虫食率(%) = 虫食总损害面积/叶面积总和 × 100% (2)

虫食频率(%) = 虫食叶片数/叶片总数 × 100% (3)

1.4 邻体树种多样性及其组成

基于本样地2021年的调查数据, 考虑到树木个体之间的相互作用最大范围为20 m (Murphy et al., 2017), 且小树(DBH < 5 cm)在个体间交互关系中作用较为微弱(Liu et al., 2021), 因此本研究在分析过程中, 仅计算以每株采样树为中心的、半径20 m范围内、DBH ≥ 5 cm的邻体树木多样性和组成。共使用4种指标来度量多样性及树种组成, 包括丰富度、$Hill_{Shannon}$指数、树种间平均成对谱系距离(mean pairwise distance, MPD)以及同种密度。考虑到大树在群落中的生态贡献与小树存在差异, 因此在计算各项指标时均考虑了树的胸高断面积(Ehbrecht et al., 2021; Jia et al., 2024)。$Hill_{Shannon}$指数(Hill, 1973)的计算公式为:

$$Hill_{Shannon} = \exp\left(-\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i\right) \quad (4)$$

其中, S表示在距采样树20 m半径内的树种数; p_i为该半径内第i个树种的总胸高断面积占全部树种总胸高断面积的百分比。通过计算20 m半径内任意两个物种间基于胸高断面积加权的平均成对谱系距离来表征邻体树种的系统发育多样性(Tucker et al., 2017)。最后, 邻体同种密度通过累加所有同种树木的胸高断面积, 并除以与目标采样树的距离的方法进行量化(Jia et al., 2020)。

1.5 数据分析

前期的数据处理工作在Excel 2021和R 4.4.3中完成。使用Origin 2021软件进行树种虫食率和虫食频率环状径向图的绘制。随后, 采用Spearman相关分析探究虫食率和虫食频率的相关性, 以评估两者之间是否具有一致性(应宇馨等, 2025), 同时使用二次多项式拟合趋势线。使用gghalves包绘制3种树种类别的虫食率云雨图, 并使用stas包中的Kruskal-Wallis检验比较3种及以上的树种或树种类别间的虫食率是否存在显著差异; 对于两种间的比较, 则使用Wilcoxon秩和检验。Kruskal-Wallis检验后, 进行Dunn检验, 并采用Bonferroni法对P值进行校正。上述分析均基于全部观测数据, 需要指出的是, 样地中各树种类别的树种数量并不一致, 因此可将其视为一个自然客观的群落情况, 用于描述样地内树种的总体虫食格局。

使用hillR包进行多样性指数的计算。使用V.PhyloMaker (Jin & Qian, 2019)和plantlist包构建树种的系统发育树, 随后利用picante包(Kembel et al., 2010)进行MPD值的计算。使用ArcGIS 10.8软件对2018年测得的样地土壤理化数据(Xing et al., 2024)进行Kriging插值, 以获取每株采样树所对应的土壤全氮(TN)和全磷(TP)含量。同时, 对2014年测得的样地全站仪数据进行Kriging插值, 获得每株采样树所处位置的海拔、坡度、坡向及凹凸度等相关信息(Yu et al., 2024)。

由于虫食率数据是0–1间的正偏态比例数据, 在R中使用glmmTMB包(Brooks et al., 2017)拟合广义线性混合效应模型(generalized linear mixed model, GLMM)来分析不同因素与虫食率的关系。鉴于部分树种的采样数量不足3株, 为保障模型分析结果的可靠性, 在该模型构建拟合前将此类树种予以剔除。初步多元线性回归显示, 模型残差与地形因子(海拔、坡度、坡向和凹凸度)之间无显著相关性($P > 0.05$), 故未将地形因子纳入模型。同时, 为探讨度量多样性及树种组成的4种指标之间可能的交互作用, 我们在模型构建中初步引入了交互项, 但发现所有交互项均不显著($P > 0.05$), 因此在最终模型中予以剔除。最终确定完整的模型形式为: herbivory rate ~ abundance type + life form 1 + life form 2 + leaf area + richness + $Hill_{Shannon}$ + MPD + conspecific density + TN + TP + (1|species)。其中, 虫食率作为响应变量, 其数据结构服从beta分布(Ferrari & Cribari-Neto et al., 2004)。将3种树种类别(abundance type, life form 1, life form 2)、叶片大小(leaf area)、邻体树种多样性(richness、$Hill_{Shannon}$指数)、邻体树种系统发育多样性(MPD)、邻体树种同种密度(conspecific density)、土壤TN及TP等10种变量作为固定效应, 将树种(species)作为随机效应。然后, 使用MuMin包基于赤池信息量准则(Akaike information criterion, AIC)筛选出最优模型。所有固定效应中的连续变量都经过了标准化处理(均值 = 0, 标准差 = 1), 以确保其回归系数的可比性。同时, 使用方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)对所有标准化的连续变量进行多重共线性检验(VIF <

5)。使用ncf软件包中的Moran's *I*指数检验模型残差的空间自相关性(Ehbrecht et al., 2021)。为量化最优模型中各因素对虫食率变化的重要性，采用glmm.hp软件包(Lai et al., 2023)进行方差分解，以评估各变量的相对贡献。数据可视化使用ggplot2包以及ggpubr包完成。最后，我们基于百山祖样地中多度排名前12位的常绿树种，测定了6项可能影响叶片虫食率的性状指标，包括叶片厚度、含水量、碳氮比以及钠、硅和单宁含量，使用Pearson相关分析初步评估了这些性状与虫食率之间的关联性。

2 结果

2.1 百山祖样地树木叶片虫食情况

本研究共统计到29,884处虫食痕迹，其中咀嚼类虫食的频率高达99.40%，而潜叶类与虫瘿类虫食的频率仅占0.60%。百山祖样地内149种树种的整体平均虫食率为7.18%，平均虫食频率为65.38% (图1, 附录2)。不同树种之间的虫食率和虫食频率存在显著差异($P < 0.001$)。其中，巴东栎(*Quercus engleriana*)的虫食率最高，达到23.52%；而青灰叶下珠(*Phyllanthus glaucus*)的虫食率最低，仅0.17%。青灰叶下珠的虫食频率也最低，仅9%，而钟花樱桃(*Prunus campanulata*)的虫食频率则高达100%。进一步分析表明，树种的虫食率与虫食频率之间存在显著的正相关($r = 0.84$, $P < 0.001$) (图2)。鉴于二者具有高度一致的变化趋势，后续分析将聚焦于虫食率作为表征虫食强度的响应变量，以深入探究其潜在的驱动因素。

此外，不同树种类别之间的虫食率存在显著差异：常绿种的虫食率显著高于落叶种($P < 0.01$) (图3a)；常见种的虫食率显著高于稀有种($P < 0.001$) (图3b)；乔木的虫食率显著高于小乔木($P < 0.01$)和灌木($P < 0.001$) (图3c)。

2.2 不同因素对虫食率的影响及相对贡献度

多重共线性检验结果表明，所选的10个变量之间不存在多重共线性(VIF < 3)。完整模型的参数估计显示，在这些变量中，对虫食率产生显著影响的因素包括3种树种类别及MPD。而叶片大小、邻体树种多样性、邻体树种同种密度、土壤TN与TP对虫食率则无显著影响($P > 0.05$) (附录3)。

最优模型中，包括了3种树种类别、MPD以及土壤TN (图4)。虫食率与3种树种类别的关系与图3一致，常绿种的虫食率显著高于落叶种(Estimate = 0.20, SE = 0.10, $P < 0.05$)；常见种的虫食率显著高于稀有种(Estimate = 0.41, SE = 0.17, $P < 0.05$)；乔木的虫食率显著高于灌木(Estimate = 0.62, SE = 0.10, $P < 0.001$)。虫食率与MPD呈显著正相关(Estimate = 0.11, SE = 0.04, $P < 0.001$)，与土壤TN无相关性(Estimate = 0.05, SE = 0.04, $P > 0.05$)。完整模型和最优模型的残差均未显示出空间自相关性信号，表示本研究结果受区域内虫食率空间自相关影响的可能性较低(附录4)。在最优模型中，共解释19%的虫食率变化(图4)，其中树种生长类型2 (乔木、小乔木、灌木)贡献最大，占比为62.33%；其次为树种多度分类(常见种、中间种、稀有种)，其贡献占比为17.49%；最后，树种生长类型1 (常绿种、落叶种)与MPD的贡献占比分别为10.25%和8.08%。

Pearson相关分析结果表明，在6项理化性质中，叶片厚度、含水量、碳氮比以及单宁含量显示与虫食率显著相关($P < 0.05$) (附录5)。

3 讨论

3.1 百山祖亚热带常绿阔叶林的虫食强度分布特征

不同地区的叶片虫食强度可能受到研究地点所处地理位置的具体温度、降水量和海拔高度等因素影响，同时也与该区域树种的叶片性状密切相关，并非仅取决于森林类型及其所处的经纬度(Loughnan & Williams, 2019)。与中国其他亚热带地区相比，百山祖样地的平均虫食率略低于其他亚热带常绿阔叶林(Schuldt et al., 2010; 刘志国等, 2013; 应宇馨等, 2025)，然而其平均虫食频率则高于其他亚热带常绿阔叶林(刘志国等, 2013; 王瑞雪等, 2014; 应宇馨等, 2025) (附录6)。百山祖地区虽然海拔较高，年均温相对较低，但年降水量却相对丰沛，这可能是导致该地区虫食强度依然较高的主要原因之一。丰富的降水环境可能通过自下而上的效应促进植物生产力，从而为植食性昆虫提供更为充足的资源，进而显著提高整体虫食率(Rodríguez-Castañeda, 2013)。百山祖样地虫食频率明显高于其他亚热带常绿阔叶林的原因可能是由于该样地海拔较高，样地内的木本植物抗性较强，并能够快速

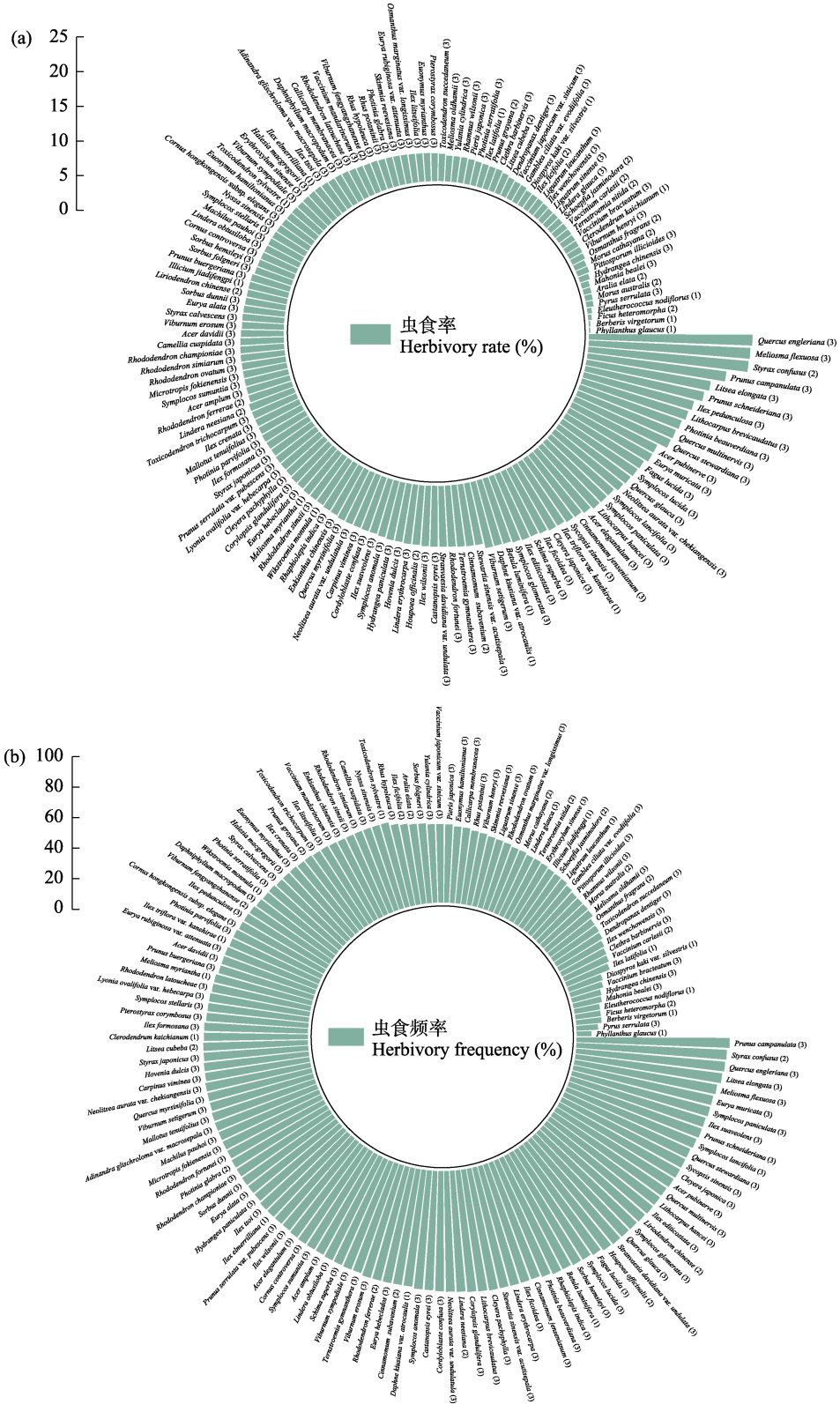


图1　百山祖25 ha亚热带森林动态监测样地叶片虫食率(a)和虫食频率(b)在149个树种中的分布情况。树种名称后为采样株数，各树种名称、类型、多度以及具体虫食率和虫食频率见附录2。

Fig. 1　Distribution patterns of leaf herbivory rate (a) and herbivory frequency (b) across 149 tree species in the 25-ha subtropical forest dynamics plot at Baishanzu. Number following the species name indicates number of sampled trees. See Appendix 2 for the names, types, and abundance information, as well as the specific herbivory rate and herbivory frequency of each species.

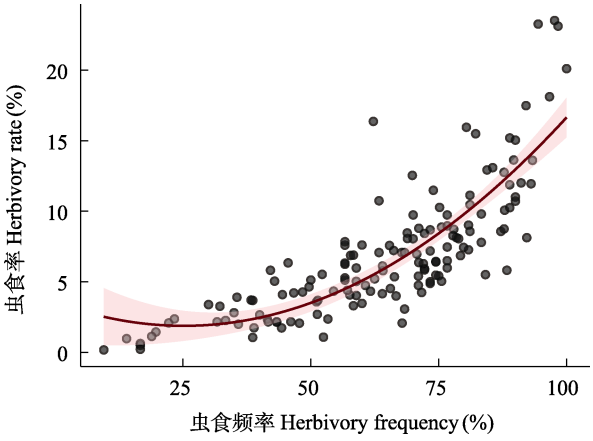


图2　百山祖25 ha亚热带森林动态监测样地149种树种叶片虫食率和虫食频率的关系(基于Spearman相关分析)。趋势线采用二次多项式拟合。

Fig. 2　Relationship between leaf herbivory rate and herbivory frequency across 149 species in the 25-ha subtropical forest dynamics plot at Baishanzu (based on Spearman correlation analysis). The trend line was fitted using a quadratic polynomial.

诱导化学防御物质(阎秀峰等, 2007; Rasmann et al., 2014), 从而迫使昆虫频繁移动以满足其取食需求(Perkins et al., 2013)。此外, 昆虫也可能会通过提高取食量来补偿高防御性叶片营养质量的下降, 从而提高取食频率(Damestoy et al., 2019)。同时, 百山祖样地内树种的虫食率与虫食频率之间呈显著的正相关关系, 该结果与其他针对我国亚热带常绿阔叶林的研究结论相一致, 间接表明植食性昆虫对植物的取食行为具有一定的偏好性(王宏伟, 2007; 刘志国等, 2013; 应宇馨等, 2025)。

百山祖样地内的叶片虫食主要由咀嚼类昆虫造成, 潜叶类与虫瘿类昆虫所引起的叶片损害极为少见。本研究与先前的研究结果一致, 认为咀嚼类虫食主要由广食性昆虫引起, 而潜叶类和虫瘿类虫食则是由专食性昆虫造成的(Castagneyrol et al., 2018; Jia et al., 2024)。由此可推断, 百山祖样地内的叶片虫食主要是由广食性昆虫所造成。但有研究报道一些专食性昆虫也可能表现出咀嚼类取食行为(Novotny & Basset, 2005)。

3.2　百山祖亚热带常绿阔叶林树种间虫食强度差异

常绿种与落叶种在物候特征及叶片寿命方面存在显著差异, 这一差异会进一步造成它们在叶片理化性质上的不同(Palacio et al., 2007; Michelot et al., 2012)。常绿种的叶片通常有较长的寿命, 其特

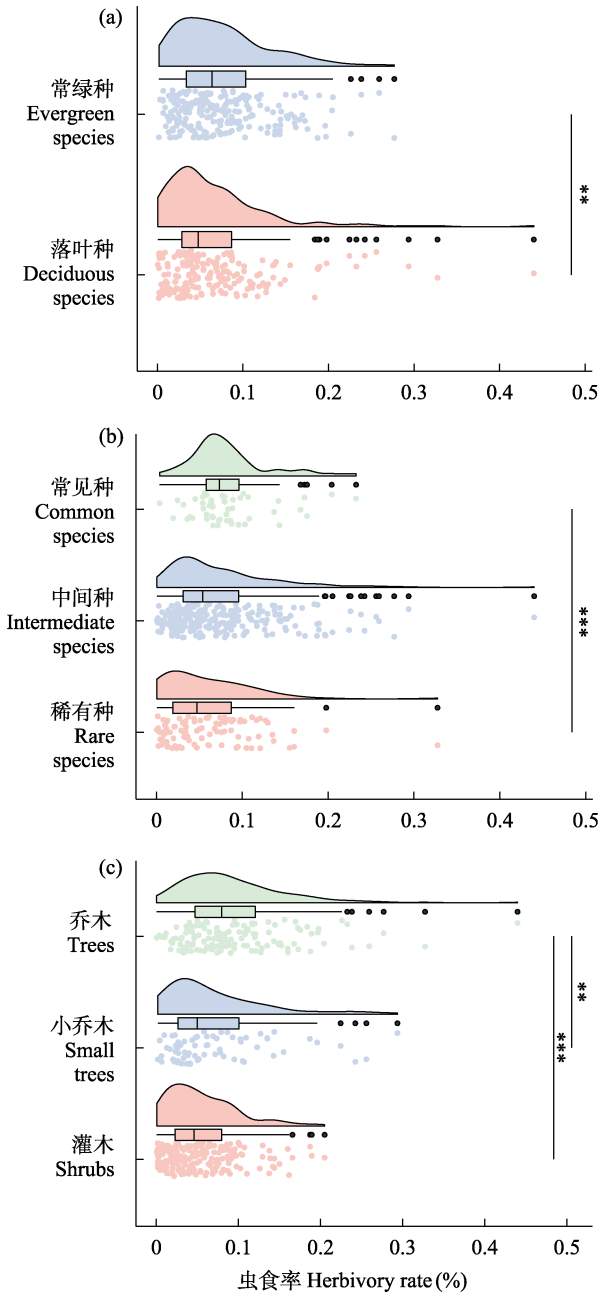


图3　百山祖25 ha亚热带森林动态监测样地不同树种类别的虫食率差异。(a)常绿种和落叶种; (b)常见种、中间种和稀有种; (c)乔木、小乔木和灌木。(b)和(c)中的*P*值经Bonferroni法校正。 $P < 0.01$; *** $P < 0.001$。**

Fig. 3　Differences in leaf herbivory rate in the 25-ha subtropical forest dynamics plot at Baishanzu. (a) Evergreen species and deciduous species; (b) Common species, intermediate species, and rare species; (c) Trees, small trees and shrubs. *P*-values in (b) and (c) were adjusted using the Bonferroni correction. ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

征包括坚韧且厚实、含水量低以及高碳氮比等; 而落叶种的叶片则往往表现为薄嫩、高含水量和低碳氮比等特征(Wright et al., 2004; Pringle et al., 2011)。

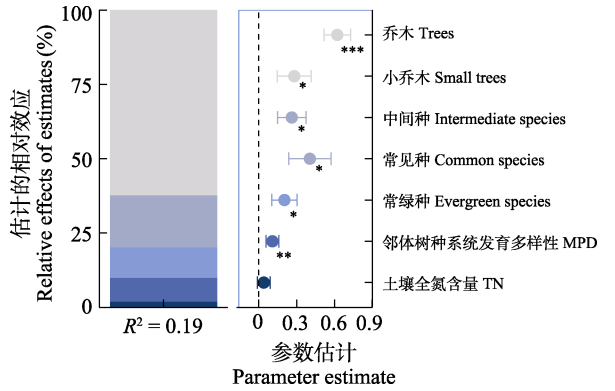


图4　最优模型中预测变量对虫食率的相对影响。模型包括采样树树种生长类型2 (乔木、小乔木和灌木)、树种多度分类(常见种、中间种和稀有种)、树种生长类型1 (常绿种和落叶种)、邻体树种系统发育多样性(MPD)以及土壤全氮含量(TN)。* *P* < 0.05; ** *P* < 0.01; * *P* < 0.001。**

Fig. 4　Relative effects of the predictors on leaf herbivory in the most parsimonious model. The model included the life form 2 of the sampled trees (trees, small trees and shrubs), abundance type (common species, intermediate species and rare species), life form 1 (evergreen species and deciduous species), neighboring tree phylogenetic diversity (MPD) and soil total nitrogen content (TN). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

已有研究表明, 昆虫通常倾向于取食营养质量较高的适口性叶片(Castagneyrol et al., 2017; Che-Castaldo et al., 2019), 因此通常认为落叶种的叶片虫食率一般高于常绿种(Silva et al., 2015; Liu et al., 2023)。然而, 本研究得出的结论与以往结果相反, 显示常绿种的叶片虫食率显著高于落叶种。这可能是由于常绿种叶片寿命通常超过一年(王希华等, 2000; van Ommen Kloeke et al., 2012), 其叶片全年持续暴露于昆虫的植食压力下, 从而导致更高的取食率以及较大的叶片虫食面积。此外, 当叶片遭受严重取食时, 植物可能通过延长叶片存活的时间来补偿光合产物的损失(Coley & Barone, 1996; Kikuzawa et al., 2013)。同时, 随着叶片暴露时间的延长, 其遭受昆虫反复取食的风险也可能随之增加。王瑞雪等(2014)的研究表明, 在亚热带地区, 叶片寿命越长, 其虫食频率越高, 本研究结果与之一致。需要指出的是, 尽管我们的野外叶片取样选择在当地昆虫大暴发的6–7月进行, 但此时落叶种的叶片完全展开仅一个多月, 这可能在一定程度上低估了其存活周期内的虫食率。因此, 这或许是导致本研究中落叶种的叶片虫食率低于常绿种的一个原因。

本研究不仅揭示了乔木的虫食率高于小乔木和灌木, 还发现常见种的虫食率高于稀有种, 这为植物显性假说提供了支持。与灌木相比, 乔木因其个体高度和较大的树冠, 更容易被植食性昆虫发现和定位(Castagneyrol et al., 2013); 而与常见种相比, 稀有种由于在森林中个体数量少, 因此难以被昆虫发现, 从而使得其承受的植食压力相较于常见种通常更低(Pearse et al., 2013)。这一现象支持了稀有种优势假说在植物群落层面上的有效性, 即稀有种较低的虫食率可能是其在群落中得以长期维持的重要原因之一(Connell et al., 1984; Chesson, 2000)。此外, 基于植物活力假说(plant vigor hypothesis), 植食性昆虫能够根据资源的质量和可获得性选择生长迅速、活力强的植物进行产卵, 以提高其幼虫的发育成功率(Price, 1991; Cornelissen et al., 2008)。一般而言, 灌木通常生长于光照不足的林下, 其叶片生长缓慢, 而乔木多为阳生, 叶片生长迅速且营养含量高(Piper et al., 2018)。并且根据生长速率假说, 乔木倾向于快速生长, 这可能导致其防御能力相对较弱(Coley et al., 1985; Endara & Coley, 2011)。以上诸因素的共同作用, 为乔木的叶片遭受更高虫食率提供了合理解释。

3.3　影响百山祖亚热带常绿阔叶林虫食强度的因素

已有研究表明, 叶片大小通常与虫食强度之间存在显著的正相关关系(Zhang et al., 2017; Li et al., 2021)。然而, 在本研究中, 不同树种之间并未表现出一致的关系。叶片的大小与养分浓度、物理和化学防御等功能性状密切相关(Ackerly et al., 2002; Cárdenas et al., 2014)。不同树种在叶片发育模式及其性状上存在变异, 因此, 叶片大小与虫食强度之间的关系可能具有一定的物种特异性。这一表观的特异性可能源于植食性昆虫普遍偏好营养丰富的幼龄叶片, 而在随机抽样实验中, 这种偏好导致了对叶龄的选择被误判为对叶片大小的特异性选择(Bogacheva, 1994)。此外, 植食性昆虫的食物需求会因叶片质量及其天敌物种的组成和多度以及昆虫代谢强度的季节性变化而呈现出明显的季节波动(Awmack & Leather, 2002; Richards & Coley, 2007)。这些因素的交互作用可能会使昆虫在整体上对叶片大小的取食偏好呈现出无关或非线性的响应模式(Zhang X et al., 2023)。

本研究虽然未检测到树种多样性本身对虫食

率的显著影响, 但发现随着MPD的增加, 虫食强度明显增强。该结果支持了关联敏感性理论, 即系统发育距离越远的树种混交更易吸引植食性昆虫, 这与先前对广食性昆虫的研究结果相一致(Bertheau et al., 2010; Jactel et al., 2021)。系统发育多样性作为植物群落构建的关键维度, 不仅反映了植物物种的数量组成, 还量化了物种间功能性状的进化差异(Cadotte et al., 2008, 2010)。与仅反映数量特征的传统多样性指标, 如树种丰富度和$Hill_{Shannon}$指数相比, 系统发育多样性能更有效地解释植食性昆虫的取食偏好。具有更高系统发育多样性的植物组合会提高广食性昆虫获得适宜资源组合的概率, 从而使广食性昆虫从中获利(Jactel & Brockerhoff, 2007; Joshi et al., 2008; Halliday et al., 2025)。此外, 广食性昆虫也可通过混合摄食策略, 在系统发育异质性高的群落中获取更均衡的营养, 这不仅减少了其对单一植物的取食时间, 从而降低了被捕食风险, 还能稀释植物次生代谢物所带来的潜在毒害(Bernays et al., 1994)。结合本研究未发现邻体同种密度对虫食强度产生显著影响, 均表明广食性昆虫在本样地植食过程中发挥了主导作用, 其取食行为更依赖于植物叶片性状, 而并非植物个体密度(Coley & Barone, 1996)。

自下而上(即资源可用性)和自上而下(即植食性)效应均能对植物群落结构产生重要影响(Borer et al., 2006)。土壤中的氮和磷元素在陆地生态系统中对植物初级生产力具有强烈的限制作用(Elser et al., 2007; Du et al., 2020), 更高的氮、磷含量能够导致植物地上总生物量的显著增加, 通常也会使叶片中的氮、磷含量相应提高(Cleland & Harpole, 2010; Cui et al., 2022), 从而可能影响植食性昆虫的取食强度。尽管如此, 本研究未检测到虫食率与土壤TN和TP之间存在显著的相关性, 这与先前的研究结论相一致(Blue et al., 2011; Bachelot & Kobe, 2013)。自然状态下, 局域范围内的土壤养分差异通常较为有限。然而, 在调控养分输入的控制实验研究中, 土壤TN和TP对植物生长或昆虫取食的影响则更易得到体现(Huberty & Denno, 2006; Blue et al., 2011)。

在最优模型中, 采样树的生活型(乔木、小乔木或灌木)是解释虫食率变异最关键的因子。视觉线索在植食性昆虫寻找食物的过程中起着重要作用(Bernays & Chapman, 1994; Finch & Collier, 2000), 植株更高且生物量更大的乔木可能更容易被植食性昆虫发现(Floater & Zalucki, 2000; Knuff et al., 2020), 并可以为昆虫提供更广泛和优质的食物来源(Herms & Mattson, 1992; de Souza Amorim et al., 2022)。需要指出的是, 最优模型的解释率较低, 这表明本研究尚未充分揭示百山祖样地中影响虫食格局的关键因子。已有研究表明, 除叶片大小外, 其他叶片性状如叶片厚度、营养和微量元素含量以及次生代谢产物含量等, 也能够通过影响对昆虫的适口性或叶片的防御能力, 从而对叶片虫食强度产生显著影响(Carmona et al., 2011; 平晓燕等, 2025; 应宇馨等, 2025)。叶片性状与虫食率之间初步的相关性分析结果在一定程度上支持了叶片理化性质对虫食行为具有影响的推论。未来我们将开展更为深入的研究进一步验证这一关系, 以更全面地揭示该地区叶片虫食模式的驱动机制。

百山祖亚热带森林25 ha动态监测样地中, 虫食强度在树种以及树种类别间存在显著差异。虫食率与叶片大小、邻体树种多样性以及土壤养分无显著关联, 而与采样树树种类别呈显著相关; 与邻体树系统发育多样性呈显著正相关。其中, 常绿种的虫食率显著高于落叶种, 常见种显著高于稀有种, 乔木显著高于小乔木和灌木, 表明在该样地中, 树木的显现度是决定虫食率的最主要因素。本研究从昆虫-植物互作的视角, 揭示了亚热带森林虫食格局的形成机制, 这有助于深化我们对植食性昆虫与木本植物之间相互关系的理解。同时, 本研究结果证实了植食性昆虫在维持森林树木多样性及群落稳定性方面的重要贡献。

致谢: 感谢华东师范大学何芳良教授的悉心指导和博士生于婉婉在数据分析方面给予的帮助; 感谢钱江源-百山祖国家公园庆元保护中心的大力协助。

ORCID

黄语卓 https://orcid.org/0009-0006-4023-4380
王梓濛 https://orcid.org/0009-0006-3023-749X
莫佳瑶 https://orcid.org/0009-0002-6294-4915
张敏华 https://orcid.org/0000-0001-7184-7952
郝春晖 https://orcid.org/0000-0002-5634-3446
刘宇 https://orcid.org/0000-0001-9869-2735

参考文献

Ackerly D, Knight C, Weiss S, Barton K, Starmer K (2002) Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. Oecologia, 130, 449–457.

Awmack CS, Leather SR (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. Annual Review of Entomology, 47, 817–844.

Bachelot B, Kobe RK (2013) Rare species advantage? Richness of damage types due to natural enemies increases with species abundance in a wet tropical forest. Journal of Ecology, 101, 846–856.

Bar-On YM, Phillips R, Milo R (2018) The biomass distribution on Earth. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 115, 6506–6511.

Barbosa P, Hines J, Kaplan I, Martinson H, Szczepaniec A, Szendrei Z (2009) Associational resistance and associational susceptibility: Having right or wrong neighbors. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 40, 1–20.

Bernays EA, Bright KL, Gonzalez N, Angel J (1994) Dietary mixing in a generalist herbivore: Tests of two hypotheses. Ecology, 75, 1997–2006.

Bernays EA, Chapman RE (1994) Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. Springer US, Boston, MA.

Bertheau C, Brockerhoff EG, Roux-Morabito G, Lieutier F, Jactel H (2010) Novel insect-tree associations resulting from accidental and intentional biological 'invasions': A meta-analysis of effects on insect fitness. Ecology Letters, 13, 506–515.

Blue JD, Souza L, Classen AT, Schweitzer JA, Sanders NJ (2011) The variable effects of soil nitrogen availability and insect herbivory on aboveground and belowground plant biomass in an old-field ecosystem. Oecologia, 167, 771–780.

Bogacheva IA (1994) Leaf size selection by insects: A phenomenon created by random sampling. Oikos, 69, 119–124.

Borer ET, Halpern BS, Seabloom EW (2006) Asymmetry in community regulation: Effects of predators and productivity. Ecology, 87, 2813–2820.

Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Mächler M, Bolker BM (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. The R Journal, 9, 378–400.

Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH (2008) Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 105, 17012–17017.

Cadotte MW, Jonathan Davies T, Regetz J, Kembel SW, Cleland E, Oakley TH (2010) Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: Integrating species richness, abundance and evolutionary history. Ecology Letters, 13, 96–105.

Cárdenas RE, Valencia R, Kraft NJB, Argoti A, Dangles O (2014) Plant traits predict inter- and intraspecific variation in susceptibility to herbivory in a hyperdiverse Neotropical rain forest tree community. Journal of Ecology, 102, 939–952.

Carmona D, Lajeunesse MJ, Johnson MTJ (2011) Plant traits that predict resistance to herbivores. Functional Ecology, 25, 358–367.

Castagneyrol B, Bonal D, Damien M, Jactel H, Meredieu C, Muiruri EW, Barbaro L (2017) Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. Ecology and Evolution, 7, 3520–3531.

Castagneyrol B, Giffard B, Péré C, Jactel H (2013) Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. Journal of Ecology, 101, 418–429.

Castagneyrol B, Jactel H, Moreira X (2018) Anti-herbivore defences and insect herbivory: Interactive effects of drought and tree neighbours. Journal of Ecology, 106, 2043–2057.

Che-Castaldo C, Crisafulli CM, Bishop JG, Zipkin EF, Fagan WF (2019) Disentangling herbivore impacts in primary succession by refocusing the plant stress and vigor hypotheses on phenology. Ecological Monographs, 89, e01389.

Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 31, 343–366.

Cleland EE, Harpole WS (2010) Nitrogen enrichment and plant communities. Annals of the New York Academy of Sciences, 1195, 46–61.

Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. Annual Review of Ecology and Systematics, 27, 305–335.

Coley PD, Bryant JP, Chapin FS 3rd (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. Science, 230, 895–899.

Connell JH, Tracey JG, Webb LJ (1984) Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. Ecological Monographs, 54, 141–164.

Cornelissen T, Wilson Fernandes G, Vasconcellos-Neto J (2008) Size does matter: Variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis. Oikos, 117, 1121–1130.

Crawley MJ (1985) Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. Nature, 314, 163–164.

Cui EQ, Lu RL, Xu XN, Sun HF, Qiao Y, Ping JY, Qiu SY, Lin YH, Bao JH, Yong YT, Zheng ZM, Yan ER, Xia JY (2022) Soil phosphorus drives plant trait variations in a mature subtropical forest. Global Change Biology, 28, 3310–3320.

Damestoy T, Brachi B, Moreira X, Jactel H, Plomion C, Castagneyrol B (2019) Oak genotype and phenolic compounds differently affect the performance of two insect herbivores with contrasting diet breadth. Tree Physiology,

39, 615–627.

de Souza Amorim D, Brown BV, Boscolo D, Ale-Rocha R, Alvarez-Garcia DM, Balbi MIPA, de Marco Barbosa A, Capellari RS, de Carvalho CJB, Couri MS, de Vilhena Perez Dios R, Aguilar Fachin D, Ferro GB, Flores HF, Frare LM, Gudin FM, Hauser M, Lamas CJE, Lindsay KG, Marinho MAT, Almeida Marques DW, Marshall SA, Mello-Patiu C, Menezes MA, Morales MN, Nihei SS, Oliveira SS, Pirani G, Ribeiro GC, Riccardi PR, de Santis MD, Santos D, dos Santos JR, Silva VC, Wood EM, Rafael JA (2022) Vertical stratification of insect abundance and species richness in an Amazonian tropical forest. Scientific Reports, 12, 1734.

Du EZ, Terrer C, Pellegrini AFA, Ahlström A, van Lissa CJ, Zhao X, Xia N, Wu XH, Jackson RB (2020) Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. Nature Geoscience, 13, 221–226.

Dulaurent AM, Porté AJ, van Halder I, Vétillard F, Menassieu P, Jactel H (2012) Hide and seek in forests: Colonization by the pine processionary moth is impeded by the presence of nonhost trees. Agricultural and Forest Entomology, 14, 19–27.

Ehbrecht M, Seidel D, Annighöfer P, Kreft H, Köhler M, Zemp DC, Puettmann K, Nilus R, Babweteera F, Willim K, Stiers M, Soto D, Boehmer HJ, Fisichelli N, Burnett M, Juday G, Stephens SL, Ammer C (2021) Global patterns and climatic controls of forest structural complexity. Nature Communications, 12, 519.

Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 10, 1135–1142.

Endara MJ, Coley PD (2011) The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. Functional Ecology, 25, 389–398.

Feeny P (1976) Plant apparency and chemical defense. In: Biochemical Interaction Between Plants and Insects (eds Wallace JW, Mansell RL), pp. 1–40. Springer US, Boston, MA.

Ferrari S, Cribari-Neto F (2004) Beta regression for modelling rates and proportions. Journal of Applied Statistics, 31, 799–815.

Finch S, Collier RH (2000) Host-plant selection by insects—A theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. Entomologia Experimentalis et Applicata, 96, 91–102.

Fine PVA, Mesones I, Coley PD (2004) Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. Science, 305, 663–665.

Floater GJ, Zalucki MP (2000) Habitat structure and egg distributions in the processionary caterpillar *Ochrogaster lunifer*: Lessons for conservation and pest management. Journal of Applied Ecology, 37, 87–99.

Halliday FW, Everingham SE, Bröcher M, Ebeling A, Kempel A, Mundim FM, Strauss AT, Xirocostas ZA, Kohli M (2025) Towards an integrative mechanistic framework for biodiversity–consumer relationships. Trends in Ecology & Evolution, 40, 539–553.

Herms DA, Mattson WJ (1992) The dilemma of plants: To grow or defend. The Quarterly Review of Biology, 67, 283–335.

Hill MO (1973) Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. Ecology, 54, 427–432.

Hubbell SP, Foster RB (1986) Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation. In: Conservation Biology, the Science of Scarcity & Diversity (ed. Soule M), pp. 105–131. Sinauer, Sunderland.

Huberty AF, Denno RF (2006) Consequences of nitrogen and phosphorus limitation for the performance of two planthoppers with divergent life-history strategies. Oecologia, 149, 444–455.

Jactel H, Brockerhoff EG (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecology Letters, 10, 835–848.

Jactel H, Moreira X, Castagneyrol B (2021) Tree diversity and forest resistance to insect pests: Patterns, mechanisms, and prospects. Annual Review of Entomology, 66, 277–296.

Jia SH, Wang XG, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Lin GG, Hao ZQ, Bagchi R (2020) Tree species traits affect which natural enemies drive the Janzen-Connell effect in a temperate forest. Nature Communications, 11, 286.

Jia SH, Yang XC, Castagneyrol B, Yang LSN, Yin QL, He CM, Yang ZC, Zhu YZ, Hao ZQ (2024) Neighbouring tree effects on leaf herbivory: Insect specialisation matters more than host plant leaf traits. Journal of Ecology, 112, 189–199.

Jin Y, Qian H (2019) V.PhyloMaker: An R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. Ecography, 42, 1353–1359.

Jiang H, Cai YL, Li K, Wang H, Wang L (2005) Intensity and patterns of leaf area eaten of *Lithocarpus glaber* by insects, at Tiantong Forest Park, Zhejiang. Chinese Journal of Ecology, 24, 989–993. (in Chinese with English abstract) [江红, 蔡永立, 李恺, 王红, 王亮 (2005) 浙江天童常绿阔叶林石栎叶片昆虫取食状类型和取食强度研究. 生态学杂志, 24, 989–993.]

Joshi J, Otway SJ, Koricheva J, Pfisterer AB, Alphei J, Roy BA, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Spehn E, Hector A (2008) Bottom-up effects and feedbacks in simple and diverse experimental grassland communities. In: Insects and Ecosystem Function (eds Weisser WW, Siemann E), pp. 115–135. Springer, Heidelberg.

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.

Kikuzawa K, Onoda Y, Wright IJ, Reich PB (2013) Mechanisms underlying global temperature-related patterns in leaf longevity. Global Ecology and Biogeography, 22, 982–993.

Knuff AK, Staab M, Frey J, Dormann CF, Asbeck T, Klein AM (2020) Insect abundance in managed forests benefits from multi-layered vegetation. Basic and Applied Ecology, 48, 124–135.

Kumar S, Abedin MM, Singh AK, Das S (2020) Role of phenolic compounds in plant-defensive mechanisms. In: Plant Phenolics in Sustainable Agriculture, Vol. 1 (eds Lone R, Shuab R, Kamili AN), pp. 517–532. Springer, Singapore.

Lai JS, Zhu WJ, Cui DF, Mao LF (2023) Extension of the glmm.hp package to zero-inflated generalized linear mixed models and multiple regression. Journal of Plant Ecology, 16, rtad038.

Li WB, Chen YX, Shen Y, Lu YD, Yu SX (2021) Plant trait differences and soil moisture jointly affect insect herbivory on seedling young leaves in a subtropical forest. Forest Ecology and Management, 482, 118878.

Li Y, Schuldt A, Bauhus J, Belluau M, Berthelot S, Burghardt KT, Bruelheide H, Castagneyrol B, Chu CJ, Eisenhauer N, Ferlian O, Fründ J, Gebauer T, Gravel D, Jactel H, Li S, Liang Y, Parker JD, Parker WC, Scherer-Lorenzen M, Staab M, Verheyen K, Schmid B, Ma KP, Liu XJ (2025) The tree growth–herbivory relationship depends on functional traits across forest biodiversity experiments. Nature Ecology & Evolution, 9, 2014–2024.

Liu J, Bai XJ, Yin Y, Wang WG, Li ZQ, Ma PY (2021) Spatial patterns and associations of tree species at different developmental stages in a montane secondary temperate forest of northeastern China. PeerJ, 9, e11517.

Liu XL, Wu YG, Zhang MH, Chen XR, Zhu ZC, Chen DY, Dong S, Li BH, Ding BY, Liu Y (2024) Community composition and structure of a 25-ha forest dynamics plot of subtropical forest in Baishanzu, Zhejiang Province. Biodiversity Science, 32, 23294. (in Chinese with English abstract) [刘啸林, 吴友贵, 张敏华, 陈小荣, 朱志成, 陈定云, 董舒, 李步杭, 丁炳扬, 刘宇 (2024) 浙江百山祖25 ha亚热带森林动态监测样地群落组成与结构特征. 生物多样性, 32, 23294.]

Liu XY, LeRoy CJ, Wang GB, Guo Y, Song SW, Wang ZP, Wu JF, Luan FG, Song QN, Fang X, Yang QP, Huang DM, Liu J (2023) Leaf defenses of subtropical deciduous and evergreen trees to varying intensities of herbivory. PeerJ, 11, e16350.

Liu ZG, Jing J, Li K, Cai YL (2013) Insect herbivory characteristic on leaves of plant species in the evergreen broad-leaved forests. Ecology and Environmental Sciences, 22, 78–84. (in Chinese with English abstract) [刘志国, 景军, 李恺, 蔡永立 (2013) 亚热带阔叶林植物叶片虫食特征研究. 生态环境学报, 22, 78–84.]

Loughnan D, Williams JL (2019) Climate and leaf traits, not latitude, explain variation in plant–herbivore interactions across a species' range. Journal of Ecology, 107, 913–922.

Michelot A, Simard S, Rathgeber C, Dufrêne E, Damesin C (2012) Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. Tree Physiology, 32, 1033–1045.

Mulder CPH, Koricheva J, Huss-Danell K, Högberg P, Joshi J (1999) Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. Ecology Letters, 2, 237–246.

Murphy SJ, Wiegand T, Comita LS (2017) Distance-dependent seedling mortality and long-term spacing dynamics in a neotropical forest community. Ecology Letters, 20, 1469–1478.

Novotny V, Basset Y (2005) Host specificity of insect herbivores in tropical forests. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 272, 1083–1090.

Otway SJ, Hector A, Lawton JH (2005) Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. Journal of Animal Ecology, 74, 234–240.

Palacio S, Millard P, Maestro M, Montserrat-Martí G (2007) Non-structural carbohydrates and nitrogen dynamics in Mediterranean sub-shrubs: An analysis of the functional role of overwintering leaves. Plant Biology, 9, 49–58.

Pearse IS, Harris DJ, Karban R, Sih A (2013) Predicting novel herbivore–plant interactions. Oikos, 122, 1554–1564.

Perkins LE, Cribb BW, Brewer PB, Hanan J, Grant M, de Torres M, Zalucki MP (2013) Generalist insects behave in a jasmonate-dependent manner on their host plants, leaving induced areas quickly and staying longer on distant parts. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280, 20122646.

Ping XY, Du YQ, Lai SR, Kong MQ, Yu GJ (2025) Research progress of plant chemical defense strategies in response to herbivory. Chinese Journal of Plant Ecology, 49, 667–680. (in Chinese with English abstract) [平晓燕, 杜毅倩, 赖仕蓉, 孔梦桥, 余国杰 (2025) 植物应对食草动物采食的化学防御策略研究进展. 植物生态学报, 49, 667–680.]

Piper FI, Altmann SH, Lusk CH (2018) Global patterns of insect herbivory in gap and understorey environments, and their implications for woody plant carbon storage. Oikos, 127, 483–496.

Price PW (1991) The plant vigor hypothesis and herbivore attack. Oikos, 62, 244–251.

Pringle EG, Adams RI, Broadbent E, Busby PE, Donatti CI, Kurten EL, Renton K, Dirzo R (2011) Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest. Biotropica, 43, 299–308.

Rasmann S, Pellissier L, Defossez E, Jactel H, Kunstler G (2014) Climate-driven change in plant–insect interactions along elevation gradients. Functional Ecology, 28, 46–54.

Richards LA, Coley PD (2007) Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: A comparison between gaps and understory of a tropical forest. Oikos, 116, 31–40.

Rodríguez-Castañeda G (2013) The world and its shades of

green: A meta-analysis on trophic cascades across temperature and precipitation gradients. Global Ecology and Biogeography, 22, 118–130.

Root RB (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleracea*). Ecological Monographs, 43, 95–124.

Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M (2005) Insect–Plant Biology, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford.

Schuldt A, Baruffol M, Böhnke M, Bruelheide H, Härdtle W, Lang AC, Nadrowski K, von Oheimb G, Voigt W, Zhou HZ, Assmann T (2010) Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. Journal of Ecology, 98, 917–926.

Sholes ODV (2008) Effects of associational resistance and host density on woodland insect herbivores. Journal of Animal Ecology, 77, 16–23.

Silva JO, Espírito-Santo MM, Morais HC (2015) Leaf traits and herbivory on deciduous and evergreen trees in a tropical dry forest. Basic and Applied Ecology, 16, 210–219.

Stam JM, Kroes A, Li YH, Gols R, van Loon JJA, Poelman EH, Dicke M (2014) Plant interactions with multiple insect herbivores: From community to genes. Annual Review of Plant Biology, 65, 689–713.

Tucker CM, Cadotte MW, Carvalho SB, Davies TJ, Ferrier S, Fritz SA, Grenyer R, Helmus MR, Jin LS, Mooers AO, Pavoine S, Purschke O, Redding DW, Rosauer DF, Winter M, Mazel F (2017) A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. Biological Reviews, 92, 698–715.

van Ommen Kloeke AEE, Douma JC, Ordoñez JC, Reich PB, van Bodegom PM (2012) Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. Global Ecology and Biogeography, 21, 224–235.

Wang HW (2007) Studies on Herbivory and Its Influencing Factors of Plants in Subtropical Evergreen Broad-leaved Forest. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [王宏伟 (2007) 亚热带常绿阔叶林植物叶片虫食及其影响因素研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]

Wang RX, Zhang GF, Sun JJ (2014) Correlation of leaf lifespan of major evergreen trees with herbivory frequency in Baohuashan, Jiangsu Province. Chinese Journal of Ecology, 33, 1459–1466. (in Chinese with English abstract) [王瑞雪, 张光富, 孙晶晶 (2014) 江苏宝华山主要常绿植物叶寿命与虫食频度相关性. 生态学杂志, 33, 1459–1466.]

Wang XH, Zhang J, Zhang ZX (2000) Leaf longevity of evergreen broad-leaved species of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. Acta Phytoecologica Sinica, 24, 625–629. (in Chinese with English abstract) [王希华, 张婕, 张正祥 (2000) 浙江天童国家森林公园主要常绿阔叶树种叶子寿命的研究. 植物生态学报, 24, 625–629.]

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 428, 821–827.

Xing H, Chen WW, Liu Y, Cahill JF (2024) Local community assembly mechanisms and the size of species pool jointly explain the beta diversity of soil fungi. Microbial Ecology, 87, 58.

Yan XF, Wang Y, Li YM (2007) Plant secondary metabolism and its response to environment. Acta Ecologica Sinica, 27, 2554–2562. (in Chinese with English abstract) [阎秀峰, 王洋, 李一蒙 (2007) 植物次生代谢及其与环境的关系. 生态学报, 27, 2554–2562.]

Ying YX, Huang HY, Wu ZB, Huang P, Hu YL (2025) Effects of leaf traits on interspecific differences of leaf herbivory characteristics in subtropical evergreen broad-leaf forest. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 31, 53–62. (in Chinese with English abstract) [应宇馨, 黄恒宇, 巫智斌, 黄佩, 胡亚林 (2025) 亚热带常绿阔叶林优势植物叶性状对叶片虫食特征种间差异的影响. 应用与环境生物学报, 31, 53–62.]

Yu WW, Xing H, Wang CC, Cui XY, Wu X, Liu Y (2024) Assessing soil fungal diversity under different sampling schemes in conjunction with remote sensing technologies in a subtropical forest. Geoderma, 450, 117058.

Yu XD, Zhou HZ, Luo TH (2001) Patterns of damage by phytophagous insects on leaves of *Quercus liaotungensi*. Acta Phytoecologica Sinica , 25, 553–560. (in Chinese with English abstract) [于晓东, 周红章, 罗天宏 (2001) 辽东栎叶片昆虫取食形状多样性及其变化模式. 植物生态学报, 25, 553–560.]

Zhang S, Xu GR, Zhang YX, Zhang WF, Cao M (2023) Canopy height, rather than neighborhood effects, shapes leaf herbivory in a tropical rainforest. Ecology, 104, e4028.

Zhang S, Zhang YX, Ma KM (2017) The association of leaf lifespan and background insect herbivory at the interspecific level. Ecology, 98, 425–432.

Zhang X, Yang AT, Feng L, Lu ZY, Wang B (2023) Absence of consistent pattern between seasons or among species in effect of leaf size on insect herbivory. Flora, 302, 152257.

(责任编委: 刘晓娟　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025406

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 25443, pages 1–10
doi: 10.17520/biods.2025443
cstr: 32101.14.biods.2025443

•研究报告•

小兴安岭森林β多样性格局、组分及其影响因素

周丽洁[1], 郝珉辉[1*], 何怀江[2], 程艳霞[1], 张春雨[1], 赵秀海[1]

1. 北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心, 北京 100083; 2. 吉林省林业科学研究院, 长春 130013

摘要: β多样性反映了不同群落间的物种组成差异, 是联系局域与区域生物多样性、描述物种空间分布格局的重要指标。本研究以小兴安岭的天然林为研究对象, 基于森林群落调查数据, 探讨了森林β多样性格局、组分及其影响因素, 旨在明确森林β多样性的分布格局及其驱动机制, 为该地区的生物多样性保护提供科学依据。通过Podani方法将β多样性进行分解, 探讨了物种替换与丰富度差异对β多样性的相对贡献; 同时将β多样性划分为不同样方对多样性的贡献(LCBD)和不同物种对多样性的贡献(SCBD), 进而识别具有生态特异性的关键区域和物种; 最后通过回归分析和变差分解量化不同环境、空间因子以及人为干扰对群落组成差异的影响, 揭示驱动森林群落构建和生物多样性格局的生态机制。结果表明: (1)物种替换是影响研究区群落β多样性的主要过程; (2)研究区SCBD的范围为0.002%–21.918%, 其中白桦(*Betula platyphylla*)对β多样性的贡献最大, 香杨(*Populus koreana*)的贡献最小; (3) LCBD的范围为0.537%–2.677%, LCBD较高的样方通常具有较高的物种丰富度, 且整体呈现出东南高、西北低的分布格局; (4)气候因子是影响LCBD格局的主要环境因素, 其与空间和地形因子以及人为干扰共同作用, 通过调控降水和生境异质性, 共同塑造了群落物种组成和多样性分布格局。研究结果揭示了小兴安岭森林β多样性的分布格局与影响机制, 明确了对维持森林β多样性具有显著意义的区域和物种, 可为该地区森林生态系统管理和生物多样性保护提供一定的科学依据。

关键词: β多样性; 物种替换; 丰富度差异; 生物多样性保护; 环境过滤; 扩散限制

周丽洁, 郝珉辉, 何怀江, 程艳霞, 张春雨, 赵秀海 (2026) 小兴安岭森林β多样性格局、组分及其影响因素. 生物多样性, 34, 25443. doi: 10.17520/biods.2025443; cstr: 32101.14.biods.2025443.
Zhou LJ, Hao MH, He HJ, Cheng YX, Zhang CY, Zhao XH (2026) Disentangling the patterns, components, and influencing factors of forest β diversity in the Xiaoxing'an Mountains, Northeast China. Biodiversity Science, 34, 25443. doi: 10.17520/biods.2025443; cstr: 32101.14.biods.2025443.

Disentangling the patterns, components, and influencing factors of forest β diversity in the Xiaoxing'an Mountains, Northeast China

Lijie Zhou[1], Minhui Hao[1*], Huaijiang He[2], Yanxia Cheng[1], Chunyu Zhang[1], Xiuhai Zhao[1]

1 *Research Center of Forest Management Engineering of State Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*
2 *Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences, Changchun 130013, China*

ABSTRACT

Aims: β diversity reflects the differences in species composition among communities, serving as a key indicator linking local and regional biodiversity while characterizing spatial distribution patterns of species. In this study, using data from a large forest observation network in the Xiaoxing'an Mountains, we disentangled the patterns, components, and influencing factors of forest β diversity, aiming to provide a scientific basis for biodiversity conservation in this region.
Methods: Using the Podani partitioning method, we decomposed β diversity to assess the relative contributions of species replacement and richness difference. We further quantified the local contribution to β diversity (LCBD) and the species contribution to β diversity (SCBD) to identify ecologically unique sites and key species. In addition, regression and variance partitioning analyses were applied to evaluate the relative effects of environmental, spatial and human disturbance factors on community composition, thereby uncovering the ecological mechanisms underlying forest

收稿日期 Received: 2025-11-06; 接受日期 Accepted: 2026-01-04
基金项目: 国家重点研发计划(2023YFF1304003-05)和国家自然科学基金(32201555) Supported by the National Key Research & Development Program of China (2023YFF1304003-05) and National Natural Science Foundation of China (32201555)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: haomh@bjfu.edu.cn

community assembly and biodiversity patterns.
Results: (1) Species replacement was the dominant process driving community dissimilarity across the study area. (2) The SCBD values ranged from 0.002% to 21.918%, with *Betula platyphylla* contributing the most and *Populus suaveolens* the least. Species with higher SCBD values largely overlapped with the dominant tree species in the region. (3) LCBD values ranged from 0.537% to 2.677%. Plots with higher species richness exhibited higher LCBD values, with southeastern sites generally having greater LCBD values than those in the northwestern. (4) Climatic factors were identified as the primary drivers of LCBD variation. The interaction between climate, spatial, topographic, and human disturbance variables influenced water availability and habitat heterogeneity, thereby indirectly shaping species spatial distribution patterns.
Conclusion: Our findings reveal the spatial patterns and ecological drivers of forest β diversity in the Xiaoxing'an Mountains, highlight key regions and species essential for maintaining β diversity, and provide scientific evidence for forest ecosystem management and biodiversity conservation in this region.
Key words: β diversity; species replacement; richness difference; biodiversity conservation; environmental filtering; dispersal limitation

生物多样性是维持生态系统功能和稳定性的基础, 如何科学、有效地测量生物多样性一直是生态学研究的一项重要任务。基于研究尺度, 生物多样性通常可分为3个层次: α多样性、β多样性和γ多样性(Whittaker, 1960; Gauch & Whittaker, 1972)。其中, α多样性反映了局域或群落尺度的物种丰富度, γ多样性反映了区域或大陆尺度的物种多样性, 而β多样性则刻画了群落间的物种组成差异, 是联系局域与区域生物多样性、描述物种空间分布格局的重要指标。β多样性不仅强调群落间物种组成的差异性和特异性, 还蕴含了与生态过程和进化历史相关的重要信息。尽管近年来有关β多样性的研究日益增多, 但在温带森林中β多样性的空间格局及其驱动机理并不十分明确, 不同物种和样方对β多样性的相对贡献还有待进一步解析(Tan et al., 2019; Yao et al., 2021; 陈越等, 2024)。

在群落生态学和生物地理学中, 生态位理论与中性理论是解释群落构建过程和生物多样性格局的两大核心框架。生态位理论认为, 不同物种在群落中占据特定的生态位, 物种之间的资源利用差异、竞争与协作关系共同决定了群落结构和物种分布特征(Adams & Neumann, 2023)。环境过滤(environmental filtering)假说是生态位理论的重要扩展, 该假说认为在特定的环境条件下, 只有那些能够适应该环境的物种才能够生存和繁衍, 而不适应的物种则会被"过滤"掉(Weiher & Keddy, 1995)。环境过滤与物种的生活史策略紧密相关, 因为物种的生活史策略和生态适应性直接决定了它们能否通过环境过滤机制定殖、生存和繁衍。与生态位理论的功能性和确定性假设不同, 中性理论认为群落中所有的物种在资源竞争和生态适应性上是等价的, 物种分布与群落结构特征主要受到随机过程(如出生、死亡和迁移等)的影响(Bell, 2000; Hubbell & Borda-de-Água, 2004)。基于该理论衍生的扩散限制(dispersal limitation)假说认为物种的扩散能力限制了它们的分布范围, 使得物种无法快速或广泛地在适宜的环境中扩散和生长, 从而造成物种空间分布的异质性。作为群落构建过程的两大理论, 生态位理论与中性理论为解释β多样性格局及其形成机制提供了基础性视角。其中, 生态位理论强调生态位分化和环境过滤的作用, 因此β多样性主要随环境异质性的增加而升高(Legendre et al., 2005); 而中性理论则强调扩散限制和随机漂变的作用, 因此β多样性应随地理距离的增加而发生相应变化(Soininen et al., 2007)。尽管如此, 生态位过程与中性过程在塑造β多样性格局过程中的相对贡献还存在诸多争议。例如, 有研究指出, 环境过滤是β多样性格局形成的主导机制(Liang et al., 2023), 但也有研究表明中性过程对β多样性的驱动作用可能更加显著(Soininen et al., 2007; Martín-Devasa et al., 2024)。

β多样性有多种量化方式, 如Jaccard指数、Sørensen指数、Bray-Curtis指数、Chao1指数等(Nekola & White, 1999; Chao et al., 2005)。其中, Jaccard指数和Sørensen指数因其简洁性和实用性已被广泛用于量化群落间的物种组成差异或β多样性(陈圣宾等, 2010; 斯幸峰等, 2017)。近年来, β多样性分解方法的提出进一步推动了对生物多样性格局及其驱动机制的研究。其中, Podani方法(简称

POD法)是目前较为常用的分解方法。该方法由Podani和Schmera (2011)和Carvalho等(2012)提出,可将基于Jaccard指数或Sørensen指数计算获得的群落β多样性分解为物种替换(replacement)和丰富度差异(richness difference)两种组分。其中,前者反映了物种在不同群落间的更替,即一些物种被其他物种取代;而后者则表示在没有物种更替的情况下,群落间物种数目的增加或减少(Carvalho et al., 2012; Legendre, 2014)。物种替换和丰富度差异对于生物多样性保护往往具有重要的指示意义:当β多样性主要由丰富度差异驱动时,优先保护物种丰富度较高的区域往往会收到良好的效果;而如果物种替换组分占主导地位,则意味着群落间物种组成差异较大、特异性较强,在这种情况下生物多样性保护的难度会相应增加,因为重点保护某些区域可能难以达到预期效果(Podani & Schmera, 2011; Legendre, 2014)。

为具体量化每个物种和每个样地对区域总β多样性的相对贡献,并进一步在物种和样方两个维度上对β多样性的分布格局及其形成机制进行解析,Legendre和De Cáceres (2013)提出可将区域总β多样性分解为样地对β多样性的贡献(local contribution to β diversity, LCBD)和物种对β多样性的贡献(species contribution to β diversity, SCBD)。其中,LCBD反映了采样区域不同群落的物种组成差异,而SCBD则量化了不同物种的分布变异程度。上述方法不仅有效拓展了β多样性的概念,同时进一步促进了β多样性在生物多样性保护领域的应用。相关研究显示,LCBD与群落的物种丰富度密切相关,反映了群落物种组成的生态特异性,有助于准确识别生物多样性保护的重点区域;而SCBD则与物种频度和分布范围密切相关,有助于识别具有特殊生态价值的物种(Legendre & De Cáceres, 2013; da Silva et al., 2018; Tan et al., 2019)。

小兴安岭拥有丰富的森林资源和生物多样性,是我国东北地区重要的生态屏障,对于维持当地的生态安全与稳定具有显著意义。但20世纪以来,伴随着森林资源过度开发、全球气候变化以及极端灾害频发等问题,小兴安岭地区森林生态退化和生境破碎化的问题十分突出,生物多样性和生态系统功能受到显著威胁(刘林馨, 2012)。基于此,本研究以整个小兴安岭地区的天然林为研究对象,基于森林样方的群落调查数据,采用两种分解方法分别检验了物种替换和丰富度差异以及群落和物种对β多样性的贡献。研究旨在探究小兴安岭地区森林β多样性格局及其影响机制,具体回答以下问题:(1)群落组成差异主要由物种替换还是丰富度差异主导?(2)哪些样方和物种是维持区域多样性的关键?(3)环境异质性、扩散限制与人为干扰三者如何影响群落组成的差异?其相对重要性如何?以期为该地区森林生态系统管理和生物多样性保护提供一定的科学参照。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与样地布设

研究区位于黑龙江省小兴安岭地区(46°10′–50°45′ N, 125°25′–130°44′ E)。小兴安岭整体呈西北–东南走向,山势和缓、北低南高,属于温带大陆性季风气候,年平均气温为–2℃至7℃,年平均降水量为480–700 mm。森林类型以温带针阔混交林为主,主要树种有白桦(*Betula platyphylla*)、黑桦(*B. dahurica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、落叶松(*Larix gmelinii*)、春榆(*Ulmus davidiana*)、辽椴(*Tilia mandshurica*)等。

2017年,基于系统均匀布点法,研究团队建立了涵盖整个小兴安岭林区的植被调查网络。该调查网络共包括69个圆形样地,每个样地的面积为0.1 ha (r = 17.85 m),样地之间的平均距离约30 km,远大于温带森林群落的空间自相关距离,确保了各样地在统计上具有空间独立性。样地调查时,对所有胸径(DBH) ≥ 5 cm的乔木个体进行识别、标记和测量,最终共记录到6,014株树木,隶属于13科21属34种。

1.2 环境、空间和人为干扰数据获取

地形数据在样地调查时通过实地测量获取,主要包含海拔(ELE)、坡度(SLO)和土层厚度(SDP) 3项指标。气候数据根据样地经纬度坐标从WorldClim数据库(https://www.worldclim.org)以及国家气象信息中心(https://data.cma.cn)提取,共涵盖了年均温(MAT)、年平均降水量(MAP)、温度季节性(TS)、降水量季节性(PS)、等温性(ISO)等21个指标。空间数据同样基于样地的经纬度坐标构建:通过经纬度坐标计算样方之间的空间距离矩阵,并利用基于距离的Moran特征向量地图(distance-based

Moran's eigenvector maps, dbMEM)将其转化为多维度空间模型结构, 以获取空间数据(Legendre & Borcard, 2018)。上述计算过程通过R语言adespatial包中的dbMEM函数实现(Dray et al., 2006)。此外, 为量化人为干扰对群落组成差异的潜在影响, 本研究采用人类足迹指数(human footprint index)作为人为干扰因子进行分析(Luo et al., 2020; Lin et al., 2024; Zhao et al., 2025)。本研究从1 km^2分辨率的全球人类足迹数据集(Venter et al., 2016)中提取了人类足迹和1993–2009年人类足迹变化量两个核心指标用于分析。

1.3 物种替换和丰富度差异的计算

本研究首先基于Jaccard指数量化成对样方之间的β多样性(β_{Jacc}) (Legendre & De Cáceres, 2013; Hao et al., 2019):

$$\beta_{Jacc} = \frac{B + C}{A + B + C} \quad (1)$$

其中, A表示两个群落(样方)间共有物种的数量, B和C分别表示两个群落中特有物种的数量。随后, 根据Podani和Schmera (2011)及Podani等(2013)提出的β多样性分解方法, 将β_{Jacc}进一步分解为物种替换(β_{repl})和物种丰富度差异(β_{rich})两种组分:

$$\beta_{repl} = \frac{2\min(B, C)}{A + B + C} \quad (2)$$

$$\beta_{rich} = \frac{|B - C|}{A + B + C} \quad (3)$$

上述计算与分解过程均使用R语言adespatial包的beta.div.comp实现, 并通过绘制SDR-三角形图实现β多样性不同组分的可视化(Dray et al., 2018)。

1.4 物种与样方对β多样性贡献的计算

本研究基于Legendre和De Cáceres (2013)提出的方法, 以69个样方为行、34个物种为列构建样方–物种多度矩阵, 通过离差平方和分解将小兴安岭地区的总β多样性(β_{total})分解为SCBD和LCBD。具体步骤为: 首先对物种多度数据进行弦转化(chord transformation), 并对转化后的数据实施平方运算, 获得离差平方矩阵; 继而对矩阵内所有数值求和, 获得总离差平方和(SS_{total}); 将总离差平方和除以自由度(n–1, n为样方数), 得到反映群落组成差异的矩阵总方差β_{total}, 即总β多样性(Legendre & De Cáceres, 2013)。为进一步量化单个样方或单个物种对总β多样性的相对贡献, 需分别计算上述离差平方矩阵的行总和与列总和: 其中, 行总和对应样方的离差平方和, 而列总和则对应物种的离差平方和。将行总和与列总和分别除以总离差平方和, 便可得到LCBD以及SCBD。其中, LCBD反映了群落间物种组成差异, 而SCBD则反映了物种在不同群落间的分布变化。上述过程可通过R语言adespatial包的beta.div实现(Dray et al., 2018)。

1.5 β多样性驱动因子解析

为进一步明确在物种和样方维度上β多样性的驱动机制, 本研究通过构建一元和二元回归模型检验了物种的频度和生态位宽度(niche breadth, NB)与SCBD以及群落的物种丰富度与LCBD的关系。采用赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)作为评判标准, 比较两种模型的整体拟合优度。其中物种生态位宽度采用Levins公式计算并进行了标准化处理(Levins, 1968; 黄浩等, 2025)。

此外, 本研究基于前向选择和变差分解检验了环境和空间变量对群落组成差异的影响。在进行数据分析之前, 首先对环境数据和人为干扰数据进行标准化处理, 以消除数据间的单位或量纲差异。为识别显著影响群落组成差异的环境变量、空间变量和人为干扰变量, 本研究参照Legendre (2014)的方法, 以LCBD为响应变量, 气候、地形、空间因子和人为干扰因子分别为解释变量, 采用前向选择筛选出关键驱动因子, 并减少不同因子间的共线性。在此基础上, 通过变差分解量化各变量对LCBD的解释量, 并解析气候因子、地形因子、空间变量与人为干扰因子间独立与共同作用的解释比例。其中, 前向选择基于R语言adespatial包中的forward.sel实现(Dray et al., 2018); 变差分解基于R语言vegan包的varpart实现(Oksanen et al., 2014)。

2 结果

2.1 森林β多样性、物种替换和丰富度差异

研究结果显示, 基于Jaccard指数获得的样方总β多样性(β_{Jacc})为0.836, 显示出小兴安岭森林整体呈现出相对较高的群落组成差异。其中, 物种替换(β_{repl} = 0.626)占比74.880%, 而物种丰富度差异(β_{rich} = 0.210)占比25.120%, 表明物种替换是造成群落组成差异的主导性过程, 而丰富度差异的贡献相对较小(图1)。

2.2 物种对β多样性的贡献

小兴安岭地区的总β多样性(β_{total})为0.671。其中，SCBD在0.002%–21.918%之间，平均值为2.941%(图2)；贡献最高的3个物种分别为白桦(21.918%)、蒙古栎(20.210%)以及黑桦(10.985%)，其SCBD累计达53.113%；而贡献最低的3个物种分别是香杨(*Populus koreana*, 0.002%)、鼠李(*Rhamnus davurica*, 0.004%)以及白皮柳(*Salix pierotii*, 0.007%)。

一元与二元回归模型拟合结果均显示，物种频度和生态位宽度与SCBD呈极显著正相关关系，表明分布广泛且拥有较宽生态位的树种，既是该区域的结构性优势种，也是驱动群落β多样性的关键物种($P < 0.001$) (图3)。

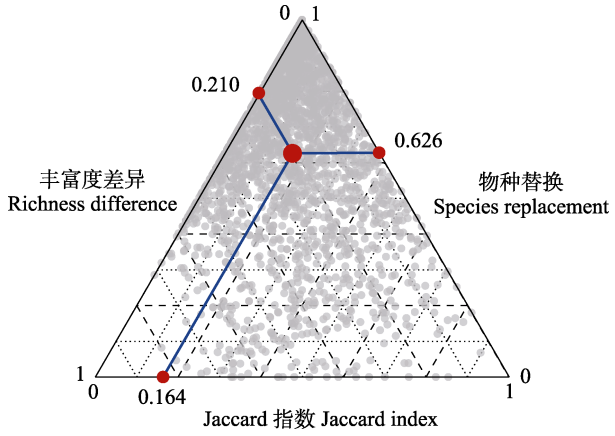


图1 小兴安岭森林物种替换、丰富度差异和Jaccard指数三角关系图。图中每个灰点表示1个样方对，红点表示灰点点云的质心。

Fig. 1 Triangular plot of the species replacement, richness difference, and Jaccard index in the forests of Xiaoxing'an Mountains. Each grey dot represents a pair of sites. The red dots represent the centroid of the point cloud.

2.3 样方对β多样性的贡献

小兴安岭地区的LCBD在0.537%–2.677%之间，平均值为1.449%。其分布格局整体呈现出东南高、西北低的特点(图4)。一元与二元回归模型拟合结果均显示，物种丰富度与LCBD之间呈显著的正相关关系，即物种丰富度增加，LCBD值随之增大(图5)。

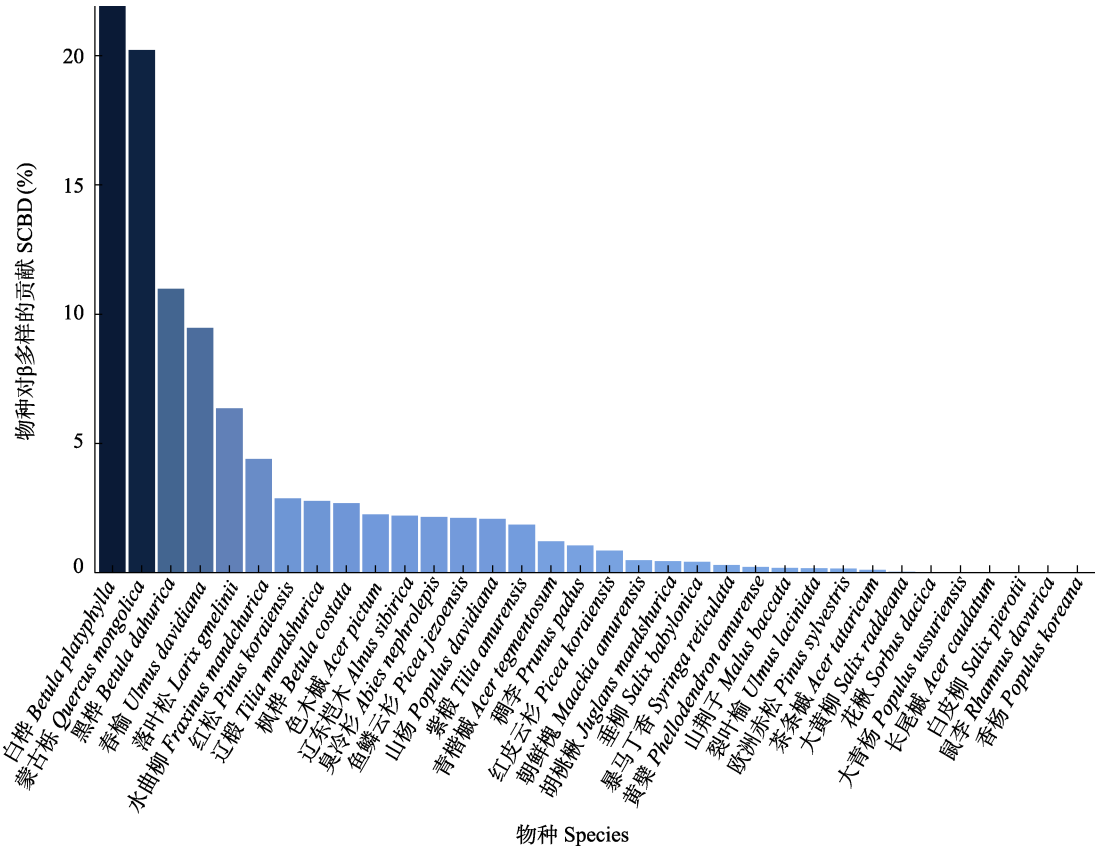


图2 小兴安岭森林物种对β多样性的贡献

Fig. 2 Species contribution to β diversity (SCBD) in the forests of Xiaoxing'an Mountains

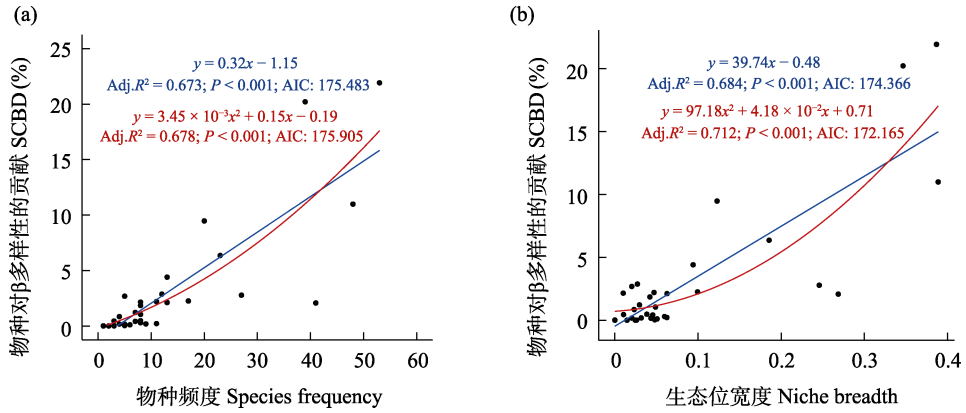


图3　小兴安岭森林物种频度(a)和生态位宽度(b)与物种对β多样性的贡献的关系

Fig. 3　Relationships of species contributions to β diversity (SCBD) with species frequency (a) and niche breadth (b) in the forests of Xiaoxing'an Mountains

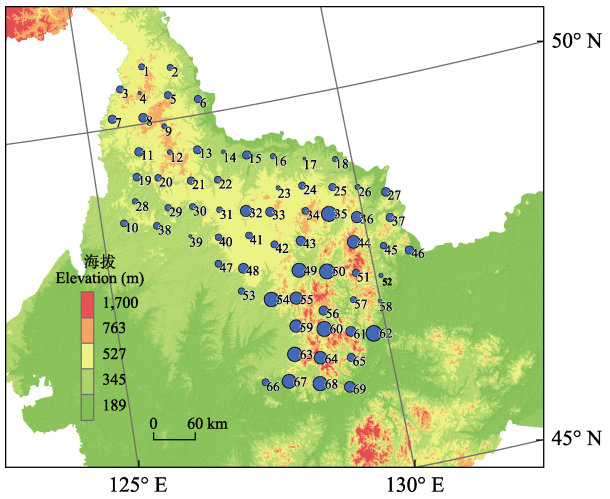


图4　小兴安岭森林样方对β多样性的贡献。数字为样方编号，圆圈大小与样方贡献呈正比。

Fig. 4　Map of the spatial pattern of local contribution to β diversity in the forests of Xiaoxing'an Mountains. The numbers represent the plot ID, and circle size is proportional to the contribution value.

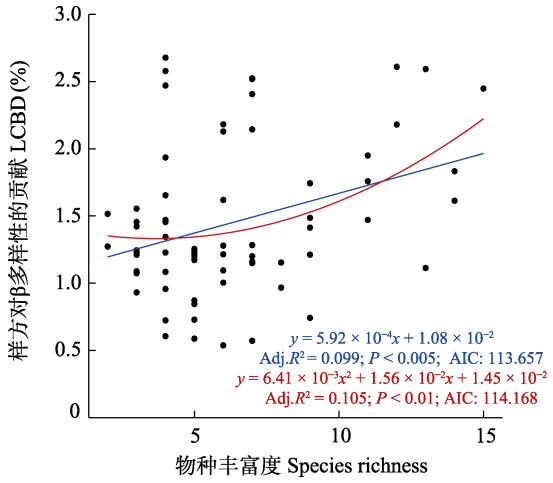


图5　小兴安岭森林物种丰富度与样方对β多样性的贡献的关系

Fig. 5　Relationship between species richness and local contribution to β diversity (LCBD) in the forests of Xiaoxing'an Mountains

2.4　森林群落组成的空间和环境解释

前向选择最终保留了3个气候变量(最湿季降水量、潜在蒸发量和气温日较差)、3个地形变量(海拔、坡度和土壤深度)、5个dbMEM空间变量以及2个人为干扰变量，所有变量之间整体呈现出较低的共线性(方差膨胀因子VIF < 5)。利用这些变量进行变差分解分析，结果显示，气候、地形、空间变量与人为干扰共同解释了LCBD的43.762% (图6)。其中，气候因子的解释比例最高(35.900%)，人为干扰的解释比例次之(12.084%)，地形因子的解释比例较小(8.350%)，而空间变量的解释比例最低(5.281%)。总体而言，气候和地形因子总的解释比例显著高于空

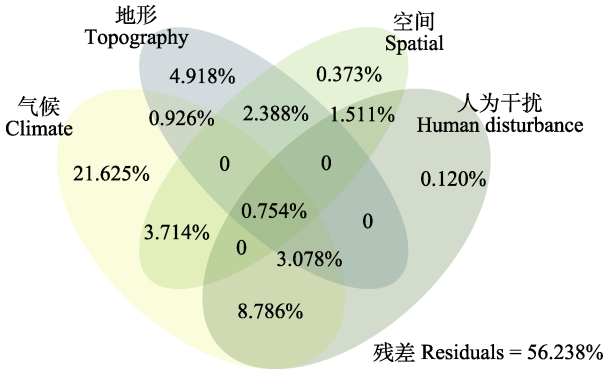


图6　基于变差分解的群落特异性(以LCBD衡量)影响因子贡献分析。解释比例极小的部分在图中以0显示。

Fig. 6　Variance partitioning analysis of the contributions of different factors to community uniqueness (measured by LCBD), minimal explanatory rates are shwon as zero.

间变量和人为干扰, 表明研究区域内森林群落组成主要受到环境条件的影响, 而空间过程和当前强度的人为干扰影响则相对有限。

3 讨论

3.1 森林物种替换和丰富度差异

β多样性作为反映不同群落间物种组成差异的重要指标, 不仅能够揭示物种的空间分布格局, 还有助于识别具有生态特异性的群落和物种, 从而为生态系统管理和生物多样性保护提供参考(López-Delgado et al., 2020)。本研究发现, 小兴安岭森林β多样性的形成主要是由群落间的物种替换所导致的, 贡献了总β多样性的74.88%, 表明物种更替是造成区域群落差异性的主导过程, 该结果与以往基于温带森林生态系统的研究结果基本一致(Wang et al., 2018)。例如, 基于中国和美国北方森林的大尺度调查中, Wang等(2018)同样发现β多样性主要由物种替换主导, 而嵌套成分贡献较小; Fitzpatrick等(2013)对北欧森林的研究也同样提出物种替换是β多样性的重要组成部分。Xie等(2025)进一步发现物种替换沿着多个生态梯度(如温度、湿度和海拔)表现出显著的空间变化, 表明在生境异质性高的区域, 环境过滤驱动的物种替换是促成群落空间差异的普遍机制。

虽然小兴安岭地区的树种多样性相对有限, 但本研究的空间范围相对较大, 各样地间存在的环境异质性和演替差异驱动了不同样地间树种组合的差异, 从而放大了物种更替在β多样性中的贡献(Legendre & De Cáceres, 2013; Soininen et al., 2018)。一方面, 小兴安岭处于寒温带针阔混交林和针叶林的交错地带, 针叶树种与阔叶树种在不同立地条件和林龄阶段分别占优势, 形成了明显的群落类型替代(Zhao et al., 2024)。另一方面, 历史采伐、人类活动等因素导致林分处于不同的恢复阶段(Luo et al., 2020; Zhao et al., 2025), 也会以物种替换的方式反映在β多样性中。因此, 即便区域物种丰富度相对有限, 但不同强度的环境和演替异质性仍然可以驱动较高的物种替换贡献。

3.2 不同物种对森林β多样性的贡献

SCBD量化了不同物种对研究区总β多样性的贡献, 有助于识别对生态系统具有特殊贡献的物种。然而, 本研究发现, SCBD较高的树种与研究区内的主要树种高度重叠, 表明主要树种在塑造群落β多样性中扮演着关键角色。白桦、蒙古栎及黑桦等都是小兴安岭地区的主要树种, 它们在研究区域内具有较高的适应性和竞争力, 能够占据更广泛的生态位, 但由于其分布并不均匀, 多出现在次生林中, 使其主导了研究区域内的群落组成差异(Alizadeh et al., 2023)。这与Tan等(2019)的研究结论高度一致, 即高SCBD的树种往往兼具较高的多度、较宽的生态位以及不均匀分布等特征。而稀有种由于其数量较少, 通常不会造成群落间的广泛差异, 因而对β多样性的贡献也相对有限(Legendre & De Cáceres, 2013; Heino & Grönroos, 2017; Schellenberger Costa et al., 2018)。

3.3 不同样方对森林β多样性的贡献及其驱动机制

LCBD反映了不同群落(样方)对研究区总β多样性的贡献, 有助于识别具有特殊物种组成、保护价值较高的地点, 以及因退化而需要优先进行生态恢复的区域(Legendre & De Cáceres, 2013; Socolar et al., 2016; Dansereau et al., 2022)。本研究结果显示, 总体而言小兴安岭地区呈现出LCBD东南部较高而西北部较低的特征, 这可能与东南部具有较好的水热条件相关。通过对LCBD与物种丰富度进行回归分析发现, 物种丰富度高的样方通常拥有较高的LCBD, 这表明物种丰富度对群落β多样性的空间异质性具有一定的影响(Yao et al., 2023)。

环境过滤和扩散限制作为影响生物多样性格局和群落构建的两大核心生态过程, 为解释LCBD格局和群落组成特征提供了重要的研究框架。本研究发现, 气候、地形、空间因素以及人为干扰共同塑造了小兴安岭地区的森林LCBD格局, 其中气候因子是影响LCBD的主要驱动因素, 独立解释了LCBD变异的21.625%。环境因子(即气候和地形)的独立解释率高达27.469%, 远超过空间(0.373%)和人为干扰(0.120%)的独立贡献, 表明地形通过调控局域尺度的水热再分配过程, 与气候因子共同构成关键环境梯度, 显著影响了物种分布并塑造了β多样性的空间格局(Niskanen et al, 2017; Wang et al., 2020)。虽然人为干扰的独立解释比例最低, 但气候与人为干扰共同解释部分达8.786%, 表明人类活动在研究区域内与气候协同作用, 通过改变局地环境

条件间接影响了LCBD的格局和群落组成(Zhao et al., 2025)。相比之下, 空间变量的独立解释的比例较低(0.373%), 这一部分通常被认为是扩散限制过程的影响(De Cáceres et al., 2012)。上述结果表明, 小兴安岭地区的群落组成变化主要受到环境过滤的影响, 而扩散限制和人为干扰的影响则相对较弱。该结果与以往基于温带森林的多数研究结论一致(Myers et al., 2013; Chen et al., 2024), 即群落组成和生物多样性主要受到环境因子的空间分布及其变化的影响(Tetetla-Rangel et al., 2017)。

本研究以小兴安岭地区的天然林为研究对象, 基于森林群落调查数据, 探讨了物种替换与丰富度差异以及不同样方和不同物种对β多样性的贡献: (1)物种替换是区域内β多样性的主导过程; (2)高SCBD物种与区域主要树种高度重合; (3) LCBD呈显著的东南高、西北低格局, 该格局主要受到气候因子主导的环境过滤过程影响, 并与地形、扩散限制及人为干扰共同作用, 共同决定了研究区域内的物种分布。上述结果对生物多样性保护和生态系统管理具有一定的指示意义: 较高的物种更替率通常反映了不同群落之间存在互补的物种组成, 因此在制定保护规划时, 应注重涵盖多种群落类型, 以最大程度地维持区域物种多样性, 这种情况下往往需要更多的生物多样性保护的投入(Socolar et al., 2016; Tan et al., 2019)。此外, 物种更替显著的区域往往对应环境梯度变化剧烈的区域, 这些区域可作为识别保护优先区的关键指标(Legendre & De Cáceres, 2013)。对于SCBD而言, 如果管理目标为促进整个森林生态系统的稳定性, 那么具有高SCBD的物种应该被优先考虑, 因为它们对维持群落组成做出了更大贡献(Yao et al., 2021)。但对于稀有种或罕见物种而言, 其SCBD相对较低, 表明其对群落物种组成差异的影响相对较小。尽管如此, 其生态价值仍然不可忽略, 因为这在一定程度上反映了珍稀物种或罕见物种对环境条件的要求更为苛刻(Rodríguez-Lozano et al., 2023), 或受到扩散限制的影响更强, 因此也可将SCBD用于珍稀物种的追踪研究(Tan et al., 2019; Hernández-Rodríguez et al., 2022)。对于LCBD而言, 高LCBD常与具较高物种丰富度或高度特异的物种组合相伴, 这些具有高生态特异性的样地是区域物种组成独特性的热点, 应被视为实施就地保护的优先地块, 以维护其生态独特性(Legendre & De Cáceres, 2013)。

ORCID

郝珉辉 https://orcid.org/0000-0002-6345-4937
张春雨 https://orcid.org/0000-0003-3091-5060
赵秀海 https://orcid.org/0000-0003-0879-4063

参考文献

Adams MA, Neumann M (2023) Litter accumulation and fire risks show direct and indirect climate-dependence at continental scale. Nature Communications, 14, 1515.

Alizadeh MR, Abatzoglou JT, Adamowski J, Modaresi Rad A, AghaKouchak A, Pausata FSR, Sadegh M (2023) Elevation-dependent intensification of fire danger in the western United States. Nature Communications, 14, 1773.

Bell G (2000) The distribution of abundance in neutral communities. The American Naturalist, 155, 606–617.

Carvalho JC, Cardoso P, Gomes P (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. Global Ecology and Biogeography, 21, 760–771.

Chao A, Chazdon RL, Colwell RK, Shen TJ (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. Ecology Letters, 8, 148–159.

Chen SB, Ouyang ZY, Xu WH, Xiao Y (2010) A review of beta diversity studies. Biodiversity Science, 18, 323–335. (in Chinese with English abstract) [陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 肖燚 (2010) Beta多样性研究进展. 生物多样性, 18, 323–335.]

Chen Y, Mao ZK, Wang XG (2024) Research advances and prospects on β diversity based on ecological uniqueness. Biodiversity Science, 32, 24199. (in Chinese with English abstract) [陈越, 毛子昆, 王绪高 (2024) 基于生态特异性的β多样性研究进展与未来展望. 生物多样性, 32, 24199.]

Chen Y, Myers JA, Ordonez A, Yu JH, Ye J, Lin F, Fang S, Mao ZK, Wang XG (2024) Multiple processes jointly determine ecological uniqueness across forest plant life-forms in Northeast China. Journal of Biogeography, 51, 1133–1147.

da Silva PG, Hernández MIM, Heino J (2018) Disentangling the correlates of species and site contributions to beta diversity in dung beetle assemblages. Diversity and Distributions, 24, 1674–1686.

Dansereau G, Legendre P, Poisot T (2022) Evaluating ecological uniqueness over broad spatial extents using species distribution modelling. Oikos, 2022, e09063.

De Cáceres M, Legendre P, Valencia R, Cao M, Chang LW, Chuyong G, Condit R, Hao ZQ, Hsieh CF, Hubbell S, Kenfack D, Ma KP, Mi XC, Supardi Noor MN, Kassim AR, Ren HB, Su SH, Sun IF, Thomas D, Ye WH, He FL (2012)

The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. Global Ecology and Biogeography, 21, 1191–1202.

Dray S, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guénard G, Jo mbart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner H (2018) adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analy sis. R package version 0.2-0. https://CRAN.R-project.org /package=adespatial. (accessed on 2025-05-15)

Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: A comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). Ecological Modelling, 196, 483–493.

Fitzpatrick MC, Sanders NJ, Normand S, Svenning JC, Ferrier S, Gove AD, Dunn RR (2013) Environmental and historical imprints on beta diversity: Insights from variation in rates of species turnover along gradients. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280, 20131201.

Gauch HG Jr, Whittaker RH (1972) Comparison of ordination techniques. Ecology, 53, 868–875.

Hao MH, Corral-Rivas JJ, González-Elizondo MS, Ganeshaiah KN, Nava-Miranda MG, Zhang CY, Zhao XH, von Gadow K (2019) Assessing biological dissimilarities between five forest communities. Forest Ecosystems, 6, 30.

Heino J, Grönroos M (2017) Exploring species and site contributions to beta diversity in stream insect assemblages. Oecologia, 183, 151–160.

Hernández-Rodríguez CS, Moreno-Martí S, Almecija G, Christmon K, Johnson JD, Ventelon M, vanEngelsdorp D, Cook SC, González-Cabrera J (2022) Resistance to amitraz in the parasitic honey bee mite *Varroa destructor* is associated with mutations in the β-adrenergic-like octopamine receptor. Journal of Pest Science, 95, 1179–1195.

Huang H, Wu WX, Lü JB, Xu YH, Fan JZ, Wu JS (2025) Ecological niche and interspecific association of dominant tree species in a *Machilus* and *Phoebe* forest in Jiande, Zhejiang Province. Journal of Zhejiang A&F University, 42, 329−338. (in Chinese with English abstract) [黄浩, 吴文骁, 吕江波, 徐永宏, 范建忠, 吴家森 (2025) 浙江建德楠木林优势树种生态位及种间联结性. 浙江农林大学学报, 42, 329–338.]

Hubbell SP, Borda-de-Água L (2004) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography: Reply. Ecology, 85, 3175–3178.

Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. Global Ecology and Biogeography, 23, 1324–1334.

Legendre P, Borcard D (2018) Box–Cox-chord transformations for community composition data prior to beta diversity analysis. Ecography, 41, 1820–1824.

Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR (2005) Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. Ecological Monographs, 75, 435–450.

Legendre P, De Cáceres M (2013) Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. Ecology Letters, 16, 951–963.

Levins R (1968) Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations. Princeton University Press, Princeton.

Liang JC, Ding ZF, Lie GW, Zhou ZX, Zhang ZX, Hu HJ (2023) Patterns and drivers of phylogenetic diversity of seed plants along an elevational gradient in the central Himalayas. Global Ecology and Conservation, 47, e02661.

Lin SX, Fan CY, Wang J, Zhang CY, Zhao XH, von Gadow K (2024) Chronic anthropogenic disturbance mediates the biodiversity–productivity relationship across stand ages in a large temperate forest region. Journal of Applied Ecology, 61, 502–512.

Liu LX (2012) Study on the Plant Biodiversity and Ecosystem Service Functions Evaluation of Forest Ecosystem in Xiaoxing'an Mountains. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [刘林馨 (2012) 小兴安岭森林生态系统植物多样性及生态服务功能价值研究, 博士学位论文. 东北林业大学, 哈尔滨.]

Luo WX, Kim HS, Zhao XH, Ryu D, Jung I, Cho H, Harris N, Ghosh S, Zhang CY, Liang JJ (2020) New forest biomass carbon stock estimates in Northeast Asia based on multisource data. Global Change Biology, 26, 7045–7066.

López-Delgado EO, Winemiller KO, Villa-Navarro FA (2020) Local environmental factors influence beta-diversity patterns of tropical fish assemblages more than spatial factors. Ecology, 101, e02940.

Martín-Devasa R, Jiménez-Valverde A, Leprieur F, Baselga A, Gómez-Rodríguez C (2024) Dispersal limitation shapes distance-decay patterns of European spiders at the continental scale. Global Ecology and Biogeography, 33, e13810.

Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jørgensen PM, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. Ecology Letters, 16, 151–157.

Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. Journal of Biogeography, 26, 867–878.

Niskanen AKJ, Heikkinen RK, Väre H, Luoto M (2017) Drivers of high-latitude plant diversity hotspots and their congruence. Biological Conservation, 212, 288–299.

Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Stevens M HH (2014) Vegan: Community Ecology Package. R Pac kage Version 1.9-25. https://CRAN.R-project.org/package =vegan. (accessed on 2025-05-15)

Podani J, Ricotta C, Schmera D (2013) A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data.

Ecological Complexity, 15, 52–61.
Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. Oikos, 120, 1625–1638.
Rodríguez-Lozano P, Lobera G, Pardo I, García L, Garcia C (2023) Conservation of temporary streams: The relevance of spatiotemporal variation in beta diversity. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 33, 1014–1027.
Schellenberger Costa D, Gerschlauer F, Kiese R, Fischer M, Kleyer M, Hemp A (2018) Plant niche breadths along environmental gradients and their relationship to plant functional traits. Diversity and Distributions, 24, 1869–1882.
Si XF, Zhao YH, Chen CW, Ren P, Zeng D, Wu LB, Ding P (2017) Beta-diversity partitioning: Methods, applications and perspectives. Biodiversity Science, 25, 464–480. (in Chinese with English abstract) [斯幸峰, 赵郁豪, 陈传武, 任鹏, 曾峋, 吴玲兵, 丁平 (2017) Beta多样性分解: 方法、应用与展望. 生物多样性, 25, 464–480.]
Socolar JB, Gilroy JJ, Kunin WE, Edwards DP (2016) How should beta-diversity inform biodiversity conservation? Trends in Ecology & Evolution, 31, 67–80.
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.
Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. Ecography, 30, 3–12.
Tan LZ, Fan CY, Zhang CY, Zhao XH (2019) Understanding and protecting forest biodiversity in relation to species and local contributions to beta diversity. European Journal of Forest Research, 138, 1005–1013.
Tetetla-Rangel E, Dupuy JM, Hernández-Stefanoni JL, Hoekstra PH (2017) Patterns and correlates of plant diversity differ between common and rare species in a neotropical dry forest. Biodiversity and Conservation, 26, 1705–1721.
Venter O, Sanderson EW, Magrach A, Allan JR, Beher J, Jones KR, Possingham HP, Laurance WF, Wood P, Fekete BM, Levy MA, Watson JEM (2016) Global terrestrial human footprint maps for 1993 and 2009. Scientific Data, 3, 160067.
Wang JJ, Legendre P, Soininen J, Yeh CF, Graham E, Stegen J, Casamayor EO, Zhou JZ, Shen J, Pan FY (2020) Temperature drives local contributions to beta diversity in mountain streams: Stochastic and deterministic processes. Global Ecology and Biogeography, 29, 420–432.
Wang XG, Wiegand T, Anderson-Teixeira KJ, Bourg NA, Hao ZQ, Howe R, Jin GZ, Orwig DA, Spasojevic MJ, Wang SZ, Wolf A, Myers JA (2018) Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests. Global Ecology and Biogeography, 27, 581–592.
Weiher E, Keddy PA (1995) The assembly of experimental wetland plant communities. Oikos, 73, 323.
Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecological Monographs, 30, 279–338.
Xie ZJ, Zhang J, Zhao YH, Xing DL, Wu YG, Lux J, Chang L, Lu KL, Sun X, Wu DH, Scheu S (2025) Taxonomic and functional β-diversity of Collembola across elevational and seasonal gradients on a temperate mountain. Geoderma, 458, 117322.
Yao J, Huang JH, Ding Y, Xu Y, Xu H, Zang RG (2021) Ecological uniqueness of species assemblages and their determinants in forest communities. Diversity and Distributions, 27, 454–462.
Yao J, Huang JH, Zang RG (2023) Alpha and beta diversity jointly drive the aboveground biomass in temperate and tropical forests. Ecology and Evolution, 13, e10487.
Zhao FF, Hao MH, Fan CY, Wang J, Lin SX, Zhao XH, Cheng YX, von Gadow K, Zhang CY (2025) Reduced soil moisture caused by human disturbance mediates the biodiversity effects on ecosystem multifunctionality across stand ages in the temperate forests of North-Eastern China. Global Ecology and Conservation, 62, e03789.
Zhao FF, Hao MH, Yue QM, Lin SX, Zhao XH, Zhang CY, Fan XH, von Gadow K (2024) Community diversity and composition affect ecosystem multifunctionality across environmental gradients in boreal and temperate forests. Ecological Indicators, 159, 111692.

(责任编委: 陈圣宾　责任编辑: 黄祥忠)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (4): 25435, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2025435
cstr: 32101.14.biods.2025435

•研究报告•

基于红外相机的西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区鸟兽多样性及代表性物种的季节性空间利用特征

张同[1#], 梁力文[2#], 王长剑[3,4], 舒服[1], 王璐[5], 郭泽光[2], 卓玛曲珍[6], 钱芊[2], 蒋安莉[2], 敖俊杰[1], 彭兴文[1], 伍小刚[2,7], 向左甫[3], 郭克疾[1,3*], 廖梓延[2,7*]

1. 国家林业和草原局中南调查规划院, 长沙 410014; 2.中国科学院成都生物研究所青藏高原生物多样性保护国家林业和草原局重点实验室, 成都 610213; 3. 中南林业科技大学, 长沙 410004; 4. 湖南省农林工业勘察设计研究院有限公司, 长沙 410004; 5. 中国林业科学研究院生态保护与修复研究所, 北京 100091; 6. 芒康县林业和草原局, 西藏昌都 854000; 7. 芒康生物多样性与生态监测站, 西藏昌都 854000

摘要: 摸清生物多样性本底是落实以国家公园为主体的自然保护地体系建设的重要基础。为明确西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区鸟类和兽类多样性现状及其季节性分布特征, 我们于2021年12月至2025年7月在保护区及周边地区布设122台红外相机开展连续监测。野外监测共记录到兽类4目12科26种, 鸟类8目18科51种, 其中包含6种国家一级重点保护野生动物和20种国家二级重点保护野生动物。6种国家一级重点保护野生动物为豹(*Panthera pardus*)、林麝(*Moschus berezovskii*)、马麝(*M. chrysogaster*)、滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*) 、斑尾榛鸡(*Tetrastes sewerzowi*)和黄喉雉鹑(*Tetraophasis szechenyii*)。相对多度较高的兽类为毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、灰尾兔(*Lepus oiostolus*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)、猕猴(*Macaca mulatta*)和赤狐(*Vulpes vulpes*); 鸟类为血雉(*Ithaginis cruentus*)、白马鸡(*Crossoptilon crossoptilon*)和黄喉雉鹑。在此基础上, 基于监测数据的完整性与代表性, 我们选取了赤狐、中华鬣羚、滇金丝猴、白马鸡和血雉5种代表性物种, 采用单季节占域模型分析了其季节性空间分布差异。结果表明, 不同物种在不同季节的占域率存在明显差异, 四季平均占域率最高的是赤狐(ψ = 0.64), 其次为中华鬣羚(ψ = 0.44)、滇金丝猴(ψ = 0.43)和白马鸡(ψ = 0.43), 血雉的占域率相对较低(ψ = 0.41)。总体来看, 各物种的季节性空间利用模式具有明显的物种特异性, 其变化与植被条件、地形特征及水源可达性等多种环境因子相关。本研究揭示了西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区鸟兽多样性现状, 并阐明了部分代表性大中型兽类和地栖性鸟类的季节性空间利用格局, 可为保护区的生物多样性保护与管理提供科学依据。

关键词: 西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区; 红外相机; 鸟兽多样性; 占域模型; 季节性空间利用

张同, 梁力文, 王长剑, 舒服, 王璐, 郭泽光, 卓玛曲珍, 钱芊, 蒋安莉, 敖俊杰, 彭兴文, 伍小刚, 向左甫, 郭克疾, 廖梓延 (2026) 基于红外相机的西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区鸟兽多样性及代表性物种的季节性空间利用特征. 生物多样性, 34, 25435. doi: 10.17520/biods.2025435; cstr: 32101.14.biods.2025435.

Zhang T, Liang LW, Wang CJ, Shu F, Wang L, Guo ZG, Zhuomaquzhen, Qian Q, Jiang AL, Ao JJ, Peng XW, Wu XG, Xiang ZF, Guo KJ, Liao ZY (2026) Camera-trap–based assessment of bird and mammal diversity and seasonal occupancy patterns of representative species in the Mangkang Yunnan Snub-nosed Monkey National Nature Reserve, Xizang, China. Biodiversity Science, 34, 25435. doi: 10.17520/biods.2025435; cstr: 32101.14.biods.2025435.

Camera-trap–based assessment of bird and mammal diversity and seasonal occupancy patterns of representative species in the Mangkang Yunnan Snub-nosed Monkey National Nature Reserve, Xizang, China

收稿日期 Received: 2025-11-03; 接受日期 Accepted: 2026-02-19
基金项目: 西藏自治区科技计划项目(XZ202601ZY0203)、西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区生态保护体系建设补助资金生物多样性监测工程(GZFCG2022-7627)、西藏东部金钱豹及其主要猎物种群的多度、分布和栖息地研究(2020LC-3-04)、怒江流域西藏段陆生生态调查项目(G02514)、国家自然科学基金(32571938)和四川省自然科学基金(2025ZNSFSC1024) Supported by the Science and Technology Projects of Xizang Autonomous Region, China (XZ202601ZY0203), Biodiversity Monitoring Project under the Ecological Protection System Construction Program of the Mangkang Yunnan Snub-nosed Monkey National Nature Reserve, Xizang (GZFCG2022-7627), Project on Population Abundance, Distribution and Habitat of the Leopard and Its Main Prey Species in Eastern Xizang (2020LC-3-04), Terrestrial Ecosystem Survey Project in the Xizang Section of the Nujiang River Basin (G02514), National Natural Science Foundation of China (32571938), and Natural Science Foundation of Sichuan Province (2025ZNSFSC1024)
共同第一作者 Co-first authors
* 共同通讯作者 Co-corresponding authors. E-mail: guokeji@126.com; liaozy@cib.ac.cn

Tong Zhang[1#], Liwen Liang[2#], Changjian Wang[3,4], Fu Shu[1], Lu Wang[5], Zeguang Guo[2], Zhuomaquzhen[6], Qian Qian[2], Anli Jiang[2], Junjie Ao[1], Xingwen Peng[1], Xiaogang Wu[2,7], Zuofu Xiang[3], Keji Guo[1,3*], Ziyan Liao[2,7*]

1 *Central South Survey and Planning Institute, National Forestry and Grassland Administration, Changsha 410014, China*
2 *Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Biodiversity Conservation on the Qinghai-Xizang Plateau, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610213, China*
3 *Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China*
4 *Hunan Agriculture and Forestry Industry Survey, Planning and Design Institute Co., Ltd., Changsha 410004, China*
5 *Institute of Ecological Conservation and Restoration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*
6 *Forestry and Grassland Administration of Mangkang County, Changdu, Xizang 854000, China*
7 *Mangkang Biodiversity and Ecological Monitoring Station, Changdu, Xizang 854000, China*

ABSTRACT

Aims: Establishing biodiversity baselines is essential for supporting the development of China's protected area system with national parks as the mainstay. This study aims to document bird and mammal diversity in the Mangkang Yunnan Snub-nosed Monkey National Nature Reserve, Xizang and to examine the seasonal spatial occupancy patterns of selected representative species based on long-term camera trapping.

Methods: From December 2021 to July 2025, a total of 122 infrared camera traps were deployed across the reserve and adjacent areas for continuous wildlife monitoring. We summarized species richness and relative abundance for all detected birds and mammals. Based on data completeness and representativeness, we selected five representative species—*Vulpes vulpes*, *Capricornis milneedwardsii*, *Rhinopithecus bieti*, *Crossoptilon crossoptilon*, and *Ithaginis cruentus*—for single-season occupancy modeling to evaluate seasonal differences in spatial occupancy habitat use.

Results: The survey recorded 26 species of mammals (12 families, 4 orders) and 51 bird species (18 families, 8 orders). Six species were listed as Class I nationally protected species in China—*Panthera pardus*, *Moschus berezovskii*, *M. chrysogaster*, *Rhinopithecus bieti*, *Tetrastes sewerzowi*, and *Tetraophasis szechenyii*—and 20 species were listed as Class II nationally protected species. Among mammals, *Elaphodus cephalophus*, *Lepus oiostolus*, *Capricornis milneedwardsii*, *Macaca mulatta*, and *Vulpes vulpes* showed the highest relative abundance. Among birds, *Ithaginis cruentus*, *Crossoptilon crossoptilon*, and *Tetraophasis szechenyii* were dominant. Occupancy probabilities differed significantly among species and seasons. *Vulpes vulpes* showed the highest mean annual occupancy (ψ = 0.64), followed by *Capricornis milneedwardsii* (ψ = 0.44), *Rhinopithecus bieti* (ψ = 0.43), and *Crossoptilon crossoptilon* (ψ = 0.43), whereas *Ithaginis cruentus* exhibited relatively lower occupancy (ψ = 0.41).

Conclusions: Seasonal spatial use patterns differed substantially among species, indicating strong species-specific responses. These variations were associated with various environmental factors, including vegetation conditions, topographic features, and water availability. This study provides a comprehensive assessment of bird and mammal diversity in the reserve and clarifies the seasonal spatial occupancy patterns of selected representative large- and medium-sized mammals and ground-dwelling birds, providing a solid scientific basis for biodiversity conservation planning and adaptive management within the reserve.

Key words: Mangkang Yunnan Snub-nosed Monkey National Nature Reserve, Xizang; camera trapping; bird and mammal diversity; occupancy model; seasonal occupancy patterns

生物多样性是维系森林生态系统稳定性与人类福祉的关键基础。面对全球生物多样性持续丧失的严峻形势，准确获取区域生物多样性本底数据对于制定科学的保护策略、评估生态系统服务功能以及支撑国家公园体系建设具有重要意义(Mi et al., 2021)。《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》提出到2030年实现"30 × 30"保护目标，即保护至少30%的陆地与海洋区域，这对各国生物多样性基线调查和长期监测提出了更高要求。我国正在积极推进以国家公园为主体的自然保护地体系建设，而系统开展生物多样性本底调查正是落实这一体系建设的重要基础工作之一(Wang et al., 2020)。

红外相机技术是一种基于动物体表热量变化自动触发的野生动物调查方法，能够连续记录动物的出现信息。由于其功耗低、造型小巧、影像质量较高以及对恶劣环境的耐受性能强等优势，红外相机尤其适用于在复杂地形和偏远区域开展中长期的野生动物监测工作(肖治术等, 2022)。相较于样线法、样点法、痕迹记录和陷阱捕捉等传统调查方法，红外相机技术作为一种非侵入式(non-invasive)监测手段，对野生动物造成的影响和伤害更小，且对数量较少或警惕性较强的大中型兽类和地栖性鸟类

具有较高的记录效率, 能够长期稳定地获取野生动物组成及其时空分布信息(Fournier, 2023)。近年来, 在我国大量保护地中, 红外相机技术已与传统调查方法相结合, 纳入到保护区的大中型兽类与地栖性鸟类监测系统之中(李晟等, 2014), 并通过统一最小监测时长和空间布设方案(肖治术等, 2014), 逐步形成标准化的野生动物资源监测方法, 为保护地生物多样性评估与管理决策提供基础数据支持。

占域模型(occupancy model)最早由MacKenzie等(2002)提出, 旨在解决野生动物调查中由于不完全检测导致的观测偏差问题。该模型通过将物种的真实出现状态与调查过程中的观测结果相分离, 在考虑探测不完全性的前提下, 对物种在采样单元中的占用状态进行概率估计, 从而反映物种对研究区域空间的利用情况。占域模型使用占域率(occupancy rate, ψ)来估算样点被目标物种所占据的概率, 而探测率(detection probability, p)则定义为在物种真实存在于采样单元的条件下, 于单次调查中被调查方法所记录到的概率, 用于刻画调查方法和环境条件对物种记录过程的影响。占域模型基于重复调查形成的历史数据, 利用物种在一定时期内出现/缺席的观测记录, 对占域率和探测率进行最大似然估计(万雅琼等, 2017)。由于红外相机可在野外长期连续布设, 同一地点在不同时间获得的观测记录可视作重复调查。因此, 占域模型可用于估计红外相机观测到的物种的占域率, 并分析其空间占据(或利用)与环境协变量之间的关系(肖文宏等, 2019; Kely et al., 2021; Weng et al., 2022)。该方法已广泛应用于大中型兽类和鸟类的空间利用、人为干扰影响及生态位关系等研究领域(黄小龙等, 2024; 龚翠凤等, 2025)。

西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区(以下简称芒康保护区)是青藏高原东南缘重要的生物多样性保护区域之一, 地处横断山脉向青藏高原过渡地带, 具有复杂的地形地貌和显著的垂直气候梯度(向左甫等, 2013; 李明和向左甫, 2016; 李慧等, 2018)。该区域连接藏东南、川西及滇西北, 是多种动植物区系交汇的重要生态节点, 对维系区域生物多样性格局及物种基因交流具有重要意义。作为国家级自然保护区, 芒康保护区以滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)等珍稀濒危物种保护为核心(钱天陆等, 2022; 周维等, 2022; 李保国等, 2024; 石小倩等, 2025), 同时孕育了较为丰富的鸟类和兽类多样性。然而, 由于该区域地形地势复杂, 野外调查难度大, 关于芒康保护区的野生动物本底调查及生物多样性研究相对匮乏。已有研究多集中于少数旗舰或重点保护物种的生态行为(肖文等, 2005; 向左甫等, 2011), 除杨士剑等(2005)对该区域滇金丝猴种群的研究以及石胜超等(2022)的两栖爬行动物多样性调查外, 截至目前, 尚缺乏针对鸟兽群落多样性格局及其空间利用特征的系统研究。

为明确芒康保护区鸟类和兽类多样性现状及其季节性分布特征, 本研究利用红外相机对其兽类和鸟类进行监测, 旨在: (1)系统评估芒康保护区鸟兽多样性特征; (2)基于占域模型分析代表性物种的季节性空间利用模式, 为保护区管理与野生动物保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

芒康保护区(98°20′–98°59′ E, 28°48′–29°40′ N)位于西藏自治区昌都市芒康县境内, 原名西藏红拉山自然保护区, 1986年批准设立为县级自然保护区, 1993年晋升为自治区级自然保护区, 2003年晋升为国家级自然保护区(徐志高, 2012)。保护区总面积约1,789 km^2, 其中核心区829 km^2, 实验区487 km^2, 缓冲区473 km^2。该保护区整体海拔在3,500–4,500 m之间, 由于河流强烈下切, 地形破碎, 高差悬殊, 呈现出山高、谷深、坡陡的典型特征, 裸露岩壁与谷底原始森林交错镶嵌。受来自印度洋孟加拉湾的西南季风和来自太平洋的东南季风影响, 具有典型山地气候特征, 冬季温暖干燥, 夏季降水较多(余奇等, 2015)。保护区内主要水系为金沙江及澜沧江部分支流, 同时214国道沿南北方向穿过缓冲区。保护区保存有阔叶林、针阔混交林等多种森林类型, 拥有维管植物79科235属447种, 脊椎动物19目39科158种(杨士剑等, 2005)。已有零散调查和历史记录显示, 该区域动物资源丰富, 包括滇金丝猴、斑尾榛鸡(*Tetrastes sewerzowi*)等多种珍稀物种, 并分布有多种具高原和山地特征的鸟类与兽类物种, 但其群落组成特征及空间分布格局仍缺乏系统研究。作为横断山脉腹地的重要生物多样性热点区域之一,

芒康保护区的鸟兽多样性具有极高的保护和研究价值。

1.2 红外相机布设方案

将芒康保护区划分为1 km × 1 km的网格, 共计1,659个。在实际布设过程中, 受高海拔山区地形起伏大、道路稀少、局部区域通达性差等客观条件限制, 难以在所有网格内均匀布设相机。因此, 本研究根据代表性生境优先的布设策略, 优先选取滇金丝猴潜在活动频繁且具备实际可达条件的网格进行布设, 原则上保证每个被选网格内至少布设1台相机。从2021年12月至2025年7月, 于保护区及其周边地区持续开展红外相机监测。监测期间经过相机增添、删减, 共135台相机参与监测, 覆盖100个网格, 其中保护区有71个, 覆盖率为4.2%。尽管未实现对所有网格的均匀覆盖, 但所选网格能够代表保护区内主要生境类型及野生动物活动热点区域, 可为区域尺度鸟兽多样性调查及代表性物种空间利用分析提供数据支撑。

参照《生物多样性观测技术导则——红外相机技术(HJ710.15—2023)》, 将红外相机布设在兽道、水源等野生动物经常出没的地点或具有动物痕迹处, 固定位点在附近树干上距离地面0.3–0.8 m高处, 清理相机前方障碍物, 保证相机视角清晰无遮挡。拍摄模式设置为连拍3张照片并录制10 s视频, 灵敏度为中, 拍摄周期间隔设置为1 min。使用GPS记录相机坐标, 每6个月更换回收一次储存卡和电池。监测期间损坏相机3台、丢失相机10台, 最终回收122台相机, 其中核心区29台、缓冲区38台、实验区27台、保护区周边28台(图1)。

1.3 数据处理

拍摄到的图像和视频按照相机编号分类并进行物种鉴定, 兽类分类系统参考《中国兽类名录(2024版)》(魏辅文等, 2025), 鸟类分类系统参考《中国鸟类分类和分布名录》(第四版) (郑光美, 2023); 濒危等级参考IUCN红色名录(https://www.iucnredlist.org/), 保护等级参考2021年调整发布的《国家重点保护野生动物名录》(https://www.forestry.gov.cn/c/www/gkzfwj/272561.jhtml)和《有重要生态、科学、社会价值的陆生野生动物名录》(https://www.forestry.gov.cn/c/www/gkzfwj/509750.jhtml)。使用R软件的camtrapR包整理和统计红外相机照片和视频数据

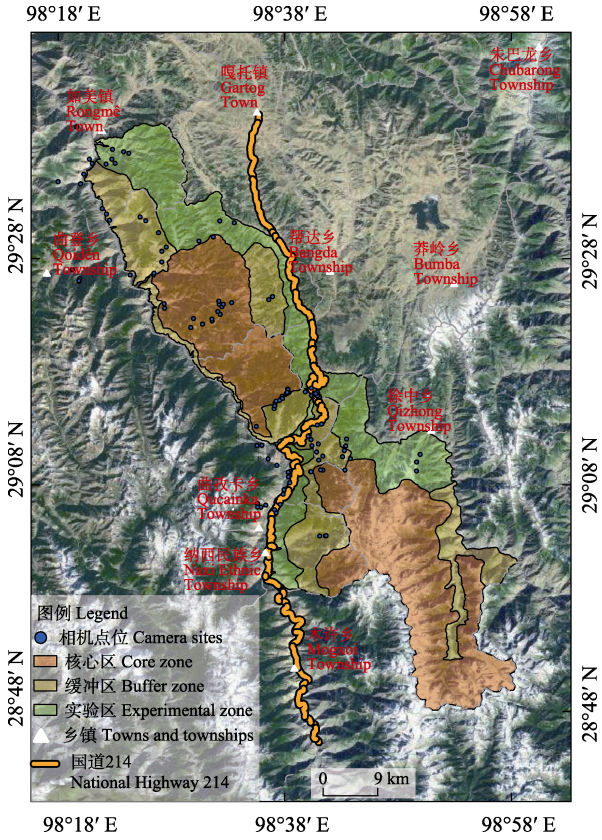


图1 西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区红外相机布设位点

Fig. 1 Camera trap sites in the Mangkang Yunnan Snub-nosed Monkey National Nature Reserve, Xizang

(Niedballa et al., 2016)。

记录到野生动物、牲畜或人类活动的照片或视频视作有效照片, 同一位点30 min内出现的同一物种照片或视频视作一张独立有效照片。一台相机持续工作24 h为一个相机工作日。统计各物种独立有效照片数, 计算各物种的相对多度指数(relative abundance index, *RAI*) (李晟等, 2014):

$$RAI_i = \frac{N_i}{D} \times 100 \quad (1)$$

其中, RAI_i为物种i的相对多度指数, N_i为物种i的独立有效照片数, D为总相机工作日。使用R软件的ggplot2包(Villanueva & Chen, 2019)绘制物种累计曲线图。

1.4 占域模型分析

鉴于环境因子对野生动物空间利用的影响具有明显的尺度依赖性, 本研究聚焦于保护区尺度的局地占域过程, 重点刻画了与资源可达性和生境异

质性直接相关的环境梯度。已有研究表明, 在该空间尺度下, 地形、水文条件及植被结构往往对物种占域具有更直接的解释力, 而宏观气候因子主要通过与海拔等地形梯度耦合间接影响物种分布(肖文宏等, 2019)。同时, 在选取气候相关因子作为协变量时, 因年均温和年降水量同海拔具有高度共线性, 故而舍弃(附录1)。因此, 最终选取海拔(elevation, elev)、坡度(slope)、坡向(aspect)、归一化植被指数(normalized difference vegetation index, NDVI)、距道路距离(distance to road, road_dist)和距水源距离(distance to water, water_dist) 6个环境变量作为影响占域率的协变量(徐新良, 2018; 龚翠凤等, 2025), 相关信息见附录2。其中, 道路包括国省县乡4级, 水源包括湖泊以及一级到五级河流, 利用ArcGIS距离分析功能获取距离水源和道路的距离。使用R软件的vegan包(Dixon, 2003)对所有协变量进行*Z*-score标准化处理, 然后使用R软件的car包对所有样点的协变量进行方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)检验(Fox & Weisberg, 2019), 当VIF ≥ 5时认为协变量之间具有较高的多重共线性。因本研究选用的6个协变量之间的多重共线性均较小于5 (elev: 4.76; slope: 1.87; aspect: 1.32; NDVI: 1.99; road_dist: 1.31; water_dist: 3.19), 故全部保留。

基于物种的观测数据量和政策关注度, 本研究从食肉类、有蹄类、灵长类和鸟类中分别选择了赤狐、中华鬣羚、滇金丝猴、白马鸡和血雉5个代表种进行占域模型分析。为保证占域模型参数估计的可靠性, 仅选取在单个季节内累计工作时间不少于60 d的红外相机用于分析(Linkie et al., 2013), 最终共有44台相机被纳入模型。以每30 d作为一个调查单元(survey occasion), 在每个季节内构建重复调查序列。其中, 春季(3–5月)、夏季(6–8月)和秋季(9–11月)均包含9个调查单元; 冬季(12月至次年2月)由于工作相机数量较多, 监测时长额外增加60天, 共包含11个调查单元。针对同一相机位点, 将不同年份中属于同一季节的调查单元进行合并处理, 以构建季节尺度上的监测历史。若某一相机位点在某一调查单元(30 d)内至少记录到一次目标物种, 则该调查单元记为“1”, 否则记为“0”。由此形成以相机位点为行、调查单元为列的0/1监测历史矩阵用于后续占域模型分析。

根据选定的6个环境协变量, 本研究仅针对物种占域率构建候选模型, 并未对探测率引入环境协变量进行建模。该处理主要基于以下考虑: 受高山地区地形可达性及红外相机布设与维护条件限制, 不同样点相机的起始监测时间和有效工作时长差异较大, 导致单季节内重复调查次数有限、探测历史较为稀疏, 难以支持同时对占域率和探测率进行稳健估计。在此条件下, 将探测率视为常数, 仅对占域率进行建模有助于降低模型复杂度, 避免因数据不足导致的参数估计不稳定。在上述前提下, 基于6个环境协变量构建所有单因子和双因子的占域候选模型, 使用R软件的unmarke包(Fiske & Chandler, 2011)完成建模。计算各模型的赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)值和模型权重(AIC weight), 基于AIC值对模型进行排序, 与最小AIC值模型差值不超过2的模型被视作等效模型(McShea et al., 2009)。使用R软件的MuMI包(Bartoń, 2025)对等效模型进行平均, 计算各物种单季节的加权平均占域率, 并进一步计算环境协变量在所有模型中的权重之和及其回归系数(regression coefficient, β)的平均估计值与标准误(SE)。在模型平均结果的解释中, 本研究依据协变量的β平均估计值及其SE评估其统计支持强度: 当β的绝对值小于其SE, 或其95%置信区间跨越0时, 认为该协变量对物种占域率的影响在统计上缺乏显著支持; 对于在模型中具有较高权重但β估计值不稳定的协变量, 则将其视为潜在影响因子, 而非对占域率具有明确正向或负向效应的驱动变量, 在结果解释与生态学推断中应谨慎对待。使用R软件的AICcmodav包(Mazerolle, 2023)对模型拟合效果进行检验, 进行1,000次参数化卡方检验(MacKenzie & Royle, 2005), 计算模型的卡方值、*P*值及ĉ值(c-hat), 作为评估模型拟合优度的依据。

2 结果

2.1 鸟兽多样性监测结果

红外相机累积工作日为46,068天, 共获得独立有效照片21,031张, 其中兽类15,155张, 鸟类2,703张, 其他类群物种9张, 人类和牲畜活动3,067张, 无法识别物种97张, 分别占独立有效照片总数的72.06%、12.85%、0.04%、14.58%和0.46%。122台

相机中，有28台位于保护区周边地区，拍摄到的物种在保护区内同样被监测到。物种累积曲线显示，相机累计工作量达到20,000天时物种数还未趋近渐近线，仍有小幅上升趋势，这可能是由于后续增添相机位点所致(图2)。

共鉴定出兽类26种，隶属4目12科；鸟类51种，隶属8目18科(附录3)。共记录国家一级重点保护野生动物6种，分别为豹(*Panthera pardus*)、林麝(*Moschus berezovskii*)、马麝(*M. chrysogaster*)、滇金丝猴、斑尾榛鸡和黄喉雉鹑(*Tetraophasis szechenyii*)；国家二级重点保护野生动物20种，包括狼(*Canis lupus*)、赤狐(*Vulpes vulpes*)、猞猁(*Lynx lynx*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)、白马鸡(*Crossoptilon crossoptilon*)、勺鸡(*Pucrasia macrolopha*)、血雉(*Ithaginis cruentus*)等。在IUCN红色名录中被评估为濒危(EN)等级的物种有2种，为林麝和滇金丝猴；易危(VU)等级有5种，分别为豹、亚洲黑熊(*Ursus thibetanus*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)、中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)和水鹿(*Rusa unicolor*)；近危(NT)等级有3种，分别为香鼬(*Mustela altaica*)、毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)和斑尾榛鸡。兽类中相对多度最高的3种分别为毛冠鹿、灰尾兔(*Lepus oiostolus*)和中华鬣羚；鸟类中相对多度最高的3种分别为血雉、白马鸡和黄喉雉鹑。

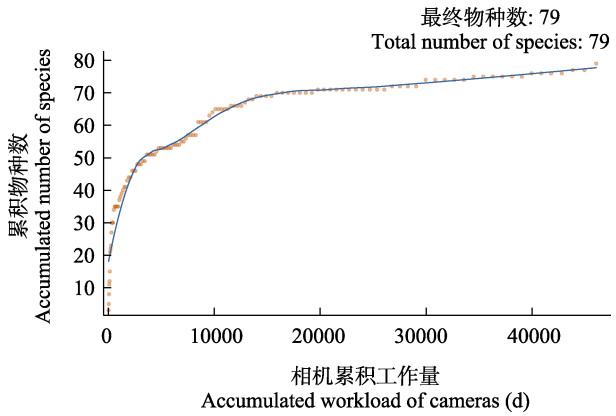


图2　物种累积曲线。随着相机累计工作量的增加，识别到的物种数逐渐增加；每个点代表一台相机，曲线为平滑拟合结果。

Fig. 2　Species accumulation curves. As cumulative camera effort increased, the number of detected species gradually increased; each point represents one camera, and the curve indicates result of the smoothed fitted.

2.2　代表性物种的空间利用情况

除中华鬣羚的冬季模型外，其余物种的所有季节模型*P*值均大于0.05，显示模型拟合良好，ĉ值均接近于1，显示无过度离散或过度欠离散情况(附录4)。5种动物中，赤狐的平均占域率最高(ψ = 0.64)，且其春季占域率最高(ψ = 0.79)，夏季与秋季占域率基本持平(ψ = 0.55)，冬季占域率略有上升(ψ = 0.65)；中华鬣羚的占域率季节性波动不大，处于0.41–0.47之间；滇金丝猴除夏季占域率较低(ψ = 0.29)外，春季和秋季占域率接近(ψ = 0.45)，冬季占域率略有上升(ψ = 0.53)；白马鸡春季占域率最高(ψ = 0.58)，夏(ψ = 0.50)、秋(ψ = 0.46)季占域率相近，冬季占域率较低(ψ = 0.20)；血雉夏季占域率最高(ψ = 0.61)，春季其次(ψ = 0.46)，秋季(ψ = 0.30)和冬季(ψ = 0.28)占域率较低(图3；附录5)。

不同物种在不同季节中所支持的高权重环境

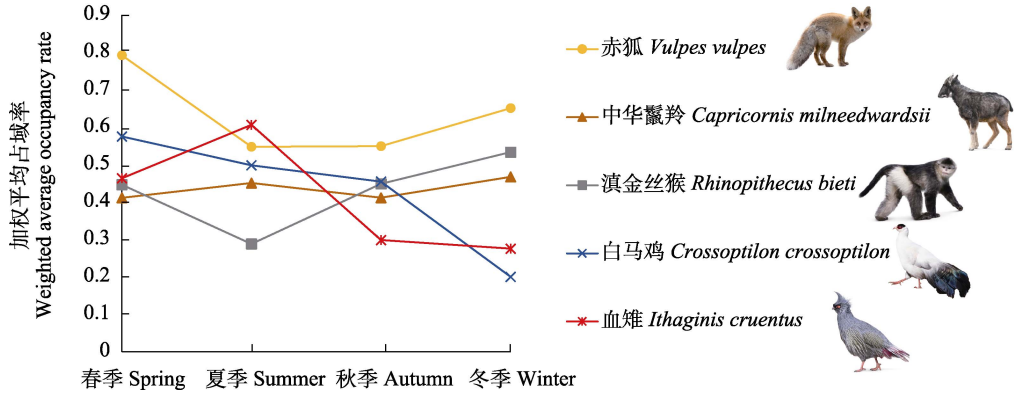


图3　各物种占域率的季节性变化。占域率为等效模型的加权平均值，春季、夏季、秋季、冬季分别为3–5月、6–8月、9–11月、12月至次年2月。

Fig. 3　Seasonal variation in species occupancy rates (presented as model-averaged weighted estimates across quarters defined as spring (Mar.–May), summer (Jun.–Aug.), autumn (Sept.–Nov.), and winter (Dec.–Feb.))

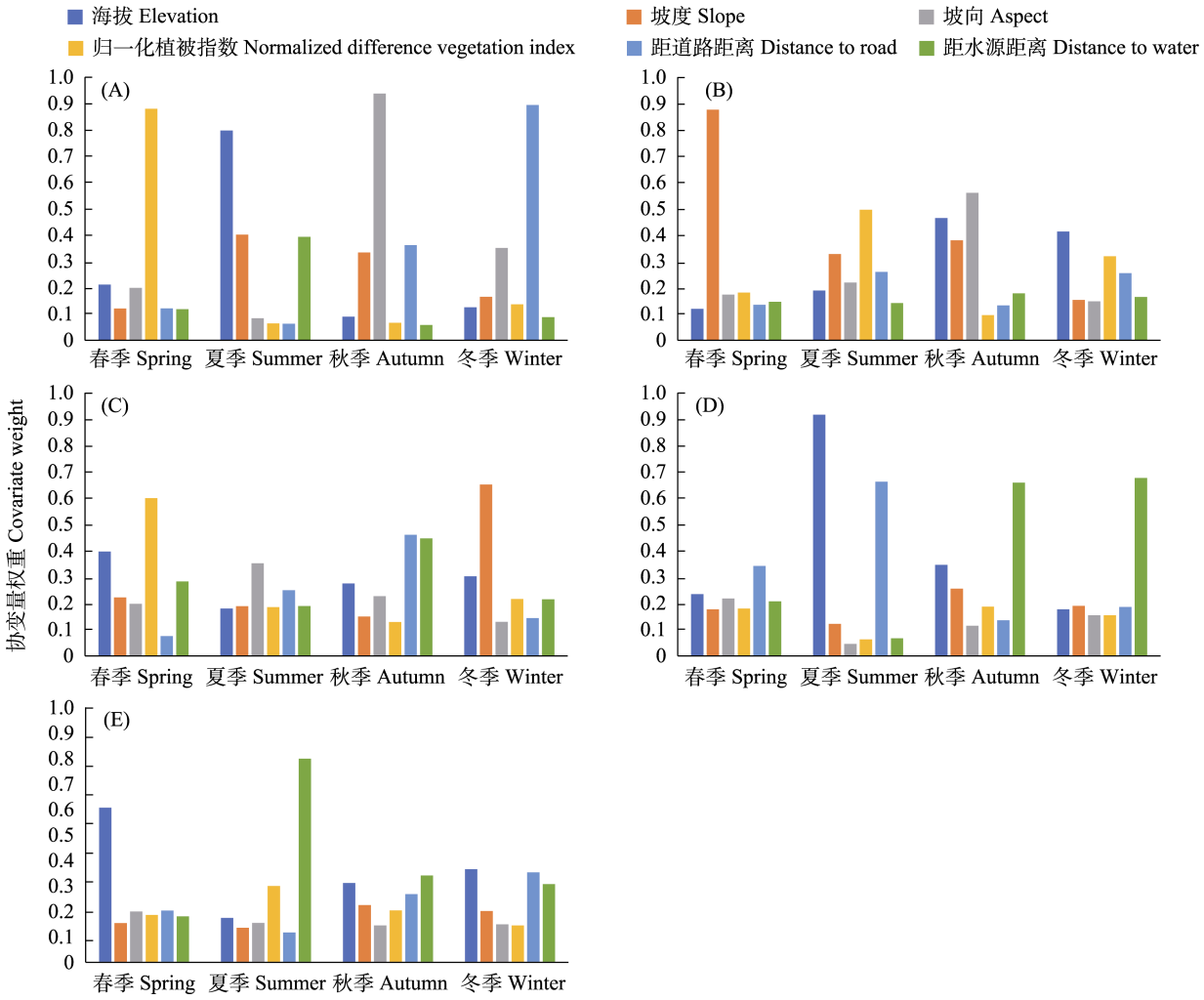


图4　5个代表性物种基于占域模型的各协变量权重的季节性变化。(A)赤狐; (B)中华鬣羚; (C)滇金丝猴; (D)白马鸡; (E)血雉。
Fig. 4　Seasonal variation in the weights of covariates derived from occupancy models for five representative species. (A) *Vulpes vulpes*; (B) *Capricornis milneedwardsii*; (C) *Rhinopithecus bieti*; (D) *Crossoptilon crossoptilon*; (E) *Ithaginis cruentus*.

协变量存在显著差异(图4)。对于赤狐, 春夏秋冬四季模型权重最高的环境变量分别为NDVI (AIC weight = 0.88)、海拔(AIC weight = 0.80)、坡向(AIC weight = 0.94)和距道路距离(AIC weight = 0.89); 中华鬣羚除春季模型显示权重最高的环境变量为坡度(AIC weight = 0.88)外, 其余季节模型的变量权重无明显较高者; 滇金丝猴春季NDVI (AIC weight = 0.60)和冬季坡度(AIC weight = 0.65)为相对较高权重变量, 夏、秋季模型无明显较高权重变量; 白马鸡春季无明显较高权重变量, 夏季最高权重变量为海拔(AIC weight = 0.92), 其次为距道路距离(AIC weight = 0.66), 秋冬季相对较高权重变量均为距水源距离(秋季: AIC weight = 0.66; 冬季: AIC weight = 0.68); 血雉春季相对较高权重变量为海拔(AIC weight = 0.61), 夏季最高权重变量为距水源距离(AIC weight = 0.80), 秋冬季无明显较高权重变量(图4; 附录5)。

在模型平均结果中, 不同环境协变量对各物种占域率的效应方向及其统计支持程度表现出明显的季节性差异, 且部分物种的β估计值存在不稳定性。除血雉外, 其余4个物种的多数协变量在不同季节中的效应方向存在变化。从统计支持角度看, 多数协变量的β估计值的绝对值小于其标准误, 整体统计支持有限。尽管部分协变量在特定物种和季节组合下表现出统计显著性, 但多为局部效应, 缺乏跨季节一致性(附录6)。具体而言, 对于赤狐, NDVI在春、冬两季的β估计值为负, 距道路距离在春、秋、冬三季呈负向估计, 但上述效应均未获得稳定的统

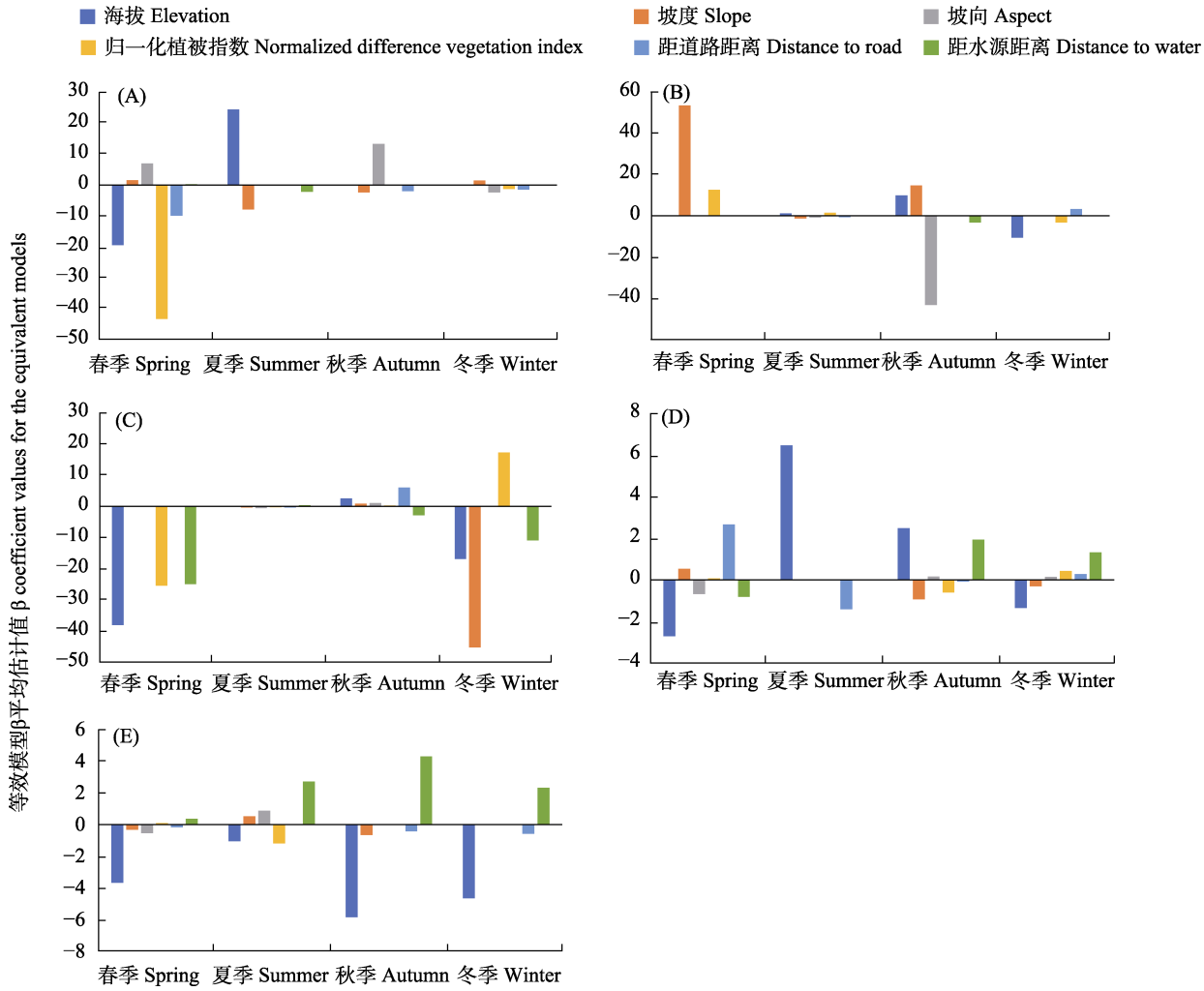


图5　5个代表性物种协变量对占域率的β平均估计值。(A)赤狐; (B)中华鬣羚; (C)滇金丝猴; (D)白马鸡; (E)血雉。
Fig. 5　Average estimated β coefficients of covariates on occupancy rates for five representative species. (A) *Vulpes vulpes*; (B) *Capricornis milneedwardsii*; (C) *Rhinopithecus bieti*; (D) *Crossoptilon crossoptilon*; (E) *Ithaginis cruentus*.

计支持; 海拔、坡度、坡向及距水源距离的β估计值在不同季节间存在波动, 反映出明显的季节差异性。对于中华鬣羚, 坡向在夏、秋两季呈负向估计, 其余协变量在不同季节中的效应方向亦存在变化。对于滇金丝猴和白马鸡, 各环境协变量对占域率的β估计值在不同季节间均表现出一定差异, 但整体统计支持较弱(图5; 附录6)。

3　讨论

基于3年多的红外相机连续监测数据, 本研究系统评估了芒康保护区内鸟类和兽类的多样性特征及代表性物种的空间利用格局。结果表明, 该区域在青藏高原东南缘复杂地形与多样生境条件下具较高的鸟兽多样性水平(兽类26种, 鸟类51种)。先前研究对云南白马雪山国家级自然保护区南部(维西县境内与德钦县南部) (赵卫东等, 2016; 龙华等, 2017; 唐辉美, 2021; 扎巴都吉等, 2023)、兰坪云岭省级自然保护区(崔茂欢等, 2012, 2014)及云龙天池国家级自然保护区(胡箭, 2008; 李军杰等, 2023)的鸟兽多样性已有较多报道, 而针对芒康保护区的系统性鸟兽多样性研究相对缺乏, 本研究在一定程度上填补了该区域相关研究的空白。鸟兽物种的组成及其空间分布格局总体上可能受到地形起伏、植被类型差异和气候条件综合作用的影响, 这与山地生态系统中生物多样性分布受多重环境梯度共同制约的普遍规律一致(刘国华和傅伯杰, 2001)。芒康保护区在地理区位和植被气候特征上与白马雪山北部(德钦县境内)较为相似, 具有金沙江和澜沧江形

成的深切河谷, 植被以针阔混交林和高寒植被等为主, 降水量具有明显季风特征, 从而在一定程度上共享了白马鸡、岩羊(*Pseudois nayaur*)、水鹿和马麝等高山峡谷物种(提布等, 2021; 树雪花等, 2023)。同时, 芒康保护区还分布有猞猁、香鼬、喜马拉雅旱獭(*Marmota himalayana*)、斑尾榛鸡和黄喉雉鹑等区域代表性物种, 其在不同海拔带和生境类型中的分布差异, 反映出明显的生态位分化特征。总体而言, 从河谷到高山的多样生境组合为不同生态需求的鸟兽物种提供了空间分化利用的可能, 有助于维持较高的物种多样性水平。

占域模型结果揭示了代表性兽类和鸟类物种在空间利用上的季节性变化特征。受气温条件及食物资源可达性季节变化的影响, 部分山地动物在不同季节调整空间利用的现象已在相关研究中有所报道(Cavallini, 1996; Cagnacci et al., 2004)。本研究中, 不同物种在不同季节的占域率表现出明显差异, 反映出其空间分布对季节性环境变化的响应具有物种特异性。总体而言, 各物种的季节性空间利用变化并未呈现一致的空间响应模式, 而是与多种环境因子的综合作用相关。在此基础上, 各物种对环境协变量的响应模式亦存在明显差异。需要指出的是, 部分协变量在模型中的权重较高, 但其β估计值并未达到统计显著水平, 因此相关结果更可能反映其作为潜在影响因子的存在, 而非对占域率具有确定性的驱动作用。

就各个物种的具体空间响应模式而言, 赤狐在春季占域率相对较高, 且NDVI的β估计值为负, 但该效应并不显著, 表明其在不同季节的空间分布可能与植被条件变化有关(Cavallini, 1996; Cagnacci et al., 2004), 而不支持其占域率受NDVI的确定性影响。中华鬣羚的占域率季节性变动较小, 其空间分布对坡度等地形因子的响应相对稳定, 但各环境协变量的效应在统计上并不显著, 表明其空间利用模式在研究尺度内受季节变化的影响相对有限。但有研究表明中华鬣羚偏好陡峭地形(韩一敏等, 2024)和高植被覆盖度区域进行觅食与规避捕食风险(李安宁等, 2024)。滇金丝猴在不同季节的占域率存在一定波动, 其空间分布变化可能与食物资源可达性和水源条件的季节性变化相关, 但同样未表现出由单一环境因子主导的明确空间分布模式。有研究表明, 由于食物可达性限制(李学友和杨士剑, 2009; 黎大勇等, 2011), 芒康地区的滇金丝猴在春季和夏季活动时可利用中低植被覆盖而非郁闭林冠地区的树叶、果实等非地衣食物; 而当秋冬季食物减少, 滇金丝猴开始高度依赖于高植被覆盖度且郁闭针叶林中的地衣食物。两种雉类在空间利用模式上表现出一定程度的分化。白马鸡在秋冬两季的占域模型中, 距水源距离作为协变量具有一定权重, 表明其空间分布在寒冷季节可能受到水源条件变化的影响, 但该关系并不支持其对特定水源的依赖性解释。同时, 白马鸡在冬季的占域率相对较低, 反映出其在寒冷季节空间利用范围的收缩, 而非直接指示个体层面的迁移行为。相比之下, 血雉的占域模型在多个季节中均包含海拔因子, 其占域率在部分季节中与海拔呈负相关趋势, 提示血雉在研究区内可能更频繁利用相对较低海拔的生境类型。此外, 血雉占域率在部分季节中与距水源距离呈正向关系, 这可能与其取食富含水分的苔藓类植物、从食物中获取水分以增强抗冻能力的生态特性有关(郭玲等, 2020), 从而在一定程度上降低了其对溪流等流动水源的直接依赖。从季节动态来看, 血雉的占域率变化显示其活动高峰主要出现在夏季育雏期, 并形成较大的家庭集群(段利娟等, 2014), 而白马鸡的活动高峰则更多集中于春季繁殖期, 二者在时间尺度上的差异进一步体现了其空间利用与生活史阶段的分化。

不同物种在空间利用上的季节性差异可能有助于降低其在空间生态位维度上的重叠, 从而促进多物种共存。例如, 白马鸡与血雉在不同季节的占域率变化趋势及其对环境因子的响应模式存在差异, 体现出季节尺度上的空间利用分化; 滇金丝猴与中华鬣羚在距水源距离、坡度和植被条件等因子上的响应差异, 则反映了不同类群在生境利用维度上的差异化模式。需要指出的是, 上述差异主要体现为空间生态位或潜在食物生态位维度上的分化, 而非完整生态位关系。此外, 占域率在不同季节的变化可能反映了物种对环境条件季节性变化的空间利用调整, 而非个体层面的实际迁移行为。这种多物种共存的生态策略维系了交错地带生态系统的稳定性, 也是芒康地区维持高水平生物多样性的重要生态学基础。结合生态位重叠指数和联合物种

分布模型(joint species distribution model) (谷际岐等, 2026), 可进一步量化这些种间关系及其对群落结构的影响。在气候变暖背景下, 高山物种的空间利用格局可能发生调整, 其响应过程可能受到多种环境因子的共同制约(Elsen et al., 2020; Zu et al., 2021), 仍有待在更高时空分辨率尺度上进一步评估。因此, 未来保护工作可关注季节尺度上具有重要生态功能的关键生境区域, 并结合高时序分辨率的微气候数据, 进一步评估气候变化背景下山地物种空间利用格局的潜在变化。

本研究通过红外相机监测与占域模型相结合, 系统揭示了芒康保护区鸟兽多样性的组成特征与时空分布规律, 为认识青藏高原东南缘复杂地形背景下的生物多样性格局提供了新的实证依据。研究结果表明, 不同物种在不同季节的占域格局存在一定差异, 反映了鸟兽对季节变化及生境条件的综合响应。需要指出的是, 受地形可达性限制及红外相机布设条件影响, 本研究中部分环境协变量在占域模型中的统计支持有限, 其β估计值不稳定或置信区间跨越0。在此情况下, 这些协变量更可能反映潜在的生态相关性, 而非对物种占域格局具有确定性驱动作用。因此, 本文在结果解释与生态学推断中, 主要聚焦于鸟兽空间分布的季节性差异特征, 而非对单一环境梯度(如海拔或植被指数)引起的空间迁移或分布偏移作出确定性判断。尽管本研究的调查网格覆盖率有限, 但所覆盖区域能够代表保护区内主要生境类型和野生动物活动热点区域, 可为区域尺度鸟兽多样性评估和功能分区优化提供基础数据支持。未来研究可通过补充保护区南部及高海拔林线带和干热河谷区域的监测空缺, 并进一步统一红外相机的工作周期与数据整理流程, 以提高样本量和统计效力, 从而支持对占域率与探测率同时建模的更完整分析。此外, 结合无人机航测、卫星遥感及声学监测等多源数据, 并加强与白马雪山、云岭等毗邻保护区在监测方法和数据层面的协同, 有助于在更大空间尺度上理解区域鸟兽多样性格局及其季节性变化趋势, 为保护区群的整体管理与生态系统完整性维护提供科学依据。

ORCID

张同 https://orcid.org/0009-0009-1492-585X
廖梓延 https://orcid.org/0000-0001-9354-2009

参考文献

Bartoń K (2025) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.48.11. https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn. (accessed on 2025-03-15)

Cavallini P (1996) Variation in the social system of the red fox. Ethology Ecology & Evolution, 8, 323–342.

Cagnacci F, Meriggi A, Lovari S (2004) Habitat selection by the red fox *Vulpes vulpes* (L. 1758) in an alpine area. Ethology Ecology & Evolution, 16, 103–116.

Cui MH, Yang GB, Han LX (2012) Birds diversity of Lanping Yunling Provincial Nature Reserve and the surrounding area. Journal of Dali University, 11(10), 33–43. (in Chinese with English abstract) [崔茂欢, 杨国斌, 韩联宪 (2012) 兰坪云岭省级自然保护区及周边地区鸟类多样性. 大理学院学报, 11(10), 33–43.]

Cui MH, Yang GB, Yang SJ (2014) Mammals survey of Lanping Yunling Provincial Nature Reserve. Journal of Dali University, 13(6), 48–53. (in Chinese with English abstract) [崔茂欢, 杨国斌, 杨士剑 (2014) 兰坪云岭省级自然保护区兽类资源调查. 大理学院学报, 13(6), 48–53.]

Dixon P (2003) VEGAN, a package of R functions for community ecology. Journal of Vegetation Science, 14, 927–930.

Duan LJ, Zhang YB, Kang DW, Wang XR, Li JQ (2014) Daily activity pattern and group behavior of *Ithaginis cruentus* in initial breeding period and brooding period. Journal of Biology, 31(6), 42–45. (in Chinese with English abstract) [段利娟, 张玉波, 康东伟, 王小蓉, 李俊清 (2014) 血雉繁殖初期和育雏期的日活动模式及集群行为研究. 生物学杂志, 31(6), 42–45.]

Elsen PR, Monahan WB, Merenlender AM (2020) Topography and human pressure in mountain ranges alter expected species responses to climate change. Nature Communications, 11, 1974.

Fiske I, Chandler R (2011) Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. Journal of Statistical Software, 43(10), 1–23.

Fournier CS, McPhee S, Amboko JD, Detwiler KM (2023) Camera traps uncover the behavioral ecology of an endemic, cryptic monkey species in the Congo Basin. Animals, 13, 1819.

Fox J, Weisberg S (2019) An R Companion to Applied Regression, 3rd edn. Sage, CA. https://www.john-fox.ca/Companion/. (accessed on 2025-03-15)

Gong CF, Wei W, Luo G, Han YM, Wu PC, He MN, Min QY, Fu Q, Chen P (2025) Spatial distribution and coexistence of ungulates in Chongzhou Area of Giant Panda National Park. Biodiversity Science, 33, 24260. (in Chinese with English abstract) [龚翠凤, 韦伟, 罗概, 韩一敏, 吴鹏程, 何梦楠, 闵清悦, 付强, 陈鹏 (2025) 大熊猫国家公园崇州片区有蹄类动物空间分布及共存关系. 生物多样性, 33, 24260.]

Gu JQ, Lai JS, Wang Y, Wu HR, Zhang X, Song XT, Shao XM, Lou AR (2026) Theoretical foundations, methodological

advances, and applications of joint species distribution models with a focus on the HMSC framework in ecology. Biodiversity Science, 34, 25364. (in Chinese with English abstract) [谷际岐, 赖江山, 王瑛, 吴浩然, 张雪, 宋晓彤, 邵小明, 娄安如 (2026) 联合物种分布模型与生物群落层次建模框架: 生态学理论、方法及应用. 生物多样性, 34, 25364.]

Guo L, Liu FQ, Shi L, Wen LY (2020) Physiological and ecological adaptability of blood pheasant (*Ithaginis cruentus*) and its favorite bryophyte. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 26, 1400–1405. (in Chinese with English abstract) [郭玲, 刘方庆, 时磊, 文陇英 (2020) 血雉喜食苔藓的生理生态及环境适应性. 应用与环境生物学报, 26, 1400–1405.]

Han YM, Xiao M, He MN, Li MF, Hou R, Wu PC, He F, Chen LM, Hu J, Chen P (2024) The activity rhythm and space utilization among six species of ungulates in Tangjiahe National Nature Reserve, Sichuan, China. Acta Theriologica Sinica, 44, 598–610. (in Chinese with English abstract) [韩一敏, 肖梅, 何梦楠, 李明富, 侯蓉, 吴鹏程, 何芳, 谌利民, 胡杰, 陈鹏 (2024) 唐家河国家级自然保护区同域分布六种偶蹄类动物的活动节律与空间利用. 兽类学报, 44, 598–610.]

Hu J (2008) Survey on bird diversity of Tianchi Nature Reserve in Yunlong of Yunnan. Forest Inventory and Planning, 33(3), 40–44. (in Chinese) [胡箭 (2008) 云龙天池自然保护区鸟类多样性调查. 林业调查规划, 33(3), 40–44.]

Huang XL, Meng BS, Li HB, Ran W, Yang W, Wang C, Xie B, Zhang X, Ran JC, Zhang MM (2024) Interspecific associations between *Rhinopithecus brelichi* and its sympatric species using infrared cameras. Biodiversity Science, 32, 23402. (in Chinese with English abstract) [黄小龙, 蒙秉顺, 李海波, 冉伟, 杨伟, 王丞, 谢波, 张旭, 冉景丞, 张明明 (2024) 基于红外相机的黔金丝猴及其同域分布物种种间关联. 生物多样性, 32, 23402.]

Kely MR, Kouakou CY, Béné JK, Tiedoué MR, Diarrasouba A, Tondossama A, Kuehl HS, Waltert M (2021) Research and tourism affect positively the occupancy pattern of *Loxodonta Cyclotis* (Elephantidae) in Taï National Park, Côte d'Ivoire. Nature Conservation Research, 6, 68–77.

Li AN, Deng SY, Zan LS (2024) Advance in conservation biological research of Chinese serow (*Capricornis milneedwardsii*). Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 33, 981–988. (in Chinese with English abstract) [李安宁, 邓帅豫, 昝林森 (2024) 中华鬣羚的保护生物学研究进展. 西北农业学报, 33, 981–988.]

Li BG, Zhang H, Li M, Jiang XL, Fan PF, Zhou J, Guo ST, Qi XG, Li JH, Lu JQ, Xia DP, Cui LW, Xiang ZF, Zhou QH, Huang ZP, Huang CM, Xiao W, Hu HJ, Zhou ZX, Chen MY, Li DY, Fan PL, Yang Y, Pan RL (2024) Achievements and challenges in primate conservation in China. Journal of Northwest University (Natural Science Edition), 54, 755–766. (in Chinese with English abstract) [李保国, 张河, 李明, 蒋学龙, 范朋飞, 周江, 郭松涛, 齐晓光, 李进华, 路纪琪, 夏东坡, 崔亮伟, 向左甫, 周岐海, 黄志旁, 黄乘明, 肖文, 胡慧建, 周智鑫, 陈明勇, 黎大勇, 范朋来, 杨寅, 潘汝亮 (2024) 中国灵长类动物保护的成就与挑战. 西北大学学报(自然科学版), 54, 755–766.]

Li DY, Ren BP, He XM, Hu G, Li BG, Li M (2011) Diet of *Rhinopithecus bieti* at Xiangguqing in Baimaxueshan National Nature Reserve. Acta Theriologica Sinica, 31, 338–346. (in Chinese with English abstract) [黎大勇, 任宝平, 和鑫明, 胡刚, 李保国, 李明 (2011) 白马雪山自然保护区响古箐滇金丝猴的食性. 兽类学报, 31, 338–346.]

Li H, Li L, Wu GS, Zhou Y, Li WW, Mei ZW (2018) Analysis of the landscape-level connectivity of the Yunnan snub-nosed monkey habitat based on circuit theory. Acta Ecologica Sinica, 38, 2221–2228. (in Chinese with English abstract) [李慧, 李丽, 吴巩胜, 周跃, 李雯雯, 梅泽文 (2018) 基于电路理论的滇金丝猴生境景观连通性分析. 生态学报, 38, 2221–2228.]

Li JJ, Fang YH, Wang HH, Zhang SX, Zhan JC, Li YP, Xu HM, Tan K, Xiao W (2023) Camera trap survey of bird and mammal diversity in the Yunlong Tianchi National Nature Reserve, Yunnan. Sichuan Journal of Zoology, 42, 222–233. (in Chinese with English abstract) [李军杰, 房以好, 王浩瀚, 张淑霞, 詹继聪, 李延鹏, 徐会明, 谭坤, 肖文 (2023) 基于红外相机技术的云龙天池国家级自然保护区鸟兽多样性调查. 四川动物, 42, 222–233.]

Li M, Xiang ZF (2016) China's flagship protected species: Golden monkey. World Environment, (S1), 12–15. (in Chinese) [李明, 向左甫 (2016) 中国旗舰保护物种: 金丝猴. 世界环境, (S1), 12–15.]

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.]

Li XY, Yang SJ (2009) Winter food habits of the Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*) found at Mt. Longma, Yunnan. Acta Anthropologica Sinica, 28, 391–400. (in Chinese with English abstract) [李学友, 杨士剑 (2009) 云南龙马山滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)冬季食性分析. 人类学学报, 28, 391–400.]

Linkie M, Guillera-Arroita G, Smith J, Ario A, Bertagnolio G, Cheong F, Clements GR, Dinata Y, Duangchantrasiri S, Fredriksson G, Gumal MT, Horng LS, Kawanishi K, Khakim FR, Kinnaird MF, Kiswayadi D, Lubis AH, Lynam AJ, Maryati, Maung M, Ngoprasert D, Novarino W, O'Brien TG, Parakkasi K, Peters H, Priatna D, Rayan DM, Seuaturien N, Shwe NM, Steinmetz R, Sugesti AM, Sunarto, Sunquist ME, Umponjan M, Wibisono HT, Wong CCT, Zulfahmi (2013) Cryptic mammals caught on camera: Assessing the utility of range-wide camera trap data for conserving the endangered Asian tapir. Biological Conservation, 162, 107–115.

Liu GH, Fu BJ (2001) Effects of global climate change on forest ecosystems. Journal of Natural Resources, 16, 71–78.

[刘国华, 傅伯杰 (2001) 全球气候变化对森林生态系统的影响. 自然资源学报, 16, 71–78.]

Long H, Li QT, Chen YC, Lu J, Zhang YS (2017) Investigation on mammal resources in Baima Snow Mountain based on infrared camera monitoring. Bulletin of Biology, 52(4), 6–8. (in Chinese) [龙华, 李庆涛, 陈永春, 陆斤, 张永生 (2017) 基于红外相机监测的白马雪山哺乳动物资源调查. 生物学通报, 52(4), 6–8.]

MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Andrew Royle J, Langtimm CA (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology, 83, 2248–2255.

MacKenzie DI, Royle JA (2005) Designing occupancy studies: General advice and allocating survey effort. Journal of Applied Ecology, 42, 1105–1114.

Mazerolle MJ (2023) AICcmodavg: Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c). R package version 2.3.3. https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg. (accessed on 2025-03-15)

McShea WJ, Stewart C, Peterson L, Erb P, Stuebing R, Giman B (2009) The importance of secondary forest blocks for terrestrial mammals within an Acacia/secondary forest matrix in Sarawak, Malaysia. Biological Conservation, 142, 3108–3119.

Mi XC, Feng G, Hu YB, Zhang J, Chen L, Corlett RT, Hughes AC, Pimm S, Schmid B, Shi SH, Svenning JC, Ma KP (2021) The global significance of biodiversity science in China: An overview. National Science Review, 8, nwab032.

Niedballa J, Sollmann R, Courtiol A, Wilting A (2016) camtrapR: An R package for efficient camera trap data management. Methods in Ecology and Evolution, 7, 1457–1462.

Qian TL, Qin SJ, Wu ZN, Xi CB, Wang JC (2022) Impacts of human interference on the potential distribution of Yunnan snub-nosed monkeys by MaxEnt model. Acta Theriologica Sinica, 42, 349–361. (in Chinese with English abstract) [钱天陆, 秦淑洁, 吴朝宁, 席唱白, 王结臣 (2022) 基于MaxEnt模型的人类干扰对滇金丝猴潜在分布的影响. 兽类学报, 42, 349–361.]

Shi SC, Shi XD, Yao ZY, Qi Y, Jiang JP (2022) Amphibian and reptile diversity in Basu, Zuogong, and Mangkang County, Tibet, China. Chinese Journal of Zoology, 57, 236–246. (in Chinese with English abstract) [石胜超, 石秀东, 姚忠祎, 齐银, 江建平 (2022) 西藏八宿、左贡和芒康两栖爬行动物多样性调查报告. 动物学杂志, 57, 236–246.]

Shi XQ, Shen JX, He CL, Huang ZP (2025) Analysis of habitat suitability and conservation gap of the Yunnan snub-nosed monkey based on MaxEnt model. Chinese Journal of Wildlife, 46, 14–23. (in Chinese with English abstract) [石小倩, 沈金祥, 和春兰, 黄志旁 (2025) 基于MaxEnt模型的滇金丝猴生境适宜性及保护空缺分析. 野生动物学报, 46, 14–23.]

Shu XH, N MCL, Chen J, Wang XYD, Li TH, Chen J, S NYZ, Li WY, Ge RQZ, Li YR (2023) Preliminary study of infrared cameras for bird and animal diversity in the northern section of Baima Snow Mountain Reserve. Journal of Green Science and Technology, 25(4), 57–62. (in Chinese with English abstract) [树雪花, 尼玛此里, 陈捷, 汪学云登, 李田浩, 陈机, 斯那永宗, 李文艳, 格茸取扎, 李嫣然 (2023) 基于红外相机监测的白马雪山保护区北段鸟兽多样性初探. 绿色科技, 25(4), 57–62.]

Tang HM (2021) Analysis of biodiversity monitoring data in Xiaruo District of Yunnan Baima Snow Mountain National Nature Reserve. Rural Practical Technology, (9), 113–115. (in Chinese) [唐辉美 (2021) 云南白马雪山国家级自然保护区霞若辖区生物多样性监测数据分析. 农村实用技术, (9), 113–115.]

Ti B, Mu YC, Ma YJ, Jiang CNB, Zhang PW, Shi Y, Yang JQ, Xi DS (2021) Investigation on bird and mammal diversity in Quzonggong region of Baimaxueshan National Nature Reserve. Forest Inventory and Planning, 46(4), 22–26. (in Chinese with English abstract) [提布, 木艳春, 马运军, 江次农布, 张鹏万, 史岩, 杨建强, 习东生 (2021) 白马雪山国家级自然保护区曲宗贡区域鸟兽多样性调查. 林业调查规划, 46(4), 22–26.]

Villanueva RAM, Chen ZJ (2019) ggplot2: Elegant graphics for data analysis, 2nd edn. Measurement-Interdisciplinary Research and Perspectives, 17, 160–167.

Wan YQ, Guo WB, Wu J, Li L, Xu HG (2017) Site occupancy model: Principles and research progress. Journal of Ecology and Rural Environment, 33, 673–679. (in Chinese with English abstract) [万雅琼, 郭伟波, 吴军, 李莉, 徐海根 (2017) 物种占域模型的基本原理及其研究进展. 生态与农村环境学报, 33, 673–679.]

Wang W, Feng CT, Liu FZ, Li JS (2020) Biodiversity conservation in China: A review of recent studies and practices. Environmental Science and Ecotechnology, 2, 100025.

Wei FW, Yang QS, Wu Y, Jiang XL, Liu SY, Hu YB, Ge DY, Li BG, Yang G, Li M, Zhou J, Li S, Li S, Yu WH, Chen BY, Zhang ZJ, Zhou CQ, Wu SB, Zhang L, Chen ZZ, Chen SD, Deng HQ, Jiang TL, Zhang LB, Shi HY, Lu XL, Li Q, Liu Z, Cui YQ, Li YC, He K (2025) Catalogue of mammals in China (2024). Acta Theriologica Sinica, 45, 1–16. (in Chinese with English abstract) [魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 蒋学龙, 刘少英, 胡义波, 葛德燕, 李保国, 杨光, 李明, 周江, 李松, 李晟, 余文华, 陈炳耀, 张泽钧, 周材权, 吴诗宝, 张立, 陈中正, 陈顺德, 邓怀庆, 江廷磊, 张礼标, 石红艳, 卢学理, 李权, 刘铸, 崔雅倩, 李玉春, 何锴 (2025) 中国兽类名录(2024版). 兽类学报, 45, 1–16.]

Weng Y, McShea W, Diao YX, Yang HB, Zhang XF, Gu BJ, Bu HL, Wang F (2022) The incursion of free-ranging dogs into protected areas: A spatio-temporal analysis in a network of giant panda reserves. Biological Conservation, 265, 109423.

Xiang ZF, Xiao W, Huo S (2011) Selection of sleeping sites and sleeping trees by black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in Honglaxueshan National Nature Reserve, Tibet. Acta Theriologica Sinica, 31, 330–337. (in

Chinese with English abstract) [向左甫, 肖文, 霍晟 (2011) 西藏红拉雪山滇金丝猴的夜宿地与夜宿树选择. 兽类学报, 31, 330–337.]

Xiang ZF, Xiao W, Huo S, Li M (2013) Conservation implications from the ranging behavior and population structure of Yunnan snub-nosed monkeys in Xiaochangdu, Xizang. Chinese Science Bulletin, 58, 1505–1512. (in Chinese) [向左甫, 肖文, 霍晟, 李明 (2013) 西藏小昌都滇金丝猴游走行为和种群结构对保护的启示. 科学通报, 58, 1505–1512.]

Xiao W, Huo S, Xiang ZF, Cui LW (2005) A preliminary analysis on population viability for black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*). Zoological Research, 26, 9–16. (in Chinese with English abstract) [肖文, 霍晟, 向左甫, 崔亮伟 (2005) 黑白仰鼻猴种群生存力初步分析. 动物学研究, 26, 9–16.]

Xiao WH, Shu ZF, Chen LJ, Yao WT, Ma Y, Zhang YM, Xiao ZS (2019) Using occupancy models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case. Biodiversity Science, 27, 249–256. (in Chinese with English abstract) [肖文宏, 束祖飞, 陈立军, 姚武韬, 马勇, 张应明, 肖治术 (2019) 占域模型的原理及在野生动物红外相机研究中的应用案例. 生物多样性, 27, 249–256.]

Xiao ZS, Li XH, Wang XZ, Zhou QH, Quan RC, Shen XL, Li S (2014) Developing camera-trapping protocols for wildlife monitoring in Chinese forests. Biodiversity Science, 22, 704–711. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李欣海, 王学志, 周岐海, 权锐昌, 申小莉, 李晟 (2014) 探讨我国森林野生动物红外相机监测规范. 生物多样性, 22, 704–711.]

Xiao ZS, Xiao WH, Wang TM, Li S, Lian XM, Song DZ, Deng XQ, Zhou QH (2022) Wildlife monitoring and research using camera-trapping technology across China: The current status and future issues. Biodiversity Science, 30, 22451. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 肖文宏, 王天明, 李晟, 连新明, 宋大昭, 邓雪琴, 周岐海 (2022) 中国野生动物红外相机监测与研究: 现状及未来. 生物多样性, 30, 22451.]

Xu XL (2018) China Quarterly NDVI and EVI 250 m Dataset. Resource and Environmental Science Data Registration and Publishing System. (in Chinese) [徐新良 (2018) 中国季度NDVI、EVI 250 m数据集. 资源环境科学数据注册与出版系统.] https://www.resdc.cn/DOI/DOI.aspx?DOIID=51. (accessed on 2025-03-15)

Xu ZG (2012) Adjustment on the scope and functional zone of *Rhinopithecus bieti* National Natural Reserve of Mangkang in Tibet. Central South Forest Inventory and Planning. 31(4), 39–41, 45. (in Chinese with English abstract) [徐志高 (2012) 西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区范围与功能区调整初探. 中南林业调查规划, 31(4), 39–41, 45.]

Yang SJ, Ding W, Nian B, Zhang J (2005) Status and ecological study on *Rhinopithecus bieti* population in Mangkang, Tibet. Journal of Northeast Forestry University, 32(2), 62–64. (in Chinese with English abstract) [杨士剑, 丁伟, 年波, 张峻 (2005) 西藏芒康县滇金丝猴种群现状和生态学研究. 东北林业大学学报, 32(2), 62–64.]

Yu Q, Quan H, Zheng WL, Liao ZH, Lan XZ (2015) Study on medicinal plant resources and diversity in *Rhinopithecus bieti* National Natural Reserve of Markam in Tibet. China Journal of Chinese Materia Medica, 40, 367–372. (in Chinese with English abstract) [余奇, 权红, 郑维列, 廖志华, 兰小中 (2015) 西藏芒康滇金丝猴国家级自然保护区药用植物资源及其多样性研究. 中国中药杂志, 40, 367–372.]

Zhaba DJ, Ma FF, Chen SL, Yao Y, Ba S, Ma JL, Ma YJ, Zhashi PC (2023) Bird and animal diversity in the southern part of Baimaxueshan National Nature Reserve in Yunnan Province based on infrared camera survey. Shaanxi Forest Science and Technology, 51(5), 28–33, 40. (in Chinese with English abstract) [扎巴都吉, 马芳芳, 陈绍林, 姚颖, 巴桑, 马金林, 马运军, 扎史品初 (2023) 云南白马雪山国家级自然保护区南部区域鸟兽多样性研究. 陕西林业科技, 51(5), 28–33, 40.]

Zhao WD, Sun QL, Chen YC, Ti B, Zhang YS, Li QT, Lu J, Shu XH, Li XM, He XM (2016) Wild animal monitoring based on infrared camera technology in Baima Snow Mountain Nature Reserve. Forest Inventory and Planning, 41(3), 42–44. (in Chinese with English abstract) [赵卫东, 孙庆蕾, 陈永春, 提布, 张永生, 李庆涛, 陆斤, 树雪花, 李新明, 和鑫明 (2016) 基于红外相机技术的白马雪山自然保护区野生动物监测研究. 林业调查规划, 41(3), 42–44.]

Zheng GM (2023) Classification and Distribution List of Birds in China, 4th edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2023) 中国鸟类分类与分布名录(第四版). 科学出版社, 北京.]

Zhou W, Liu GH, Duan XW, Su XK (2022) Spatio-temporal characteristics of forest area change and its determinants in the distribution area of Yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*). Acta Ecologica Sinica, 42, 791–803. (in Chinese with English abstract) [周维, 刘国华, 段兴武, 苏旭坤 (2022) 滇金丝猴分布区森林面积变化的时空特征及其影响因素. 生态学报, 42, 791–803.]

Zu KL, Wang ZH, Zhu XY, Lenoir J, Shrestha N, Lyu T, Luo A, Li YQ, Ji CJ, Peng SJ, Meng JH, Zhou J (2021) Upward shift and elevational range contractions of subtropical mountain plants in response to climate change. Science of the Total Environment, 783, 146896.

(责任编委: 肖凌云　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025435

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (4): 25464, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2025464
cstr: 32101.14.biods.2025464

•研究报告•

四川省繁殖鸟类群落的多维度多样性及其影响因子

王露红[1,2#], 李波[3#], 杨攀艳[4], 黄嘉琴[1,2], 谢予婷[1,2], 杜鑫[5], 文毅[5], 王彬[1,6*]

1. 西华师范大学西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川南充 637009; 2. 西华师范大学生命科学学院, 四川南充 637009; 3. 四川省生态环境监测总站, 成都 610074; 4. 四川卧龙国家级自然保护区管理局, 四川汶川 623006; 5. 四川省南充生态环境监测中心站, 四川南充 637000; 6. 西华师范大学生态研究院, 四川南充 637009

摘要: 不同维度的生物多样性通常具有不同的时空格局和塑造机制, 从多个维度研究鸟类多样性格局对于全面了解群落的维持和调控机制具有重要意义。四川省自然环境复杂, 野生鸟种数位居全国第二, 具有极高的鸟类多样性, 但不同维度的鸟类多样性空间格局及其关键影响因子尚不明晰。本研究基于2023–2024年四川省分层抽样的288个野外样地调查数据, 分别计算了繁殖鸟类群落的分类、功能与系统发育多样性, 采用广义线性模型分析了气候、生境和人类活动等因子对各维度多样性的影响。结果表明: 分类多样性主要受生境和气候影响, 与样地中的森林、水体及耕地占比显著正相关, 与年降水量显著负相关; 功能多样性受气候和生境共同影响, 与降水变异系数、土地利用类型多样性和耕地占比显著正相关, 与年均温显著负相关; 系统发育多样性同时受气候、生境和人类活动影响, 与年均温显著正相关, 与森林占比和人类足迹指数显著负相关。本研究发现, 繁殖鸟类群落的分类、功能和系统发育多样性由不同的生态因子主导, 相同因子对不同维度的影响兼具一致和相反的效应。整合分类、功能和系统发育多样性的多维视角有助于更全面地理解群落结构特征及其维持机制, 进而为区域鸟类多样性保护提供科学依据。

关键词: 分类多样性; 功能多样性; 系统发育多样性; 影响因子; 广义线性模型

王露红, 李波, 杨攀艳, 黄嘉琴, 谢予婷, 杜鑫, 文毅, 王彬 (2026) 四川省繁殖鸟类群落的多维度多样性及其影响因子. 生物多样性, 34, 25464. doi: 10.17520/biods.2025464; cstr: 32101.14.biods.2025464.
Wang LH, Li B, Yang PY, Huang JQ, Xie YT, Du X, Wen Y, Wang B (2026) Effects of ecological factors on the multidimensional diversity of breeding birds communities in Sichuan Province. Biodiversity Science, 34, 25464. doi: 10.17520/biods.2025464; cstr: 32101.14.biods.2025464.

Effects of ecological factors on the multidimensional diversity of breeding birds communities in Sichuan Province

Luhong Wang[1,2#], Bo Li[3#], Panyan Yang[4], Jiaqin Huang[1,2], Yuting Xie[1,2], Xin Du[5], Yi Wen[5], Bin Wang[1,6*]

1 *Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation of Ministry of Education, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China*
2 *College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China*
3 *Sichuan Provincial Ecological Environment Monitoring Centre, Chengdu 610074, China*
4 *Wolong National Nature Reserve Administration Bureau, Wenchuan, Sichuan 623006, China*
5 *Sichuan Provincial Nanchong Ecological Environment Monitoring Centre, Nanchong, Sichuan 637000, China*
6 *Institute of Ecology, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China*

ABSTRACT

Aim: Spatial and temporal patterns of different dimensions of biodiversity are often mismatched, with distinct underlying shaping mechanisms. Studying bird diversity patterns along multiple dimensions is thus important for a comprehensive understanding of the mechanisms that maintain and regulate communities. Sichuan Province, characterized by its complex natural environments and exceptionally high avian diversity, ranks second in China in

收稿日期 Received: 2025-11-20; 接受日期 Accepted: 2026-01-22
基金项目: 国家自然科学基金(32571933)、西华师范大学科研创新团队(KCXTD2024-5)和四川省生态环境保护科技项目计划(2023HB29) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32571933), the Innovation Team Funds of China West Normal University (KCXTD2024-5), and Sichuan Provincial Project on Ecological and Environmental Protection Science and Technology (2023HB29)
共同第一作者 Co-first authors
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangbin513@cwnu.edu.cn

terms of wild bird species richness. However, the spatial distribution patterns of bird diversity across different dimensions and their key driving factors in the region remain unclear.
Methods: Based on survey data from 288 sites collected through stratified sampling throughout Sichuan Province from 2023 to 2024, we calculated the taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of breeding bird communities. We used generalized linear models to analyze the relative effects of climatic, habitat, and human activity factors on each dimension of community diversity.
Results: Taxonomic diversity was primarily influenced by habitat and climatic factors. It was significantly and positively correlated with the proportions of forest, water bodies, and cropland within the plots, while significantly and negatively correlated with annual precipitation. Functional diversity was affected by climatic and habitat factors, and was positively associated with precipitation variability, the Shannon index of the land-use types, and cropland proportion, and negatively associated with mean annual temperature. Phylogenetic diversity was influenced by climate, habitat, and human activities jointly, showing a significant positive correlation with mean annual temperature, and negative correlations with forest proportion and the human footprint index.
Conclusion: This study reveals that taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of breeding bird communities are shaped by different ecological factors, with some factors exerting consistent effects across different dimensions and others having contrasting effects. Integrating taxonomic, functional, and phylogenetic perspectives provides a more comprehensive understanding of community structure and its maintenance mechanisms, and offers a scientific basis for regional bird diversity conservation.
Key words: taxonomic diversity; functional diversity; phylogenetic diversity; influencing factor; generalized linear models

生物多样性是维持生态系统功能与过程的必要保证, 是人类社会赖以生存和持续发展的物质基础。生物多样性具有多个层次, 包括遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性, 其中, 物种多样性又可进一步分为分类多样性、功能多样性和系统发育多样性3个维度(Gaston & Spicer, 2004)。分类多样性常用物种丰富度来衡量, 反映了群落内物种的数量和组成情况, 是多样性研究中最基础和最受关注的维度; 功能多样性涵盖功能性状的数值及变化范围, 不仅可预测生态系统功能的变化, 还反映了群落的结构和功能特征以及资源利用情况(Villéger et al., 2008); 系统发育多样性包含物种间的系统发育关系和进化信息, 评估了物种系统发育进化史对现有群落的影响(Pio et al., 2011)。生物多样性的不同维度往往存在时间和空间上的强烈不匹配(Monnet et al., 2014; Brum et al., 2017; Ye et al., 2025)。以法国为例, 繁殖鸟类的多样性格局不但存在明显的空间错配: 如法国南部和中部一些地区的功能多样性高, 但系统发育和分类多样性低, 而法国东北部的分类和系统发育多样性高, 但功能多样性低(Devictor et al., 2010); 而且在20年的时间尺度上, 不同维度的鸟类多样性也呈现出不同的变化趋势: 分类和系统发育多样性在1989–2012年都显著提高, 而功能多样性无特殊趋势(Monnet et al., 2014)。因此, 生物多样性的不同维度之间无法相互替代, 单一维度的研究通常存在无法避免的局限性, 难以全面反映生物多样性的全貌(Pollock et al., 2020)。从多个维度进行综合研究不仅能更全面地揭示群落的结构和状态(巩政等, 2024), 而且有助于更好地理解生物多样性及生态系统功能的形成和维持机理。

鸟类作为生态系统的重要组成部分, 其多样性不仅反映了鸟类群落本身的状况, 同时也可反映其栖息环境的优劣, 对生态平衡和环境质量都能起到很好的指示作用, 因此, 研究鸟类多样性及其影响因子对于保护生物多样性具有重要意义(Alexandrino et al., 2016; Bantihun et al., 2020; Chowfin & Leslie, 2021)。近年来, 国内外鸟类多样性研究越来越多地聚焦于物种、功能与系统发育多样性等多维特征的研究(Voskamp et al., 2017; Liang et al., 2018; Tobias, 2022; 周雨桐等, 2023)。大量研究探讨了气候条件(Şekercioğlu et al., 2012; Howard et al., 2015; Stewart et al., 2022)、生境状况(McCain, 2009; Hiley et al., 2016; Tu et al., 2020)和人为干扰(Pfister et al., 1992; Asefa et al., 2017; Katuwal et al., 2025)等多种生态因子对不同维度鸟类多样性的影响, 但这些因子的影响在不同地理环境、生态系统、空间尺度和研究个案中并不一致, 它们在塑造和调节鸟类群落结构和多样性中的相对重要性仍然存在争议。这种争议

在国内众多研究中同样存在, 以四川省山地生态系统为例, Lin等(2024)发现气候和面积是山地鸟类多样性的重要驱动因子, 但成宇文(2023)[①]的研究表明生境差异、地理距离以及人为干扰等因素对山地鸟类多样性的影响更显著。因此, 识别哪些生态因子是鸟类多样性的主要驱动因素就成了近年来的研究焦点。

四川省地域辽阔, 自然环境和生态系统类型复杂多样, 其西部和南部的高原山地位于中国西南山地这一全球生物多样性热点区域之内(Mittermeier et al., 2004)。四川省生物资源丰富, 野生鸟类种数位居我国第二, 在我国和全球生物多样性保护上具有极其重要的地位(王灿等, 2022)。然而, 由于地理范围广、环境差异大, 四川省全域范围的系统性鸟类调查工作难度极大, 方法统一、时空可比的鸟类多样性数据长期缺乏。这使得目前对四川省鸟类多样性的多维研究较为有限, 且多集中在少数地区和局域尺度上(Liao et al., 2020; Lin et al., 2024), 四川省繁殖鸟类的分类、功能和系统发育多样性的整体空间格局及其影响因子尚不明晰。基于此, 本研究对四川省不同环境梯度下的繁殖鸟类群落进行分层抽样调查, 从分类、功能和系统发育多样性3个维度探究了气候、生境和人为干扰等不同生态因子对鸟类多样性的影响及其相对重要性, 以期揭示鸟类多样性不同维度的关键影响因子和作用机制, 从而为鸟类多样性的塑造和维持机制提供一个综合和多维的研究案例, 并从较大空间尺度识别鸟类群落的潜在威胁, 为区域鸟类多样性的有效保护提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

四川省(97°21′–108°33′ E, 26°03′–34°19′ N)位于中国西南部, 地处长江上游, 总面积达48.6万km^2。四川省地形和气候类型复杂多样, 在动物地理上兼跨古北界和东洋界, 同时位于中亚和东亚-澳大利西亚两条全球鸟类迁徙路线上, 鸟类资源丰富, 现有鸟种760种, 隶属24目88科341属, 是我国野生鸟类物种数最丰富的省份之一(王灿, 2022)[②]。

1.2 调查方法

依据四川省地形地貌、气候水文、生态类型、土地利用现状及变化, 在兼顾安全性、可达性、代表性和全面性等原则的前提下, 采用分层抽样的方法, 在全省21个市(州)共设置288个样地, 实现了对主要地貌单元和生态系统类型的广泛覆盖。于2023年和2024年繁殖季(6–10月), 采用可变距离样线法对288个样地的鸟类开展了系统性的野外调查。以样地中心点为圆心, 在2 km半径范围内随机布设2条样线并开展监测。样线长度1–3 km, 尽量涵盖不同生境和不同海拔。每条样线每年开展2次监测, 其时间间隔不小于20 d。监测时段选取鸟类最为活跃的时间: 清晨5:00–9:00和下午16:00–20:00。监测时以1.5–3.0 km/h的速度沿样线行进, 记录发现的鸟类的种类、种群数量和生境信息。通过在四川省区域尺度上对大量样地实施系统性、重复性的野外调查, 并在所有样地中严格采用统一的调查方法和记录标准, 本研究获得了覆盖范围广、调查方法统一、时空可比性较强的鸟类群落调查数据。

1.3 多样性指标计算

统计每个样地内调查得到的鸟类物种丰富度(species richness, SR), 用作繁殖鸟类群落分类多样性的指标。为保证分类多样性与后续系统发育分析之间的一致性, 鸟类物种的划分与命名均基于全球鸟类系统发育树(http://www.birdtree.org)的分类体系。

从AVONET数据集(https://opentraits.org/datasets/avonet.html)中获取所需的鸟类特征数据, 该数据集整合了现存鸟类的形态学、生态学及地理分布信息(Tobias et al., 2022)。为尽可能考虑物种生态学中形态、生态位、食性、觅食层和迁移能力等多个方面的特征, 以全面表征各物种的功能多样性, 本文选择了以下14种鸟类的功能特征: 体重、喙端至喙峰长、喙端至鼻孔长、喙宽、喙深、跗跖骨长、翼长、手翼指数、尾长、栖息地类型、栖息地密度、迁徙、营养水平、主要生活方式。使用R 4.5.0 (R Core Team, 2025)的BAT包(Cardoso et al., 2024)基于鸟类的功能性状计算得到所有物种对之间的Gower不相似性矩阵, 然后对矩阵通过主坐标分析(PCoA)进行降维(Liu et al., 2024)。基于提取的前4个PCoA轴的坐标变量使用邻域连接方法构建功能聚类树, 以进行后续功能多样性分析。

① 成宇文 (2023) 贡嘎山东坡鸟类垂直多样性与分布研究. 硕士学位论文, 四川大学, 成都.
② 王灿 (2022) 四川省国家重点保护野生鸟类空间分布格局及鸡形目鸟类重点保护区研究. 硕士学位论文, 四川大学, 成都.

基于全球鸟类系统发育树构建本研究的鸟类系统发育树, 从“Hackett All Species: a set of 10,000 trees with 9,993 OTUs each”选项下选择本研究中包含的381种鸟类, 下载5,000棵随机树(Jetz et al., 2012)。然后, 利用BEAST软件包的Tree Annotator v1.10.4工具(Drummond & Rambaut, 2007)使用平均节点高度构建最大分支可信度的系统发育树, 并在此基础上进行系统发育多样性的相关分析。

本研究使用picante包(Kembel et al., 2010)计算了功能多样性指数(functional diversity, FD) (Petchey & Gaston, 2002)和系统发育多样性指数(phylogenetic diversity, PD) (Faith, 1992), 两者分别指一个群落内所有物种在功能聚类树上和系统发育树上的支长总和。由于系统发育多样性和功能多样性指标都与物种丰富度高度相关(Cadotte et al., 2019), 为了消除物种丰富度的影响, 分别进一步计算了功能多样性与系统发育多样性的标准化效应量(standard effect size, SES)用于后续生态因子对鸟类多样性影响的分析, 计算方法如下:

$$SES = (obs - mean_{null}) / sd_{null} \quad (1)$$

其中, obs是样地内对应指标的观测值, $mean_{null}$是基于零模型生成的999个随机群落的平均值, sd_{null}是这些随机值的标准差。零模型采用独立交换算法生成, 在保持物种出现频率和样地物种丰富度不变的前提下随机重组物种分布, 从而得到相同物种丰富度下群落的理论FD和PD期望值(Gotelli & Entsminger, 2003)。SES.FD或SES.PD的负值表示观测值低于随机期望(群落功能性状差异或亲缘关系比随机预期的更接近), 正值则表示高于随机期望(群落功能性状差异或亲缘关系比随机预期的更疏远) (Montaño-Centellas et al., 2022)。

此外, 为了探究候鸟的迁入/迁出对四川省繁殖鸟类群落多样性格局的影响, 我们进一步依据AVONET数据集将调查到的物种划分为迁徙和非迁徙两类(Tobias et al., 2022), 并针对在群落中占主体地位的非迁徙繁殖鸟类再次计算了物种丰富度、SES.FD和SES.PD, 与完整群落(包含所有物种)数据进行平行的建模分析。为量化非迁徙鸟类群落与完整群落的组成差异, 我们基于样地–物种矩阵(记录每个物种在每个样地的出现与否)计算了样地两两之间的Jaccard相异性指数。随后, 使用Mantel检验分析了分别基于非迁徙繁殖鸟类和完整群落计算的两个相异性矩阵之间的相关性。

1.4 生态因子数据获取

鸟类活动和栖息地选择主要受到气候、生境和人为活动等3个方面的影响, 因此本研究共选取了8个气候因子、11个生境因子和2个人为活动因子作为备选变量。(1)气候因子: 从世界气候数据库(WorldClim version 2.1, https://www.worldclim.org)中获取19个气候因子数据, 用以表征研究区域的气候特征。鉴于19个气候因子之间存在较强的相关性, 为避免多重共线性并提高模型的稳定性, 本研究基于生态学意义筛选了其中最具代表性的8个变量, 分别为年均温、年均温变化范围、年降水量、降水变异系数、最暖月最高温、最冷月最低温、最湿月降水量和最干月降水量。其中, 年均温和年降水量是最基础的气候指标, 年均温变化范围和降水变异系数体现了气候稳定性, 极端温度和降水则反映了物种对极端气候的耐受能力。(2)生境因子: 从地理空间数据云(https://www.gscloud.cn/)下载数字高程模型, 提取样地的中心点海拔并计算其变幅; 从NASA-EARTHDATA (https://search.earthdata.nasa.gov/)获得净初级生产力; 使用GLC_FCS30收集并提取土地利用类型信息(Zhang et al., 2024), 计算每个样地内各土地利用类型的占比(包括耕地、森林、灌木、草地、湿地、不透水面、水体)及土地利用类型的Shannon指数(即土地利用类型多样性)。(3)人类活动因子: 从Mu等(2023)获得2020年的全球人类足迹指数以表征各种人类活动和影响的整体强度; 从国家青藏高原科学数据中心(https://data.tpdc.ac.cn)下载类NPP-VIIRS夜间灯光数据以量化城市化的程度(Tian et al, 2025)。

1.5 统计分析

使用广义线性模型分析不同生态因子对四川省繁殖鸟类群落和非迁徙繁殖鸟类群落多维多样性的影响。为避免各生态因子间的多重共线性, 对上述21个生态因子进行Pearson相关性分析, 仅保留相关系数$|r| < 0.7$的年降水量、降水变异系数、年均温、净初级生产力、耕地占比、森林占比、灌木占比、湿地占比、水体占比、土地利用类型多样性、人类足迹指数和人类夜间灯光指数等12个变量用于后续分析(附录1) (Dormann et al., 2013)。为了使

回归系数具有可比性, 将纳入后续分析的所有变量进行*Z*-score标准化处理(均值为0, 标准差为1)。为探究生态因子对鸟类不同维度多样性之间的影响, 鉴于分类多样性为过度离散的计数数据, 我们采用负二项分布的广义线性模型进行拟合; 而对于连续型的功能与系统发育多样性数据, 则构建了高斯误差分布的广义线性模型进行分析。为处理可能存在的空间自相关问题, 对3个多样性指数的残差分别进行了Moran's *I*检验, 结果显示模型残差不存在显著的空间自相关性($P > 0.05$), 因此不考虑空间自相关, 直接使用广义线性模型进行分析。使用MuMIn包中的dredge函数(Bartoń, 2025), 基于所有生态因子的组合生成候选模型集。最后, 根据模型之间的针对小样本量调整的赤池信息准则差异(即ΔAICc)进行模型选择。我们选择所有ΔAICc < 2的模型作为最优模型, 然后对其进行模型平均(Burnham & Anderson, 2002)。

2 结果

288个样地共调查到84,204只381种鸟类, 隶属20目60科。其中雀形目最多, 有32科251种; 其次为鹰形目和鸻形目, 分别为1科18种和6科16种; 鲣鸟目、犀鸟目、鹦鹉目和夜鹰目均只调查到1科1种(表1)。根据2021版《国家重点保护野生动物名录》, 调查到的国家一级重点保护野生鸟类共有8种, 分别为胡兀鹫(*Gypaetus barbatus*)、金雕(*Aquila chrysaetos*)、黑颈鹤(*Grus nigricollis*)、四川山鹧鸪(*Arborophila rufipectus*)、绿尾虹雉(*Lophophorus lhuysii*)、黑鹳(*Ciconia nigra*)、东方白鹳(*C. boyciana*)和金额雀鹀(*Schoeniparus variegaticeps*); 国家二级重点保护野生鸟类共有57种, 以雀形目、鹰形目、鸡形目为主。

四川省繁殖鸟类群落的分类多样性分布格局没有呈现出显著的空间聚集性(图1a)。广义线性模型结果显示, 以鸟类物种丰富度为因变量的模型中共有15个最优模型(附录2)。鸟类物种丰富度受到气候与生境因子的共同影响, 模型平均后, 共有4个环境变量对物种丰富度存在显著影响, 分别是年降水量、耕地占比、森林占比和水体占比; 其中年降水量与物种丰富度呈显著负相关, 耕地、森林和水体占比与物种丰富度呈显著正相关(图1b)。

表1 四川省繁殖鸟类各目物种数

Table 1 Number of species by order of breeding birds in Sichuan Province

目名 Order	科数 No. of families	种数 No. of species	占比 Percentage
雀形目 Passeriformes	32	251	65.9%
鹰形目 Accipitriformes	1	18	4.7%
鸻形目 Charadriiformes	6	16	4.2%
鸡形目 Galliformes	1	14	3.7%
雁形目 Anseriformes	1	13	3.4%
鹈形目 Pelecaniformes	1	11	2.9%
啄木鸟目 Piciformes	2	9	2.4%
佛法僧目 Coraciiformes	3	8	2.1%
鸽形目 Columbiformes	1	8	2.1%
鹤形目 Gruiformes	2	7	1.8%
鹃形目 Cuculiformes	1	7	1.8%
雨燕目 Apodiformes	1	4	1.0%
鸊鹈目 Podicipediformes	1	3	0.8%
隼形目 Falconiformes	1	3	0.8%
鸮形目 Strigiformes	1	3	0.8%
鹳形目 Ciconiiformes	1	2	0.5%
鲣鸟目 Suliformes	1	1	0.3%
犀鸟目 Bucerotiformes	1	1	0.3%
夜鹰目 Caprimulgiformes	1	1	0.3%
鹦鹉目 Psittaciformes	1	1	0.3%
总计 Total	60	381	100.0%

鸟类SES.FD在川西地区样地相对较高, 而川东地区则相对较低(图2a)。以SES.FD为因变量的模型中共有19个最优模型(附录3)。SES.FD由气候与生境因子共同解释, 其中耕地占比、土地利用类型多样性和降水变异系数与SES.FD呈显著正相关, 而年均温与其呈显著负相关(图2b)。

鸟类SES.PD在川东地区样地内相对更高, 川西地区则相对较低(图3a)。以SES.PD为因变量的模型中共有14个最优模型(附录4)。SES.PD受到气候、生境与人类活动因子的共同影响, 其中年均温与SES.PD呈显著正相关, 而森林占比和人类足迹指数均与其呈显著负相关(图3b)。

在调查到的所有381种繁殖鸟类中, 非迁徙物种共279种, 占所有鸟类物种数的73.2%, 是四川省繁殖鸟类群落中的主要组成类群。Mantel检验表明, 非迁徙繁殖鸟类群落与完整群落的物种组成结构

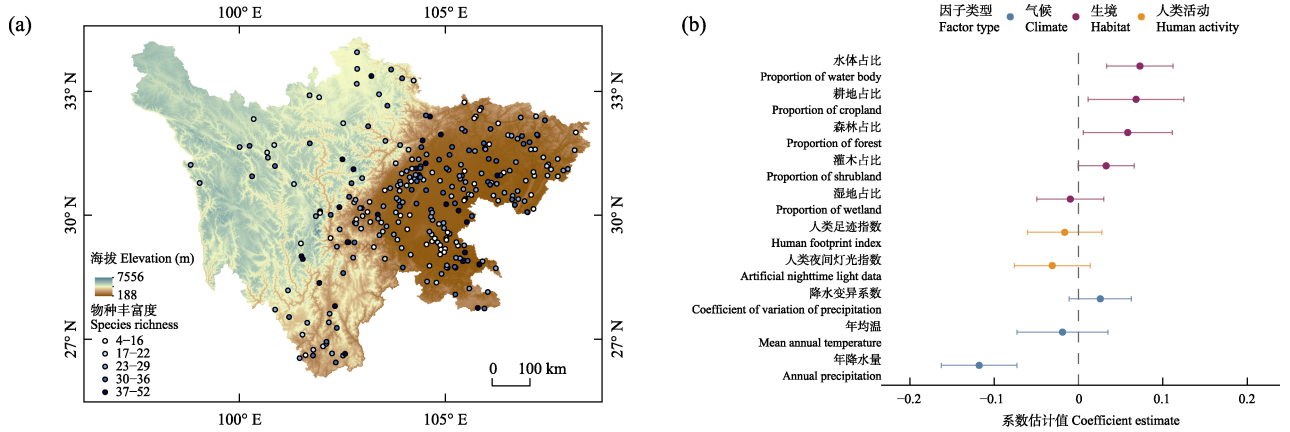


图1　四川省繁殖鸟类群落分类多样性(物种丰富度)的空间分布格局(a)和不同生态因子对分类多样性影响的广义线性回归模型结果(b)，其中展示了模型平均后的标准化系数估计值及其95%置信区间。

Fig. 1　Spatial distribution patterns of taxonomic diversity (species richness) of breeding bird communities in Sichuan Province (a) and the effects of different ecological factors on taxonomic diversity estimated by generalized linear regression models (b), showing the model-averaged standardized coefficient estimates and their 95% confidence intervals.

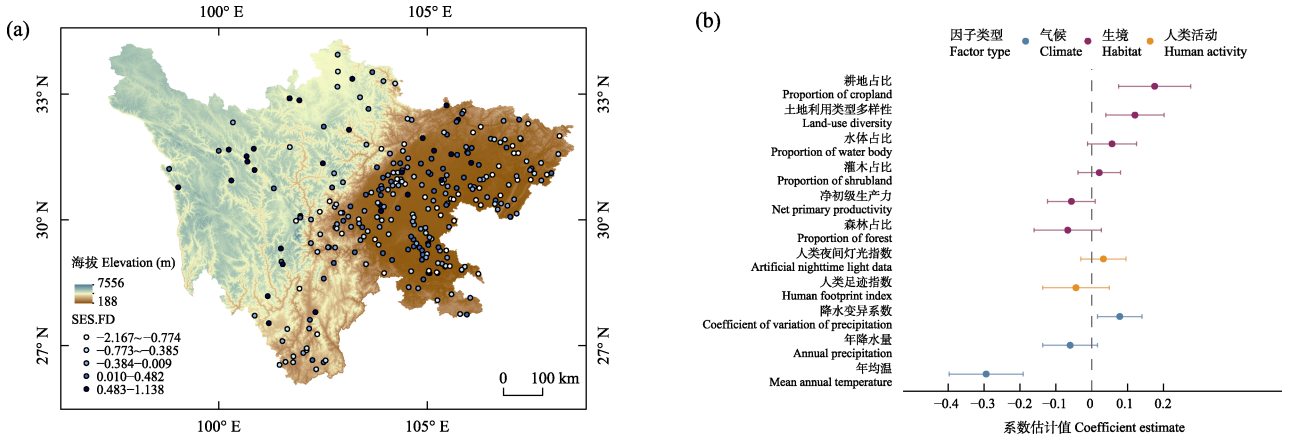


图2　四川省繁殖鸟类群落功能多样性(功能多样性标准化效应量，SES.FD)的空间分布格局(a)和不同生态因子对功能多样性影响的广义线性回归模型结果(b)，其中展示了模型平均后的标准化系数估计值及其95%置信区间。

Fig. 2　Spatial distribution patterns of functional diversity (standardized effect size of functional diversity, SES.FD) of breeding bird communities in Sichuan Province (a) and the effects of different ecological factors on functional diversity estimated by generalized linear regression models (b), showing the model-averaged standardized coefficient estimates and their 95% confidence intervals.

显著相似(r = 0.978, P< 0.001)，进一步表明非迁徙物种在完整的繁殖鸟类群落中占主导地位。移除候鸟(102种)后，四川省非迁徙繁殖鸟类群落多样性的空间分布格局及其生态影响因子与包含所有物种时的结果基本一致，仅在部分因子的显著性和作用方向上存在差异。广义线性模型结果显示，非迁徙繁殖鸟类的分类多样性仍然受到气候与生境因子的共同影响，且其显著影响因子与未剔除候鸟时保持一致，即年降水量与非迁徙繁殖鸟类物种丰富度呈显著负相关，而耕地、森林和水体占比均与其呈显著正相关(图4b)。模型平均结果显示，耕地占比和降水变异系数与非迁徙繁殖鸟类SES.FD呈显著正相关，而年均温与其呈显著负相关；相比未剔除候鸟的结果，土地利用类型多样性对SES.FD的影响不再显著(图5b)。对非迁徙繁殖鸟类SES.PD来说，除年均温、森林占比和人类足迹指数的影响方向与未剔除候鸟时总体一致，水体占比与非迁徙繁殖鸟类SES.PD呈显著负相关(图6b)。

3　讨论

气候条件、生境状况和人类活动等环境因素是共同影响鸟类多样性的关键因素(Barnagaud et al.,

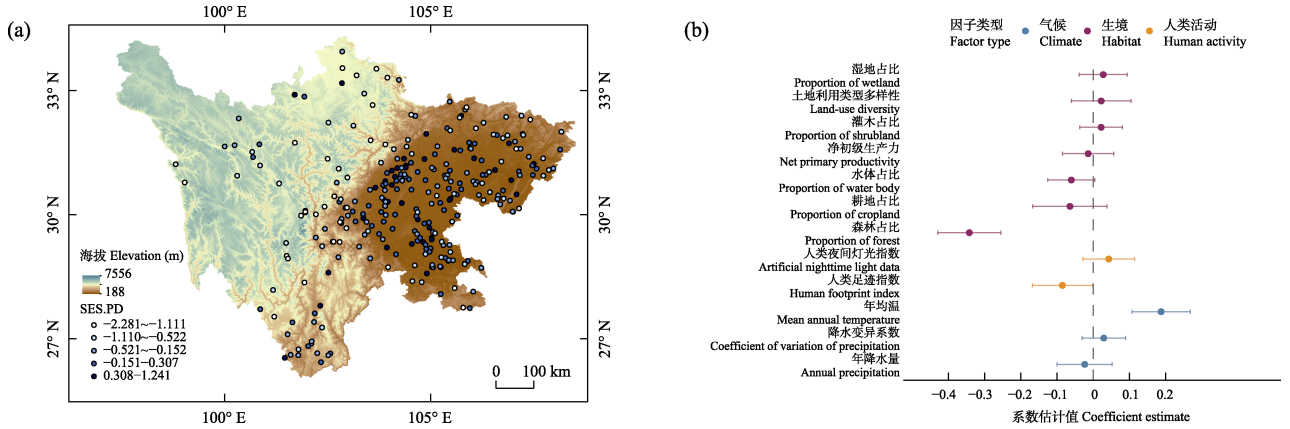


图3　四川省繁殖鸟类群落系统发育多样性(系统发育多样性标准化效应量，SES.PD)的空间分布格局(a)和不同生态因子对系统发育多样性影响的广义线性回归模型结果(b)，其中展示了模型平均后的标准化系数估计值及其95%置信区间。

Fig. 3　Spatial distribution patterns of phylogenetic diversity (standardized effect size of phylogenetic diversity, SES.PD) of breeding bird communities in Sichuan Province (a) and the effects of different ecological factors on phylogenetic diversity estimated by generalized linear regression models (b), showing the model-averaged standardized coefficient estimates and their 95% confidence intervals.

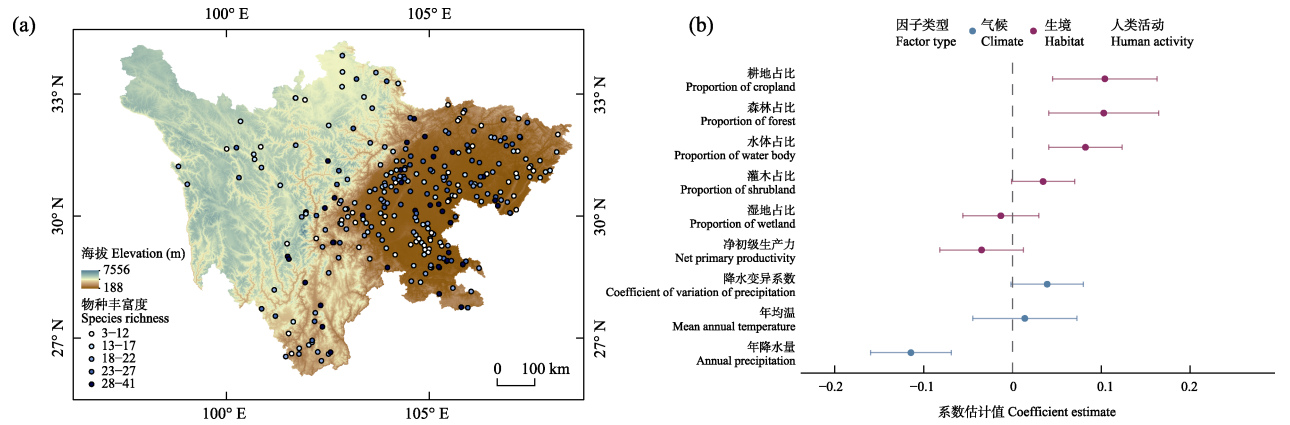


图4　四川省繁殖鸟类中非迁徙繁殖鸟类群落分类多样性(物种丰富度)的空间分布格局(a)和不同生态因子对分类多样性影响的广义线性回归模型结果(b)，其中展示了模型平均后的标准化系数估计值及其95%置信区间。

Fig. 4　Spatial distribution patterns of taxonomic diversity (species richness) of breeding non-migratory bird communities in Sichuan Province (a) and the effects of different ecological factors on taxonomic diversity estimated by generalized linear regression models (b), showing the model-averaged standardized coefficient estimates and their 95% confidence intervals.

2017; Ficetola et al., 2017)；在生物多样性的多维度视角下，相同生态因子对不同维度的鸟类多样性也可能存在不同影响(Bełcik et al., 2020; Ye et al., 2025)。本研究在区域尺度上沿气候、生境和人类活动强度梯度进行了充分抽样和系统调查，全面分析了四川省繁殖鸟类群落的分类、功能和系统发育多样性空间格局，并进一步揭示了各维度的多样性对不同生态因子的差异性响应。

3.1　分类多样性的影响因子

气候和生境因子共同影响鸟类的分类多样性。其中森林、水体及耕地占比等生境变量均会对鸟类分类多样性表现出积极的促进作用(Lu et al., 2024)。森林中复杂的内部结构为鸟类提供了多样化的生态位资源(MacArthur, 1958; Hunter, 1999)；水体则能为鸟类提供固定水源(Zhai et al., 2024)；而集约化程度低的农田耕地及农田内轮作更换的季节性作物通常能增加区域内栖息地的异质性和景观多样性，为鸟类提供了补充食物资源(Doxa et al., 2010; Liao et al., 2020; 李家兴等, 2022)。这3种生境面积的增加都能提升栖息地质量和承载力，有利于支撑更多的鸟类物种。气候因子中，年降水量对鸟类物种丰富度呈现出显著负影响。根据O'Brien

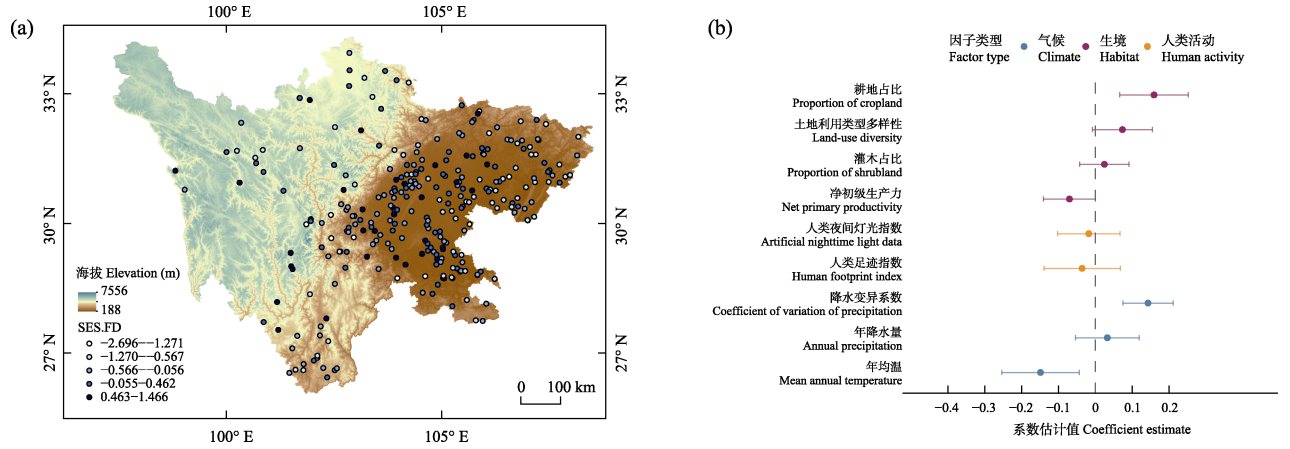


图5　四川省繁殖鸟类中非迁徙繁殖鸟类群落功能多样性(功能多样性标准化效应量，SES.FD)的空间分布格局(a)和不同生态因子对功能多样性影响的广义线性回归模型结果(b)，其中展示了模型平均后的标准化系数估计值及其95%置信区间。

Fig. 5　Spatial distribution patterns of functional diversity (standardized effect size of functional diversity, SES.FD) of breeding non-migratory bird communities in Sichuan Province (a) and the effects of different ecological factors on functional diversity estimated by generalized linear regression models (b), showing the model-averaged standardized coefficient estimates and their 95% confidence intervals.

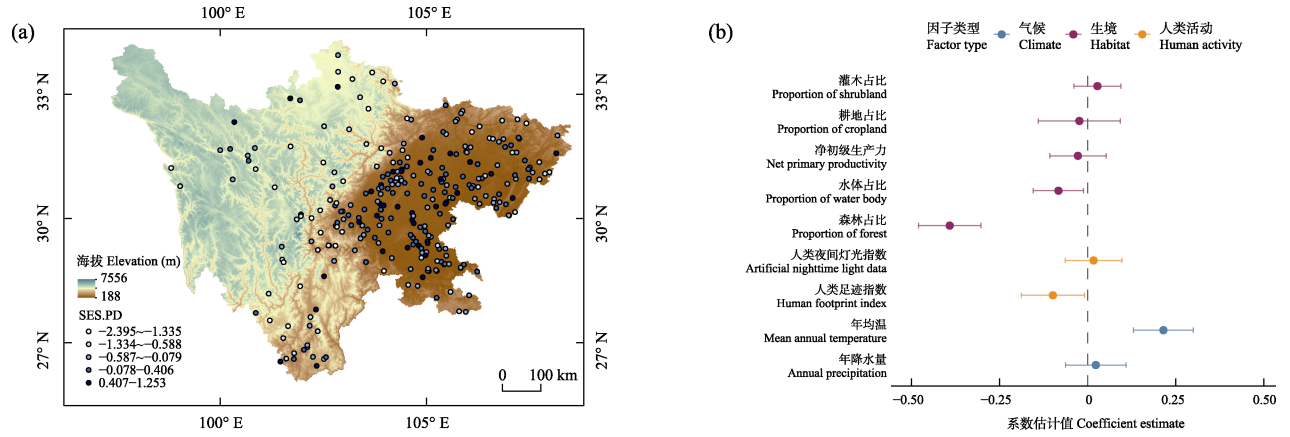


图6　四川省繁殖鸟类中非迁徙繁殖鸟类群落系统发育多样性(系统发育多样性标准化效应量，SES.PD)的空间分布格局(a)和不同生态因子对系统发育多样性影响的广义线性回归模型结果(b)，其中展示了模型平均后的标准化系数估计值及其95%置信区间。

Fig. 6　Spatial distribution patterns of phylogenetic diversity (standardized effect size of phylogenetic diversity, SES.PD) of breeding non-migratory bird communities in Sichuan Province (a) and the effects of different ecological factors on phylogenetic diversity estimated by generalized linear regression models (b), showing the model-averaged standardized coefficient estimates and their 95% confidence intervals.

(1998)提出的“水–能量动态假说”，物种多样性受气候条件中水分与能量综合作用的调控：当水分过多时，虽然水资源不再是限制因子，但能量输入(如温度和太阳辐射)降低，从而限制了生态系统生产力和群落维持能力。类似的结果在中国西南高黎贡山的鸟类研究中也得到验证，即降水过多区域的阴湿环境与低温条件会限制鸟类的分布与繁殖活动(Pan et al., 2019)。

3.2　功能多样性的影响因子

本研究发现，气候和生境因子是鸟类功能多样性的主要影响因子。气候因子中，年均温与鸟类功能多样性呈显著负相关，表明在温度更高的地区，繁殖鸟类群落的功能更聚集，符合生态位填充机制：在适宜的温暖环境中，同一个生态位能容纳更多的物种(Pellissier et al., 2018)，进一步支持环境过滤在群落构建过程中起主要作用的结论。其他研究中也有类似发现，如对内蒙古(梁晨霞, 2020)和中国城市(Ye et al., 2025)繁殖鸟类多样性的研究发现，年均温越高，鸟类功能多样性往往更聚集。与此相反，降水变异系数、土地利用类型多样性和耕地占比均

与鸟类功能多样性呈显著正相关。以降水变异系数为代表的气候异质性因子能够通过提供更多的生境条件, 促进性状分化和具有多种资源利用方式的物种共存, 从而使群落功能性状更为发散, 鸟类功能多样性更高(Stein et al., 2014)。类似地, 越高的土地利用类型多样性表征了更高的生境异质性和更为复杂的生境结构, 可以为鸟类提供更多可利用的生态位[①], 从而支持具有不同生态功能作用的物种共存, 最终使鸟类功能多样性更发散(Sreekar et al., 2021; 刘宇, 2025[②])。

3.3 系统发育多样性的影响因子

气候、生境和人类活动均会对繁殖鸟类的系统发育多样性产生影响。与已有研究结果类似(Barrios & Martinez-Nuñez, 2024), 我们也发现更高的年均温能支持更发散的鸟类系统发育多样性。这一模式可能是由以下几种机制单独或共同塑造的: 首先, 温暖地区更高的气候稳定性有助于促进物种扩散(Erwin, 2009; Carbonell & Stoks, 2020); 其次, 温暖地区的物种演化速率加快(Kozak & Wiens, 2010); 多数演化支系起源于温暖时期(Bennett et al., 2021), 这为物种形成提供了更多机遇。本研究发现样地内的森林覆盖率与鸟类系统发育多样性呈显著负相关, 这与其对分类多样性的影响相反。这可能是由于四川省是退耕还林等造林项目的重点实施省份之一, 自1999年以来营造了大面积的人工林(周勇, 2024)。这些人工林及其次生林通常树种单一, 栽种密集, 结构简单, 虽然可能与本地的原始森林拥有相当的鸟类物种丰富度(Hua et al., 2016), 但群落内的系统发育结构常表现出更高的聚集性, 物种亲缘关系更紧密, 从而导致系统发育多样性下降, 进而降低了生物多样性的价值(Cosset & Edwards, 2017; Hughes et al., 2020)。这一结果揭示了局域尺度上森林栖息地与系统发育多样性之间复杂的联系, 并提示我们单纯的森林面积可能并非全面衡量多样性保护价值的有效指标。人为干扰一直以来就被认为会影响鸟类多样性的多个方面, 如导致系统发育多样性的同质化、减少系统发育多样性(Ibáñez-Álamo et al., 2017; Matthews et al., 2024)等, 本文结果与上述研究一致, 观察到的系统发育多样性降低与结构聚集现象, 进一步支持了人类活动因子是驱动鸟类系统发育同质化的重要因素。

3.4 非迁徙物种主导繁殖鸟类群落多样性格局

四川省繁殖鸟类群落中, 非迁徙物种的数量占比远高于具有迁徙习性的候鸟。在剔除候鸟后, 相关因子对四川省非迁徙繁殖鸟类群落多样性的影响整体上与未剔除候鸟时的结果基本一致, 表明在本研究区域内鸟类多样性主要受非迁徙繁殖鸟类主导, 候鸟在四川省繁殖鸟类群落中更多地起到“补充”和“调节”作用。但在部分环境因子的显著性及作用方向上也存在差异, 在功能多样性层面, 剔除候鸟后土地利用类型多样性对SES.FD的影响不再显著, 这是因为候鸟具有较强的扩散能力和更灵活的生态位利用能力(Kim et al., 2022), 在生境异质性较高的地区引入了额外的功能性状组合, 从而放大了群落对土地利用多样性的响应。与此同时, 在系统发育多样性方面, 水体占比仅在非迁徙繁殖鸟类群落中表现出显著负效应, 可能源于候鸟在繁殖季为水体相关生境中引入了来自不同系统发育分支的物种, 削弱了系统发育聚集现象。总体来看, 候鸟在区域尺度上主要通过季节性补充功能和系统发育谱系多样性来调节群落结构, 而非迁徙繁殖鸟类群落则更清晰地揭示了气候、生境和人类干扰对鸟类多样性长期形成过程的主导作用。

综上所述, 不同维度的鸟类多样性受到气候、生境和人为干扰的共同影响, 并且相同因子对不同维度的影响可能兼具一致和相反的效应, 比如耕地占比对鸟类分类多样性和功能多样性都会产生正向影响, 森林占比对鸟类分类多样性产生正影响而对系统发育多样性产生负影响。这些发现再次强调, 仅基于物种丰富度这一单一维度的结论可能是不全面的, 整合分类、功能和系统发育多样性等多维视角, 才能更全面地理解群落构建机制, 更全面地评估生态系统的完整性和稳定性, 进而为区域鸟类多样性保护提供科学依据。基于本研究结果, 我们提出以下针对多维度鸟类多样性整合保护的管理建议: (1)土地利用类型多样性对鸟类功能多样性有显著促进作用, 建议加强对鸟类栖息地异质性的维持, 保持多类型生境的镶嵌格局; (2)高强度的人类活动显著降低了繁殖鸟类群落的系统发育多

① 许永珊 (2025) 吉林省西部地区不同时期农田鸟类群落组成及其影响因素研究. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.
② 刘宇 (2025) 贵州花溪大学城破碎化林地斑块中鸟类分类、功能和谱系多样性及其影响因素. 硕士学位论文, 贵州师范大学, 贵阳.

样性, 应合理管控鸟类多样性热点区域内的人为干扰; (3)树种单一、结构简单的人工林可能对繁殖鸟类的系统发育多样性有一定的负面影响, 建议对人工林进行林分改造, 增强其结构复杂性和生态功能完整性, 提升以鸟类为代表的野生动物栖息地质量。

ORCID

王彬 https://orcid.org/0000-0002-8246-6677

参考文献

Alexandrino ER, Buechley ER, Piratelli AJ, de Barros Ferraz KMPM, de Andrade Moral R, Şekercioğlu ÇH, Silva WR, do Couto HTZ (2016) Bird sensitivity to disturbance as an indicator of forest patch conditions: An issue in environmental assessments. Ecological Indicators, 66, 369–381.

Asefa A, Davies AB, Mckechnie AE, Kinahan AA, van Rensburg BJ (2017) Effects of anthropogenic disturbance on bird diversity in Ethiopian montane forests. The Condor, 119, 416–430.

Bantihun G, Tadele S, Ameha A (2020) Avian diversity in Dilifekar Block, Arsi Mountains National Park, Ethiopia. Advances in Bioscience and Bioengineering, 8, 6–11.

Barnagaud JY, Kissling WD, Tsirogiannis C, Fisikopoulos V, Villéger S, Sekercioglu CH, Svenning JC (2017) Biogeographical, environmental and anthropogenic determinants of global patterns in bird taxonomic and trait turnover. Global Ecology and Biogeography, 26, 1190–1200.

Barrios P, Martinez-Nuñez C (2024) Bird phylogenetic diversity increases with temperature worldwide. Diversity and Distributions, 30, e13930.

Bartoń K (2025) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.48.11. https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn. (accessed on 2025-12-18)

Bełcik M, Lenda M, Amano T, Skórka P (2020) Different response of the taxonomic, phylogenetic and functional diversity of birds to forest fragmentation. Scientific Reports, 10, 20320.

Bennett JM, Sunday J, Calosi P, Villalobos F, Martínez B, Molina-Venegas R, Araújo MB, Algar AC, Clusella-Trullas S, Hawkins BA, Keith SA, Kühn I, Rahbek C, Rodríguez L, Singer A, Morales-Castilla I, Olalla-Tárraga MÁ (2021) The evolution of critical thermal limits of life on Earth. Nature Communications, 12, 1198.

Brum FT, Graham CH, Costa GC, Hedges SB, Penone C, Radeloff VC, Rondinini C, Loyola R, Davidson AD (2017) Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 114, 7641–7646.

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer, New York.

Cadotte MW, Carboni M, Si XF, Tatsumi S (2019) Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences? Journal of Ecology, 107, 2065–2077.

Carbonell JA, Stoks R (2020) Thermal evolution of life history and heat tolerance during range expansions toward warmer and cooler regions. Ecology, 101, e03134.

Cardoso P, Mammola S, Rigal F, Carvalho J (2024) BAT: Biodiversity Assessment Tools. R package Version 2.11.0. https://CRAN.R-project.org/package=BAT. (accessed on 2025-12-17)

Chowfin SM, Leslie AJ (2021) Using birds as biodindicators of forest restoration progress: A preliminary study. Trees, Forests and People, 3, 100048.

Cosset CCP, Edwards DP (2017) The effects of restoring logged tropical forests on avian phylogenetic and functional diversity. Ecological Applications, 27, 1932–1945.

Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: The need for integrative conservation strategies in a changing world. Ecology Letters, 13, 1030–1040.

Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Márquez JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T, Mcclean C, Osborne P, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D, Lautenbach S (2013) Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography, 36, 27–46.

Doxa A, Bas Y, Paracchini ML, Pointereau P, Terres JM, Jiguet F (2010) Low-intensity agriculture increases farmland bird abundances in France. Journal of Applied Ecology, 47, 1348–1356.

Drummond AJ, Rambaut A (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. BMC Evolutionary Biology, 7, 214.

Erwin DH (2009) Climate as a driver of evolutionary change. Current Biology, 19, R575–R583.

Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biological Conservation, 61, 1–10.

Ficetola GF, Mazel F, Thuiller W (2017) Global determinants of zoogeographical boundaries. Nature Ecology & Evolution, 1, 0089.

Gaston KJ, Spicer JI. (2004) Biodiversity: An Introduction, 2nd edn. Wiley-Blackwell, Hoboke.

Gong Z, Liu YC, Feng HZ, Zhu TS (2024) Fish diversity evaluation and community assembly process analysis in the Yarlung Tsang-po River based on multi-faceted indices. Journal of Lake Sciences, 36, 213–222. (in Chinese with English abstract) [巩政, 刘艳超, 冯慧喆, 朱天顺 (2024)

基于多维度指数的雅鲁藏布江鱼类多样性评价及群落构建过程分析. 湖泊科学, 36, 213–222.]

Gotelli NJ, Entsminger GL (2003) Swap algorithms in null model analysis. Ecology, 84, 532–535.

Hiley JR, Bradbury RB, Thomas CD (2016) Impacts of habitat change and protected areas on alpha and beta diversity of Mexican birds. Diversity and Distributions, 22, 1245–1254.

Howard C, Stephens PA, Pearce-Higgins JW, Gregory RD, Willis SG (2015) The drivers of avian abundance: Patterns in the relative importance of climate and land use. Global Ecology and Biogeography, 24, 1249–1260.

Hua FY, Wang XY, Zheng XL, Fisher B, Wang L, Zhu JG, Tang Y, Yu DW, Wilcove DS (2016) Opportunities for biodiversity gains under the world's largest reforestation programme. Nature Communications, 7, 12717.

Hughes EC, Edwards DP, Sayer CA, Martin PA, Thomas GH (2020) The effects of tropical secondary forest regeneration on avian phylogenetic diversity. Journal of Applied Ecology, 57, 1351–1362.

Hunter ML Jr (1999) Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.

Ibáñez-Álamo JD, Rubio E, Benedetti Y, Morelli F (2017) Global loss of avian evolutionary uniqueness in urban areas. Global Change Biology, 23, 2990–2998.

Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Hartmann K, Mooers AO (2012) The global diversity of birds in space and time. Nature, 491, 444–448.

Katuwal HB, Bhattarai BP, Regmi S, Nepali A, Sabin KC, Gautam R, Rokka P, Pradhan N, Koirala S, Mandal DN, Sharma HP, Quan RC (2025) Anthropogenic pressures drive the multidimensional homogenisation of bird diversity in a South Asian landscape. Journal of Environmental Management, 394, 127628.

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.

Kim JY, Yoon J, Choi YS, Eo SH (2022) The influencing factors for distribution patterns of resident and migrant bird species richness along elevational gradients. PeerJ, 10, e13258.

Kozak KH, Wiens JJ (2010) Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. Ecology Letters, 13, 1378–1389.

Li JX, Mammides C, Zhou LP, Sun JJ, Tan XC, Jiang AW (2022) Bird diversity in different habitats under agriculturalization in Guangxi, China. Biodiversity Science, 30, 21515. (in Chinese with English abstract) [李家兴, Christos Mammides, 周丽萍, 孙家杰, 谭筱彩, 蒋爱伍 (2022) 广西山地农业化背景下鸟类多样性比较. 生物多样性, 30, 21515.]

Liang CX (2020) Analysis on the Characteristics and Formation Mechanisms of Breeding Bird Diversity in Inner Mongolia. PhD dissertation, Inner Mongolia University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [梁晨霞 (2020) 内蒙古繁殖鸟类多样性特征及其形成机制分析. 博士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.]

Liang CX, Feng G, Si XF, Mao LF, Yang GS, Svenning JC, Yang J (2018) Bird species richness is associated with phylogenetic relatedness, plant species richness, and altitudinal range in Inner Mongolia. Ecology and Evolution, 8, 53–58.

Liao J, Liao T, He XC, Zhang TX, Li DR, Luo XH, Wu YJ, Ran JH (2020) The effects of agricultural landscape composition and heterogeneity on bird diversity and community structure in the Chengdu Plain, China. Global Ecology and Conservation, 24, e01191.

Lin HX, Wang XY, Zhong MJ, Tang K, Du YB, Xu HG, Yi JF, Liu W, Hu JH (2024) Elevational patterns and assembly processes of multifaceted bird diversity in a subtropical mountain system. Journal of Biogeography, 51, 1276–1289.

Liu Y, Zhu Y, Wu S, Wang Y, Xie J, Zhang K, Xu Y (2024) Determinants of taxonomic, functional, and phylogenetic beta diversity in breeding birds within urban remnant woodlots: Implications for conservation. Ecology and Evolution, 14, e11426.

Lu XH, Jia YF, Wang YC (2024) The effect of landscape composition, complexity, and heterogeneity on bird richness: A systematic review and meta-analysis on a global scale. Landscape Ecology, 39, 132.

MacArthur RH (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology, 39, 599–619.

Matthews TJ, Triantis KA, Wayman JP, Martin TE, Hume JP, Cardoso P, Faurby S, Mendenhall CD, Dufour P, Rigal F, Cooke R, Whittaker RJ, Pigot AL, Thébaud C, Jørgensen MW, Benavides E, Soares FC, Ulrich W, Kubota Y, Sadler JP, Tobias JA, Sayol F (2024) The global loss of avian functional and phylogenetic diversity from anthropogenic extinctions. Science, 386, 55–60.

McCain CM (2009) Global analysis of bird elevational diversity. Global Ecology and Biogeography, 18, 346–360.

Mittermeier R, Gil P, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier C, Lamoreux J, Fonseca G (2004) Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. Cemex, Mexico.

Monnet AC, Jiguet F, Meynard CN, Mouillot D, Mouquet N, Thuiller W, Devictor V (2014) Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. Global Ecology and Biogeography, 23, 780–788.

Montaño-Centellas F, Baiser B, McGrew A, Trotta L, Li DJ (2022) Global patterns and drivers of raptor phylogenetic and functional diversity. Global Ecology and Biogeography, 32, 281–294.

Mu HW, Li XC, Wen YN, Huang JX, Du PJ, Su W, Miao SX, Geng M (2023) A global record of annual terrestrial human footprint dataset from 2000 to 2018. Scientific Data, 9, 176.

O'Brien EM (1998) Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: An interim general model. Journal of Biogeography, 25, 379–398.

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.

Pellissier V, Barnagaud JY, Kissling WD, Şekercioğlu Ç, Svenning JC (2018) Niche packing and expansion account for species richness–productivity relationships in global bird assemblages. Global Ecology and Biogeography, 27, 604–615.

Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecology Letters, 5, 402–411.

Pfister C, Harrington BA, Lavine M (1992) The impact of human disturbance on shorebirds at a migration staging area. Biological Conservation, 60, 115–126.

Pio DV, Broennimann O, Barraclough TG, Reeves G, Rebelo AG, Thuiller W, Guisan A, Salamin N (2011) Spatial predictions of phylogenetic diversity in conservation decision making. Conservation Biology, 25, 1229–1239.

Pollock LJ, O'Connor LMJ, Mokany K, Rosauer DF, Talluto L, Thuiller W (2020) Protecting biodiversity (in all its complexity): New models and methods. Trends in Ecology & Evolution, 35, 1119–1128.

R Core Team (2025) R: A Language and Environment for Statistical Computing. https://www.R-project.org. (accessed on 2025-12-17)

Şekercioğlu ÇH, Primack RB, Wormworth J (2012) The effects of climate change on tropical birds. Biological Conservation, 148, 1–18.

Sreekar R, Si XF, Sam K, Liu JJ, Dayananda S, Goodale U, Kotagama S, Goodale E (2021) Land use and elevation interact to shape bird functional and phylogenetic diversity and structure: Implications for designing optimal agriculture landscapes. Journal of Applied Ecology, 58, 1738–1748.

Stein A, Gerstner K, Kreft H (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. Ecology Letters, 17, 866–880.

Stewart PS, Voskamp A, Santini L, Biber MF, Devenish AJM, Hof C, Willis SG, Tobias JA (2022) Global impacts of climate change on avian functional diversity. Ecology Letters, 25, 673–685.

Tian YH, Zheng JW, Zhang ZB, Zhang T, Li SJ, Yan DM, Xu B (2025) Extended VIIRS-Like Artificial Nighttime Night Dataset of China (1986–2024). National Tibetan Plateau Data Center. https://cstr.cn/18406.11.HumanNat.tpdc.302930. (accessed on 2025-09-25)

Tobias JA (2022) A bird in the hand: Global-scale morphological trait datasets open new frontiers of ecology, evolution and ecosystem science. Ecology Letters, 25, 573–580.

Tobias JA, Sheard C, Pigot AL, Devenish AJM, Yang JY, Sayol F, Neate-Clegg MHC, Alioravainen N, Weeks TL, Barber RA, Walkden PA, MacGregor HEA, Jones SEI, Vincent C, Phillips AG, Marples NM, Montaño-Centellas FA, Leandro-Silva V, Claramunt S, Darski B, Freeman BG, Bregman TP, Cooney CR, Hughes EC, Capp EJR, Varley ZK, Friedman NR, Korntheuer H, Corrales-Vargas A, Trisos CH, Weeks BC, Hanz DM, Töpfer T, Bravo GA, Remeš V, Nowak L, Carneiro LS, Moncada RAJ, Matysioková B, Baldassarre DT, Martínez-Salinas A, Wolfe JD, Chapman PM, Daly BG, Sorensen MC, Neu A, Ford MA, Mayhew RJ, Fabio Silveira L, Kelly DJ, Annorbah NND, Pollock HS, Grabowska-Zhang AM, McEntee JP, Carlos T. Gonzalez J, Meneses CG, Muñoz MC, Powell LL, Jamie GA, Matthews TJ, Johnson O, Brito GRR, Zyskowski K, Crates R, Harvey MG, Jurado Zevallos M, Hosner PA, Bradfer-Lawrence T, Maley JM, Stiles FG, Lima HS, Provost KL, Chibesa M, Mashao M, Howard JT, Mlamba E, Chua MAH, Li BC, Gómez MI, García NC, Päckert M, Fuchs J, Ali JR, Derryberry EP, Carlson ML, Urriza RC, Brzeski KE, Prawiradilaga DM, Rayner MJ, Miller ET, Bowie RCK, Lafontaine RM, Scofield RP, Lou YQ, Somarathna L, Lepage D, Illif M, Neuschulz EL, Templin M, Dehling DM, Cooper JC, Pauwels OSG, Analuddin K, Fjeldså J, Seddon N, Sweet PR, DeClerck FAJ, Naka LN, Brawn JD, Aleixo A, Böhning-Gaese K, Rahbek C, Fritz SA, Thomas GH, Schleuning M (2022) AVONET: Morphological, ecological and geographical data for all birds. Ecology Letters, 25, 581–597.

Tu HM, Fan MW, Ko JC (2020) Different habitat types affect bird richness and evenness. Scientific Reports, 10, 1221.

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

Voskamp A, Baker DJ, Stephens PA, Valdes PJ, Willis SG (2017) Global patterns in the divergence between phylogenetic diversity and species richness in terrestrial birds. Journal of Biogeography, 44, 709–721.

Wang C, Hu Y, Li MM, Ran JH, Tang RH (2022) Spatial distribution pattern of birds in the list of wild animals under state priority conservation in Sichuan Province. Sichuan Journal of Zoology, 41, 601–610. (in Chinese with English abstract) [王灿, 胡烨, 李明明, 冉江洪, 唐荣华 (2022) 四川省国家重点保护野生鸟类的空间分布格局. 四川动物, 41, 601–610.]

Ye YC, Lin WP, Song J, Wei QM, Zheng YF (2025) Spatial mismatches and multi-dimensional conservation priorities for urban birds in China. Journal of Environmental Management, 379, 124905.

Zhai ZR, Liu SY, Li ZM, Ma RJ, Ge XY, Feng HD, Shi Y, Gu C (2024) The spatiotemporal distribution patterns and impact factors of bird species richness: A case study of urban built-up areas in Beijing, China. Ecological Indicators, 169, 112847.

Zhang X, Zhao TT, Xu H, Liu WD, Wang JQ, Chen XD, Liu LY (2024) GLC_FCS30D: The first global 30 m land-cover dynamics monitoring product with a fine classification system for the period from 1985 to 2022 generated using dense-time-series Landsat imagery and the continuous change-detection method. Earth System Science Data, 16, 1353–1381.

Zhou Y (2024) Comprehensive benefit evaluation of the project of returning farmland to forest and grassland in Sichuan Province. Rural Scientific Experiment, (22), 48–50. (in Chinese) [周勇 (2024) 四川省退耕还林还草工程的综合效益评价. 农村科学实验, (22), 48–50.]

Zhou YT, Xu JH, Hu DF, Zhao Y, Li QH, Sun JX, Chen W, Chang Q, Li P, Hu CC (2023) Functional and phylogenetic bird diversity and bird strike avoidance at Nanjing Lukou International Airport. Journal of Nanjing Normal University (Natural Science Edition), 46(3), 69–78. (in Chinese with English abstract) [周雨桐, 徐嘉晖, 胡东方, 赵阳, 李权衡, 孙健翔, 陈婉, 常青, 李鹏, 胡超超 (2023) 南京禄口国际机场鸟类群落功能和谱系多样性及鸟击防范研究. 南京师大学报(自然科学版), 46(3), 69–78.]

(责任编委: 吴永杰　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025464

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 25239, pages 1–11
doi: 10.17520/biods.2025239
cstr: 32101.14.biods.2025239

•研究报告•

AI声纹监测与人工样线调查在鸟类多样性监测中的差异比较：以西溪国家湿地公园为例

姚可侃[1,2], 余卉[1,2], 张巧玲[1,2], 陈琳[1,2*]

1. 杭州西溪国家湿地公园服务中心(杭州西溪国家湿地公园生态文化研究中心), 杭州 310030; 2. 浙江西溪湿地生态系统定位观测研究站, 杭州 310030

摘要: 鸟类多样性特征是评价湿地生态系统质量的重要指标。传统鸟类多样性调查多限于人工观测, 而近年来声纹监测技术逐步应用, 为鸟类多样性研究提供了新途径。为对比AI声纹监测与人工样线调查差异, 本研究于2024年1月(冬季)、4月(春季)、8月(夏季)和10月(秋季), 在杭州西溪国家湿地公园选取5处人工样线调查与声纹监测设备重合的样区开展同步监测。声纹监测选取77.5%作为置信阈值输出数据, 基于Simpson优势度指数(*C*)、Shannon-Wiener多样性指数(*H*′)、Pielou均匀度指数(*J*)和Margalef丰富度指数(*M*)等指标, 评估两种方法的适用性与局限性。结果表明: (1)四季累计, 声纹监测设备检测到鸟类105种, 人工样线记录鸟类89种; 声纹监测在物种丰富度(*S*)上表现更优。(2)按居留型看, 声纹监测对候鸟的检出更优, 人工样线则在留鸟的检出上更优; 声纹监测也能贡献区域新记录。(3)两种方法各指数的季节变化不完全一致, 声纹监测在*C*及*M*上多数季节较高, 更易捕捉优势物种信号且*S*表现更佳; 人工样线调查在*H*′及*J*上多数季节较高, 更能反映群落的综合多样性及物种分布的均衡程度。(4)按区域看, 声纹监测下绿堤/水下长廊的*H*′、*J*、*M*最高, 人工样线调查则以莲花滩最高。总体来看, 声纹监测适合长期、广时段的动态监测, 具有广阔前景, 可与人工样线调查互补, 建议建立识别置信度与质量控制阈值的评估体系, 提升方法准确性与可比性。

关键词: 鸟类多样性; 声纹监测; 人工样线调查; 西溪湿地; AI识别

姚可侃, 余卉, 张巧玲, 陈琳 (2026) AI声纹监测与人工样线调查在鸟类多样性监测中的差异比较: 以西溪国家湿地公园为例. 生物多样性, 34, 25239. doi: 10.17520/biods.2025239; cstr: 32101.14.biods.2025239.
Yao KK, Yu H, Zhang QL, Chen L (2026) Comparing AI voiceprint monitoring and line transect surveys for avian diversity: A case study of Xixi National Wetland Park. Biodiversity Science, 34, 25239. doi: 10.17520/biods.2025239; cstr: 32101.14.biods.2025239.

Comparing AI voiceprint monitoring and line transect surveys for avian diversity: A case study of Xixi National Wetland Park

Kekan Yao[1,2], Hui Yu[1,2], Qiaoling Zhang[1,2], Lin Chen[1,2*]

1 *Hangzhou Xixi National Wetland Park Service Center (Hangzhou Xixi National Wetland Park Ecological and Cultural Research Center), Hangzhou 310030, China*
2 *Zhejiang Xixi Wetland Ecosystem Observation and Research Station, Hangzhou 310030, China*

ABSTRACT

Aims: Traditional avian diversity surveys have largely relied on manual observations. However, in recent years, voiceprint monitoring technology has been gradually applied, providing a new approach for studying avian diversity. Avian diversity is a key indicator for assessing the quality of wetland ecosystems. This study aims to compare AI-based voiceprint monitoring with line transect surveys, offering a case reference for the application of bird voiceprint monitoring devices in wetland parks nationwide.

Methods: In January (winter), April (spring), August (summer), and October (autumn) of 2024, we conducted

收稿日期 Received: 2025-06-22; 接受日期 Accepted: 2025-10-09
基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金(BFUKF202618)和东亚-澳大利西亚迁飞路线中国候鸟保护网络建设(2023DOBZBF01) Supported by the Fundamental Research Funds for the Central Universities (BFUKF202618) and Construction of China Migratory Bird Conservation Network along East Asian-Australasian Flyway (2023DOBZBF01)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 542819075@qq.com

comprehensive and systematic avian diversity surveys at five sites within Xixi National Wetland Park in Hangzhou, Zhejiang, where line transect surveys and voiceprint monitoring devices overlapped. We applied a confidence threshold of 77.5% for output data. Based on Simpson dominance index (*C*), Shannon-Wiener diversity index (*H*′), Pielou evenness index (*J*), and Margalef richness index (*M*), the applicability and limitations of two methods were evaluated.
Results: (1) Voiceprint monitoring detected 105 bird species across four seasons, outnumbering the 89 species recorded by line transect surveys and demonstrating superior species richness (*S*) performance. (2) In terms of residency status, voiceprint monitoring showed higher detection efficiency for migratory birds, whereas line transect surveys performed better for resident birds; moreover, voiceprint monitoring also contributed new regional records. (3) The seasonal variations of the indices obtained by the two methods were not entirely consistent. The values of *C* and *M* were higher in most seasons under voiceprint monitoring, which performed better in capturing dominant species signals and reflecting *S*. By contrast, *H*′ and *J* were higher in most seasons in line transect surveys, better representing overall community diversity and the evenness of species distribution. (4) By region, the highest *H*′, *J*, and *M* values under voiceprint monitoring were observed at Lüdi/Shuixiachanglang area, whereas under line transect surveys, the highest values were recorded at Lianhuatan area.
Conclusion: Overall, voiceprint monitoring is suitable for long-term and wide time-scale dynamic monitoring, with broad application prospects, and can serve as a complement to line transect surveys. An evaluation system incorporating recognition confidence and quality control thresholds is recommended to enhance the accuracy and comparability of the method.
Key words: avian diversity; voiceprint monitoring; line transect surveys; Xixi Wetland; AI recognition

传统鸟类监测通常采用样线法、样点法、标图法、标记重捕法、鸣声回放法、聚集地调查法等方法(蔡音亭等, 2010)。这些方法极大地推进了鸟类多样性研究, 但面临时间和人力成本高(Bibby et al., 2000)、覆盖范围有限(Sutherland et al., 2004)、人为干扰较大(Alldredge et al., 2007)、难以实现长期连续监测(Brandes, 2008)、对鸟类造成一定干扰(Johnson et al., 2002)等问题。随着科技发展与创新, 声纹识别技术作为一种非侵入性、高效、持续性的监测手段, 为鸟类研究和保护提供了新的可能性。该技术在生物学、生态学和环境监测领域中逐渐展现出其重要性[①]。国内外学者对鸟类音频识别技术进行了广泛而深入的研究探索: 如, Yang等(2021)对12种鸟类的1,200多个音节进行小波分解, 将分解后提取出的参数作为特征参数进行鸟类分类识别, 获得了较好的识别准确率; 陈海兰等(2015)提出一种多维特征联合的鸟类鸣声识别方法, 该方法将不同音节长度特征与多段式平均频谱法相结合, 对湿地常见的17种鸟类的辨识准确度很高。随着鸟类音频智能化监测技术的不断发展, 该技术也在多地开展实际应用。如Van Doren等(2023)开发了一种自动化声学监测系统, 结合传感器, 能够高效识别夜间迁徙鸟类的飞行鸣叫, 在北美城郊、乡村、自然保护地等范围内进行鸟类迁徙强度和时序监测; 谭娟等(2024)在上海闵行区春申公园鸟类多样性监测中, 利用被动声学技术将声纹设备和样线调查法进行比较分析, 评估了两种监测方法的有效性; 王一宇等(2024)在北京翠湖国家城市湿地公园, 利用深度学习的鸟声识别技术, 识别野生鸟类9目16科52种, 准确率达到93%, 显著提高了鸟类监测效率。综上所述, 声学监测技术在鸟类监测领域展现出较高的生态价值, 有效弥补了传统监测手段的短板。

湿地作为陆地生态系统和水生生态系统交互作用的生态过渡带, 具有重要的生态环境功能[②], 拥有多样化的生境类型和丰富的动植物资源, 是各种鸟类重要的觅食、繁殖和栖息场所(何颖和许铭宇, 2024)。鸟类多样性是评价湿地生态系统质量的重要指标之一(李秀明等, 2020; 张勇等, 2022), 掌握湿地鸟类多样性状况, 对于湿地保护及管理具有重要意义。

本研究以杭州西溪国家湿地公园为例, 开展基于声纹设备智能识别的鸟类多样性监测, 并与人工样线调查结果对比, 旨在建立人工样线与声学数据的交叉验证机制, 以打破传统调查局限性, 为智能化监测尝试及长江经济带区域生物多样性保护提供相关实践案例。

① 杨帆 (2024) 基于深度学习的鸟类声纹识别技术研究. 硕士学位论文, 沈阳理工大学, 沈阳.

② 闫丹丹 (2024) 松花江下游沿江湿地水文连通性恢复研究. 硕士学位论文, 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春.

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

杭州西溪国家湿地公园(以下简称“西溪湿地”)位于浙江省杭州市区西部(图1), 横跨西湖区与余杭区, 距西湖约5 km, 地理范围为120°02'–120°05' E、30°15'–30°16' N, 总面积10.38 km^2。公园属亚热带季风气候, 年均气温16.2℃、年均相对湿度78%, 年均降水量约1,400 mm。区域以鱼塘为主, 与河港湖漾水网、狭窄塘基及较大的岛渚相间分布, 构成典型人工湿地(易小梅等, 2023)。西溪湿地是我国首个集城市、农耕与文化于一体的国家湿地公园(https://wgly.hangzhou.gov.cn/art/2024/1/16/art_1229733900_58952645.html), 2009年被列入《国际重要湿地名录》, 在生态保护、科学研究与公众教育方面具有代表性与示范价值(Wang et al., 2019)。据《杭州西溪国家湿地公园2024年生物多样性监测报告》, 截至2024年底已累计记录鸟类224种, 其中雀形目114种(50.89%); 按居留型划分, 留鸟、冬候鸟、夏候鸟与旅鸟分别占36.16%、28.57%、16.97%与18.30%。

1.2 研究方法

1.2.1 人工样线调查

西溪湿地是浙江地区较早开展年度生物多样性监测的湿地公园。2024年在莲花滩、绿堤、虾龙滩等12个监测样区实施每月1次的样线调查, 记录鸟类种类与数量, 辅以鸣声辨别与摄影取证。根据

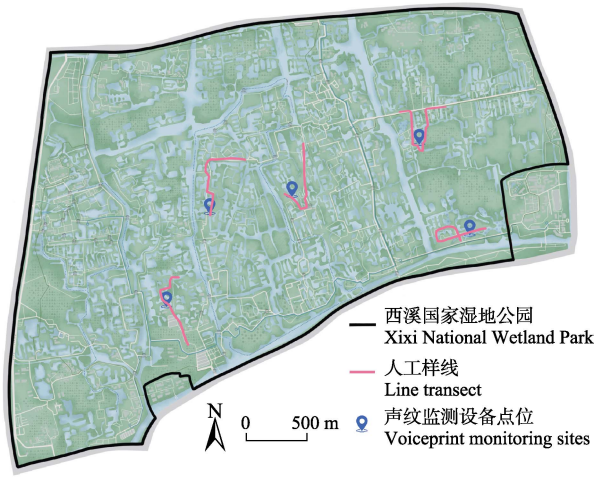


图1 西溪国家湿地公园人工样线调查路线及声纹监测设备点位

Fig. 1 Line transect survey routes and voiceprint monitoring sites in Xixi National Wetland Park

《杭州西溪国家湿地公园生物多样性监测规范》, 综合考虑湿地公园监测的全面性、代表性和连贯性, 本研究共设12条样线, 每个样区1条, 目标长度约1.0 km/条(受地形与游步道约束, 实际长度在小范围内有差异), 单侧调查带宽约50 m, 步行速度约1 km/h; 选择晴好天气的清晨至上午时段进行调查。少量路段因道路条件需折返, 折返段不重复计数。志愿者与观鸟爱好者的观察/拍摄记录仅用于补充物种名录, 不计入多样性指数与个体数等统计分析。监测数据按月与年度汇总, 并参照《中国鸟类观察手册》(刘阳和陈水华, 2021)与《中国鸟类分类与分布名录》(第四版) (郑光美, 2023)进行规范化整理。

1.2.2 鸟类声纹监测

为与样线对比, 在与人工样线点位相对重合的5个区域——莲花滩、绿堤/水下长廊、虾龙滩、烟水渔庄/百家湮、费家塘(图1)各布设1套鸟类声纹监测设备。设备收音器安装于距地面约2.5 m位置(图2), 24 h连续采集, 基于5 G网络回传数据。根据设备出厂参数设定, 其有效收音半径约为50 m。

声学识别采用数据驱动的深度学习流程: 音频先转换为梅尔频谱, 由卷积神经网络(convolutional neural network, CNN)与注意力机制进行特征提取与声源分离, 再由分类器输出物种识别置信度(定义为模型对“最可能物种”类别的后验概率)。本研究基于BirdNET-Analyzer v2.4并结合本地化物种库(1,436个物种, 覆盖西溪湿地鸟类名录物种); 同时使用物种范围模型按杭州经纬度与月份筛选候选清单, 仅对同时存在于物种库与西溪湿地鸟类名录的物种计入声纹统计, 未覆盖或覆盖概率极低的物种不纳入声纹结果。

1.2.3 数据选取及处理

本研究的调查月份为2024年1、4、8、10月, 分别代表冬季、春季、夏季、秋季。以杭州市西湖区莲花滩小型气象微站统计, 4个月份的月均气温分别为7.26℃、18.46℃、31.31℃与19.40℃, 能代表四季气候特征。

声纹识别输出结果受置信阈值影响(Kahl et al., 2021a, b), 鸟种识别准确率是评判该方法效果的重要依据之一, 据此开展置信阈值筛选与准确率评估。声纹数据先以置信度阈值$\tau \geq 70\%$剔除明显低质



图2　声纹监测设备现场布设及声学识别流程图

Fig. 2　On-site deployment of voiceprint monitoring devices and acoustic recognition process

量识别; 随后在70%–85%区间按5%步长(70%、75%、80%、85%)综合考察“物种数/疑似种/音频量”的权衡; 再在75%–80%子区间按2.5%步长(75.0%、77.5%、80.0%)细化; 对候选点附近进一步以0.5%步长微调, 以确定最优τ, 采用此多尺度梯度筛选方式, 并结合以下多项指标确定最优置信阈值。

(1)鸟种数稳定性。定义为在阈值微调窗口内物种丰富度的相对变化不超过预设容忍度(Stab(τ))。

$$\mathrm{Stab}(\tau)=\frac{|S(\tau+\Delta)-S(\tau-\Delta)|}{S(\tau)}\le\epsilon \tag{1}$$

式中, $S(\tau)$为阈值τ下的物种数, $\Delta=0.5\%$ (微调步长), 本文取$\epsilon=25\%$作为数据相对稳定的判断依据。

(2)平均相对准确率。首先筛选符合既定条件的有效记录, 需同时满足: 物种存在于“西溪湿地鸟类名录与(杭州经纬度 × 当月)范围模型”的交集; 通过人工抽检(抽样复核音频片段, 并结合样区生境与出现频次)判定为正确识别。对站点S与月份M计算其对应的物种识别准确率$\mathrm{Acc}_{\mathrm{S,M}}(\tau)$:

$$\mathrm{Acc}_{\mathrm{S,M}}(\tau)=\frac{TP_{\mathrm{S,M}}(\tau)}{TP_{\mathrm{S,M}}(\tau)+FP_{\mathrm{S,M}}(\tau)} \tag{2}$$

其中, TP为满足条件的记录数, FP为不满足条件的记录数。随后进行两级平均: 先在同一月份跨站点取平均, 得到:

$$\overline{\mathrm{Acc}_{\mathrm{M}}}(\tau)=\frac{1}{|\mathrm{S}|}\sum_{\mathrm{S}}\mathrm{Acc}_{\mathrm{S,M}}(\tau) \tag{3}$$

再各月取平均, 得到总体的平均相对准确率:

$$\overline{\mathrm{Acc}}(\tau)=\frac{1}{|\mathrm{M}|}\sum_{\mathrm{M}}\overline{\mathrm{Acc}_{\mathrm{M}}}(\tau) \tag{4}$$

其中, $|\mathrm{M}|$为月份数, $|\mathrm{S}|$为站点数。

(3)阈值判定规则。以$\overline{\mathrm{Acc}}(\tau)\ge85\%$与$\mathrm{Stab}(\tau)\le25\%$为联合准则选择阈值。实证结果显示, $\tau=77.5\%$同时满足两项条件, 且在识别数量与质量之间取得较优平衡; 因此选定$\tau=77.5\%$作为本研究的最终置信阈值。

按此阈值获得的物种名录再由西溪湿地鸟类学者复核, 结合音频片段、样区生境与出现频次, 最终确认物种存在的可靠性。

1.3　数据分析

采用相对多度(D) (Kobayashi, 1980)、Simpson优势度指数(C) (Peet, 1975)、Shannon-Wiener多样性指数(H') (Scott et al., 1987)、Pielou均匀度指数(J) (Pielou, 1966)、Margalef丰富度指数(M) (Derksen et al., 1995)等对西溪湿地2024年鸟类多样性人工样线调查及声纹设备监测数据进行分析。计算公式为:

$$D=n/N \tag{5}$$

$$C=\sum_{i=1}^{S}P_i^2 \tag{6}$$

$$H'=-\sum_{i=1}^{S}P_i\ln P_i \tag{7}$$

$$J=H'/\ln S \tag{8}$$

$$M=\left(S-1\right)\ln N \tag{9}$$

式中, S为区域记录到的物种总数, 即物种丰富度; n

为区域某种鸟类在人工样线调查中的个体数量或在声纹设备监测中得到的音频条数, N为区域人工样线调查到的所有鸟类总个体数或声纹设备监测到的总音频数; P_i为第i种物种个体数与所有物种总个体数的比值。定义$D \geq 5\%$的种类为该季该区域的优势种。

2 结果

2.1 声纹设备监测和人工样线调查的鸟类物种

2.1.1 声纹设备监测

冬春夏秋四季所有区域声纹设备共监测到鸟类14目40科105种(附录1)。按目分, 以雀形目最多, 共22科59种, 占监测总种数的56.19%; 其次为鸻形目, 共4科13种, 占监测总种数的12.38%。按科分, 以鹟科最多, 共11种; 其次分别为鸭科8种、鹬科6种。共记录国家二级重点保护野生动物12种, 包括鹗(*Pandion haliaetus*)、凤头蜂鹰(*Pernis ptilorhynchus*)、普通鵟(*Buteo japonicus*)、鸳鸯(*Aix galericulata*)等; 共记录湿地水鸟(含翠鸟科, 下同) 32种, 占监测总种数的30.48%。按居留型分, 留鸟27种, 冬候鸟39种, 夏候鸟17种, 旅鸟22种, 占比分别为25.72%、37.14%、16.19%、20.95%。各季均监测到的常见鸟种有白头鹎(*Pycnonotus sinensis*)、喜鹊(*Pica serica*)、棕头鸦雀(*Paradoxornis webbianus*)等林鸟10种, 黑水鸡(*Gallinula chloropus*)、苍鹭(*Ardea cinerea*)等水鸟7种。

2.1.2 人工样线调查

冬春夏秋四季所有区域人工样线共调查到鸟类14目39科89种(附录2)。按目分, 以雀形目最多, 共23科52种, 占监测总种数的58.43%; 其次为鹅形目, 共1科8种, 占监测总种数的8.99%。按科分, 鹭科最多, 为8种; 其次为鸭科及鸦科, 均为6种。共记录国家二级重点保护野生动物6种, 包括白额雁(*Anser albifrons*)、斑头鸺鹠(*Glaucidium cuculoides*)、水雉(*Hydrophasianus chirurgus*)等; 共记录湿地水鸟24种, 占监测总种数的26.97%。按居留型分, 留鸟48种, 冬候鸟20种, 夏候鸟16种, 旅鸟5种, 占比分别为53.93%、22.47%、17.98%、5.62%。

各季均调查到的鸟种有白头鹎、乌鸫(*Turdus mandarinus*)、黑脸噪鹛(*Pterorhinus perspicillatus*)等林鸟9种, 黑水鸡、小鳽鹬(*Tachybaptus ruficollis*)等水鸟4种。

2.1.3 新记录鸟种

基于人工样线调查结果, 2024年西溪湿地共新增鸟类记录9种, 即白额雁、青脚鹬(*Tringa nebularia*)、林鹬(*T. glareola*)、鹤鹬(*T. erythropus*)、长嘴剑鸻(*Charadrius placidus*)、红嘴鸥(*Larus ridibundus*)、普通鸬鹚(*Phalacrocorax carbo*)、红胁绣眼鸟(*Zosterops erythropleurus*)、戴菊(*Regulus regulus*)。其中, 声纹设备共监测到上述新增种类中的6种, 即白额雁、青脚鹬、林鹬、长嘴剑鸻、红嘴鸥及红胁绣眼鸟, 表明声纹设备监测对于西溪湿地新鸟种的发现也具有一定贡献。

2.2 两种方法调查的鸟类群落多样性比较

2.2.1 鸟类物种组成

在2024年四季的鸟类监测中, 声纹设备共识别鸟类105种, 高于人工样线所记录的89种, 两种方法均记录的鸟种有44种。从单季物种丰富度看, 两种方法种数差距更加突出, 声纹设备监测明显高于人工样线调查, 但两种方法记录鸟种具一定重叠, 两种方法的物种丰富度在各季间变化规律基本相同(图3a), 春季最高、夏季最低。从居留型看(图3c), 声纹设备监测在记录候鸟, 尤其是旅鸟方面展现出显著优势, 而人工样线调查则在留鸟调查中表现更为优越。

2.2.2 鸟类优势种

本研究在季节 × 方法的框架采用相对多度判定优势种, 鉴于两种方法的信号度量不同, 仅就两种方法各季优势种数量与重叠比例简单比较。结合所有区域来看, 声纹设备监测与人工样线调查在识别优势种上存在一定差异, 各季只有白头鹎为共同优势种, 且人工样线调查各季发现的优势种种数均多于声纹设备监测。冬季、春季、夏季、秋季, 声纹设备监测与人工样线调查的优势种种数分别为5 vs. 6、4 vs. 5、3 vs. 7、3 vs. 4。

2.2.3 季节变化规律

从季节维度对比分析可见, 声纹设备监测与人工样线调查各自春秋两季总个体数/音频条数总和均大于冬夏两季的总和(图3b, 附录3)。两种方法在群落多样性指标上展现出各自特有的变化规律(图4)。在Simpson优势度指数方面, 除秋季外, 其余季

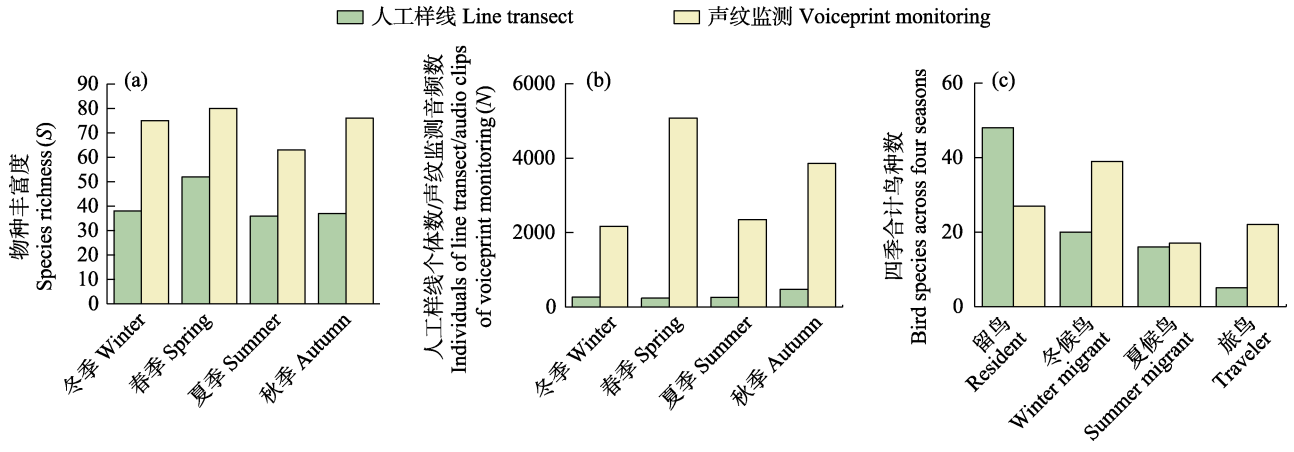


图3　各季节人工样线和声纹监测记录的鸟类数量

Fig. 3　Seasonal bird numbers recorded by line transect and voiceprint monitoring

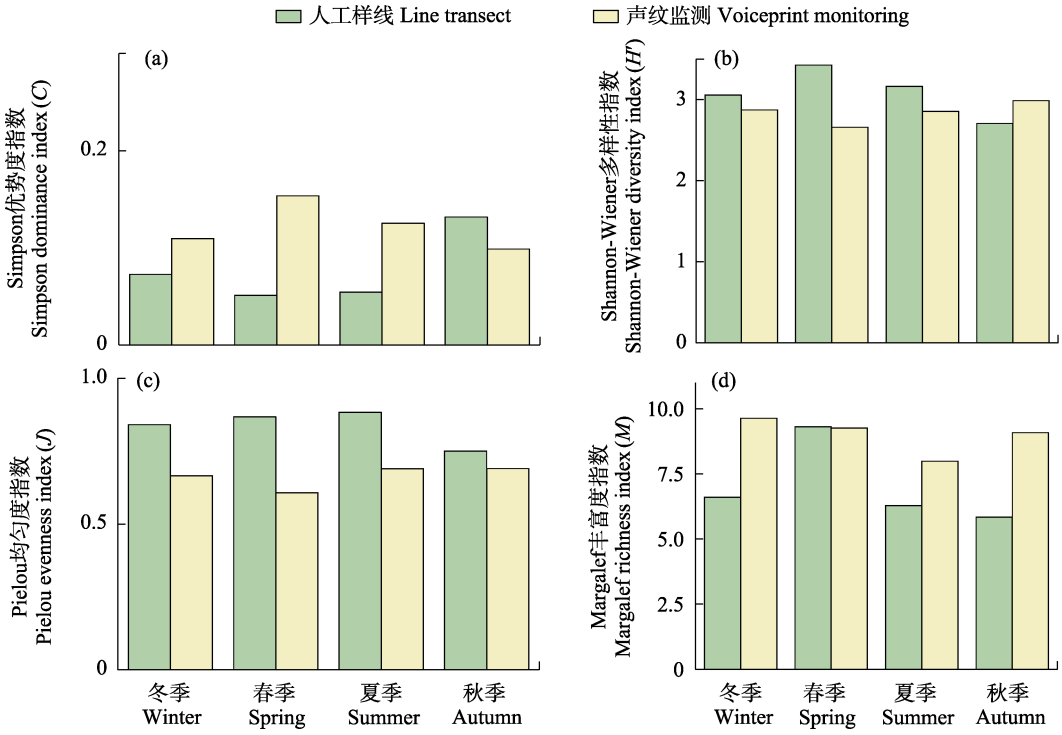


图4　各季节基于人工样线和声纹监测计算的鸟类多样性指数

Fig. 4　Avian diversity indices calculated by line transect and voiceprint monitoring in each season

节均表现为声纹设备监测高于人工样线调查, 表明声纹设备监测在多数季节中更易捕捉到主导物种的声音信号。在Shannon-Wiener多样性指数方面则呈现相反趋势, 除秋季外, 其余季节中人工样线调查均高于声纹设备监测, 说明人工样线调查在群落物种多样性与多度分布的综合方面(即整体多样性)上表现更为突出。Pielou均匀度指数在所有季节中均为声纹设备监测低于人工样线调查, 反映出声纹设备监测采集的物种组成中存在更高的个体分布不均性。相较之下, Margalef丰富度指数则显示出除春季外, 其他季节声纹设备监测均高于人工样线调查, 表明声纹设备监测在物种识别数量上更具优势。值得注意的是, 两种方法的Simpson优势度指数与Shannon-Wiener多样性指数的最大值均出现在春季或秋季, 而其他指数在季节上的最大值分布未呈现出一致模式, 存在一定差异性。

2.2.4 不同区域分布特征

从不同区域上分析, 两种方法呈现不同的规律。在物种丰富度方面, 人工样线调查的最高值出现在莲花滩, 而声纹设备监测出现在绿堤/水下长廊; 在总个体数/音频数方面, 人工样线调查最高值出现在烟水渔庄/百家溇, 声纹设备监测出现在绿堤/水下长廊(图5, 附录3)。

从生物多样性指数角度分析(图6), 在Simpson

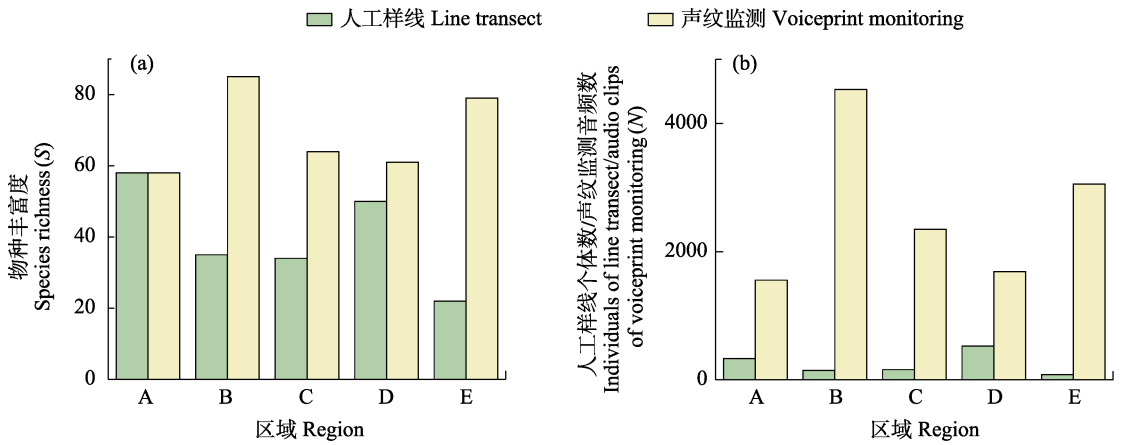


图5 各区域人工样线和声纹监测记录的鸟类数量。**A**: 莲花滩; **B**: 绿堤/水下长廊; **C**: 虾龙滩; **D**: 烟水渔庄/百家溇; **E**: 费家塘。

Fig. 5 Regional bird numbers recorded by line transect and voiceprint monitoring. A, Lianhuatan; B, Lüdi/Shuixiachanglang; C, Xialongtan; D, Yanshuiyuzhuang/Baijialou; E, Feijiatang.

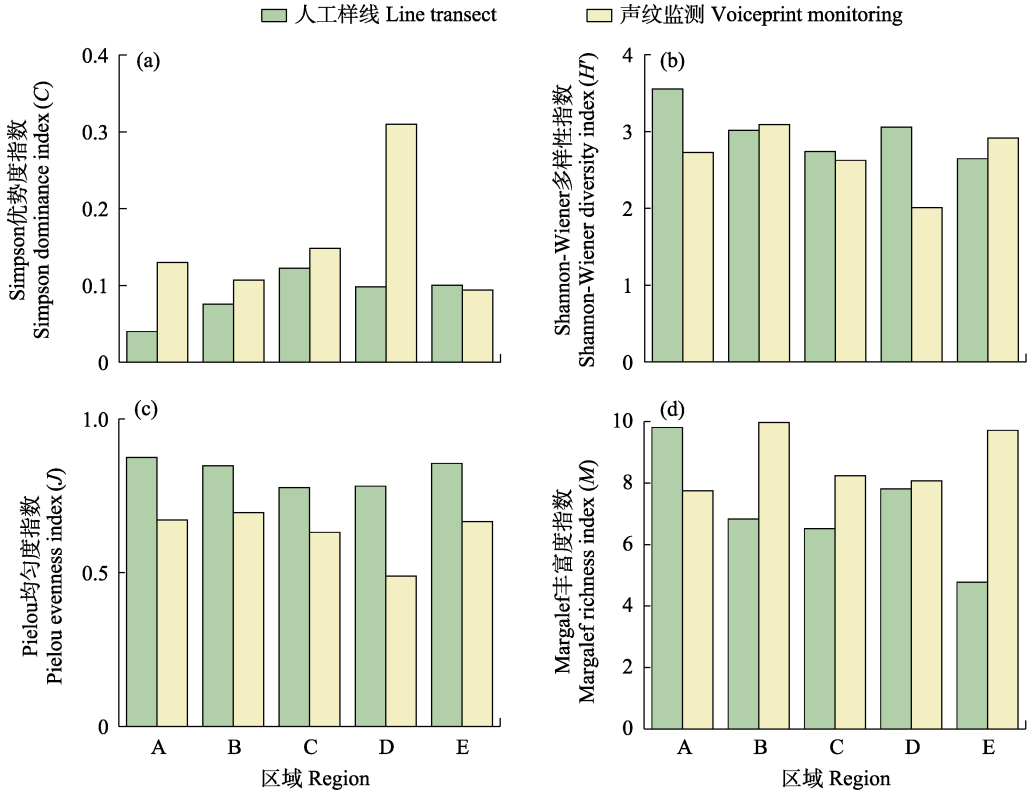


图6 各区域人工样线和声纹监测计算的鸟类群落多样性指数。**A**: 莲花滩; **B**: 绿堤/水下长廊; **C**: 虾龙滩; **D**: 烟水渔庄/百家溇; **E**: 费家塘。

Fig. 6 Regional avian community diversity indices calculated by line transect and voiceprint monitoring. A, Lianhuatan; B, Lüdi/Shuixiachanglang; C, Xialongtan; D, Yanshuiyuzhuang/Baijialou; E, Feijiatang.

优势度指数上, 人工样线调查的最高值出现在虾龙滩, 而声纹设备监测的最高值则出现在烟水渔庄/百家漾区域。在Shannon-Wiener多样性指数上, 人工样线调查的最大值出现在莲花滩, 而声纹设备监测的峰值则出现在绿堤/水下长廊区域。类似地, Pielou均匀度指数与Margalef丰富度指数的空间分布也呈现出一致趋势: 人工样线调查的最高值均集中于莲花滩, 而声纹设备监测的对应最大值同样出现在绿堤/水下长廊。因此在人工样线调查时, 莲花滩为所有区域中Shannon-Wiener多样性指数、Pielou均匀度指数及Margalef丰富度指数最高的, 而Simpson优势度指数则为最低; 但在声纹设备监测时, 绿堤/水下长廊为所有区域中Shannon-Wiener多样性指数、Pielou均匀度指数及Margalef丰富度指数最高的。

3 讨论

3.1 声纹设备监测和人工样线调查优势对比

声纹设备监测在多种动物的研究中得到了不同程度的应用(游海林等, 2021; 王虎诚等, 2023; 吴科毅等, 2023; 任诗超等, 2024)。本研究中, 声纹监测的物种数(无论单季还是全年合计)均高于样线调查。需要强调的是, 声纹设备监测的*N*代表的是鸣声事件而非个体数, 其生态含义更接近鸣唱显著度/活跃度。春季迁徙与繁殖期鸣唱活跃叠加, 表现为声纹对候鸟到来及鸟类繁殖行为敏感。这主要是因为声纹监测依托设备中的自动录音单元(赵凯等, 2023), 能够在不干扰鸟类行为的前提下, 持续、被动地记录野外环境中自然的鸟类鸣声(Shonfield & Bayne, 2017), 并能实现一些夜间活动和难以目测观察到的鸟类的监测。特别是在春季迁徙季, 相较于人工调查受限于次数和精力, 声纹设备监测优势更加凸显, 鸟类鸣声被记录的可能性大大提升。声纹设备监测在本研究中发现6种新记录, 体现了其在时空覆盖与自动化检索方面的优势(Sugai et al., 2019)。新采集的鸣声可快速与系统云数据比对, 显著提升物种发现效率(Priyadarshani et al., 2022)。声学技术还能通过声纹特征提取与机器学习算法的深度结合, 不断自我调整优化识别模型, 从而完善本地的鸟类声纹库(Lostanlen et al., 2019)。这一过程能为长期的研究监测奠定海量数据基础, 积累的优质音频也可为公众科普和生态教育提供生动素材, 或应用于其他鸟类鸣声研究。本研究在对原始数据的处理过程中, 发现系统设置的置信区间越高, 得到的鸟种数及疑似错误种类越少, 表明置信阈值的合理设定对于减少假阳性数据和提升结果可信度具有重要作用(Knight et al., 2017)。与此同时, 两种方法在雀形目占主导、季节节律一致等方面呈现收敛的群落图景, 说明鸟类核心类群在年际尺度上保持稳定, 但两种方法在鸟类各季优势种及重复种等方面的差异, 也反映出两种方法在可见性/可听性维度上可形成互补(Klingbeil & Willig, 2015)。相关研究指出, 区域性核心鸟种通常在较长时间尺度内保持相对稳定(Wearn et al., 2017), 如雀形目是现生鸟类中物种最为丰富、分布最为广泛的一目, 约占鸟类总数的60%, 一般为区域鸟类群落的主导类群(Jetz et al., 2012)。当监测覆盖范围和时间足够广泛时, 两种方法所揭示的鸟类多样性的组成格局及变化规律基本趋于相同。

但在实际调查中, 人工样线在特定环境下也具有不可替代性, 例如研究人员可根据实际需求, 动态调整观察的位置、时间和方式, 使监测更为灵活; 对于不擅鸣叫的鸟类, 声纹监测可能因难以捕捉有效声音信息而造成识别困难(边琦等, 2023), 而人工调查可依靠直接观察进行有效统计; 某一时段多种鸟类活动发出叫声, 声纹监测可能会因为声波信号的重叠出现统计遗漏或偏差, 而人工调查则能够根据鸟类行为特征及自身经验, 直接锁定鸟群并进行合理的种类及数量估算。

3.2 声纹设备监测和人工样线调查劣势分析

从空间异质性看, 两种方法在不同样区的优势并不重合。以莲花滩为例, 其为宽阔的露滩-浅水(约50,000 m^2)且为非行船航道水域, 样线调查在开阔视野下更易准确记录雁鸭/鸻鹬等群栖水鸟(张春旺等, 2024), 因而在物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数、Pielou均匀度指数、Margalef丰富度指数上表现更优; 而声纹设备监测对林缘-灌丛等鸣叫活跃带更敏感, 故在绿堤/水下长廊的指数表现突出, 这与两种方法的生境感知与信号类型差异一致。人工样线调查的*N*是个体数, 声纹设备监测的*N*则是有效音频事件, 重复或群体鸣叫会抬高事件数, 因此声纹设备监测的*N*不能完全等同于个体数, 鉴

于两种方法的检测信号不同, “优势”所反映的两者生态含义并不完全等价。

在声纹设备监测数据中出现的“强势物种” (如褐柳莺(*Streptopelia chinensis*)与“易混类群替代” (如乌鶇 vs. 灰背鶇(*Turdus hortulorum*)、珠颈斑鸠(*Streptopelia chinensis*) vs. 山斑鸠(*S. orientalis*))现象, 主要原因: (1)主频分布与设备频响/增益设置导致的检出率偏置(郝泽周等, 2024; Wrege et al., 2024); (2)鸟类的重复鸣叫在短时间窗内造成事件过度计数; (3)声谱图近邻标签在环境噪声下混淆(姚紫嫣等, 2024; Zhang et al., 2024)。而人工样线调查记录的物种和个体总数较少, 数据表现得更加“平均”, 物种被频繁重复监测的现象较少(Darras et al., 2019), 这主要受限于调查的时空范围和调查人员的经验, 且每条样线的观测时间段较为固定。

针对以上问题, 声纹设备监测可通过事件归并(20–30 s内同类同频段合并为同一事件)、主频带定制与增益校准(依据目标类群主频带优化录音参数)、范围模型 + 人工抽检双重约束、即时调整阈值/置信区间等措施, 提升鸟鸣收音清晰度, 有效降低混淆与高估错估负面影响; 人工样线调查可通过增加调查频次、扩大调查范围、开展特定时段或特定物种的专项监测等手段加以改进, 提升调查的全面性、连续性、针对性。两种方法可建立“声纹触发-样线核查”的联动流程, 并在声纹设备端记录在线时长(运行日志), 实施事件归并/去噪; 按努力量 E (样线: 长度 × 次数; 声纹: 在线小时数)进行单位努力量下目标物种有效记录数与基于该物种占比的存在概率基准值并行报告, 以提升不同年际与区域对比的可复现性, 也供复审查验; 设定误判/漏判抽检样本库与阈值敏感性梯度参数, 作为与人工样线核验的配套基线。需要指出的是, 声纹监测为24 h连续记录, 而样线调查为定时段人工巡查, 二者调查强度存在差异, 导致个体数与音频数不能直接比较。本研究因此未对两者的原始数量结果进行对比。未来若能在统一调查强度或基于标准化努力量的条件下比较, 将更有助于揭示不同方法间的异同。目前国内外尚缺乏系统性、同强度的对比研究。

3.3 不足与展望

本研究安装的声纹监测设备中, 部分因电路连接、湿地潮湿及涨水等因素, 导致供电不稳定或产生离线故障, 均对监测结果的连续性造成了一定影响, 因此需优化设备防水防潮性能, 增强电源系统稳定性, 确保供电畅通, 并提高设备耐用性及寿命。

当前, 声纹技术及声学监测虽然已经在自然保护区、湿地公园和城市绿地等区域的鸟鸣及鸟类多样性研究中得到一定程度的应用, 但仍面临缺乏统一规范的监测与评价方法等困境, 相关的生态声学理论与假说仍需大量实测数据加以验证(Azar & Bell, 2016), 因此还需要针对不同地域甚至不同时段设立监测标准及指标。

本研究调查未能覆盖至西溪湿地全域, 后续可根据当地长期鸟类活动的自然节律, 规划增加声纹监测点位, 扩大监测范围, 并可与人工调查样线互相配合, 如声纹监测可用于区域的大范围初筛及常规性普查, 人工调查则是对精准样区或样本的重点观察及验证, 以求发挥声纹监测更大功效, 使鸟类多样性调查更为全面准确。此外视频图像摄录和遥感成像等技术的加持运用, 也能在物种识别、种群行为观察、栖息地选择、生境适宜性/破碎化、人为干扰探究等方面促进生物多样性监测及保护的多源互补(雷倩等, 2018; 吴恺等, 2024)。

参考文献

Alldredge MW, Simons TR, Pollock KH (2007) A field evaluation of distance measurement error in auditory avian point count surveys. Journal of Wildlife Management, 71, 2759–2766.

Azar JF, Bell BD (2016) Acoustic features within a forest bird community of native and introduced species in New Zealand. Emu-Austral Ornithology, 116, 22–31.

Bian Q, Wang C, Cheng H, Han D, Zhao YL, Yin LQ (2023) Exploring the application of acoustic indices in the assessment of bird diversity in urban forests. Biodiversity Science, 31, 22080. (in Chinese with English abstract) [边琦, 王成, 程贺, 韩丹, 赵伊琳, 殷鲁秦 (2023) 声学指数在城市森林鸟类多样性评估中的应用. 生物多样性, 31, 22080.]

Bibby CJ, Burgess ND, Hill DA, Mustoe S (2000) Bird Census Techniques, 2nd edn. Academic Press, London.

Brandes TS (2008) Automated sound recording and analysis techniques for bird surveys and conservation. Bird Conservation International, 18, S163–S173.

Cai YT, Gan XJ, Ma ZJ (2010) A comparison of line transect and point count surveys: A case study of spring saltmarsh birds at Chongming Dongtan. Biodiversity Science, 18, 44–49. (in Chinese with English abstract) [蔡音亭, 干晓静, 马志军 (2010) 鸟类调查的样线法和样点法比较: 以崇明东滩春季盐沼鸟类调查为例. 生物多样性, 18, 44–49.]

Chen HL, Sun HX, Qi J, Gao CX, Yan JQ (2015) Research of birds call recognition method based on multi-feature fusion. Journal of Nanjing University (Natural Sciences), 51, 1234–1239. (in Chinese with English abstract) [陈海兰, 孙海信, 齐洁, 高春仙, 颜佳泉 (2015) 基于多维特征联合的鸟类鸣声识别方法研究. 南京大学学报(自然科学版), 51, 1234–1239.]

Darras K, Batáry P, Furnas BJ, Grass I, Mulyani YA, Tscharntke T (2019) Autonomous sound recording outperforms human observation for sampling birds: A systematic map and user guide. Ecological Applications, 29, e01954.

Derksen DA, Thomas AG, Lafond GP, Loeppky HA, Swanton CJ (1995) Impact of post-emergence herbicides on weed community diversity within conservation-tillage systems. Weed Research, 35, 311–320.

Hao ZZ, Zhang CY, Li L, Gao BT, Zeng W, Wang C, Wang ZX, Huang WT, Zhang Y, Pei NC, Xiao ZS (2024) Applications of passive acoustic monitoring and evaluation in urban bird research. Biodiversity Science, 32, 24123. (in Chinese with English abstract) [郝泽周, 张承云, 李乐, 高丙涛, 曾伟, 王淳, 王梓炫, 黄万涛, 张悦, 裴男才, 肖治术 (2024) 城市鸟类多样性被动声学监测与评价技术应用. 生物多样性, 32, 24123.]

He Y, Xu MY (2024) Study on construction of wetland bird habitat in Guangdong Province. Forestry Construction, 42(4), 1–9. (in Chinese with English abstract) [何颖, 许铭宇 (2024) 广东省湿地鸟类栖息地营建研究. 林业建设, 42(4), 1–9.]

Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Hartmann K, Mooers AO (2012) The global diversity of birds in space and time. Nature, 491, 444–448.

Johnson DH, Shaffer TL, Newton WE (2002) Statistics and the scientific method: A response to Anderson et al. (2000). Wildlife Society Bulletin, 30, 931–934.

Kahl S, Denton T, Klinck H, Glotin H, Goëau H, Vellinga WP, Planqué R, Joly A (2021a) Overview of BirdCLEF 2021: Bird call identification in soundscape recordings. In: CLEF 2021 Working Notes, CEUR Workshop Proceedings, pp. 1437–1450. Conference and Labs of the Evaluation Forum, Bucharest.

Kahl S, Wood CM, Eibl M, Klinck H (2021b) BirdNET: A deep learning solution for avian diversity monitoring. Ecological Informatics, 61, 101236.

Klingbeil BT, Willig MR (2015) Bird biodiversity assessments in temperate forest: The value of point count versus acoustic monitoring protocols. PeerJ, 3, e973.

Knight EC, Hannah KC, Foley GJ, Scott CD, Brigham RM, Bayne EM (2017) Recommendations for acoustic recognizer performance assessment with application to five common automated signal recognition programs. Avian Conservation and Ecology, 12, 7.

Kobayashi S (1980) A model of the species rank–abundance relation for a community in an open habitat. Population Ecology, 22, 51–68.

Lei Q, Li JY, Ma KM (2018) Applications of remote sensing technology in avian ecology. Biodiversity Science, 26, 862–877. (in Chinese with English abstract) [雷倩, 李金亚, 马克明 (2018) 遥感技术在鸟类生态学研究中的应用. 生物多样性, 26, 862–877.]

Li XM, Cheng RM, Xiao WF, Pan KY, Qian FW (2020) Waterbird monitoring: History, status and future perspectives in China. Wetland Science, 18, 633–645. (in Chinese with English abstract) [李秀明, 程瑞梅, 肖文发, 盘凯筠, 钱法文 (2020) 水鸟监测: 历史与现状及其在中国未来发展的建议. 湿地科学, 18, 633–645.]

Liu Y, Chen SH (2021) The CNG Field Guide to the Birds of China. Hunan Science and Technology Press, Changsha. (in Chinese) [刘阳, 陈水华 (2021) 中国鸟类观察手册. 湖南科技出版社, 长沙.]

Lostanlen V, Salamon J, Farnsworth A, Kelling S, Bello JP (2019) Robust sound event detection in bioacoustic sensor networks. PLoS ONE, 14, e0214168.

Peet RK (1975) Relative diversity indices. Ecology, 56, 496–498.

Pielou EC (1966) The measurement of diversity in different types of biological collections. Journal of Theoretical Biology, 13, 131–144.

Priyadarshani N, Marsland S, Castro I (2022) Application of unsupervised representation learning for bird song detection. Ecological Informatics, 68, 101540.

Ren SC, Ma SS, Zhang Y, Ji XY (2024) Research on bird diversity in spring and application of intelligent voiceprint monitoring in Suqian Santaishan National Forest Park. Environmental Monitoring and Forewarning, 16(5), 76–82. (in Chinese with English abstract) [任诗超, 马士胜, 张悦, 纪轩禹 (2024) 宿迁三台山国家森林公园春季鸟类多样性研究及智能声纹监测方法应用. 环境监控与预警, 16(5), 76–82.]

Scott JM, Csuti B, Jacobi JD, Estes JE (1987) Species richness. BioScience, 37, 782–788.

Shonfield J, Bayne EM (2017) Autonomous recording units in avian ecological research: Current use and future applications. Avian Conservation and Ecology, 12, 14.

Sugai LSM, Silva TSF, Ribeiro JW Jr, Llusia D (2019) Terrestrial passive acoustic monitoring: Review and perspectives. BioScience, 69, 15–25.

Sutherland WJ, Newton I, Green RE (2004) Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques. Oxford University Press, Oxford.

Tan J, Zhu DD, Wang Q, Wang M (2024) Application of passive acoustic technology in monitoring bird diversity in urban park green space: A case study of Chunshen Park in Minhang District, Shanghai. Biodiversity Science, 32, 24262. (in Chinese with English abstract) [谭娟, 朱丹丹, 王卿, 王敏 (2024) 被动声学技术在城市公园绿地鸟类多样性监测中的应用: 以上海闵行区春申公园为例. 生物多样性, 32, 24262.]

Van Doren BM, Lostanlen V, Cramer A, Salamon J, Dokter A, Kelling S, Bello JP, Farnsworth A (2023) Automated

acoustic monitoring captures timing and intensity of bird migration. Journal of Applied Ecology, 60, 433–444.

Wang HC, Wei Q, Du W, Wang F, Ge BJ, Ju RR (2023) Application of passive acoustic monitoring technology in avian monitoring at Jiuli Lake Wetland Park. Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology, 50(3), 30–36. (in Chinese) [王虎诚, 魏齐, 杜伟, 王菲, 葛秉珏, 鞠然然 (2023) 被动声学监测技术在九里湖湿地公园鸟类监测中的应用研究. 江苏林业科技, 50(3), 30–36.]

Wang L, Chen W, Zhao Y, Li J (2019) Ecosystem service evaluation and management zoning of Xixi National Wetland Park. Wetlands Ecology and Management, 27, 543–555.

Wang YY, Xia F, Liu S, Peng T, Guo HM, Jian HF (2024) Research on bird sound recognition technology based on deep learning: Taking Beijing Cuihu National Urban Wetland Park as an example. Landscape Architecture Academic Journal, 41(4), 19–26. (in Chinese with English abstract) [王一宇, 夏航, 刘松, 彭涛, 郭慧敏, 鉴海防 (2024) 基于深度学习的鸟声识别技术研究——以北京翠湖国家城市湿地公园为例. 园林, 41(4), 19–26.]

Wearn OR, Freeman R, Newell N, Harrison ME, Cheyne SM (2017) Rethinking camera traps: Improving accuracy of wildlife presence and abundance estimates. Ecological Indicators, 75, 151–157.

Wrege PH, Bambi FBD, Malonga PJF, Samba OJ, Brncic T (2024) Early detection of human impacts using acoustic monitoring: An example with forest elephants. PLoS ONE, 19, e0306932.

Wu K, Li L, Wang JP, Zhang DR, Zhao AB, Li JQ, Xia Q (2024) Method for waterfowl detection based on improved YOLO v5. Journal of Hangzhou Normal University (Natural Science Edition), 23, 351–358. (in Chinese with English abstract) [吴恺, 李黎, 王嘉芃, 张登荣, 赵安邦, 李俊青, 夏青 (2024) 基于改进YOLO v5的野外实景视频水鸟检测方法. 杭州师范大学学报(自然科学版), 23, 351–358.]

Wu KY, Ruan WD, Zhou DF, Chen QC, Zhang CY, Pan XY, Yu S, Liu Y, Xiao RB (2023) Syllable clustering analysis-based passive acoustic monitoring technology and its application in bird monitoring. Biodiversity Science, 31, 22370. (in Chinese with English abstract) [吴科毅, 阮文达, 周棣锋, 陈庆春, 张承云, 潘新园, 余上, 刘阳, 肖荣波 (2023) 基于音节聚类分析的被动声学监测技术及其在鸟类监测中的应用. 生物多样性, 31, 22370.]

Yang S, Frier R, Shi Q (2021) Acoustic classification of bird species using wavelets and learning algorithms. In: 13th International Conference on Machine Learning and Computing, pp. 67–71. Association for Computing Machinery, New York.

Yao ZY, Li CM, Wang JY, Li DF, Jiao YR, Weng C (2024) Research progress on biodiversity assessment methods based on soundscape: A bibliometric analysis. Acta Ecologica Sinica, 44, 2187–2197. (in Chinese) [姚紫嫣, 李春明, 王静怡, 李大锋, 焦亚冉, 翁辰 (2024) 基于声景的生物多样性评估方法研究进展——基于文献计量分析. 生态学报, 44, 2187–2197.]

Yi XM, Hua L, He H, You AJ, Yin H, Chen L, Hu JW (2023) Evaluation of water system connectivity in the Xixi Wetland based on graph theory. Wetland Science, 21, 951–960. (in Chinese with English abstract) [易小梅, 滑磊, 何海, 尤爱菊, 殷浩, 陈琳, 胡静雯 (2023) 基于图论理论的西溪湿地水系连通性评价. 湿地科学, 21, 951–960.]

You HL, Wu YM, Xu LG, Cheng JX, Liu LZ, Yao Z, Xin ZJ (2021) Application of soundscape monitoring technology in bird diversity monitoring at the typical wetland of Poyang Lake. Chinese Journal of Ecology, 40, 3025–3032. (in Chinese with English abstract) [游海林, 吴永明, 徐力刚, 程俊翔, 刘丽贞, 姚忠, 辛在军 (2021) 声音监测技术在鄱阳湖典型湿地鸟类多样性监测中的应用. 生态学杂志, 40, 3025–3032.]

Zhang CW, Hu JY, Liu WB, Feng QF, Zhang HY, Wang Y, Deng DJ, Hong J (2024) Spatiotemporal diversity of waterbirds in Jiaozuo section of Yellow River wetland. Biotic Resources, 46, 246–254. (in Chinese with English abstract) [张春旺, 胡建业, 刘卫宾, 冯千凤, 张红嫄, 王颖, 邓大军, 洪军 (2024) 黄河湿地焦作段水鸟的时空多样性. 生物资源, 46, 246–254.]

Zhang CY, Jin NT, Xie J, Hao ZZ (2024) CicadaNet: Deep learning based automatic cicada chorus filtering for improved long-term bird monitoring. Ecological Indicators, 158, 111423.

Zhang Y, Shi Y, Dong X, Xu YM, Cai CY, Dang YF (2022) Study on bird diversity in Hanshiqiao Wetland Nature Reserve. Natural Protected Areas, 2(3), 43–49. (in Chinese with English abstract) [张勇, 史洋, 董雪, 许亚明, 蔡春轶, 党永峰 (2022) 汉石桥湿地自然保护区鸟类多样性研究. 自然保护地, 2(3), 43–49.]

Zhao K, Chen G, Zhang YY (2023) Bird diversity monitoring at Beijing Xiaolongmen Forest with acoustic indices. Journal of Beijing Normal University (Natural Science), 59, 607–613. (in Chinese with English abstract) [赵凯, 陈功, 张雁云 (2023) 基于声学指数监测北京小龙门林区鸟类多样性. 北京师范大学学报(自然科学版), 59, 607–613.]

Zheng GM (2023) A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China, 4th edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2023) 中国鸟类分类与分布名录(第四版). 科学出版社, 北京.]

(责任编委: 吴永杰　责任编辑: 闫文杰)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025239

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 25218, pages 1–14
doi: 10.17520/biods.2025218
cstr: 32101.14.biods.2025218

•三维生态学专题•

北京中心城区公园中生物声对植被三维结构的响应

白梓彤[1,2], 王成[1,2*], 齐志勇[3]

1. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 2. 国家林业和草原局城市森林研究中心, 北京 100091; 3. 北京大学地球与空间科学学院遥感与地理信息系统研究所, 北京 100871

摘要: 植被三维结构显著影响公园绿地中声景的形成与空间分布, 生物声作为声景的重要组成部分, 能够间接反映区域的生物多样性水平及生态系统健康状况。然而, 目前关于城市公园生物声对植被三维结构特征的响应机制仍缺乏系统的研究。本研究于2024年夏季在北京城市中心公园的52个样点中同步采集了声音数据和背包激光雷达植被数据。基于现场录制的声音计算了6个典型声学指数, 并从激光雷达点云中提取了42个植被结构变量。利用主成分分析和XGBoost-SHAP模型, 识别对生物声产生显著影响的关键植被结构变量及其重要性, 并使用广义加性模型(generalized additive model, GAM)量化边际贡献与生物声特征之间的非线性响应关系。主要结果如下: (1)不同生物声频段的功率谱密度(power spectral density, PSD)夏季的日变化模式存在差异, PSD2–4 kHz与PSD4–6 kHz频段表现出相似的日节律特征, 而PSD6–10 kHz则呈现出错峰鸣唱的时间分布。(2)平均胸径、冠层起伏比和粗糙度指数是驱动各频段生物声表达的重要植被结构因子; 而林下植被结构和冠层覆盖度则对声学复杂度指数(acoustic complexity index, ACI)、声学多样性指数(acoustic diversity index, ADI)和生物声多样性指数(bioacoustic index, BIO)的调控起到关键作用。(3)适度疏透的林分结构与中等尺度的林木胸径更有利于鸟鸣声的增加, 冠层表面形态对昆虫声具有显著调控作用, 冠层起伏比的增加普遍促进生物声的表达。(4)林下植被过密, 寡光区体积过大不利于多声源的共存与传播, 会削弱声景的多样性。本研究系统揭示了植被三维结构对生物声的复杂影响机制, 明确了在生物声营造中的关键植被结构因子, 为城市绿地中的声景优化和生物多样性保护提供了科学依据。

关键词: 声景监测; 声学指数; 激光雷达; 城市森林; 公园

白梓彤, 王成, 齐志勇 (2026) 北京中心城区公园中生物声对植被三维结构的响应. 生物多样性, 34, 25218. doi: 10.17520/biods.2025218; cstr: 32101.14.biods.2025218.
Bai ZT, Wang C, Qi ZY (2026) Biophony responses to different vegetation structure in urban central parks of Beijing. Biodiversity Science, 34, 25218. doi: 10.17520/biods.2025218; cstr: 32101.14.biods.2025218.

Biophony responses to different vegetation structure in urban central parks of Beijing

Zitong Bai[1,2], Cheng Wang[1,2*], Zhiyong Qi[3]

1 *Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*
2 *Urban Forestry Research Center, National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China*
3 *Institute of Remote Sensing and Geographic Information System, School of Earth and Space Sciences, Peking University, Beijing 100871, China*

ABSTRACT

Aims: The three-dimensional structure of vegetation is crucial for the formation and spatial distribution of soundscapes in green spaces. Biophony, a key component of soundscapes, indirectly reflects regional biodiversity and ecosystem health. However, the complex relationship between vegetation structure and biophony in urban parks is not well understood.

Methods: During the summer of 2024, we simultaneously collected high-resolution acoustic recordings and backpack

收稿日期 Received: 2025-06-10; 接受日期 Accepted: 2025-08-29
基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2020ZB008)和国家重点研发计划(2021YFE0193200) Supported by the National Non-Profit Research Institutions of the Chinese Academy of Forestry (CAFYBB2020ZB008) and National Key Research and Development Program of China (2021YFE0193200)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wch8361@163.com

LiDAR data from 52 sampling sites in central Beijing parks. Six acoustic indices and 42 vegetation structural variables were calculated from these datasets. We used principal component analysis (PCA) and the XGBoost-SHAP model to identify and assess the importance of key vegetation variables influencing biophony. A generalized additive model (GAM) was then used to quantify the nonlinear relationships between these variables and biophony characteristics.
Results: Our key findings are as follows: (1) The power spectral density (PSD) of different biophony frequency bands showed distinct diurnal patterns. PSD at 2–4 kHz and 4–6 kHz exhibited similar circadian rhythms, while the 6–10 kHz band showed a staggered vocalization pattern. (2) Mean diameter at breast height (DBH), canopy relief ratio (CRR), and rumple index (RI) were key drivers of biophony across all frequency bands. Understory structure and canopy cover (CC) were dominant factors in regulating overall soundscape indices (acoustic complexity index, acoustic diversity index, and bioacoustic index). (3) Forest stands with a euphotic volume over 50% and medium-sized trees were more favorable for bird vocal activity. Increased CRR and canopy surface morphology significantly enhanced biophony, particularly insect sounds. (4) Excessive understory density and a large proportion of oligophotic volume were detrimental to the coexistence and propagation of multiple sound sources, which can reduce soundscape diversity.
Conclusions: This study systematically reveals how three-dimensional vegetation structure influences biophony, identifies key structural factors for biophony patterns, and provides a scientific basis for soundscape optimization and biodiversity conservation in urban green spaces.
Key words: soundscape monitoring; acoustic index; LiDAR; urban forest; parks

生态声学(Ecoacoustics)是一门近年来快速发展的交叉学科, 多聚焦于生态系统时空尺度上声音的分布特征与动态规律研究, 通过对环境声音的长期监测与分析, 揭示生态过程与声景之间的相互关系(Farina & Gage, 2017; Dröge et al., 2021; Sethi et al., 2023; 肖治术等, 2023), 反映群落组成、生态系统功能状态与人类活动干扰强度(Pijanowski et al., 2011b; Rodriguez et al., 2014)。随着生态声学的不断发展, 其在多种生态系统中的应用也日益广泛, 尤其是在城市生态系统中展现出独特的潜力。城市环境中的声景不仅能够反映生物多样性的变化, 也能捕捉到人类活动对环境的影响(Hao et al., 2021; 白梓彤等, 2023)。城市公园是城市绿地系统的重要组成, 兼具生物多样性保护、生态服务与人文活动等多重功能, 因而成为城市生态声景研究中的一个代表性领域。城市绿地环境显著受到人类活动、人工声干扰和人为植被配置等多种因素的叠加影响, 呈现出频繁地变化和难以预测的动态特征, 使得传统生物多样性调查和生态监测的准确性与可靠性面临挑战(Ghadiri Khanaposhtani et al., 2019)。

被动声学监测技术(passive acoustic monitoring, PAM)作为一种非侵入式的生态监测手段, 能够实现对复杂环境的连续实时测量, 并通过解码声音信息的方式, 为城市生物多样性与生态功能评估提供可行方案(马海港和范鹏来, 2023; 肖治术, 2024)。城市绿地的声景一般分为生物声(biophony)、人工声(anthrophony)和地球物理声(geophony)三类(Pijanowski et al., 2011a)。由于地球物理声(如风声、雨声)通常缺乏明确的生态指示意义, 目前的研究更多关注于能够直接反映动物行为、种群动态和生态位空间利用状况的生物声(Pijanowski et al., 2011b; Bian et al., 2022), 以及反映城市环境中人类活动特征的人工声(Joo et al., 2011; 白梓彤等, 2023)。而生物声的多样性和丰富度不仅能够直观表征声景质量, 还可作为间接反映城市绿地生物多样性水平与生态系统健康状况的生态指示变量, 进而影响公众生态感知与游憩体验质量(边琦等, 2021; Hao et al., 2024)。

植被结构多样性对区域生物多样性具有至关重要的影响(Guo et al., 2022; Davison et al., 2023; Ouyang et al., 2023; Bai et al., 2025), 不同的植被结构特征能够吸引不同的鸟类、昆虫等城市生物的活动和栖息, 进而影响生物声的产生和分布(Hao et al., 2021; Fairbairn et al., 2024)。已有研究表明, 植物群落的物种组成、树冠复杂性、树高分布、枝叶密度以及树干体积等因素, 均会对生物声特征产生重要影响(Do Nascimento et al., 2020; Mitchell et al., 2020; Hao et al., 2024)。其中, 植被的垂直结构与水平空间结构被广泛认为是驱动生物声多样性及其空间分布格局的关键生态因子(Pekin et al., 2012; Chen et al., 2021; He et al., 2022)。

植被的空间结构本质上是一个复杂的三维结构系统, 声音在生态环境中的传播也同样依赖三维空间。然而, 以往关于植被结构与声景之间的研究

大多局限于二维尺度的变量, 如冠层覆盖度或植被密度, 这种有限的结构参数难以全面描述植被群落的三维结构特征, 可能导致结果的片面与偏差(Fuller et al., 2015; Ghadiri Khanaposhtani et al., 2019)。近年来, 激光雷达(light detection and ranging; LiDAR)技术的快速发展, 为植被立体结构分析提供了可靠方法(郭庆华等, 2018; Daryaei et al., 2025; Yang et al., 2025), 而这通常是影响生物声中发声物种栖息、活动和声音传播的关键因素, 是常规二维植被结构指标难以揭示的。因此, 在三维空间尺度上准确量化植被结构特征, 并深入解析其与声学指数之间的耦合机制, 对于理解生态系统功能和声音传播机制至关重要。

基于以上研究背景, 本研究以北京中心城区的公园绿地为研究对象, 于2024年夏季在52个样点同步开展了声学监测与背包式LiDAR植被结构测量。本研究提取了6个典型声学指数和42个植被三维结构变量, 研究旨在实现以下目标: (1)筛选对不同生物声频段(低频鸟鸣、高频鸟鸣和昆虫鸣声)以及整体声学指数具有显著影响的关键植被结构变量; (2)明确上述关键植被结构变量对声学指数的具体影响情况; (3)进一步揭示植被结构变量对生物声影响的非线性模式与贡献机制。本研究结果将为公园绿地生态系统的生物多样性监测提供一种快速且高效的方法参考, 并为绿地声景营造提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究选取北京中心城区内斑块植被覆盖率超过50%的10个城市公园作为研究区, 空间上总体分布较为均衡, 面积范围为8.26–194.10 ha (附录1)。每个公园中分别设置4–7个采样点, 共52个样点(图1)。

1.2 声学数据监测及处理

我们在2024年夏季的7月5–13日, 对52个公园样点进行声音数据的收集。实验使用加装外置电池盒的Zoom H5自动声学采集设备, 搭载XYH-5X/Y全向麦克风, 可以持续录制50 h以上。录音参数设置为: 采样率44,100 Hz, 位深度16 bit, 立体声采样, 文件格式为".WAV"。采样期间保证每个样点至少进行连续96 h的声音采集。样点选取尽量满足以下条件: (1)为保证录音设备采集到的声音相对独立, 基于声学设备的收音性能(半径40–50 m), 尽量使各录音点间距至少100 m以上(白梓彤等, 2021); (2)为了最大限度地降低地形因素和小气候因素的影响, 尽量保证采样点的坡度、高程相似; (3)风声、雨声等地球物理声是影响声学指数计算的重要因素(孙翊斐等, 2023), 为了保证后续分析的准确性, 避免在强风、下雨的天气进行录制; (4)在样点中心选取健康高大乔木, 将录音设备固定在距离地面约2 m的高度, 这样既可以最大程度减少地面效应的影响, 又符合北京市高空作业安全标准。在采样结束后, 剔除存在异常值的样点数据, 最终获得了50个样点的音频, 共计288,000 min的数据。

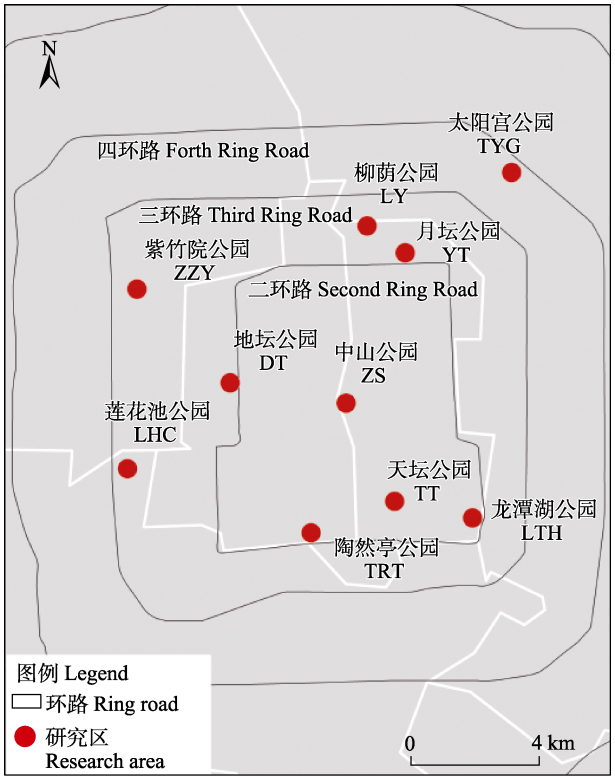


图1 研究区分布图

Fig. 1 Map of the research area and sampling point distribution. TT, Temple of Heaven Park; TRT, Taoranting Park; ZZY, Zizhuyuan Park; LHC, Lianhuachi Park; LTH, Longtanhu Park; ZS, Zhongshan Park; LY, Liuyin Park; TYG, Taiyanggong Park; DT, Ditan Park; YT, Yuetan Park.

在对音频数据进行选取时, 首先进行了系统自动抽样, 每15 min获取1 min的音频。之后, 使用R软件中的seewave包和soundecology包对音频进行声学指数的提取。根据对夏季频谱图的观察以及之前的研究结论(Zhao et al., 2025), 本研究根据生物

声频段的功率谱密度(power spectral density, PSD)将生物声划分为3个频段: PSD2–4、PSD4–6和PSD6–10, 分别对应低频鸟鸣、高频鸟鸣与虫鸣声能量的主要分布范围。最终, 选取3个表征不同生物声能量的平均功率谱密度(Welch, 1967)以及3个表征生物声特征的声学指数(acoustic index, AIS) (Farina & Pieretti, 2014; Zhao et al., 2019; Beason et al., 2023; Bai et al., 2026)作为响应变量(表1)。我们使用4天数据的平均值来反映每个样点对应时间的声音信息(Farina & Pieretti, 2014; 赵伊琳等, 2021; Yang et al., 2024)。

1.3 LiDAR指标采集及处理

2024年7月7–13日, 我们使用LiBackpack DGC50H背包激光雷达, 以声学设备为中心、半径50 m的圆形范围内同步获取植被三维点云(与声景设备采集范围相匹配)。采集过程中, 尽可能地加密环绕样地以确保点云数据的完整性。通过绿土云迹平台对获取的GNSS数据进行后处理差分解算, 通过联合基准站数据与移动端数据, 得到高精度固定解, 最终空间定位精度优于2 cm。随后, 在LiFuser BP软件中得到绝对坐标系(WGS84, UTM Zone 50N)下的点云数据, 平均点云密度达到13,120点/m^2。

表1 6个声学指标及其对应的生物声特征含义

Table 1 Six soundscape indices and their corresponding biophony explanations

生物声指标 Biophony indices		含义 Explanations
平均功率谱密度 Power spectral density (PSD)	PSD2–4	用于表征频率2–4 kHz中声学群落的能量(Watts/kHz), 多集中分布着低频鸟鸣声(Joo et al., 2007; 赵伊琳等, 2021)。与常见鸣禽的活动与数量相关性较强 This metric represents the acoustic energy (Watts/kHz) of sound communities within the 2–4 kHz frequency range, which primarily corresponds to low-frequency bird vocalizations (Joo et al., 2007; Zhao et al., 2021) and is strongly associated with the activity and abundance of common songbird species
	PSD4–6	用于表征频率4–6 kHz中声学群落的能量(Watts/kHz), 主要分布着中频的鸟鸣声和部分昆虫声。往往与更丰富的鸣禽谱系或活跃的宣告或求偶行为相关 This metric represents the acoustic energy (Watts/kHz) of sound communities within the 4–6 kHz frequency range, which is mainly composed of mid-frequency bird vocalizations along with some insect sounds. It is often associated with a richer assemblage of songbird taxa or heightened levels of territorial or courtship vocal activity
	PSD6–10	用于表征频率6–10 kHz中声学群落的能量(Watts/kHz), 在夏秋季多集中分布着高频虫鸣声(Joo et al., 2007; Pijanowski et al., 2011a), 尤其是以蝉鸣为代表的虫鸣声(Bennet-Clark, 1998) This metric represents the acoustic energy (Watts/kHz) of sound communities within the 6–10 kHz frequency range, which during summer and autumn is predominantly characterized by high-frequency insect vocalizations (Joo et al., 2007; Pijanowski et al., 2011a), particularly cicada calls that dominate this acoustic band (Bennet-Clark, 1998)
声学指数 Acoustic index (AIS)	生物声多样性指数 Bioacoustic index (BIO)	基于soundecology包的bioacoustic_index函数, 计算每个频率(Hz)曲线在最小分贝值(dB)以上的区域, 频率阈值设定在2–11 kHz之间(Boelman et al., 2007)。反映生物声活动的总强度, 较高的BIO值通常表示该区域内生物发声活动频繁, 可能与物种丰富度或个体活跃度相关(Bai et al., 2026) Using the bioacoustic_index function in the soundecology package, the area above the minimum decibel threshold (dB) is calculated for each frequency curve, with the frequency range set between 2–11 kHz (Boelman et al., 2007). This index reflects the overall intensity of biophonic activity; higher BIO values generally indicate more frequent biological vocalizations within the area and may be associated with greater species richness or higher levels of individual activity (Bai et al., 2026)
	声学复杂度指数 Acoustic complexity index (ACI)	基于soundecology包中的acoustic_complexity函数, 频率阈值设置在2–11 kHz之间, FFT = 1,024, 通过计算声强的变异性来表征声音群落在时间维度的多变性(Pieretti et al., 2011)。反映声音强度的变化, 较高的ACI值通常表示声音活动复杂度更高, 声音强度变化显著 Using the acoustic_complexity function in the soundecology package, with a frequency threshold set between 2–11 kHz and FFT size of 1,024, this index quantifies temporal variability in sound intensity to characterize the dynamism of acoustic communities (Pieretti et al., 2011). Higher ACI values generally indicate greater complexity in acoustic activity and more pronounced fluctuations in sound intensity
	声学多样性指数 Acoustic diversity index (ADI)	基于soundecology包中的acoustic_diversity函数, 通过Shannon指数来计算光谱复杂性(Pekin et al., 2012)。能较好反映多频段占用的情况, 较高的ADI值表示声音在多个频段中分布更均匀, 而较强的单一声源出现时, ADI下降 Using the acoustic_diversity function in the soundecology package, spectral complexity is quantified based on the Shannon index (Pekin et al., 2012). This index effectively reflects the degree of multi-band occupancy, where higher ADI values indicate that sounds are more evenly distributed across multiple frequency bands, whereas the presence of a dominant single sound source leads to a decrease in ADI

采集结束后, 在LiDAR 360MLS软件中对数据进行预处理。首先进行点云去噪, 随后基于布料模拟滤波算法(cloth simulation filtering) (Zhang et al., 2016)将LiDAR点云分类为地面点和非地面点, 并进行点云高度归一化处理; 然后, 使用LiDAR 360MLS中城市公园场景下的深度学习模型对点云数据进行语义分割, 保留包含乔木的高等植被点和包含林下灌木草本的低矮植被点(图2); 除此之外, 针对高等植被点进行单木分割(Tao et al., 2015), 提取树木的胸径、树高、冠幅和枝下高等单木结构参数。基于处理后的点云和单木数据, 我们使用R软件中的lidR包(Roussel et al., 2020)和canopyLazR包(Kamoske et al., 2019)提取了42个变量用于量化植被的空间结构特征, 对应的缩写及生态学含义详见附录2。

1.4 统计分析方法

本研究采用主成分分析(principal component analysis, PCA)对植被结构变量进行降维筛选与区域差异描述(Kane et al., 2010), 利用R软件中的ade4包和FactoMineR包对42个植被结构变量进行分析。基于对方差-协方差矩阵的特征值分解, 提取正交的主成分(principal components, PCs), 并计算各主成分的特征值、单独方差解释率及累积方差解释率。采用置换检验(n = 1,000次)来检验主轴的显著性, 并通过P值对显著性进行量化。随后我们根据碎石图和累积方差解释率(> 85%)提取前5个PCs中贡献率最高的5个变量, 共25个变量用于后续的分析。

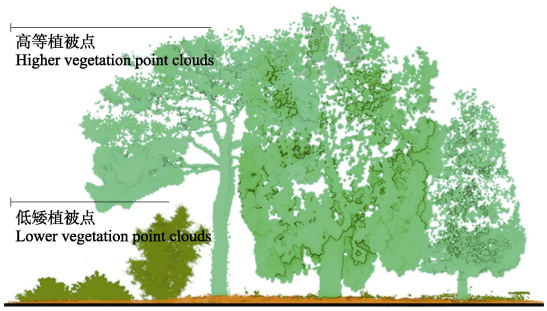


图2 植被点云语义分割示意图。图中是实测解算的植被点云数据, 亮绿色的是高大乔木的点云, 表示为高等植被点, 暗绿色的是灌草层点云, 即低矮植被点。

Fig. 2 Illustration of vegetation point cloud semantic segmentation. The light green points represent tall trees, denoted as higher vegetation points, while the dark green points represent the point clouds of shrub and grass layers, classified as lower vegetation points.

为了进一步排除自变量之间的多重共线性, 提高回归模型的可解释性与稳定性, 继续对植被变量进行Spearman相关性分析。筛选相关系数绝对值大于0.9 ($|r| > 0.9$)的高相关变量对, 并基于各变量在PCs中的平均绝对荷载值进行比较, 优先保留平均荷载较大、代表性更强的变量。随后, 使用最大-最小值方法对所有数据进行归一化。

采用XGBoost (eXtreme gradient boosting)回归模型, 以最终保留的植被结构变量为自变量, 分别评估其对6个声学指数(PSD2–4、PSD4–6、PSD6–10、ACI、ADI和BIO)的影响情况。XGBoost属于集成学习中的梯度提升方法, 通过集成多个弱学习器(如决策树)构建强预测模型, 具有出色的拟合能力与泛化性能(Chen & Guestrin, 2016; Lin et al., 2025)。为防止较小的样本量在模型中出现过度拟合, 我们对模型的参数设置如下: 决策学习率(eta)为0.02, 迭代次数为250, 子样本比例为0.7, 决策树的最大深度为4, 每个叶节点的最小样本权重和为5。模型性能通过五折交叉验证评估, 并使用决定系数(R^2)、相对均方根误差(rRMSE)和相对平均绝对误差(rMAE)等指标衡量拟合效果。为了增强模型的可解释性, 使用SHAP (SHapley Additive exPlanations)值对XGBoost模型进行解释(Lundberg et al., 2020)。通过计算每个植被结构特征的SHAP值, 获得其对声学响应变量的边际贡献大小, 使用平均绝对SHAP值(mean |SHAP value|)作为特征重要性的评价指标(Lundberg & Lee, 2017; Stadtler et al., 2022; Wang et al., 2023)。根据每个声学指数中变量的平均绝对SHAP值排序, 使用前3个关键植被结构变量用于后续响应关系描述。上述过程使用xgboost包和shapviz包完成。

最后, 我们采用广义加性模型(generalized additive model, GAM)对SHAP值与特征值之间的关系进行拟合。GAM能够灵活捕捉和量化边际贡献随特征变化所呈现的非线性趋势及其潜在阈值拐点, 更加适用于解释XGBoost模型所揭示的植被结构影响机制。通过分析GAM模型的有效自由度(effective degrees of freedom, df)、决定系数(R^2)及显著性(P值), 定量描述结构变量对声学指数的边际响应特征。GAM模型的拟合与可视化通过R软件中的mgcv包与ggplot2包实现。本文中所有指数计算与统计分析

均在R 4.5.0环境下完成。

2 结果

2.1 生物声频段变化

样地在夏季24 h内生物声功率谱密度(PSD)的变化趋势见图3。整体来看, PSD2–4与PSD4–6两个频段呈现出相似的日变化模式, 但较为高频的虫鸣声则显示出差异。鸟鸣声在清晨(约4:00–7:00)和傍晚(约17:00–19:00)出现峰值, 这一现象属于典型的晨昏合唱行为。值得注意的是, 城市鸟类在中午时段(13:00–14:00)也出现了一定程度的鸣唱活动, 尽管其强度相对较弱, 但仍呈现出类似“午间小合唱”的现象。PSD6–10则避开了鸟类晨昏合唱的阶段, 在白天的10:00–16:00出现强度较高的信号, 并在晚间的20:00–21:00再次出现一个次级峰值。此外, 夜间(20:00至次日4:00)整体声功率水平较低, 仅有少量生物声信号, 表明夜间生物声活动明显减弱。

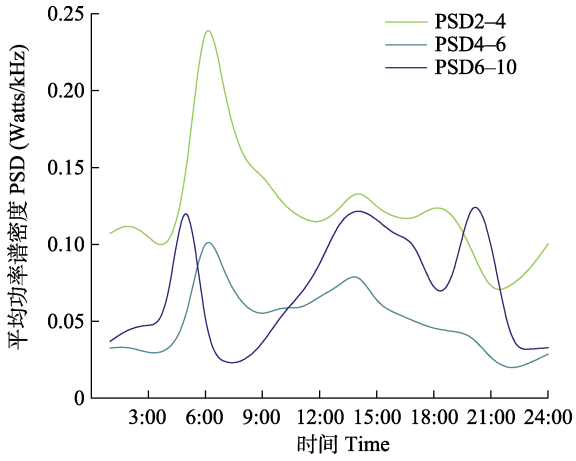


图3 不同频段生物声功率谱密度(PSD)日变化图

Fig. 3 Diurnal variation of biophony power spectral density (PSD) across different bands

2.2 植被三维结构变量筛选

PCA的分析结果显示, 前5个主成分累计解释了植被变量总方差的82.70% (表2), 这表明选取的主成分能够较好地描述植被结构的主要特征。植被变量在前5个PCs中出现显著的差异化分区(P < 0.001): PC1以林分上层的高度百分位数(H.pX)和植被点云高度平均值(H-mean)为主导变量, 主要反映了林分垂直方向上乔木层结构的分布, 体现了冠层的垂直结构特征; PC2主要包括高度变异系数(H-cv)、叶面积指数(LAI)以及反映林分中下层垂直结构的高度百分位数(H.p20和H.p30); PC3和PC4中主要包括寡光区叶面积(Oligo_LA)、透光区叶面积(Eu_LA)、寡光区体积(Oligo_volume)、透光区深度(Eu_Depth)、透光区体积(Eu_volume)、填充体素占比(Filled_VR)等与林分空间中的有效光照结构和枝叶分布相关的变量, 以及反映乔木胸径(DBHm)、平均冠幅(CWm)的单木变量; PC5则主要包括了如林下表面高度(UN_TCH)、林下粗糙度(UN_RI)、林下密度(UND)等与林下植被结构相关的变量。

通过对PCA降维后的25个植被结构变量进行贡献图分析发现(图4), 植被变量存在较明显的共线性。为进一步明确各变量之间的共线关系, 本研究再次进行了Spearman相关性分析(附录3)。结果显示, 70%高度百分位数(H.p70)、90%高度百分位数(H.p90)、点云高度平均值(H-mean)、垂直复杂度指数(VCI)和80%高度百分位数(H.p80), 10%高度百分位数(H.p10)、20%高度百分位数(H.p20)、叶面积指数(LAI)和30%高度百分位数(H.p30), 空体素占比(Empty_VR)和填充体素占比(Filled_VR), 透光区叶面积(Eu_LA)和寡光区叶面积(Oligo_LA)以及林下粗糙度指数(UN_RI)和林下表面高度(UN_TCH)之

表2 前5个主成分对应的关键植被结构变量

Table 2 Key vegetation structural variables corresponding to the first five principal components (PC)

主成分 PC	成分1 Component 1	成分2 Component 2	成分3 Component 3	成分4 Component 4	成分5 Component 5	累积方差 Cumulative variance (%)
PC1	H.p80	H.p70	H.p90	H-mean	VCI	30.67
PC2	H-cv	LAI	H.p20	H.p30	CRR	54.38
PC3	Oligo_LA	Eu_LA	Oligo_volume	DBHm	CC	66.43
PC4	Eu_Depth	Eu_volume	CWm	Filled_VR	Empty_VR	75.93
PC5	UN_TCH	UN_RI	UND	RI	H.p10	82.70

表中植被结构变量缩写对应的生态含义详见附录2。The ecological descriptions of the abbreviations of vegetation structural variables in the table are detailed in Appendix 2.

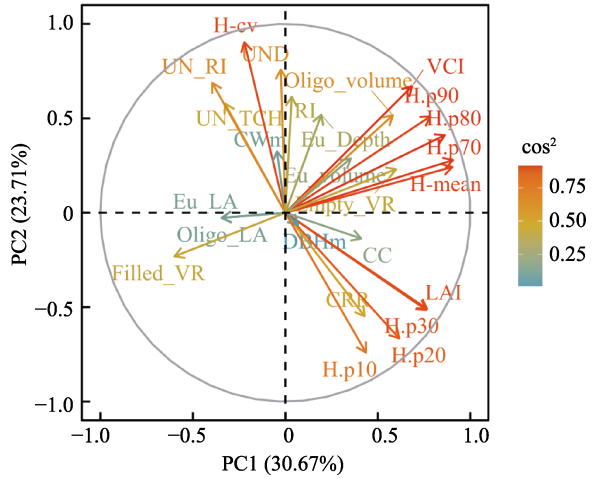


图4　植被结构变量的主成分分析贡献图。颜色表示25个植被结构变量与前两个主成分的相关性(cos^2值)，暖色代表较高的相关性和贡献度。箭头的长度和方向表示变量的重要性及其对主成分的解释能力，越靠近圆周的变量对主成分的构建作用越大。图中变量缩写对应的生态含义详见附录2。

Fig. 4　Contribution plot of principal component analysis variables. Colors indicate the degree of correlation (cos^2 values) between 25 vegetation structural variables and the first two principal components, with warmer tones signifying stronger correlations and higher contributions. The length and direction of the arrows reflect each variable's importance and explanatory power, with those closer to the perimeter of the correlation circle contributing more significantly to the principal component structure. The ecological descriptions of the abbreviations in the figure are detailed in Appendix 2.

表3　XGBoost模型拟合精度评价

Table 3　Goodness of fit evaluation of XGBoost models

声景指标 Soundscape indices	决定系数 Coefficient of determination (R^2)	相对均方根误差 Relative root mean square error (rRMSE, %)	相对平均绝对误差 Relative mean absolute error (rMAE, %)
PSD2–4	0.82	8.39	6.13
PSD4–6	0.83	10.25	7.45
PSD6–10	0.88	10.69	7.76
ACI	0.69	19.25	14.10
ADI	0.77	20.37	15.72
BIO	0.78	19.74	25.93

声景指标缩写对应的生态含义详见表1。The ecological descriptions of the abbreviations of soundscape indices are detailed in Table 1.

间具有显著相关性。根据各变量的平均荷载绝对值(附录4)，筛除了10个高相关性变量，最终保留了15个共线性较低且生态意义明确的变量，用于后续分析。

2.3　植被结构变量与生物声的建模

XGBoost模型的拟合优度评价结果见表3，所有指数模型均表现出较好的拟合效果，表明所选植被结构变量构建模型的解释能力较强。

通过平均绝对SHAP值比较植被结构变量对不同生物声及声学指数的贡献重要性(图5)。结果显示，透光区体积(Eu_volume，0.643)、平均胸径(DBHm，0.547)、冠层起伏比(CRR，0.458)、粗糙度指数(RI，0.423)等变量，对低频鸟鸣声能量(PSD2–4)具有显著贡献；冠层起伏比(CRR，0.395)、平均胸径(DBHm，0.386)、林下密度(UND，0.355)和粗糙度指数(RI，0.344)等变量，对高频鸟鸣声(PSD4–6)的贡献更加显著。在高频昆虫鸣声(PSD6–10)中，粗糙度指数(RI，1.447)、冠层起伏比(CRR，1.315)、透光区叶面积(Eu_LA，0.912)以及平均胸径(DBHm，0.855)是主要的影响变量。

分析对生物声学指数(ACI、ADI和BIO)具有显著影响的植被结构变量(图5d–f)。在表征生物声动态变化的声学复杂度指数(ACI)中，冠层覆盖度(CC，0.032)、高度变异系数(H-cv，0.028)、寡光区体积(Oligo_volume，0.024)和透光区深度(Eu_Depth，0.020)的重要性较高；而在强调频率分布均衡性的声学多样性指数(ADI)中，林下密度(UND，0.038)、冠层覆盖度(CC，0.036)、平均胸径(DBHm，0.033)和空体素占比(Empty_VR，0.019)等变量影响显著；而在反映生物声总能量的生物声多样性指数(BIO)中，30%高度百分位数(H.p30，0.039)、林下表面高度(UN_TCH，0.037)、点云高度平均值(H-mean，0.028)和冠层起伏比(CRR，0.027)的贡献度最高。

2.4　生物声对关键植被结构变量的响应

2.4.1　不同生物声频段的响应

通过SHAP依赖图及GAM拟合，我们揭示了关键结构变量的边际效应变化曲线(图6)。PSD2–4 kHz对透光区体积(Eu_volume)的响应曲线表现显著的"阈值-饱和"型(R^2 = 0.97，df = 8.43)，当Eu_volume低于0.40时SHAP贡献稳定在负值(约为–0.80)，并在0.44之后快速提升至正向高值0.90，在超过0.82之后趋于平缓，出现"饱和"效应。平均胸径(DBHm)呈现单峰转负的趋势(R^2 = 0.81，df = 7.15)，DBHm在0.45时达到边际贡献的峰值约0.8，在大于0.50后SHAP值迅速转为负值，并在80%之后维持稳定(–0.7至–1.0)。冠层起伏比(CRR)的边际效应曲线呈"S"型正向趋势(R^2 = 0.77，df = 6.32)，当CRR在小于0.25时出现谷值–0.60，后在0.38附近转为正向贡献，0.72之后急剧上升到增益峰值0.86。

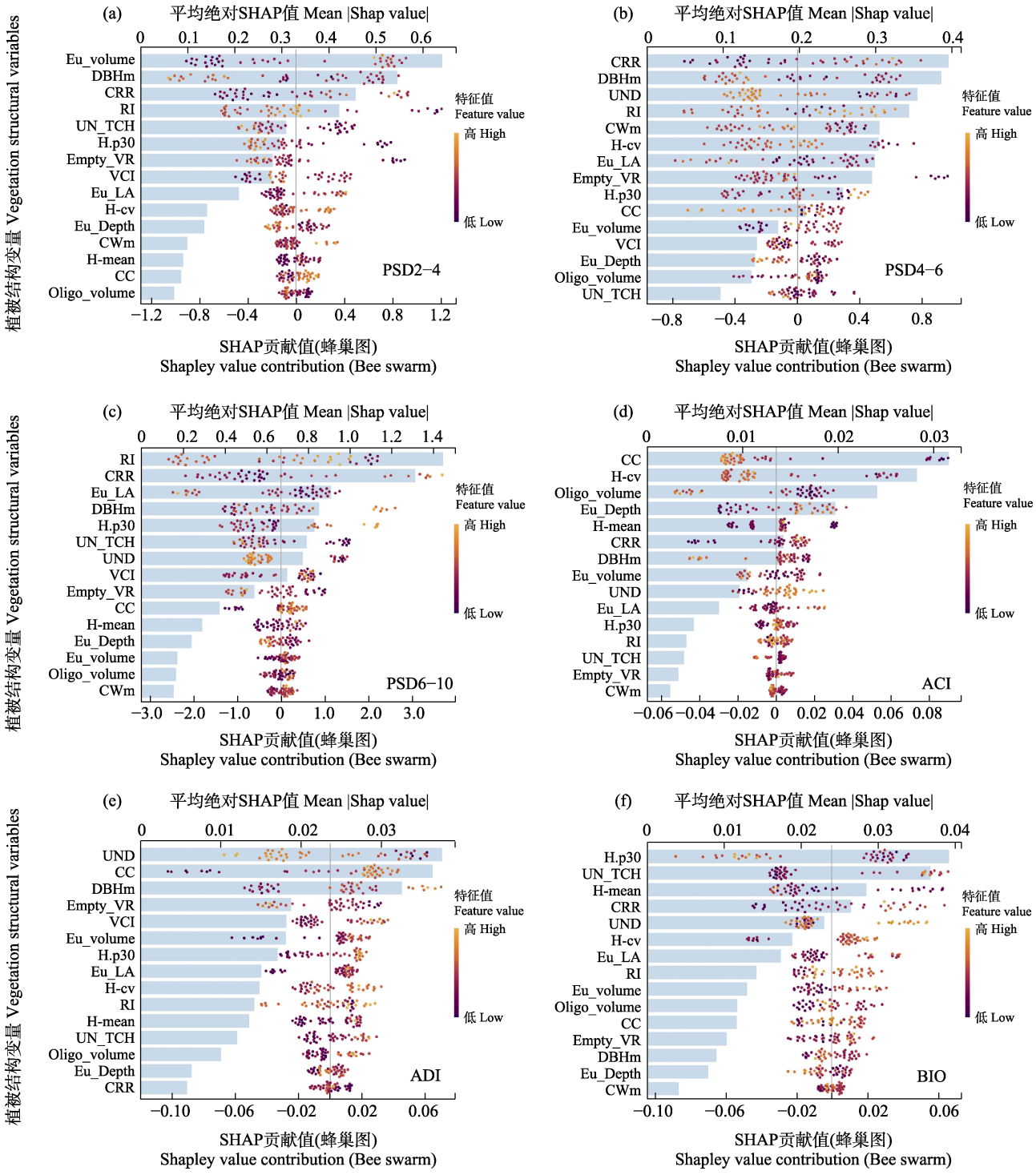


图5　基于SHAP值的植被结构变量重要性分析图。图中植被结构变量缩写对应的生态含义详见附录2。声景指标缩写对应生态含义详见表1。

Fig. 5　Importance and summary plots of vegetation structural variables based on SHAP values. The ecological meanings corresponding to the abbreviations of vegetation structural variables in the figure are detailed in Appendix 2. The ecological descriptions of the abbreviations of soundscape indices are detailed in Table 1.

在PSD 4–6 kHz的响应中(图6b), CRR呈现正向效应(R^2 = 0.77, df = 5.59), 当CRR小于0.39时, SHAP贡献处于负值约–0.45, 随后在0.48–0.69区间快速上升并在0.53左右达到增益峰值0.70。DBHm

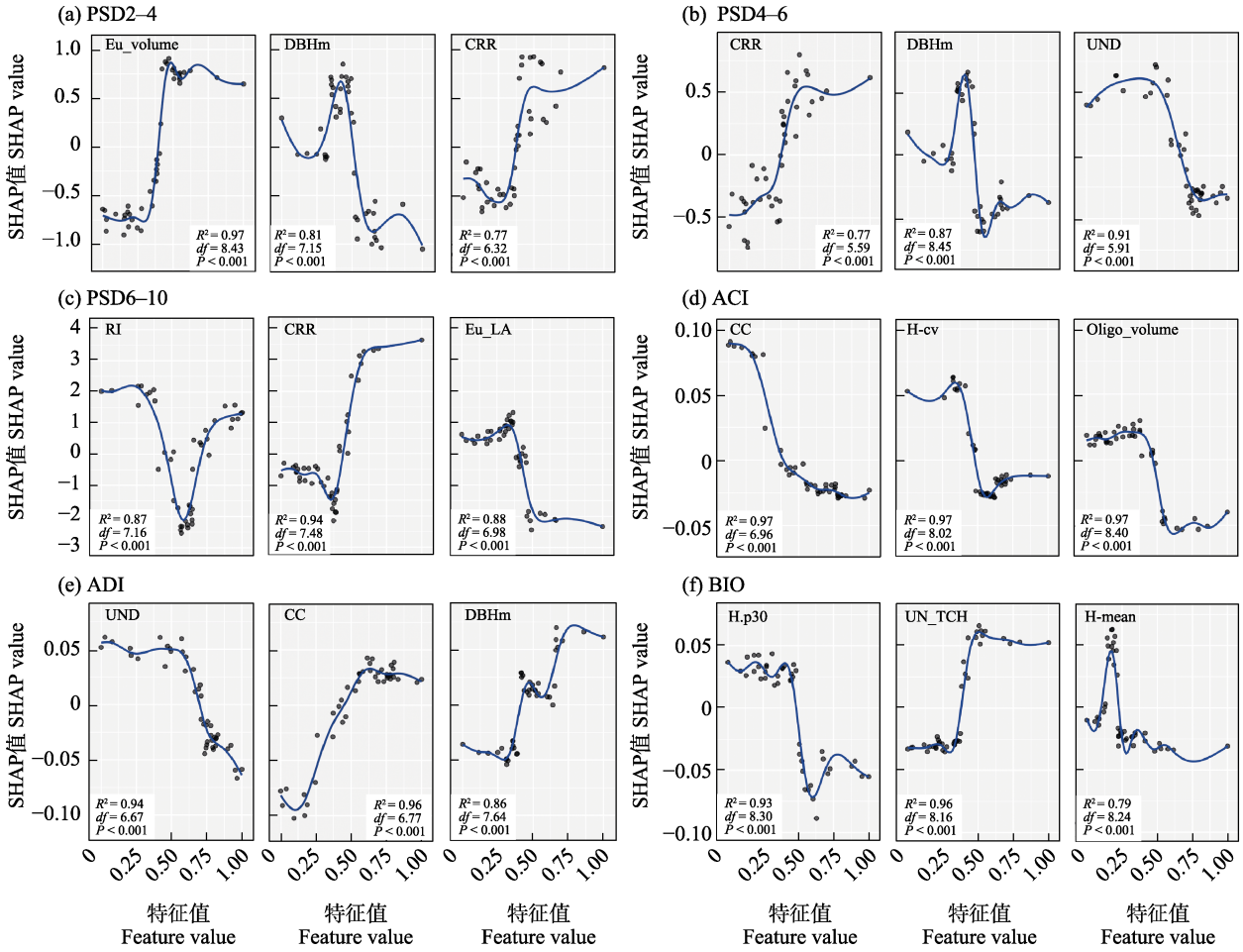


图6　不同生物声指数对关键植被结构变量的SHAP依赖关系及非线性响应模式。图中植被结构变量缩写对应的生态含义详见附录2。

Fig. 6　SHAP dependence plots showing nonlinear responses of key vegetation structural variables on biophony indices. The ecological meanings corresponding to the abbreviations of vegetation structural variables in the figure are detailed in Appendix 2.

对PSD 4–6 kHz的边际效应曲线(R^2 = 0.87, df = 8.45)与PSD2–4 kHz的类似, 呈现单峰转负的趋势, 特征值在0.41达到边际贡献的峰值(约0.70), 在高于0.48后快速转为负向贡献, 并在0.52出现谷值(约–0.81), 在0.63之后SHAP值维持在–0.30左右。对林下密度(UND)表现为“最优–抑制”型响应(R^2 = 0.91, df = 5.91), 特征值在0–0.65之间贡献逐渐上升并在0.47达到贡献峰值, 随后快速衰减, 并在0.68转为负值。在林下密度大于0.75时, 边际效应维持在−0.3至−0.5。

PSD6–10 kHz (图6c)对粗糙度指数(RI)呈现“双阈值”型响应(R^2 = 0.87, df = 7.16), 在低值区(< 0.43, SHAP = 2.0–2.2)和高值区(> 0.69, SHAP = 1.0–1.3)均维持较高的正向效应, 而在中值区则表现为消极影响, 当RI在0.55时出现最小值(–2.5)。CRR的边际效应曲线呈明显的“S”型(R^2 = 0.94, df = 7.48), 在CRR小于0.45时SHAP稳定在负值, 并在约为0.38左右出现谷值(–2.1), 当CRR大于0.44后边际效应持续上升, 在超过0.57之后进入高位平台(SHAP = 3.2–3.6)。透光区叶面积(Eu_LA)的曲线表现为负向趋势(R^2 = 0.88, df = 6.98), 当Eu_LA小于0.41时对PSD6–10存在正向效应, 并在0.34左右出现增益峰值(1.5), 而在超过0.34之后SHAP值迅速下降并稳定在负值。

2.4.2　整体声学指数的响应

ACI的结果(图6d)显示, 冠层覆盖度(CC)的边际效应曲线表现出负向趋势(R^2 = 0.97, df = 6.96), 在CC小于0.25时SHAP值约在0.08–0.09, 之后持续下降, 在0.45左右转为负值, 并稳定在–0.02至–0.03之间。高度变异系数表现为“最优-抑制”型(R^2 = 0.97, df = 8.02), 在小于0.34时维持在0.05–0.06的正向贡

献, 0.48后转为负值并急降至谷值约(–0.03), 之后稳定在负值。寡光区体积(Oligo_volume)的响应曲线同样为“最优-抑制”型(R^2 = 0.97, df = 8.40), 在Oligo_volume小于0.47时存在正向增益, SHAP值约0.01–0.04, 之后迅速下降并维持负值(SHAP = –0.04至–0.06)。

ADI的结果(图6e)表明, 林下密度(UND)的边际效应曲线呈“促进-抑制”型(R^2 = 0.94, df = 6.67), UND在小于0.56时SHAP值基本稳定在0.04–0.06, 在大于0.69后迅速下降直至转为负向贡献。冠层覆盖度(CC)存在“S”型正向效应(R^2 = 0.96, df = 6.77), 当CC小于0.25时, 边际贡献最低(约–0.07至–0.10), 之后持续上升, 在0.46转为正向贡献, 并在0.57之后达到平台期, 稳定在0.03–0.04。ADI对乔木平均胸径表现出高度波动的响应(R^2 = 0.86, df = 7.64), 当特征值小于0.41时表现为消极贡献, 随后SHAP值迅速跃升转正, 在0.70时SHAP值再次提升, 稳定在0.05–0.08的较高水平。

图6f显示, BIO对植被30%高度百分位数(H.p30)呈现“最优-抑制”型响应(R^2 = 0.93, df = 8.30), 当H.p30小于0.49时保持正向贡献(SHAP = 0.02–0.05), 之后急剧转为负值, 并在0.63左右时出现谷值–0.09。林下表面高度(UN_TCH)的响应曲线呈显著的“阈值-饱和型” (R^2 = 0.96, df = 8.16), 在UN_TCH小于0.37时, 贡献值在–0.03至–0.04之间, 在0.38迅速转正, 并在0.44之后SHAP值稳定在约0.05–0.06。点云高度平均值的边际效应为“单峰”型曲线(R^2 = 0.79, df = 8.24), 在低值区0.18左右出现正峰值0.07, 在大于0.22之后转为负值。

3 讨论

3.1 影响不同生物声的关键植被结构

研究结果显示, 平均胸径(DBHm)、冠层起伏比(CRR)和粗糙度指数(RI)是驱动不同频段生物声表达的重要乔木结构因子。胸径的增加总体对鸟鸣声存在负效应, 中等发育的林木胸径(35%–48%)更利于鸟鸣声的出现和传播。之前的研究通常认为, 胸径的改变代表着植被在水平结构上更多的差异化, 群落中的大树可能会增加对鸟类的吸引(赵伊琳等, 2021; Ouyang et al., 2023)。我们猜测这可能是由于过大的林木胸径增加了树干的体积, 过粗的树干占据了下层空间, 增加了低频鸟鸣声传播途径上的衰减(Aylor, 1972)。适度疏透的林分结构(> 50%)对低频鸟鸣存在积极影响, 但是过度疏透的林分空间不会持续带来这种增益(Priyadarshani et al., 2018)。冠层起伏比的增加会持续改善鸣唱平台的出现, 特别是在起伏比大于70%之后, 生物声的表达显著增加。

在蝉鸣声的表达中, 较高或较低的植被粗糙度存在正向增益, 而中等粗糙度(43%–69%)的林分以及枝叶过度填充的透光区域(> 34%)可能会存在负面影响(Young, 1976)。林下植被结构则直接影响着栖息于灌草丛中的昆虫鸣声分布(Gogala & Riede, 1995; Taki et al., 2010; Sheppard et al., 2020), 如蚱蜢、螽斯、蟋蟀等, 这类昆虫通常在夜间鸣叫, 频率在4–6 kHz之间。

3.2 声学指数对关键植被结构的非线性响应

3个声学指数对植被结构变量的响应揭示了它们对不同环境的解释能力。我们的结果与Hao等(2021)的研究存在一致性, 强调了林下植被结构和冠层覆盖度在声景表达中的关键作用。中等程度的植被高度异质性(~30%)以及较低的冠层覆盖度(< 25%)有助于区域声音复杂度的增加, 垂直结构的过度离散反而削弱了增益。高于46%的冠层覆盖度有利于声音多样性共存。与He等(2022)的发现不同, 我们发现声学多样性指数会受到平均胸径的正向影响, 即树木的大小可能影响频谱维度上的声音共存。

同时, 林下过密(UND > 70%, H.p30 > 49%), 寡光区体积过大(> 47%)不利于多声源的共存与传播, 可能是下层密集的枝叶会增加森林中声音的散射效应, 特别是对高频段的衰减(Wiley & Richards, 1978; Martens & Michelsen, 1981; Fang & Ling, 2003)。因此, 优化声景不应只追求高大的冠层, 适度提升林下冠层表面高度, 形成“林下声学走廊”, 有利于昆虫或小型鸟停歇鸣唱, 也利于声波传播与多路径叠加。

3.3 研究不足与展望

本研究首次系统性揭示了北京中心城区公园中植被三维结构与生物声景之间的响应机制, 强调植被空间结构是驱动城市声景格局的重要因素, 为城市生物多样性监测提供了全新的视角和方法。然而研究也存在诸多不足, 首先, 数据采集时间集中

于2024年夏季, 而森林声音在不同季节的植被结构中的传播和衰减规律存在诸多差异(Wiley & Richards, 1978; Waser & Brown, 1986), 因此本研究的结论在其他季节或更长时间尺度上的适用性仍需进一步检验。其次, 尽管我们控制了气候、地形与城市化梯度等因素, 但城市公园环境中仍可能存在如游客活动强度以及种间相互作用等未被充分考虑的因素, 这些因素也是构成城市生态声景独特性的关键变量, 未来研究可进一步整合这些人工因素, 提升对城市公园生物声机制的综合理解。此外, 随着深度学习与人工智能技术的发展, 基于声学识别算法进行发声类群的自动识别与统计已趋于成熟。相比之下, 研究依旧采用了传统的指标提取方法, 可能在一定程度上影响了生物声分析的准确性。未来研究可以引入适用于北京地区的鸣声语义分类模型, 结合声景指标与物种信息的双重解析, 从而更精准地揭示植被三维结构对生物声的影响。

本次研究精确获取并计算了42个植被三维结构变量, 并通过主成分分析(PCA)有效实现了植被变量的降维, 最终对15个植被结构变量进行统计建模。结果发现, 林分大小分化、植被结构复杂性、冠层结构形态以及林下植被结构均对不同生物声和声学指数起到关键调控作用。本研究结果不仅为城市公园的声景管理和生物多样性保护提供了科学依据, 也为城市绿地生态系统的可持续建设与人居环境优化提供了重要参考与支持。

ORCID

白梓彤 https://orcid.org/0009-0009-9386-6025
王成 https://orcid.org/0000-0002-2155-0533
齐志勇 https://orcid.org/0009-0009-8774-3918

参考文献

Aylor D (1972) Noise reduction by vegetation and ground. The Journal of the Acoustical Society of America, 51, 197–205.

Bai ZT, Meng LY, Qi ZY, Jiang SS, Jin JL, Wang C (2026) Inter-annual and campaign-based diel dynamics of spring bird vocal activity in a central urban park. Urban Forestry & Urban Greening, 120, 129391.

Bai ZT, Qi ZY, Wang C, Hao ZZ, Guo QH (2025) Elucidating the influence of vegetation spatial characteristics on bio-anthrophonic soundscapes in urban parks using LiDAR data. Urban Forestry & Urban Greening, 114, 129131.

Bai ZT, Wang C, Zhao YL, Hao ZZ, Sun ZK (2021) Characteristics and temporal variation of spring anthrophony in urban parks in Beijing. Chinese Landscape Architecture, 37(4), 99–104. (in Chinese with English abstract) [白梓彤, 王成, 赵伊琳, 郝泽周, 孙振凯 (2021) 北京城市公园春季人工声景构成及其变化. 中国园林, 37(4), 99–104.]

Bai ZT, Wang C, Zhao YL, Sun ZK, Yin LQ (2023) Soundscape characteristics of urban park in winter in Beijing. Journal of Applied Acoustics, 42, 333–339. (in Chinese with English abstract) [白梓彤, 王成, 赵伊琳, 孙振凯, 殷鲁秦 (2023) 北京城市公园冬季声景特征. 应用声学, 42, 333–339.]

Beason RD, Riesch R, Koricheva J (2023) Investigating the effects of tree species diversity and relative density on bird species richness with acoustic indices. Ecological Indicators, 154, 110652.

Bennet-Clark HC (1998) How cicadas make their noise. Scientific American, 278, 58–61.

Bian Q, Wang C, Hao ZZ (2021) Application of ecoacoustic monitoring in the field of biodiversity science. Chinese Journal of Applied Ecology, 32, 1119–1128. (in Chinese with English abstract) [边琦, 王成, 郝泽周 (2021) 生物声音监测研究在生物多样性领域的应用. 应用生态学报, 32, 1119–1128.]

Bian Q, Wang C, Sun ZK, Yin LQ, Jiang SS, Cheng H, Zhao YL (2022) Research on spatiotemporal variation characteristics of soundscapes in a newly established suburban forest park. Urban Forestry & Urban Greening, 78, 127766.

Boelman NT, Asner GP, Hart PJ, Martin RE (2007) Multi-trophic invasion resistance in Hawaii: Bioacoustics, field surveys, and airborne remote sensing. Ecological Applications, 17, 2137–2144.

Chen TQ, Guestrin C (2016) XGBoost: A scalable tree boosting system. In: Proceedings of the 22nd ACM SIGKDD International Conference on Knowledge Discovery and Data Mining, pp. 785–794. ACM, New York.

Chen YF, Luo YH, Mammides C, Cao KF, Zhu SD, Goodale E (2021) The relationship between acoustic indices, elevation, and vegetation, in a forest plot network of Southern China. Ecological Indicators, 129, 107942.

Daryaei A, Trailovic Z, Sohrabi H, Atzberger C, Hochbichler E, Immitzer M (2025) Optimal integration of forest inventory data and aerial image-based canopy height models for forest stand management. Forest Ecosystems, 13, 100299.

Davison CW, Assmann JJ, Normand S, Rahbek C, Morueta Holme N (2023) Vegetation structure from LiDAR explains the local richness of birds across Denmark. Journal of Animal Ecology, 92, 1332–1344.

Do Nascimento LA, Campos-Cerqueira M, Beard KH (2020) Acoustic metrics predict habitat type and vegetation structure in the Amazon. Ecological Indicators, 117,

106679.

Dröge S, Martin DA, Andriafanomezantsoa R, Burivalova Z, Fulgence TR, Osen K, Rakotomalala E, Schwab D, Wurz A, Richter T, Kreft H (2021) Listening to a changing landscape: Acoustic indices reflect bird species richness and plot-scale vegetation structure across different land-use types in north-eastern Madagascar. Ecological Indicators, 120, 106929.

Fairbairn AJ, Meyer ST, Mühlbauer M, Jung K, Apfelbeck B, Berthon K, Frank A, Guthmann L, Jokisch J, Kerler K, Müller N, Obster C, Unterbichler M, Webersberger J, Matejka J, Depner P, Weisser WW (2024) Urban biodiversity is affected by human-designed features of public squares. Nature Cities, 1, 706–715.

Fang CF, Ling DL (2003) Investigation of the noise reduction provided by tree belts. Landscape and Urban Planning, 63, 187–195.

Farina A, Gage SH (2017) Ecoacoustics: The Ecological Role of Sounds. John Wiley & Sons, Hoboken.

Farina A, Pieretti N (2014) Sonic environment and vegetation structure: A methodological approach for a soundscape analysis of a Mediterranean maqui. Ecological Informatics, 21, 120–132.

Fuller S, Axel AC, Tucker D, Gage SH (2015) Connecting soundscape to landscape: Which acoustic index best describes landscape configuration? Ecological Indicators, 58, 207–215.

Ghadiri Khanaposhtani M, Gasc A, Francomano D, Villanueva-Rivera LJ, Jung J, Mossman MJ, Pijanowski BC (2019) Effects of highways on bird distribution and soundscape diversity around Aldo Leopold's shack in Baraboo, Wisconsin, USA. Landscape and Urban Planning, 192, 103666.

Gogala M, Riede K (1995) Time sharing of song activity by cicadas in Temengor Forest Reserve, Hulu Perak, and in Sabah, Malaysia. Malayan Nature Journal, 48, 297–305.

Guo C, Yan ER, Cornelissen JHC (2022) Size matters for linking traits to ecosystem multifunctionality. Trends in Ecology & Evolution, 37, 803–813.

Guo QH, Hu TY, Jiang YX, Jin SC, Wang R, Guan HC, Yang QL, Li YM, Wu FF, Zhai QP, Liu J, Su YJ (2018) Advances in remote sensing application for biodiversity research. Biodiversity Science, 26, 789–806. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 胡天宇, 姜媛茜, 金时超, 王瑞, 关宏灿, 杨秋丽, 李玉美, 吴芳芳, 翟秋萍, 刘瑾, 苏艳军 (2018) 遥感在生物多样性研究中的应用进展. 生物多样性, 26, 789–806.]

Hao ZZ, Wang C, Sun ZK, Zhao DX, Sun BQ, Wang HJ, Konijnendijk van den Bosch C (2021) Vegetation structure and temporality influence the dominance, diversity, and composition of forest acoustic communities. Forest Ecology and Management, 482, 118871.

Hao ZZ, Zhang CY, Li L, Sun B, Luo SX, Liao JY, Wang QF, Wu RC, Xu XH, Lepczyk CA, Pei NC (2024) Can urban forests provide acoustic refuges for birds? Investigating the influence of vegetation structure and anthropogenic noise on bird sound diversity. Journal of Forestry Research, 35, 33.

He XL, Deng Y, Dong AR, Lin LX (2022) The relationship between acoustic indices, vegetation, and topographic characteristics is spatially dependent in a tropical forest in southwestern China. Ecological Indicators, 142, 109229.

Joo W, Gage SH, Kasten EP (2011) Analysis and interpretation of variability in soundscapes along an urban–rural gradient. Landscape and Urban Planning, 103, 259–276.

Joo W, Napoletano B, Qi J, Gage SH, Biswas S (2007) Soundscape characteristics of an environment: A new ecological indicator of ecosystem health. In: Wetland and Water Resource Modeling and Assessment (ed. Ji W), pp. 201–211. CRC Press, Boca Raton.

Kamoske AG, Dahlin KM, Stark SC, Serbin SP (2019) Leaf area density from airborne LiDAR: Comparing sensors and resolutions in a temperate broadleaf forest ecosystem. Forest Ecology and Management, 433, 364–375.

Kane VR, McGaughey RJ, Bakker JD, Gersonde RF, Lutz JA, Franklin JF (2010) Comparisons between field- and LiDAR-based measures of stand structural complexity. Canadian Journal of Forest Research, 40, 761–773.

Lin MQ, Chau CK, Hou HY, Tang SK (2025) Development of an interpretable machine-learning model for capturing nonlinear dynamics of multisensory interactions in public open spaces. Building and Environment, 280, 113072.

Lundberg SM, Erion G, Chen H, DeGrave A, Prutkin JM, Nair B, Katz R, Himmelfarb J, Bansal N, Lee SI (2020) From local explanations to global understanding with explainable AI for trees. Nature Machine Intelligence, 2, 56–67.

Lundberg SM, Lee SI (2017) A unified approach to interpreting model predictions. In: Proceedings of the 31st International Conference on Neural Information Processing Systems, pp. 4768–4777. Currant Associates Inc., New York.

Ma HG, Fan PL (2023) Application, progress, and future perspective of passive acoustic monitoring in terrestrial mammal research. Biodiversity Science, 31, 22374. (in Chinese with English abstract) [马海港, 范鹏来 (2023) 被动声学监测技术在陆生哺乳动物研究中的应用、进展和展望. 生物多样性, 31, 22374.]

Martens MJM, Michelsen A (1981) Absorption of acoustic energy by plant leaves. The Journal of the Acoustical Society of America, 69, 303–306.

Mitchell SL, Bicknell JE, Edwards DP, Deere NJ, Bernard H, Davies ZG, Struebig MJ (2020) Spatial replication and habitat context matters for assessments of tropical biodiversity using acoustic indices. Ecological Indicators,

119, 106717.

Ouyang S, Gou MM, Lei PF, Liu Y, Chen L, Deng XW, Zhao ZH, Zeng YL, Hu YT, Peng CH, Xiang WH (2023) Plant functional trait diversity and structural diversity co-underpin ecosystem multifunctionality in subtropical forests. Forest Ecosystems, 10, 100093.

Pekin BK, Jung J, Villanueva-Rivera LJ, Pijanowski BC, Ahumada JA (2012) Modeling acoustic diversity using soundscape recordings and LiDAR-derived metrics of vertical forest structure in a Neotropical rainforest. Landscape Ecology, 27, 1513–1522.

Pieretti N, Farina A, Morri D (2011) A new methodology to infer the singing activity of an avian community: The acoustic complexity index (ACI). Ecological Indicators, 11, 868–873.

Pijanowski BC, Farina A, Gage SH, Dumyahn SL, Krause BL (2011a) What is soundscape ecology? An introduction and overview of an emerging new science. Landscape Ecology, 26, 1213–1232.

Pijanowski BC, Villanueva-Rivera LJ, Dumyahn SL, Farina A, Krause BL, Napoletano BM, Gage SH, Pieretti N (2011b) Soundscape ecology: The science of sound in the landscape. BioScience, 61, 203–216.

Priyadarshani N, Castro I, Marsland S (2018) The impact of environmental factors in birdsong acquisition using automated recorders. Ecology and Evolution, 8, 5016–5033.

Rodriguez A, Gasc A, Pavoine S, Grandcolas P, Gaucher P, Sueur J (2014) Temporal and spatial variability of animal sound within a neotropical forest. Ecological Informatics, 21, 133–143.

Roussel JR, Auty D, Coops NC, Tompalski P, Goodbody TRH, Meador AS, Bourdon JF, de Boissieu F, Achim A (2020) LidR: An R package for analysis of airborne laser scanning (ALS) data. Remote Sensing of Environment, 251, 112061.

Sethi SS, Bick A, Ewers RM, Klinck H, Ramesh V, Tuanmu MN, Coomes DA (2023) Limits to the accurate and generalizable use of soundscapes to monitor biodiversity. Nature Ecology & Evolution, 7, 1373–1378.

Sheppard LW, Mechtley B, Walter JA, Reuman DC (2020) Self-organizing cicada choruses respond to the local sound and light environment. Ecology and Evolution, 10, 4471–4482.

Stadtler S, Betancourt C, Roscher R (2022) Explainable machine learning reveals capabilities, redundancy, and limitations of a geospatial air quality benchmark dataset. Machine Learning and Knowledge Extraction, 4, 150–171.

Sun YF, Wang SZ, Feng JW, Wang TM (2023) Diel and seasonal variability of the forest soundscape in the Northeast China Tiger and Leopard National Park. Biodiversity Science, 31, 22523. (in Chinese with English abstract) [孙翊斐, 王士政, 冯佳伟, 王天明 (2023) 东北虎豹国家公园森林声景的昼夜和季节变化. 生物多样性, 31, 22523.]

Taki H, Inoue T, Tanaka H, Makihara H, Sueyoshi M, Isono M, Okabe K (2010) Responses of community structure, diversity, and abundance of understory plants and insect assemblages to thinning in plantations. Forest Ecology and Management, 259, 607–613.

Tao SL, Wu FF, Guo QH, Wang YC, Li WK, Xue BL, Hu XY, Li P, Tian D, Li C, Yao H, Li YM, Xu GC, Fang JY (2015) Segmenting tree crowns from terrestrial and mobile LiDAR data by exploring ecological theories. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing, 110, 66–76.

Wang M, Li YX, Yuan HJ, Zhou SQ, Wang YK, Adnan Ikram RM, Li JJ (2023) An XGBoost-SHAP approach to quantifying morphological impact on urban flooding susceptibility. Ecological Indicators, 156, 111137.

Waser PM, Brown CH (1986) Habitat acoustics and primate communication. American Journal of Primatology, 10, 135–154.

Welch P (1967) The use of fast Fourier transform for the estimation of power spectra: A method based on time averaging over short, modified periodograms. IEEE Transactions on Audio and Electroacoustics, 15, 70–73.

Wiley RH, Richards DG (1978) Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. Behavioral Ecology and Sociobiology, 3, 69–94.

Xiao ZS (2024) Application of passive acoustic methods in biodiversity monitoring and research. Biodiversity Science, 32, 24462. (in Chinese with English abstract) [肖治术 (2024) 被动声学技术在生物多样性监测与研究中的应用. 生物多样性, 32, 24462.]

Xiao ZS, Cui JG, Wang DP, Wang ZT, Luo JH, Xie J (2023) Interdisciplinary development trends of contemporary bioacoustics and the opportunities for China. Biodiversity Science, 31, 22423. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 崔建国, 王代平, 王志陶, 罗金红, 谢捷 (2023) 现代生物声学的学科发展趋势及中国机遇. 生物多样性, 31, 22423.]

Yang HT, Su YJ, Li BG, Guo QH (2025) Synchronizing 3D LiDAR-based reconstruction of animals and environment for *in situ* ecosystem characterization. Information Geography, 1, 100019.

Yang YF, Chen YX, Ye ZW, Song ZQ, Xiong Y (2024) Springtime spatio-temporal distribution of bird diversity in urban parks based on acoustic indices. Global Ecology and Conservation, 53, e02995.

Young AM (1976) Notes on the faunstic complexity of cicadas (Homoptera; Cicadidae) in Northern Costa Rica. Revista de Biología Tropical, 24, 267–279.

Zhang W, Qi J, Wan P, Wang H, Xie D, Wang X, Yan G (2016) An easy-to-use airborne LiDAR data filtering

method based on cloth simulation. Remote Sensing, 8, 501.

Zhao YL, Bai ZT, Wang C, Yin LQ, Sun ZK, Zhang C, Sun RL, Xu S, Bian Q, Sun BQ (2021) Urban parks soundscape and its relationship with vegetation structure: A pilot study. Acta Ecologica Sinica, 41, 8040–8051. (in Chinese with English abstract) [赵伊琳, 白梓彤, 王成, 殷鲁秦, 孙振凯, 张昶, 孙睿霖, 徐诗, 边琦, 孙宝强 (2021) 城市公园春季声景观与植被结构的关系. 生态学报, 41, 8040–8051.]

Zhao YL, Sun ZK, Bai ZT, Jin JL, Wang C (2025) How vegetation structure shapes the soundscape: Acoustic community partitioning and its implications for urban forestry management. Forests, 16, 669.

Zhao Z, Xu ZY, Bellisario K, Zeng RW, Li N, Zhou WY, Pijanowski BC (2019) How well do acoustic indices measure biodiversity? Computational experiments to determine effect of sound unit shape, vocalization intensity, and frequency of vocalization occurrence on performance of acoustic indices. Ecological Indicators, 107, 105588.

(责任编委: 林露湘　责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025218

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (4): 25300, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2025300
cstr: 32101.14.biods.2025300

•研究报告•

微地形生境异质性对新疆西天山森林土壤跳虫群落分异的塑造作用

蒋翠憶[1,2], 谢致敬[1*], 田中平[3*], 李玥莹[1], 郑明心[1], 房帅[4], 米尔卡米力·麦麦提[5], 依里帆·艾克拜尔江[6,7], 高梅香[8], 张健[2]

1. 东北师范大学环境学院, 长春 130117; 2. 中山大学生命科学学院, 广州 510275; 3. 新疆师范大学生命科学学院, 乌鲁木齐 830054; 4. 中国科学院沈阳应用生态研究所森林生态与保育重点实验室(中国科学院), 沈阳 110016; 5. 喀什大学生命与地理科学学院新疆帕米尔高原生物资源与生态重点实验室, 新疆喀什 844000; 6. 新疆西天山国家级自然保护区管理中心, 新疆伊宁 835000; 7. 新疆西天山森林生态系统国家定位观测研究站, 新疆巩留 835400; 8. 宁波大学地理科学与遥感技术学院, 浙江宁波 315211

摘要: 微地形是调控局域物种分布格局和群落结构的关键驱动力之一。然而, 现有研究多集中于植物和微生物, 对土壤动物的研究仍显不足。跳虫作为对环境变化响应敏感的土壤指示生物, 其群落组成和多样性特征可有效反映微环境异质性。本研究以新疆巩留野核桃自然保护区土壤跳虫为研究对象, 选取阴坡、阳坡和沟谷3类典型的微地形生境, 系统调查跳虫群落组成及其环境因子, 分析微地形对土壤跳虫群落结构和多样性的影响。研究共获得跳虫1,548头, 隶属于6科12属19种。结果表明, 不同微地形类型间土壤月均温度、总磷及郁闭度均存在显著差异。微地形类型间跳虫群落组成亦存在显著差异, 而多样性虽差异不显著但呈现一定的空间分布趋势: 阴坡跳虫多样性指数高于阳坡, 而沟谷多样性指数最低; 属水平上呈现特有分布格局, 柳跳属(*Willowsia*)、长角跳属(*Entomobrya*)和刺齿跳属(*Homidia*)仅分布于阴坡, 奇跳属(*Xenylla*)则为阳坡特有; 土壤月均温度和铵态氮是影响跳虫群落组成的主要因子; 跳虫多度与土壤月均湿度呈显著负相关, 而水热条件与土壤养分间存在紧密耦合关系。研究揭示了微地形通过“植被-微气候-土壤”的耦合效应, 塑造了异质性的微环境条件, 进而驱动了跳虫群落的地理分异。

关键词: 生境异质性; 跳虫; 温带森林; 土壤动物多样性; 微生境; 微气候

蒋翠憶, 谢致敬, 田中平, 李玥莹, 郑明心, 房帅, 米尔卡米力·麦麦提, 依里帆·艾克拜尔江, 高梅香, 张健 (2026) 微地形生境异质性对新疆西天山森林土壤跳虫群落分异的塑造作用. 生物多样性, 34, 25300. doi: 10.17520/biods.2025300; cstr: 32101.14.biods.2025300.

Jiang CY, Xie ZJ, Tian ZP, Li YY, Zheng MX, Fang S, Maimaiti M, Akberjan E, Gao MX, Zhang J (2026) The role of microtopography in shaping forest soil Collembola community assembly in western Tianshan Mountains of Xinjiang. Biodiversity Science, 34, 25300. doi: 10.17520/biods.2025300; cstr: 32101.14.biods.2025300.

The role of microtopography in shaping forest soil Collembola community assembly in western Tianshan Mountains of Xinjiang

Cuiyi Jiang[1,2], Zhijing Xie[1*], Zhongping Tian[3*], Yueying Li[1], Mingxin Zheng[1], Shuai Fang[4], Mierkamili Maimaiti[5], Erfan Akberjan[6,7], Meixiang Gao[8], Jian Zhang[2]

1 *School of Environment, Northeast Normal University, Changchun 130117, China*
2 *School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China*
3 *College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China*
4 *CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Silviculture, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences (CAS), Shenyang 110016, China*
5 *Key Laboratory of Biological Resources and Ecology of Pamirs Plateau in Xinjiang Uygur Autonomous Region, College of Life and Geography Sciences, Kashi University, Kashi, Xinjiang 844000, China*
6 *Administration Center of Xinjiang Western Tianshan National Nature Reserve, Yining, Xinjiang 835000, China*

收稿日期 Received: 2025-07-29; 接受日期 Accepted: 2026-02-05
基金项目: 科技部基础资源调查专项(2024FY100400)和国家自然科学基金(42301072) Supported by the National Science & Technology Fundamental Resources Investigation Program of China (2024FY100400) and National Natural Science Foundation of China (42301072)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: xiezhijing@nenu.edu.cn; tianzhongping007@163.com

7 *Xinjiang Western Tianshan Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Gongliu, Xinjiang 835400, China*
8 *School of Geography and Remote Sensing, Ningbo University, Ningbo, Zhejiang 315211, China*

ABSTRACT

Aims: Microtopography is a key driver regulating species distribution patterns and community structure at the local scale. However, existing studies have largely focused on plants and microorganisms, while soil fauna remain comparatively understudied. Collembola, as soil indicator organisms highly sensitive to environmental changes, can effectively reflect microenvironmental heterogeneity through variations in their community composition and diversity.
Methods: This study was conducted in the Gongliu Wild Walnut Nature Reserve, Xinjiang. Three representative microtopographic habitats—shady slopes, sunny slopes, and ravines—were selected for investigation. In each habitat, soil Collembola communities and associated environmental variables were systematically surveyed to evaluate the effects of microtopography on community structure and diversity, and to identify the key environmental drivers shaping these patterns.
Results: A total of 1,548 Collembola individuals were collected, belonging to 6 families, 12 genera, and 19 species. Significant differences in monthly mean soil temperature, total phosphorus content, and canopy coverage were observed among microtopographic types. Collembola community composition also differed significantly among habitats. Although differences in diversity indices were not statistically significant, clear spatial trends were observed: diversity index was highest on shady slopes, intermediate on sunny slopes, and lowest in ravines. At the genus level, distinct distribution patterns were detected: *Willowsia*, *Entomobrya*, and *Homidia* occurred exclusively on shady slopes, whereas *Xenylla* was restricted to sunny slopes. Redundancy analysis (RDA) indicated that monthly mean soil temperature and ammonium nitrogen (NH_4^+-N) were the primary factors influencing community composition. Collembola abundance was significantly negatively correlated with monthly mean soil moisture, and hydrothermal conditions were closely coupled with soil nutrient availability.
Conclusion: The study revealed that microtopography shapes heterogeneous microenvironmental conditions through the coupled effects of vegetation structure, microclimate, and soil properties, thereby driving spatial differentiation of soil Collembola communities.
Key words: habitat heterogeneity; Collembola; temperate forest; soil fauna diversity; microhabitat; microclimate

山地生态系统因其独特的地形异质性、垂直气候带分异和丰富的生物多样性, 是全球生物多样性研究的热点区域之一(Perrigo et al., 2020)。这种复杂性不仅体现在大尺度的地貌与气候梯度上, 也深刻依赖于局域尺度上的地形变异。微地形作为塑造局部环境条件的关键因素, 通常指局部尺度(0.1–1,000 m^2)的地形变异, 包括坡度、坡向和位置等要素(Liu et al., 2019)。其中, 坡向等微地形特征通过调节太阳辐射和水分再分布, 在小尺度上形成多样的微气候格局(Wu et al., 2017; Antonelli et al., 2018)。这种微环境异质性不仅能够影响土壤水分、温度和有机质含量等关键生态因子的变化(De Frenne et al., 2021), 还能够筛选出具有特定适应策略的物种(Gong et al., 2008; Muscarella et al., 2020), 最终导致生物群落在空间上的差异化分布(Bennie et al., 2008)。尤其在气候变化背景下, 这些由微地形塑造的相对稳定或缓变微环境也可能作为“避难所”(refugia), 为维持局域物种多样性和生态系统稳定提供重要庇护(Keppel et al., 2012)。已有研究显示, 微地形引起的坡向差异显著影响山地生态系统中的群落结构。例如, 在岷江上游干暖河谷地区, 阴坡的植物多样性和土壤养分含量均高于阳坡, 导致不同坡向的植物群落在物种组成和生物多样性等方面存在较大差异(Yang et al., 2020); 在青藏高原高寒草甸, 阴坡因较低的辐射与温度条件维持了较高的土壤水分和养分含量, 进而影响了植被组成和群落构建过程(郭倩等, 2025)。尽管微地形对地上植物群落空间格局的影响已有一些研究, 但对地下土壤动物影响的研究仍较为薄弱。

土壤动物是地下生态系统的重要生物组成, 作为分解者和初级消费者, 对维持土壤生态系统结构完整性和功能稳定性具有重要作用(Wagg et al., 2014; 谢致敬等, 2022)。其中, 跳虫作为三大典型土壤动物之一, 因其腹部第四节具弹跳器官而得名, 在改善土壤物理结构、参与凋落物分解、调控养分循环和能量流动等过程中发挥着关键作用(Bellinger et al., 1996–2024; Hopkin, 1997; 陈建秀等, 2007)。跳虫分布广泛、物种丰富且密度较高, 对

环境变化响应敏感(孙新等, 2021; 傅声雷等, 2022), 其生长、发育、繁殖过程会随微环境(气候、空间、土壤、植被)变化而产生相应的改变(Potapov et al., 2023; Lux et al., 2024), 因此其群落组成、数量变化及分布格局可作为评估土壤微环境变化的重要生物指标(Bardgett & van der Putten, 2014; Menta & Remelli, 2020)。已有研究表明, 微地形引起的微生境异质性可显著影响大型土壤动物群落结构与多样性格局(刘继亮和李锋瑞, 2008)。然而, 对中小型土壤动物(如跳虫)这一对环境变化极为敏感的类群, 目前尚缺少微地形和微气候对其物种分布与群落构建影响的研究工作。

新疆西天山地处温带荒漠山地, 是中亚干旱区与湿润区的重要过渡带, 发育着典型的山地植被自然垂直带谱(熊嘉武, 2017)。新疆巩留野核桃自然保护区以其独特的三面环山、向西敞开的地形格局, 形成了显著的微地形分异特征, 在气候、土壤性质和植被类型等方面表现出高度的空间异质性(徐德炎, 1989; 张维等, 2016; 柳华清等, 2025), 这一独特地貌与气候梯度为研究微地形-微气候-土壤生物响应机制提供了理想平台。本研究以新疆巩留野核桃自然保护区为研究区域, 基于阴坡、阳坡和沟谷3种典型微地形生境, 结合微气候监测、土壤理化性质分析和跳虫群落系统调查, 旨在探讨: (1)土壤跳虫的群落组成和多样性在3种微地形间是否存在差异? (2)微地形如何通过调节微气候和土壤理化性质, 进而影响跳虫群落的组成与多样性特征? 这些研究结果将深化对我国西部温带山地森林土壤动物对环境变化的响应与适应机制的理解, 为气候变化下基于微环境(避难所)的生物多样性保护提供科学依据。

1 研究区概况

新疆巩留野核桃自然保护区(43°22'–43°25' N; 82°15'–82°17' E)位于新疆天山西段伊什格力克山北麓, 属典型的中天山峡谷地貌。保护区海拔1,100–1,800 m, 地势南高北低, 三面环山的地形造就了独特的山地-谷地复合生态系统。该区域属温带大陆性气候, 年均温7.6℃, 年均降水量为580 mm, 多集中于春、夏季, 年均蒸发量为1,200 mm, 年均相对湿度70%–80% (努尔买买提等, 2015)。保护区内具有珍贵的天然野果林及丰富的山地植被资源(Wang et al., 2026), 植被类型主要为森林和灌丛, 主要优势植物有野杏(*Prunus armeniaca*)、金丝桃叶绣线菊(*Spiraea hypericifolia*)、新疆野苹果(*Malus sieversii*)、新疆野核桃(*Juglans regia*)等(吴芳等, 2024)。

2 研究方法

2.1 样品采集

研究于2021年6月在新疆巩留野核桃自然保护区阴坡、阳坡和沟谷分别进行采样, 各微地形生境及主要植被特征见表1。沿海拔梯度在每个微地形生境内设置3个20 m × 20 m的重复样地(图1)。每个样地划分为4个小样方, 用于代表该重复单元的群落状况。在每个小样方中心点2 m附近随机采样3个点, 合为1个样品, 分别采集凋落物层和土壤层样品, 凋落物样品使用面积为15 cm × 15 cm的凋落物采集框采集; 土壤样品使用直径7 cm、深度15 cm的土钻采集。共3 (微地形) × 3 (重复) × 4 (小样方) × 2 (分层) = 72个样品。采集完毕后尽快带回实验室。同时使用差分GPS定位样地, 并在每个样地内进行植物群落调查, 记录植被类型及优势植物种, 使用鱼眼镜头拍摄和Canopeo软件提取郁闭度(Patrignani & Ochsner, 2015)。

2.2 土壤动物分离鉴定

采用Berlese-Tullgren干漏斗法分离土壤动物, 利用土壤动物避光趋暗的特性, 在室温条件下分离14 d, 将收集的土壤动物保存在95%的酒精中, 置于冰箱低温保存。随后在光学显微镜和体式显微镜下分离土壤跳虫并进行制片、鉴定和计数。具体操作如下: 首先拍照并记录跳虫的体色, 再将虫体挑出放入盛有乳酸或Nesbitt溶液的表面皿中褪色, 待身体透明化后, 在载玻片上滴适量Marc André II封固剂, 盖上盖玻片, 并在四角滴上指甲油固定, 完成封片。玻片标本贴好标签后置于阴凉干燥的环境保存。参考《中国亚热带土壤动物》(尹文英, 1992)、《中国土壤动物检索图鉴》(尹文英, 1998)、《中国土壤动物》(尹文英, 2000)等书籍和国际跳虫网站(https://www.collembola.org), 将跳虫鉴定到种。

2.3 环境因子数据获取

分离完土壤动物的土壤样品经过研磨和过筛后用于测定理化性质。分别测定土壤pH值、有机碳

表1　新疆巩留野核桃自然保护区的微地形生境和植被概况
Table 1　Microtopographic habitats and vegetation in the Gongliu Wild Walnut Nature Reserve, Xinjiang

微地形 Microtopography	海拔 Elevation (m)	植被类型 Vegetation type	郁闭度 Canopy coverage (%)	优势木本植物 Dominant woody plants
阴坡 Shady	1,228	森林 Forest	33	新疆野苹果, 新疆野核桃 *Malus sieversii*, *Juglans regia*
	1,305	森林 Forest	28	新疆野苹果, 新疆野核桃, 野杏 *Malus sieversii*, *Juglans regia*, *Prunus armeniaca*
	1,454	森林 Forest	51	新疆野苹果, 新疆野核桃, 天山柳 *Malus sieversii*, *Juglans regia*, *Salix tianschanica*
阳坡 Sunny	1,251	灌丛 Shrub	4	野杏, 金丝桃叶绣线菊 *Prunus armeniaca*, *Spiraea hypericifolia*
	1,328	灌丛 Shrub	5	野杏, 准噶尔锦鸡儿 *Prunus armeniaca*, *Caragana soongorica*
	1,448	灌丛 Shrub	1	野杏, 金丝桃叶绣线菊 *Prunus armeniaca*, *Spiraea hypericifolia*
沟谷 Ravine	1,225	森林 Forest	53	新疆野苹果, 新疆野核桃 *Malus sieversii*, *Juglans regia*
	1,264	森林 Forest	35	新疆野苹果, 新疆野核桃 *Malus sieversii*, *Juglans regia*
	1,409	森林 Forest	44	新疆野苹果, 新疆野核桃, 天山柳 *Malus sieversii*, *Juglans regia*, *Salix tianschanica*

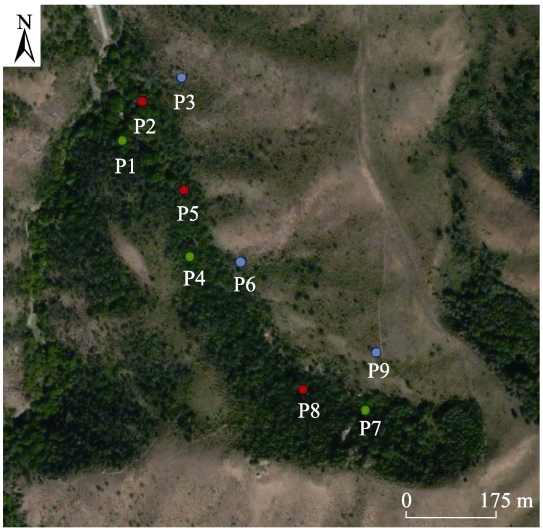


图1　新疆巩留野核桃自然保护区样地分布图
Fig. 1　Map of plot distribution in the Gongliu Wild Walnut Nature Reserve, Xinjiang

(soil organic carbon, SOC)、总氮(total nitrogen, TN)、总磷(total phosphorus, TP)和铵态氮(ammonium nitrogen, NH_4^+-N)。pH值采用酸度计测定; 土壤有机碳采用重铬酸钾氧化外加热法测定; 土壤总氮采用凯氏定氮法测定; 土壤总磷采用钼锑抗比色法测定; 土壤铵态氮采用氯化钾溶液提取法测定。

在各样地安装地面温湿度传感器(temperature-moisture sensor, TMS), 每隔15 min记录地下1–6 cm的土壤温度和湿度(Wild et al., 2019), 连续监测1个月后求平均值, 以表示土壤月均温度(monthly mean soil temperature, MMST)和土壤月均湿度(monthly mean soil moisture, MMSM)。

2.4　数据处理与分析

将每个样地的4个小样方的凋落物和土壤跳虫个体数分别合并, 并统一转换为每平方米的数据用于后续分析。研究采用随机区组设计, 以海拔梯度(区组)作为随机区组因子, 将微地形(阴坡、阳坡和沟谷)作为处理因素, 每个微地形的3个样地作为独立重复(n = 3), 在后续统计分析(包括方差分析、多样性比较及群落组成分析)中视为独立样本, 以确保结果的可重复性与统计稳健性。将个体数占总数比例≥ 10%的类群定义为优势类群; 1%–10%的为常见类群; < 1%的为稀有类群(尹文英, 1998)。

跳虫物种多样性通过丰富度(物种数)和多度(个体数)进行量化分析; 跳虫群落的α多样性通过Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数进行评估。多样性指数的计算用R软件vegan包中的diversity和plyr功能完成(Oksanen et al., 2025)。

各生境的3个样地的环境因子取4个小样方平均值作为统计分析的独立重复单位。采用无交互项双因素方差分析(two-way ANOVA without interaction)和Tukey's HSD检验法(Tukey's honestly significant difference test)对3个微地形生境的环境因子和多样性指数进行显著性检验。采用非度量多维尺度排序(non-metric multidimensional scaling, NMDS)和置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)揭示不同微地形生境跳虫群落组成的差异。基于Bray-Curtis相异性指数

(Bray-Curtis dissimilarity)进一步计算两两生境间的β多样性, 以量化群落组成的相异性程度。

为探究环境因子对跳虫群落组成的影响, 首先对环境因子和多样性指数进行Pearson相关性分析, 探究相关关系并选择相关系数小于0.80的变量用于后续分析(Dormann et al., 2013)。随后, 基于冗余分析(redundancy analysis, RDA)评估不同微地形生境土壤跳虫群落组成与环境因子的相关性。数据预处理中, 使用R软件vegan包中的decostand和standardize函数分别对物种多度数据进行Hellinger转换, 并对环境数据进行标准化。再进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA), 根据分析结果第一轴长度小于3, 采用RDA分析。基于选择后的非共线环境因子, 利用vegan包中的ordistep函数进行前向选择, 通过蒙特卡罗置换检验(Monte Carlo permutation, n = 999)评估模型的总体显著性, 并计算调整后的R^2值, 以衡量所选显著环境变量对跳虫群落组成的解释率。

以上所有分析和绘图均在R 4.4.2中完成(R Core Team, 2024)。

3 结果

3.1 3种微地形的土壤跳虫群落组成与多样性

研究样地共采集土壤跳虫1,548头, 隶属6科12属19种。不同微地形生境的跳虫群落组成存在显著差异(PERMANOVA, R^2 = 0.646, P = 0.05), 主要是阳坡与阴坡和沟谷的区别(图2), 而阴坡与沟谷间无显著差异。物种多样性指数在不同微地形生境间均差异不显著(P > 0.05) (表2), 丰富度和多度表现为在阳坡中最高, 沟谷中最低, 但α多样性(Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数)表现为阴坡最高, 沟谷最低。3种微地形的β多样性虽不显著, 但两两之间均存在物种组成差异(图3), 其中阴坡与阳坡的差异最大。

在科水平上, 不同微地形生境间土壤跳虫群落多度差异未达到统计显著性, 但在不同生境间呈现出一定的数量差异(表3)。球角跳科是所有微地形生境的主要优势科, 但其多度在微地形间有所变化, 在阳坡最高(3,810.00 ind./m^2), 而在阴坡和沟谷中较少。棘跳科在阴坡和沟谷中为优势科, 而在阳坡中为常见科。此外, 阴坡的优势科还包括等节跳科, 具体来看, 等节跳科在阴坡的多度最高(272.75 ind./m^2), 而在阳坡和沟谷中分别为4.94 ind./m^{2}和54.42 ind./m^2; 疣跳科是所有微地形生境的常见科, 主要分布于阳坡(94.11 ind./m^2), 在阴坡和沟谷中分别为14.44 ind./m^{2}和22.22 ind./m^2; 长角跳科仅出现在阴坡和阳坡, 在阴坡的多度较高(18.33 ind./m^2), 在阳坡中为7.22 ind./m^2; 齿棘圆跳科为稀有科, 仅出现在阴坡和沟谷。

在属水平上, 不同微地形生境的土壤跳虫群落同样表现出明显的多度差异(表4)。双棘跳属(*Bionychiurus*)和泡角跳属(*Ceratophysella*)在阴坡和沟谷为优势属, 而在阳坡为常见属。阴坡的优势属还包括原等跳属(*Proisotoma*)和符跳属(*Folsomia*); 而阳坡则以奇跳属(*Xenylla*)为优势属。具体来看, 原

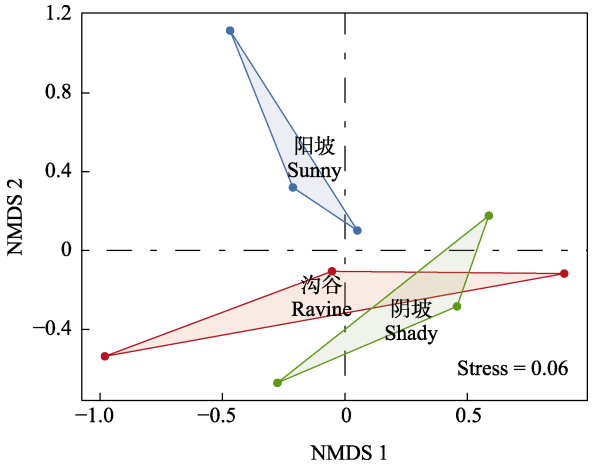


图2 3种微地形土壤跳虫群落的非度量多维尺度排序图
Fig. 2 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of soil Collembola communities in three microtopographic habitats

表2 3种微地形生境的土壤跳虫多样性指数(平均值 ± 标准误)
Table 2 Diversity index of soil Collembola in three microtopographic habitats (mean ± SE)

微地形 Microtopography	丰富度 Richness	lg多度 lgAbundance	Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	Simpson优势度指数 Simpson dominance index	Pielou均匀度指数 Pielou evenness index
阴坡 Shady	6.33 ± 0.33	2.68 ± 0.29	1.53 ± 0.09	0.75 ± 0.03	0.58 ± 0.05
阳坡 Sunny	6.67 ± 0.33	3.19 ± 0.43	0.99 ± 0.32	0.48 ± 0.17	0.37 ± 0.13
沟谷 Ravine	4.00 ± 1.53	2.66 ± 0.19	0.66 ± 0.33	0.35 ± 0.18	0.27 ± 0.14

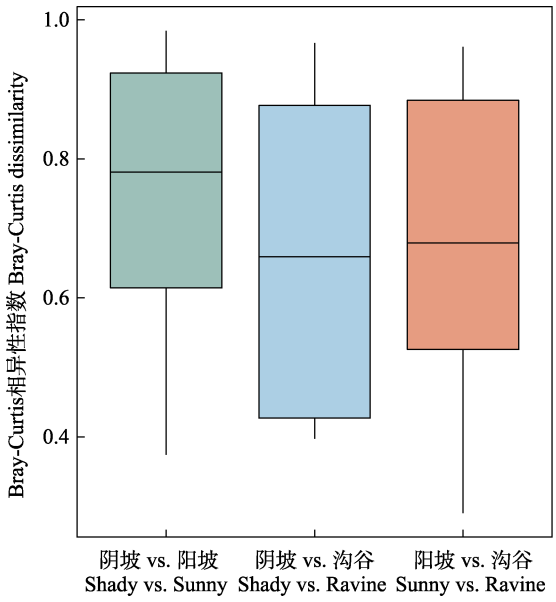


图3　3种微地形生境的土壤跳虫群落β多样性差异
Fig. 3　Differences in β diversity of soil Collembola communities in three microtopographic habitats

等跳属在阴坡的多度最高(147.20 ind./m^2), 而在阳坡和沟谷中的多度分别为2.47 ind./m^{2}和39.79 ind./m^2; 符跳属同样在阴坡多度最高(125.55 ind./m^2); 奇刺跳属(*Friesea*)在阳坡的多度最高(94.11 ind./m^2), 而在阴坡和沟谷中仅分别为14.44 ind./m^{2}和22.22 ind./m^2。此外, 不同属的分布具有坡向特异性, 奇跳属仅出现在阳坡, 而柳跳属(*Willowsia*)、长角跳属(*Entomobrya*)和刺齿跳属(*Homidia*)仅分布于阴坡, 齿棘圆跳属(*Arrhopalites*)和符跳属仅分布于阴坡和沟谷。

3.2　土壤跳虫群落与环境因子的关系

3种微地形生境的土壤环境因子整体上呈现出一定的变化趋势(表5)。其中, 土壤月均温度和总磷在不同微地形间差异显著($P < 0.05$), 且阳坡的土壤月均温度相对较高, 而沟谷的总磷高于阴坡和阳坡。郁闭度在3种微地形间差异显著(沟谷 > 阴坡 > 阳坡); 相比之下, 土壤月均湿度、pH值、有机碳、

表3　3种微地形生境的土壤跳虫群落科水平多度(ind./m^2)及相对多度(%)
Table 3　Family-level abundance (ind./m²) and relative abundance (%) of soil Collembola communities in three microtopographic habitats

	阴坡 Shady	阳坡 Sunny	沟谷 Ravine
球角跳科 Hypogastruridae	106.65 ± 75.81 (15.99%)	3,810.00 ± 3,614.28 (90.44%)	205.32 ± 112.65 (37.26%)
棘跳科 Onychiuridae	253.47 ± 114.08 (38.01%)	296.69 ± 62.78 (7.04%)	267.91 ± 147.78 (48.61%)
等节跳科 Isotomidae	272.75 ± 136.80 (40.90%)	4.94 ± 2.47 (0.12%)	54.42 ± 35.07 (9.87%)
疣跳科 Neanuridae	14.44 ± 14.44 (2.16%)	94.11 ± 42.66 (2.23%)	22.22 ± 22.22 (4.03%)
长角跳科 Entomobryidae	18.33 ± 18.33 (2.75%)	7.22 ± 7.22 (0.17%)	0 ± 0 (0.00%)
齿棘圆跳科 Arrhopalitidae	1.23 ± 1.23 (0.19%)	0 ± 0 (0.00%)	1.23 ± 1.23 (0.22%)

表4　3种微地形生境的土壤跳虫群落属水平多度(ind./m^2)及相对多度(%)
Table 4　Genus-level abundance (ind./m^2) and relative abundance (%) of soil Collembola communities in three microtopographic habitats

	阴坡 Shady	阳坡 Sunny	沟谷 Ravine
奇跳属 *Xenylla*	0 ± 0 (0.00%)	3,497.93 ± 3,475.72 (83.03%)	0 ± 0 (0.00%)
双棘跳属 *Bionychiurus*	253.47 ± 114.08 (38.01%)	296.69 ± 62.78 (7.04%)	267.91 ± 147.78 (48.61%)
泡角跳属 *Ceratophysella*	106.65 ± 75.81 (15.99%)	312.07 ± 139.89 (7.41%)	205.32 ± 112.65 (37.26%)
原等跳属 *Proisotoma*	147.20 ± 80.09 (22.07%)	2.47 ± 2.47 (0.06%)	39.79 ± 22.03 (7.22%)
符跳属 *Folsomia*	125.55 ± 66.16 (18.83%)	0 ± 0 (0.00%)	13.39 ± 13.39 (2.43%)
奇刺跳属 *Friesea*	14.44 ± 14.44 (2.16%)	94.11 ± 42.66 (2.23%)	22.22 ± 22.22 (4.03%)
裸长角跳属 *Sinella*	7.22 ± 7.22 (1.08%)	7.22 ± 7.22 (0.17%)	0 ± 0 (0.00%)
柳跳属 *Willowsia*	6.17 ± 6.17 (0.93%)	0 ± 0 (0.00%)	0 ± 0 (0.00%)
德跳属 *Desoria*	0 ± 0 (0.00%)	2.47 ± 2.47 (0.06%)	1.23 ± 1.23 (0.22%)
长角跳属 *Entomobrya*	2.47 ± 2.47 (0.37%)	0 ± 0 (0.00%)	0 ± 0 (0.00%)
刺齿跳属 *Homidia*	2.47 ± 2.47 (0.37%)	0 ± 0 (0.00%)	0 ± 0 (0.00%)
齿棘圆跳属 *Arrhopalites*	1.23 ± 1.23 (0.19%)	0 ± 0 (0.00%)	1.23 ± 1.23 (0.22%)

表5　3种微地形生境的环境条件差异(平均值 ± 标准误)
Table 5　Environmental factors for three microtopographic habitats (mean ± SE)

微地形 Microtopography	土壤月均温度 MMST (℃)	土壤月均湿度 MMSM	土壤酸碱度 pH	土壤有机碳 SOC (%)	土壤铵态氮 NH_4^+-N (mg/kg)	土壤总氮 TN (%)	土壤总磷 TP (g/kg)	郁闭度 CC
阴坡 Shady	13.78 ± 0.59^a	0.35 ± 0.01^a	7.13 ± 0.13^a	6.61 ± 0.33^a	6.57 ± 1.47^a	0.52 ± 0.06^a	0.98 ± 0.08^{ab}	0.37 ± 0.07^b
阳坡 Sunny	15.85 ± 0.72^b	0.30 ± 0.05^a	7.23 ± 0.07^a	5.07 ± 0.62^a	4.88 ± 0.61^a	0.72 ± 0.07^a	0.84 ± 0.19^a	0.03 ± 0.01^a
沟谷 Ravine	13.57 ± 0.54^a	0.34 ± 0.03^a	7.18 ± 0.02^a	6.89 ± 0.92^a	5.91 ± 1.41^a	0.70 ± 0.04^a	1.22 ± 0.17^b	0.44 ± 0.05^b

MMST, Monthly mean soil temperature; MMSM, Monthly mean soil moisture; SOC, Soil organic carbon; NH_4^+-N, Ammonium nitrogen; TN, Total nitrogen; TP, Total phosphorus; CC, Canopy coverage.
同列不同字母表示差异显著。Different letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).

铵态氮及总氮在3种微地形间差异未达统计显著性, 但仍表现出一定的变化趋势: 阳坡的pH值和总氮相对较高, 而阴坡和沟谷的土壤月均湿度、有机碳及铵态氮高于阳坡。

基于相关性分析结果, 本研究识别出多个关键环境因子间的显著关联(图4)。其中, 跳虫多度与土壤月均湿度呈显著负相关($P < 0.05$)。在环境因子交互网络中: 土壤月均温度与土壤月均湿度、铵态氮、郁闭度均表现为负相关关系; 而土壤月均湿度分别与铵态氮和总磷呈正相关; 铵态氮与总磷亦呈正相关。

冗余分析结果表明(图5), 前两个排序轴共解释了28.19%的跳虫群落变化, 其中, 第一轴解释了19.94%, 第二轴解释了8.25%。土壤月均温度和铵态氮是驱动不同微地形生境跳虫群落分异的主要环境因子(蒙特卡罗置换检验, $P < 0.01$)。其中, 土壤月均温度与阳坡的土壤跳虫群落呈正相关, 而阴坡和沟谷的跳虫群落与铵态氮呈正相关。

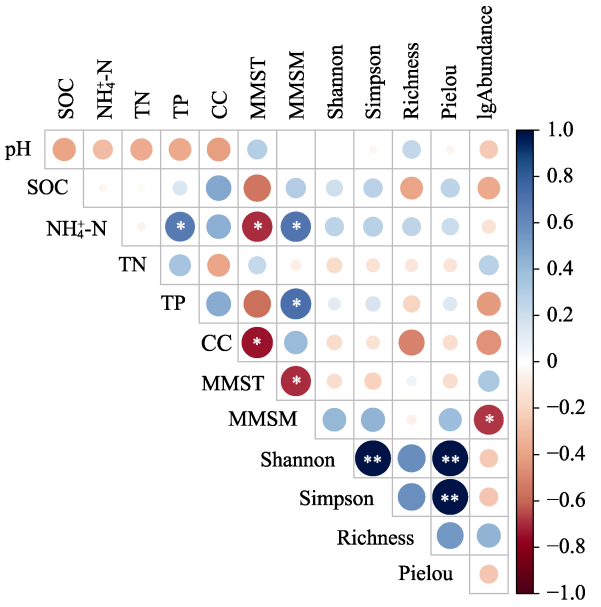


图4　土壤跳虫多样性与环境因子间的相关性分析。数字表示Pearson相关系数(*r*)值; 蓝色代表正相关, 橙色代表负相关; 颜色深浅表示相关性强弱。pH: 土壤酸碱度; SOC: 土壤有机碳; NH_4^+-N: 土壤铵态氮; TN: 土壤总氮; TP: 土壤总磷; CC: 郁闭度; MMST: 土壤月均温度; MMSM: 土壤月均湿度; Shannon: Shannon-Wiener多样性指数; Simpson: Simpson优势度指数; Richness: 丰富度; Pielou: Pielou均匀度指数; lgAbundance: lg多度。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$。
Fig. 4　Correlation analysis of soil Collembola community diversity and environmental factors. The number represents the Pearson correlation coefficient (*r*) value. Blue represents a positive correlation, and orange represents a negative correlation; The shade of color indicates the strength of the correlation. pH, Soil pH; SOC, Soil organic carbon; NH_4^+-N, Ammonium nitrogen; TN, Total nitrogen; TP, Total phosphorus; CC, Canopy coverage; MMST, Monthly mean soil temperature; MMSM, Monthly mean soil moisture; Shannon, Shannon-Wiener diversity index; Simpson, Simpson dominance index; Richness, Richness; Pielou, Pielou evenness index. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

4　讨论

4.1　微地形对土壤跳虫群落结构和多样性的影响

微地形通过塑造土壤环境和植被异质性, 进一步影响了土壤微气候与养分动态, 形成了复杂的微地形-微气候-土壤环境联动格局(刘旻霞和王刚, 2013; Han et al., 2025), 深刻影响了跳虫群落结构与多样性。本研究表明, 不同微地形跳虫群落结构存在明显差异, 揭示了微地形对土壤动物空间分布的重要调控作用。

在群落组成方面, 科水平上, 球角跳科是所有微地形生境中的优势类群, 表明其具有较强的环境适应能力和广泛的生态位宽度(Xie et al., 2022)。球角跳科的高密度主要是由于泡角跳属, 该属物种在全球多个生境中均表现出较高的多度。例如, 在墨西哥温带森林的研究中, 发现该属物种是数量最多的跳虫类群(García-Gómez et al., 2009), 这表明泡角跳属物种适应了广泛的环境条件, 同时也证实了

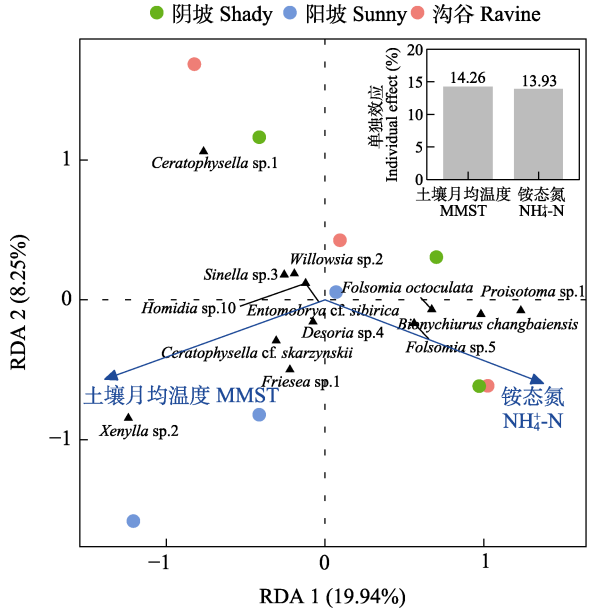


图5　不同微地形生境的土壤跳虫群落结构与环境因子间的冗余分析

Fig. 5　Redundancy analysis of soil Collembola community structure and environmental factors in different microtopographic habitats. MMST, Monthly mean soil temperature; NH_4^+-N, Ammonium nitrogen.

泡角跳属具有跨气候带的广布特性。棘跳科在阴坡和沟谷均为优势类群，主要是因为其在土壤中分布较为均匀，对外界环境变化的抵抗能力较强，因此，受微地形变化的影响相对较小。

在属水平上，土壤跳虫群落组成表现出显著的微地形分异。其中，柳跳属、长角跳属和刺齿跳属仅分布于阴坡，这些物种属于典型的气生类群(atmobiotic life form)，通常栖息在草本、灌丛和树干上，并以植物和附着的微生物为食。齿棘圆跳属和符跳属仅分布于阴坡和沟谷，作为半土生类群(hemiedaphic life form)，它们栖息在半降解的凋落物或腐烂的木头中，以腐生真菌和细碎凋落物等为食(张燕等, 2022)。而奇跳属仅出现在阳坡，通过角质层增厚以增强抗旱能力(Hopkin, 1997)，使其在干旱、温暖的栖息地生境占据竞争优势(Skarżyński et al., 2025)。物种在微地形间的分布差异主要源于微环境异质性，这种异质性促进物种生态位分化，以适应不同微环境下的水热分布格局(郭倩等, 2025)。即使在同一生态系统中，微环境的差异也可导致同一群落内的土壤跳虫进化出不同的生活型，以占据不同的生态位，利用不同的食物资源和栖息环境，形成自身独特的生态学特性和功能(Potapov et al., 2016)，这反映了不同跳虫类群对微生境条件的不同适应策略。

多样性分析结果表明，Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数均表现为阴坡高于阳坡，而沟谷的跳虫多样性最低。阴坡资源丰富、微环境稳定，为跳虫群落提供了更优的生境条件(张灿等, 2017; 张倩等, 2019)，允许更复杂的互作关系存在，如捕食与寄生压力(例如来自螨类的捕食)可能抑制任何单一物种的过度扩张，从而促进了物种共存(Maaß et al., 2015)。相比之下，阳坡生境干热、资源有限，可能导致跳虫多样性下降(拓向辉等, 2022)。沟谷虽具备丰富的资源，但高度郁闭的冠层结构可能限制了林下光照和空气流通，从而抑制了需光性强或活动能力较弱的物种的扩散与定居，同时，其复杂多变的地形进一步阻碍了部分地面活动跳虫类群的迁移和基因交流，这种双重过滤作用一方面淘汰了广适性物种，另一方面为那些适应阴湿、稳定微生境的特化种类提供了避难所和生态位，形成低多样性、特化的群落结构(江姗等, 2024)。值得注意的是，这一多样性分布模式与土壤微生物群落的研究结果高度一致(Huang et al., 2015; 李瑞等, 2017)。微生物参与土壤有机质分解和养分转化过程，与跳虫的食物获取和生存环境密切相关，跳虫群落结构可能会受到由微生物多样性驱动的营养级联影响，进一步表明较高的微环境异质性和资源多样性有助于跳虫多样性的维持，构成跳虫及其他土壤生物的生态避难所，而极端单一或过度稳定的环境条件则可能抑制物种多样化。

4.2　局域关键环境因子对跳虫群落构建的驱动作用

在本研究中，新疆巩留野核桃自然保护区不同微地形生境间环境因子存在显著差异，进一步分析表明，土壤月均温度和铵态氮是驱动跳虫群落微地形分异的关键环境因子。其中，土壤月均温度的降低导致跳虫多样性表现为沟谷-阳坡-阴坡逐渐增加的趋势。已有研究指出，温度升高直接调控跳虫的水分平衡与代谢速率(Heiniger et al., 2015)，影响跳虫生长发育和生殖状况(张成等, 2024)，导致种群密度和多度下降，进而对其群落组成产生影响(张慧和武海涛, 2020)。由于不同微地形生境受到的太阳

辐射强度存在差异, 导致阳坡土壤温度比阴坡高, 较高的土壤温度往往会加速有机质分解, 导致土壤含水量下降和可利用资源减少, 从而直接或间接影响土壤微环境及食物资源分布, 进而引起土壤动物的生理限制。而铵态氮作为关键因子, 表明土壤养分可利用性在群落构建中发挥了关键作用, 与闫江超等(2025)的研究结果一致。铵态氮是植物和微生物可直接利用的无机氮源, 其含量高直接反映出土壤微生物活性增强与有机质矿化速率加快(李光耀等, 2014)。对于腐食性或菌食性跳虫类群而言, 微生物生物量是其主要食物来源(张燕等, 2022)。因此, 铵态氮含量高的生境(阴坡与沟谷), 意味着更旺盛的微生物活动和更丰富的食物资源, 从而能够支持更高多样性的跳虫群落, 尤其是那些专性菌食性类群。

基于相关性分析结果(图4), 本研究发现多个关键环境因子间存在显著的交互关系。跳虫多度与土壤月均湿度呈显著负相关, 表明过高的土壤湿度可能对跳虫活动和生存产生抑制作用。湿润条件虽然有利于跳虫避免失水, 但当湿度超过最适范围时, 可能降低土壤通气性、抑制有机质分解速率(Kaneda & Kaneko, 2011), 从而限制真土生和半土生种群的活动空间与食物来源(Li et al., 2025)。这一结果与先前研究提出的"适度湿度最有利于跳虫多样性维持"的结论一致(Ferreira et al., 2013; de Mesquita Lima et al., 2024)。值得注意的是, 环境因子在调控群落构建过程中并非独立起作用, 而是存在复杂的交互效应。微地形差异导致植被结构及郁闭度的差异, 较高的郁闭度通过遮阴效应削弱太阳辐射, 直接调控了土壤温度和湿度等微气候条件(唐思思等, 2024), 间接塑造了跳虫群落栖息环境与群落组成。本研究中, 阴坡和沟谷由于较高的郁闭度, 相较于阳坡形成了更为稳定的微气候条件(Yang et al., 2020; Zhang et al., 2022), 创造了缓冲能力极强的"微气候避难所" (microclimatic refugia), 可为更多的跳虫提供栖居、繁殖的空间。微气候因子与土壤理化特性之间存在显著相关性, 这反映了水热因子对养分转化的潜在调控作用(Davidson & Janssens, 2006)。阴坡较低的土壤温度和较高的土壤湿度, 导致铵态氮和总磷等含量较高, 创造了更适宜跳虫生长发育的微环境(韩慧莹等, 2017), 促进了多样性维持; 而阳坡高温、低湿的环境条件, 则限制了部分对营养需求较高物种的存活, 导致群落结构趋于单一。

综合来看, 微地形通过调控微气候及土壤养分, 驱动了土壤跳虫群落的生态位分化与适应性选择, 最终导致跳虫群落组成与多样性模式的空间异质性。微地形作为生物多样性维持的重要地形因子, 不仅塑造了局地环境特征, 也通过生态筛选作用深刻影响了温带山地森林土壤动物群落的构建过程, 为某些功能型跳虫类群提供了长期稳定的适宜生境, 从而发挥"微气候避难所"的作用(Haesen et al., 2023)。尤其在极端高温和干旱事件频发的背景下, 相较于阳坡等暴露生境, 阴坡和沟谷等这类相对稳定、缓冲外界变化能力相对更强的环境, 可能在一定程度上支持生物多样性的维持。尽管本研究初步揭示了不同微地形条件下土壤跳虫群落的空间分布特征, 但仍存在一定的局限性。本研究样点数量相对有限, 且基于单次野外调查, 难以全面反映长期动态变化过程。未来研究可在扩大样点规模和加强长期连续监测的基础上, 进一步纳入植物多样性、凋落物质量等关键生态因子, 以更精确地阐明微地形对跳虫群落的调控机制与作用途径。同时, 在未来生态保护与管理实践中, 应重视关键微生境(如阴坡和沟谷)的识别与划定, 实施差异化与精细化经营策略, 以充分发挥其作为生物多样性庇护所的功能。

致谢: 感谢山地生物多样性监测与研究网络(Biodiversity along Elevational Gradients: Shifts and Transitions, BEST)的支持, 感谢中国科学院东北地理与农业生态研究所吴东辉研究员在本文修改过程中提出的宝贵意见, 感谢新疆巩留野核桃自然保护区管理局工作人员在野外调查过程中给予的全力支持!

ORCID

蒋翠憶 https://orcid.org/0009-0000-1037-0927
谢致敬 https://orcid.org/0000-0003-2872-4767
田中平 https://orcid.org/0000-0002-2323-3398
房帅 https://orcid.org/0000-0003-1447-1236
高梅香 https://orcid.org/0000-0002-5841-9918
张健 https://orcid.org/0000-0003-0589-6267

参考文献

Antonelli A, Kissling WD, Flantua SGA, Bermúdez MA, Mulch A, Muellner-Riehl AN, Kreft H, Linder HP, Badgley C, Fjeldså J, Fritz SA, Rahbek C, Herman F, Hooghiemstra H, Hoorn C (2018) Geological and climatic influences on mountain biodiversity. Nature Geoscience, 11, 718–725.

Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. Nature, 515, 505–511.

Bellinger PF, Christiansen KA, Janssens F (1996–2024) Checklist of the Collembola of the World. https://www.collembola.org. (accessed on 2024-09-24)

Bennie J, Huntley B, Wiltshire A, Hill MO, Baxter R (2008) Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. Ecological Modelling, 216, 47–59.

Chen JX, Ma ZC, Yan HJ, Zhang F (2007) Roles of springtails in soil ecosystem. Biodiversity Science, 15, 154–161. (in Chinese with English abstract) [陈建秀, 麻智春, 严海娟, 张峰 (2007) 跳虫在土壤生态系统中的作用. 生物多样性, 15, 154–161.]

Davidson EA, Janssens IA (2006) Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. Nature, 440, 165–173.

De Frenne P, Lenoir J, Luoto M, Scheffers BR, Zellweger F, Aalto J, Ashcroft MB, Christiansen DM, Decocq G, De Pauw K, Govaert S, Greiser C, Gril E, Hampe A, Jucker T, Klinges DH, Koelemeijer IA, Lembrechts JJ, Marrec R, Meeussen C, Ogée J, Tyystjärvi V, Vangansbeke P, Hylander K (2021) Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. Global Change Biology, 27, 2279–2297.

de Mesquita Lima MG, da Silva BM, Nunes RC, de Oliveira Marques A, da Silva Medeiros G, de Morais Freire FA, da Silva CDD, Winck B, Bellini BC (2024) Collembola diversity across vegetation types of a neotropical island in a river delta. Diversity, 16, 445.

Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Marquéz JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T, McClean C, Osborne PE, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D, Lautenbach S (2013) Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography, 36, 27–46.

Ferreira AS, Bellini BC, Vasconcellos A (2013) Temporal variations of Collembola (Arthropoda: Hexapoda) in the semiarid Caatinga in northeastern Brazil. Zoologia (Curitiba), 30, 639–644.

Fu SL, Liu MQ, Zhang WX, Shao YH (2022) A review of recent advances in the study of geographical distribution and ecological functions of soil fauna diversity. Biodiversity Science, 30, 22435. (in Chinese with English abstract) [傅声雷, 刘满强, 张卫信, 邵元虎 (2022) 土壤动物多样性的地理分布及其生态功能研究进展. 生物多样性, 30, 22435.]

García-Gómez A, Castaño-Meneses G, Palacios-Vargas JG (2009) Diversity of springtails (Hexapoda) according to a altitudinal gradient. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 44, 911–916.

Gong X, Brueck H, Giese KM, Zhang L, Sattelmacher B, Lin S (2008) Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. Journal of Arid Environments, 72, 483–493.

Guo Q, Wang B, Wang PF, Fan YM, Lu PP, Zhang K, Wang XL (2025) Effects of slope aspect on vegetation characteristics and community assembly of alpine meadows. Pratacultural Science, 42, 1152–1161. (in Chinese with English abstract) [郭倩, 王博, 王平芳, 樊勇明, 卢培培, 张魁, 王喜龙 (2025) 坡向对高寒草甸植被特征和群落构建的影响. 草业科学, 42, 1152–1161.]

Haesen S, Lenoir J, Gril E, De Frenne P, Lembrechts JJ, Kopecký M, Macek M, Man M, Wild J, Van Meerbeek K (2023) Microclimate reveals the true thermal niche of forest plant species. Ecology Letters, 26, 2043–2055.

Han HY, Yin XQ, Kou XC (2017) Community characteristics of soil fauna in the low-mountain of the Changbai Mountains and its respond to the change of environmental factors. Acta Ecologica Sinica, 37, 2197–2205. (in Chinese with English abstract) [韩慧莹, 殷秀琴, 寇新昌 (2017) 长白山地低山区土壤动物群落特征及其对环境因子变化的响应. 生态学报, 37, 2197–2205.]

Han L, Liu Y, Liu J, Kang HL, Liu Z, Tuo FW, Gan SA, Ren YX, Yi CH, Hu GM (2025) Microtopography affects the diversity and stability of vegetation communities by regulating soil moisture. Water, 17, 1012.

Heiniger C, Barot S, Ponge JF, Salmon S, Meriguet J, Carmignac D, Suillerot M, Dubs F (2015) Collembolan preferences for soil and microclimate in forest and pasture communities. Soil Biology and Biochemistry, 86, 181–192.

Hopkin SP (1997) Biology of the Springtails. Oxford University Press, Oxford.

Huang YM, Liu D, An SS (2015) Effects of slope aspect on soil nitrogen and microbial properties in the Chinese Loess region. Catena, 125, 135–145.

Jiang S, Wei TX, Fan DH, Yu H, Ye XM, Xie Y, Li SJ (2024) Plant diversity in different positions of gullies and valleys in the loess region of western Shanxi Province, northern China. Journal of Beijing Forestry University, 46(6), 20–27. (in Chinese with English abstract) [江姗, 魏天兴, 范德卉, 于欢, 叶小曼, 谢宇, 李世杰 (2024) 晋西黄土区沟谷不同部位植物多样性. 北京林业大学学报, 46(6), 20–27.]

Kaneda S, Kaneko N (2011) Influence of Collembola on nitrogen mineralization varies with soil moisture content. Soil Science and Plant Nutrition, 57, 40–49.

Keppel G, Van Niel KP, Wardell-Johnson GW, Yates CJ, Byrne M, Mucina L, Schut AGT, Hopper SD, Franklin SE (2012) Refugia: Identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. Global Ecology and Biogeography, 21, 393–404.

Li CB, Zhang SQ, Wang BF, Ai ZH, Zhang S, Shao YB, Du J, Wang CX, Wajid S, Wu DH, Chang L (2025) Euedaphic rather than hemiedaphic or epedaphic Collembola are more sensitive to different climate conditions in the black soil region of Northeast China. Insects, 16, 275.

Li GY, Yang XD, Shi QR, Ma WJ, Wang XH, Yan ER (2014) Effects of clear-felling on soil nutrient pools and nitrogen mineralization and nitrification in Tiantong, Zhejiang Province. Chinese Journal of Ecology, 33, 709–715. (in Chinese with English abstract) [李光耀, 杨晓东, 史青茹, 马文济, 王希华, 阎恩荣 (2014) 浙江天童森林砍伐对土壤养分库和氮矿化-硝化特征的影响. 生态学杂志, 33, 709–715.]

Li R, Liu MX, Zhang C, Zhao RD, Shao P (2017) Distribution characteristics of soil microbial communities along different slope direction of Gannan sub-alpine meadows. Ecology and Environmental Sciences, 26, 1884–1891. (in Chinese with English abstract) [李瑞, 刘旻霞, 张灿, 赵瑞东, 邵鹏 (2017) 甘南亚高寒草甸不同坡向土壤微生物群落分布特征. 生态环境学报, 26, 1884–1891.]

Liu HQ, Wang B, Jia YY, Ba XR, Zhang W (2025) Relationship between freezing damage and age class and slope aspect of *Juglans regia* in Xinjiang, China. Chinese Journal of Ecology, 44, 49–55. (in Chinese with English abstract) [柳华清, 王博, 贾妍妍, 巴雪瑞, 张维 (2025) 新疆野核桃冻害与龄级和坡向的关系. 生态学杂志, 44, 49–55.]

Liu J, Qiu LP, Chen JL, Zheng BY, Wei XR, Gao HL, Zhang YJ, Cheng JM (2019) Responses of plant biomass and nutrients to fire vary with functional group and slope aspect in a semiarid restored grassland on the Loess Plateau. Journal of Arid Environments, 171, 104008.

Liu JL, Li FR (2008) Slope direction and topographic position interact to shape spatial distribution of soil macrofauna in a temperate secondary forest, China. Journal of Desert Research, 28, 1104–1112. (in Chinese with English abstract) [刘继亮, 李锋瑞 (2008) 坡向和微地形对大型土壤动物空间分布格局的影响. 中国沙漠, 28, 1104–1112.]

Liu MX, Wang G (2013) Responses of plant community diversity and soil factors to slope aspect in alpine meadow. Chinese Journal of Ecology, 32, 259–265. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞, 王刚 (2013) 高寒草甸植物群落多样性及土壤因子对坡向的响应. 生态学杂志, 32, 259–265.]

Lux J, Xie ZJ, Sun X, Wu DH, Scheu S (2024) Trophic niches of Collembola communities change with elevation, but also with body size and life form. Oecologia, 204, 491–504.

Maaß S, Caruso T, Rillig MC (2015) Functional role of microarthropods in soil aggregation. Pedobiologia, 58, 59–63.

Menta C, Remelli S (2020) Soil health and arthropods: From complex system to worthwhile investigation. Insects, 11, 54.

Muscarella R, Kolyaie S, Morton DC, Zimmerman JK, Uriarte M (2020) Effects of topography on tropical forest structure depend on climate context. Journal of Ecology, 108, 145–159.

Nuer MT, Zhang XF, Zhang W (2015) Flora and geographical compositions in the natural conservation area of *Juglans cathayensis* in Xinjiang, China. Chinese Journal of Ecology, 34, 1838–1846. (in Chinese with English abstract) [努尔买买提, 张相锋, 张维 (2015) 新疆野核桃自然保护区植物区系和地理成分. 生态学杂志, 34, 1838–1846.]

Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Borman T, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, Martino C, McGlinn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2025) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.8-0. https://vegandevs.github.io/vegan/. (accessed on 2024-09-24)

Patrignani A, Ochsner TE (2015) Canopeo: A powerful new tool for measuring fractional green canopy cover. Agronomy Journal, 107, 2312–2320.

Perrigo A, Hoorn C, Antonelli A (2020) Why mountains matter for biodiversity. Journal of Biogeography, 47, 315–325.

Potapov AA, Semenina EE, Korotkevich AY, Kuznetsova NA, Tiunov AV (2016) Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms. Soil Biology and Biochemistry, 101, 20–31.

Potapov AM, Guerra CA, van den Hoogen J, Babenko A, Bellini BC, Berg MP, Chown SL, Deharveng L, Kováč Ľ, Kuznetsova NA, …, Widenfalk LA, Winck BR, Winkler D, Wu DH, Xie ZJ, Yin R, Zeppelini D, Crowther TW, Eisenhauer N, Scheu S (2023) Globally invariant metabolism but density-diversity mismatch in springtails. Nature Communications, 14, 674.

R Core Team (2024) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Skarżyński D, Valle B, Gwiazdowicz DJ, Porco D (2025) Integrative description of two new species of the *Xenylla maritima* species complex (Collembola: Hypogastruridae) from Crete (Greece), with notes on the high intraspecific genetic divergence found in *X. maritima* Tullberg, 1869. European Journal of Taxonomy, 976, 77–91.

Sun X, Li Q, Yao HF, Liu MQ, Wu DH, Zhu D, Zhu YG (2021) Soil fauna and soil health. Acta Pedologica Sinica, 58, 1073–1083. (in Chinese with English abstract) [孙新, 李琪, 姚海凤, 刘满强, 吴东辉, 朱冬, 朱永官 (2021)

土壤动物与土壤健康. 土壤学报, 58, 1073–1083.]

Tang SS, You GN, Wei X, Ren X, Chen Y, Wang YY, Wu PF (2024) Responses of the epigeic springtails and mites to the degradations of alpine meadow. Chinese Journal of Ecology, 43, 66–74. (in Chinese with English abstract) [唐思思, 游光年, 魏雪, 任晓, 陈燕, 王玉英, 吴鹏飞 (2024) 表栖跳虫和螨类群落对高寒草甸退化的响应. 生态学杂志, 43, 66–74.]

Tuo XH, Ai N, Zhou YW, Zhang ZY, Yuan CX, Liu CH (2022) Basic characteristics of soil fauna in typical grasslands on the Loess Plateau in northern Shaanxi. Journal of Arid Land Resources and Environment, 36(8), 125–132. (in Chinese with English abstract) [拓向辉, 艾宁, 周永维, 张智勇, 苑彩霞, 刘长海 (2022) 陕北黄土高原典型草地土壤动物群落的基本特征——以吴起金佛坪小流域为例. 干旱区资源与环境, 36(8), 125–132.]

Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA (2014) Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 111, 5266–5270.

Wang XR, Chen Y, Chen YX, Ding Y, Fang S, Hao ZQ, He ZS, Hu G, Jia SH, Li BH, Lin F, Liu J, Liu L, Luo YH, Luo YH, Shen Y, Song HJ, Song K, Tian ZP, Xing DL, Yang QP, Yang XQ, Yang YC, Yuan ZL, Yuan ZQ, Zhang Q, Zhang ZC, Zhang ZH, Zhang J (2026) Plant community data along elevational gradients in China's 17 mountains. Scientific Data, 13, 100.

Wild J, Kopecký M, Macek M, Šanda M, Jankovec J, Haase T (2019) Climate at ecologically relevant scales: A new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement. Agricultural and Forest Meteorology, 268, 40–47.

Wu F, Sun HL, Tian ZP, Ye M, Liu TY, Yang H, Jin XL (2024) Vertical distribution patterns of soil organic carbon along elevational gradients and its environmental drivers in the montane forests of the western Tianshan Mountains, China. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 30, 715–725. (in Chinese with English abstract) [吴芳, 孙慧兰, 田中平, 叶茂, 刘天弋, 杨涵, 金晓亮 (2024) 天山西部山地森林土壤有机碳沿海拔的分布格局及环境驱动因素. 应用与环境生物学报, 30, 715–725.]

Wu JY, Anderson BJ, Buckley HL, Lewis G, Lear G (2017) Aspect has a greater impact on alpine soil bacterial community structure than elevation. FEMS Microbiology Ecology, 93, fiw253.

Xie ZJ, Chang L, Stefan S, Wu DH, Sun X (2022) Taxonomic and functional diversity of Collembola in litter and soil along an altitudinal gradient at Changbai Mountain, China. Acta Ecologica Sinica, 42, 3471–3481. (in Chinese with English abstract) [谢致敬, 常亮, Scheu Stefan, 吴东辉, 孙新 (2022) 长白山森林生态系统凋落物层和土壤层跳虫物种多样性和功能多样性对海拔梯度的响应. 生态学报, 42, 3471–3481.]

Xie ZJ, Sun X, Lux J, Chen TW, Potapov M, Wu DH, Scheu S (2022) Drivers of Collembola assemblages along an altitudinal gradient in northeast China. Ecology and Evolution, 12, e8559.

Xiong JW (2017) Comprehensive Scientific Investigation of the Western Tianshan Mountains in Xinjiang. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [熊嘉武 (2017) 新疆天山西部山地综合科学考察. 中国林业出版社, 北京.]

Xu DY (1989) Study on eco-climatic features of Xinjiang wild walnut. Journal of Ecology, 8(4), 24–27. (in Chinese with English abstract) [徐德炎 (1989) 新疆野核桃生态气候特征的研究. 生态学杂志, 8(4), 24–27.]

Yan JC, Cui D, Lyu LQ, Jiang ZC, Zhang MR, Liu JH, Cao J, Wang QL (2025) Distribution characteristics of soil fauna communities in the forest-grassland ecotone of the West Tianshan Nature Reserve. Chinese Journal of Ecology, 44, 425–433. (in Chinese with English abstract) [闫江超, 崔东, 吕立琴, 江智诚, 张敏如, 刘江慧, 曹敬, 王巧莉 (2025) 西天山自然保护区森林-草原交错带土壤动物群落分布特征. 生态学杂志, 44, 425–433.]

Yang J, El-Kassaby YA, Guan WB (2020) The effect of slope aspect on vegetation attributes in a mountainous dry valley, Southwest China. Scientific Reports, 10, 16465.

Yin WY (1992) Subtropical Soil Animals of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (1992) 中国亚热带土壤动物. 科学出版社, 北京.]

Yin WY (1998) Pictorial Keys to Soil Animals of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (1998) 中国土壤动物检索图鉴. 科学出版社, 北京.]

Yin WY (2000) Soil Animals of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (2000) 中国土壤动物. 科学出版社, 北京.]

Zhang C, Liu MX, Li R, Zhao RD, Shao P (2017) Response of soil ciliates community in cold and warm seasons to slope aspects of subalpine meadow in Gannan. Chinese Journal of Ecology, 36, 2465–2472. (in Chinese with English abstract) [张灿, 刘旻霞, 李瑞, 赵瑞东, 邵鹏 (2017) 甘南亚高寒草甸冷暖季土壤纤毛虫群落对坡向的响应. 生态学杂志, 36, 2465–2472.]

Zhang H, Wu HT (2020) Research progresses in effects of climate warming on soil fauna community structure. Chinese Journal of Ecology, 39, 655–664. (in Chinese with English abstract) [张慧, 武海涛 (2020) 气候变暖对土壤动物群落结构的影响机制. 生态学杂志, 39, 655–664.]

Zhang Q, Yao BH, Wang C, Kang YK, Guo HL, Yang J, Yang YB, Su JH (2019) Soil physical and chemical characteristics and microbial proportions in an alpine meadow with different slopes. Acta Ecologica Sinica, 39, 3167–3174. (in Chinese with English abstract) [张倩, 姚宝辉, 王缠, 康宇坤, 郭怀亮, 杨晶, 杨莹博, 苏军虎 (2019) 不同坡向高寒草甸土壤理化特性和微生物数量特征. 生态学报, 39, 3167–3174.]

Zhang QP, Fang RY, Deng CY, Zhao HJ, Shen MH, Wang Q (2022) Slope aspect effects on plant community characteristics and soil properties of alpine meadows on Eastern Qinghai-Tibetan Plateau. Ecological Indicators, 143, 109400.

Zhang S, Wu PF, Ma JH, Wang YY, Ren X, Wei X (2024) Short-term responses of epigeic soil arthropod communities to seasonal asymmetric warming in an alpine meadow. Chinese Journal of Applied Ecology, 35, 3477–3487. (in Chinese with English abstract) [张戍, 吴鹏飞, 马金豪, 王玉英, 任晓, 魏雪 (2024) 高寒草甸表栖土壤节肢动物群落对季节非对称性增温的短期响应. 应用生态学报, 35, 3477–3487.]

Zhang W, Li HY, Lai XH, Yang YF (2016) Distribution patterns of *Juglans cathayensis* populations at different slope aspects in Tianshan valley in Xinjiang, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 27, 3105–3113. (in Chinese with English abstract) [张维, 李海燕, 赖晓辉, 杨允菲 (2016) 新疆天山峡谷不同坡向野核桃种群分布格局. 应用生态学报, 27, 3105–3113.]

Zhang Y, Zhang AJ, Luo RY, Pang XY (2022) Response of soil Collembola to nitrogen and phosphorus deposition: A review. Chinese Journal of Applied Ecology, 33, 2585–2592. (in Chinese with English abstract) [张燕, 张阿娟, 罗如熠, 庞学勇 (2022) 土壤跳虫对氮磷养分响应的研究进展. 应用生态学报, 33, 2585–2592.]

(责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 25276, pages 1–17
doi: 10.17520/biods.2025276
cstr: 32101.14.biods.2025276

•研究报告•

不同海拔巴山冷杉林土壤微生物多样性及植物–微生物跨界生态网络关系

李劲[1,2], 程铭昊[1,2], 张溢[1,2], 刘峰[3], 姜庆虎[3], 叶基荣[4], 陈展[1], 张于光[1,2*]

1. 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 北京 100091; 2. 生物多样性保护国家林业和草原局重点实验室, 北京 100091; 3. 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074; 4. 云南大学国际河流与生态安全研究院, 昆明 650500

摘要: 土壤微生物是森林生态系统的重要组成部分, 在维系生态系统物质循环与能量流动等过程中发挥着关键作用。本研究以神农架国家公园候选区巴山冷杉(*Abies fargesii*)林为对象, 旨在揭示土壤微生物群落沿海拔梯度的变化规律及其驱动机制, 并解析植物–微生物跨界生态网络(inter-kingdom ecological networks, IDENs)特征。采用高通量测序, 并构建IDENs, 综合分析不同海拔巴山冷杉林土壤微生物多样性、群落结构及其与植物群落的关联。结果表明, 随海拔升高, 土壤全氮、土壤有机碳和年均降水量(mean annual precipitation, MAP)显著增加, 而土壤全磷、速效钾、植物物种丰富度以及植物Shannon指数显著降低($P < 0.05$); 细菌Shannon指数与丰富度指数随海拔升高显著下降($P < 0.05$), 真菌多样性无显著差异; 细菌优势菌门中, 仅酸杆菌门及其优势属(酸杆菌门亚群Gp2、Gp1和Gp3)相对丰度随海拔升高显著增加($P < 0.05$); 真菌优势菌门随海拔变化无显著差异, 但属水平红菇属(*Russula*)相对丰度显著升高、丝盖伞属(*Inocybe*)显著下降($P < 0.05$); 偏Mantel分析表明, 年均气温(mean annual temperature, MAT)与MAP是驱动土壤微生物群落变化的主要因子; 典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)进一步显示, MAP与植物多样性对细菌和真菌群落结构影响最显著。IDENs子网络指标显示, 模块度、连通性和嵌套性随海拔升高显著上升($P < 0.05$), 高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)和四蕊槭(*Acer stachyophyllum* subsp. *betulifolium*)等植物是模块枢纽的主要组成部分, 巴山冷杉在植物–真菌IDENs中占据网络枢纽的重要地位。本研究揭示了不同海拔巴山冷杉林土壤微生物群落结构及其主要影响因素, 识别了植物–微生物IDENs的关键特征, 可为理解森林生态系统中植物–微生物互作关系提供科学参考。

关键词: 巴山冷杉; 土壤微生物群落; 海拔梯度; 植物–微生物跨界生态网络; 神农架国家公园候选区

李劲, 程铭昊, 张溢, 刘峰, 姜庆虎, 叶基荣, 陈展, 张于光 (2026) 不同海拔巴山冷杉林土壤微生物多样性及植物–微生物跨界生态网络关系. 生物多样性, 34, 25276. doi: 10.17520/biods.2025276; cstr: 32101.14.biods.2025276.
Li J, Cheng MH, Zhang Y, Liu F, Jiang QH, Ye JR, Chen Z, Zhang YG (2026) Soil microbial diversity and plant–microbe inter-kingdom ecological networks across an elevational gradient in *Abies fargesii* forests. Biodiversity Science, 34, 25276. doi: 10.17520/biods.2025276; cstr: 32101.14.biods.2025276.

Soil microbial diversity and plant–microbe inter-kingdom ecological networks across an elevational gradient in *Abies fargesii* forests

Jin Li[1,2], Minghao Cheng[1,2], Yi Zhang[1,2], Feng Liu[3], Qinghu Jiang[3], Jirong Ye[4], Zhan Chen[1], Yuguang Zhang[1,2*]

1 *Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*
2 *Key Laboratory of Biodiversity Conservation, State Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China*
3 *Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China*
4 *Institute of International Rivers and Eco-security, Yunnan University, Kunming 650500, China*

ABSTRACT

Aims: The objectives of this study were to investigate the elevational patterns and driving factors of soil microbial

收稿日期 Received: 2025-07-16; 接受日期 Accepted: 2025-11-27
基金项目: 神农架国家公园本底资源综合调查研究项目(SNJNP2023010)和神农架金丝猴保育生物学湖北省重点实验室开放课题基金(SNJGKL2023010) Supported by the Project of Baseline Resources Survey in Shennongjia National Park (SNJNP2023010), and the Open Project Fund of Hubei Provincial Key Laboratory for Conservation Biology of Shennongjia Snub-nosed Monkeys (SNJGKL2023010)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yugzhang@sina.com.cn

diversity and community composition in *Abies fargesii* forests in Shennongjia National Park candidate area, and to analyze the relationships between soil microbial communities and plant communities along the elevational gradient.
Methods: This study was conducted in *A. fargesii* forests in Shennongjia National Park candidate area. Soil samples were collected along an elevational gradient. High-throughput sequencing was used to analyze the diversity and community composition of soil bacterial and fungal communities. In addition, inter-kingdom ecological networks (IDENs) were constructed to examine the characteristics of soil microbial communities and their relationships with plant communities across different elevations.
Results: With increasing elevation, total nitrogen, soil organic carbon, and mean annual precipitation (MAP) significantly increased, whereas soil total phosphorus (TP), available potassium (AK), plant richness, and the plant Shannon index significantly decreased ($P < 0.05$). Bacterial Shannon index and richness significantly declined with increasing elevation ($P < 0.05$), while fungal diversity indices showed no significant change. Among dominant bacterial phyla, the relative abundance of Acidobacteriota, particularly subgroups Gp2, Gp1, and Gp3, increased significantly with increasing elevation ($P < 0.05$). Dominant fungal phyla showed no significant elevational trends, but *Russula* increased and *Inocybe* decreased at the genus level ($P < 0.05$). Partial Mantel tests indicated that mean annual temperature (MAT) and MAP were the main drivers of microbial community variation, and canonical correspondence analysis (CCA) further showed that MAP and plant diversity significantly shaped bacterial and fungal community structures. Network modularity, connectance, and nestedness increased significantly along the elevational gradient ($P < 0.05$). *Rhododendron lapponicum* and *Acer stachyophyllum* subsp. *betulifolium* were the main plant components of module hubs in the plant–microbe IDENs, whereas *A. fargesii* occupied a central position as a network hub in the plant–fungal IDENs.
Conclusion: Soil microbial communities in *A. fargesii* forests exhibit clear elevational patterns. With increasing elevation, bacterial diversity decreases significantly, whereas fungal diversity remains relatively stable. MAT, MAP, and plant diversity are important drivers shaping microbial community structure. In addition, the connectance and modularity of plant–microbe IDENs increase significantly with increasing elevation. Plants act as network hub species and, together with key microbial taxa involved in decomposition and nutrient cycling, jointly maintain the structural and functional stability of plant–microbe interaction networks.
Key words: *Abies fargesii*; soil microbial community; elevational gradient; plant–microbe inter–kingdom ecological networks; Shennongjia National Park candidate area

土壤微生物是森林生态系统的重要组成部分, 在维系生态系统的物质循环与能量流动等过程中发挥着关键作用(Delgado-Baquerizo et al., 2020)。海拔梯度的变化会引起温度、光照和水分等多种环境因子的改变, 导致山地区域小气候和土壤理化特征呈现梯度效应, 进而影响土壤微生物群落结构(Gaston, 2000; Fierer et al., 2011)。已有研究表明, 微生物群落在海拔梯度上可能呈现多种变化模式, 包括单调递增或递减、峰值型或无明显规律等(张地等, 2012; Singh et al., 2014; Zhang et al., 2015; 庞丹波等, 2023)。优势树种能够通过调节凋落物输入、根系分泌物组成以及土壤理化特性等方式影响土壤微生物群落的组成与生态功能, 也是影响森林植被组成与结构的重要因素(Prescott & Grayston, 2013; Georgiou et al., 2017)。在相同优势树种条件下开展不同海拔梯度的土壤微生物研究, 不仅能减少植被类型差异的影响, 也有助于更准确地揭示环境因子对土壤微生物群落结构的影响, 为理解森林生态系统土壤微生物多样性维持机制和森林生态系统功能稳定性提供科学参考。

在生态系统中, 物种之间的相互作用往往比单纯的物种丰富度更能反映群落结构与生态功能(Montoya et al., 2006; Zhou et al., 2011)。植物–微生物跨界生态网络(inter-kingdom ecological networks, IDENs)近年来已成为揭示地上植物与地下微生物复杂互作关系的重要方法, 该方法通过分析植物与细菌、真菌等不同生物界群体之间的共现模式识别关键分类群(keystone taxa), 进而揭示其在维系土壤微生物群落结构稳定性和生态系统功能中的作用(Feng et al., 2019)。Feng等(2019)构建的植物–微生物IDENs揭示了植物与微生物之间高度模块化与专化性的互作结构, 并发现植物对特定微生物类群具有显著偏好。Cong等(2021)在不同森林类型中发现植物–细菌之间存在特异性关联, 其中四萼枫(*Acer tetramerum*)可能在维持微生物群落稳定性中具有关键作用。Yu等(2022)发现, 不同干扰类

型的森林生态系统具有不同的跨界关键物种, 这些关键物种可能在维持植物–微生物网络稳定性中起核心作用。

神农架国家公园候选区位于湖北省神农架林区, 是全球生物多样性保护的热点地区之一, 具有典型的森林植被海拔梯度分布特征, 为探究高海拔森林生态系统土壤微生物海拔梯度分布格局提供了理想的天然实验平台(蒋雪琴等, 2009)。研究表明, 在神农架山北坡海拔1,000–2,800 m的4种典型植被类型中, 土壤细菌群落物种丰富度随海拔升高呈显著单调下降趋势, 主要受植物多样性和土壤pH值的影响(张于光等, 2014); Sheng等(2019)在神农架海拔1,000–2,800 m范围的5种植被类型中发现, 土壤真菌多样性随海拔升高显著下降; 在阔叶落叶林、针阔混交林和针叶林中, 针阔混交林的土壤细菌多样性最高, 土壤温度是主要影响因子(Cong et al., 2015)。然而, 由于生态系统中土壤微生物的高度复杂性, 对其海拔梯度分布格局和主要驱动因子的认识仍然有限, 特别是植物和微生物的相互关系。巴山冷杉(*Abies fargesii*)林是神农架国家公园候选区的典型植被类型, 具有明显的海拔梯度分布特征(蒋雪琴等, 2009)。本研究以神农架国家公园候选区巴山冷杉林土壤微生物为研究对象, 旨在: (1)揭示不同海拔梯度下巴山冷杉林土壤微生物多样性及其海拔分布格局; (2)阐明影响土壤微生物群落结构的主要因素; (3)通过构建植物–微生物IDENs识别关键分类群。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

神农架国家公园候选区位于湖北省神农架林区, 地势总体呈西南高、东北低的走势, 地形以山地为主, 山脉起伏明显, 海拔范围为220–3,108 m (向洪莉等, 2025)。该区域地处北亚热带向暖温带过渡的气候带, 年均气温约为12℃, 全年日照时数为1,800–1,900 h, 年降水量在800–2,500 mm之间(胡文杰等, 2023)。由于海拔高差大, 气候垂直梯度显著, 导致植被类型明显分层, 形成了从常绿阔叶林、落叶阔叶林到山地针叶林的完整垂直带谱。巴山冷杉林是该区域的典型植被类型, 主要分布于海拔约2,200–3,100 m的区域(蒋雪琴等, 2009)。

1.2 土壤采样方法与植物调查

本研究依托于神农架国家公园候选区内已建立的植物多样性监测固定样地, 选择不同海拔(2,200 m、2,600 m、3,000 m)下以巴山冷杉为优势树种的成熟针叶林为研究对象。土壤采样于2023年10月进行, 在每个海拔水平设置8个20 m × 20 m样方, 3个海拔水平共设置24个样方。在每个样方内采用五点混合取样法, 使用土钻采集0–20 cm土层土壤, 去除枯枝落叶和石砾后过2 mm筛, 并将同一样方内5个采样点的土壤充分混合为一个复合土壤样品, 最终获得24份土壤样品。

植物群落数据来源于上述植物多样性监测固定样地调查数据。该数据包括各样方内胸径 ≥ 1 cm木本植物的种名、胸径、树高和坐标等信息。本研究根据上述植物群落调查数据计算植物物种丰富度和Shannon指数(路兴慧等, 2015)。

1.3 环境因子的测定

所有样点的空间位置与海拔高度均通过北斗卫星定位记录。各样点的年均气温(mean annual temperature, MAT)与年均降水量(mean annual precipitation, MAP)来源于WorldClim全球气候数据集(https://www.worldclim.org/) (Hanson et al., 2012), 并在ArcGIS 10.5 (ESRI, 美国)中提取。MAT范围为3.65–6.75℃, MAP范围为1,306–1,389 mm。

土壤理化性质采用常规方法测定(鲍士旦, 2000)。其中, 土壤pH值采用电位法测量: 按水土比1∶2.5 (g/v)向风干土壤加入蒸馏水, 搅拌1–2 min, 静置30 min后用pH计测定; 土壤全氮(total nitrogen, TN)用全自动凯氏定氮仪测定; 土壤全磷(total phosphorus, TP)与土壤全钾(total potassium, TK)采用等离子发射光谱法测量; 土壤速效磷(available phosphorus, AP)用氟化铵溶液浸提, 采用钼锑抗比色法测定; 土壤速效钾(available potassium, AK)用乙酸铵溶液浸提, 采用火焰光度计测定; 土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)采用重铬酸钾外加热法测定。

1.4 土壤微生物DNA提取与高通量测序

使用PowerSoil DNA Isolation Kit (Qiagen, 德国)提取土壤微生物总DNA。通过1%琼脂糖凝胶电泳检测DNA提取效果, 并使用NanoDrop 2000分光光度计测定DNA浓度和纯度。

利用引物338F (5′-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3′)和806R (5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′)对细菌16S rRNA基因的V3–V4区进行PCR扩增(Xu et al., 2016), 使用ITS1F (5′-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3′)和ITS2R (5′-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3′)对真菌ITS1区进行PCR扩增(Adams et al., 2013)。每个样本进行3次重复, 将3个PCR产物混合后, 通过2%琼脂糖凝胶回收PCR产物, 并使用AxyPrep DNA Gel Extraction Kit试剂盒(AXYGEN, 美国)纯化PCR产物。构建MiSeq文库后使用MiSeq PE300平台进行测序, PCR扩增及测序工作由上海美吉生物医药科技有限公司完成。

测序数据使用fastp软件进行质量控制, 过滤低质量序列, 使用FLASH软件拼接双端序列, 允许的最大错配率为0.2, 最小重叠片段长度为10 bp。使用VSEARCH的Unoise3算法对FASTA序列进行去噪与聚类, 生成扩增子序列变异体(amplicon sequence variant, ASV), 参数设置为alpha等于2, 最小序列数为8。分类注释采用RDP Classifier贝叶斯算法。细菌数据库采用16S rRNA数据库(RDP training set No. 19, RDP Classifier 2.14, 2023-08), 并剔除线粒体、叶绿体及古菌序列; 真菌数据库采用Fungal ITS数据库(UNITE database 8.3, 2021-05-10)。在各分类水平上统计每个样品的土壤微生物群落组成, 并基于物种的相对丰度分布情况设置置信度阈值为0.7, 仅保留目标分类单元。

每个样品最终获得有效序列数范围为: 细菌34,733–50,548条, 真菌43,378–65,321条。为避免测序深度差异带来的偏倚, 根据最低序列量样本的95%设定抽平阈值, 将细菌样品稀释至33,000条序列, 真菌样品稀释至26,000条序列, 抽平后的ASV丰度矩阵用于后续统计分析(Bokulich et al., 2013)。所有数据分析均在Galaxy平台(https://dmap.denglab.org.cn)分析完成(Feng et al., 2017)。

1.5 数据分析

使用Shannon指数和物种丰富度表征土壤微生物和植物的α多样性。环境因子及植物多样性指标与海拔之间的关系采用线性回归分析进行检验; 土壤微生物α多样性在不同海拔梯度间的差异采用单因素方差分析(analysis of variance, ANOVA)进行比较, 并在差异显著时进一步采用Tukey诚实显著性差异(Tukey's honestly significant difference, Tukey HSD)事后多重比较检验。通过主坐标分析(principal coordinate analysis, PCoA)和基于Bray-Curtis距离的非参数多元统计方法, 包括多响应置换过程 (multi-response permutation procedure, MRPP)分析、置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)和相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM), 检验微生物群落结构差异。利用偏Mantel分析与典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)探讨微生物群落与环境因子之间的关系。CCA分析前, 首先采用Spearman相关分析检验环境因子间的相关性, 并剔除共线性较高的因子(如MAT), 以识别显著影响群落结构的关键环境变量。

植物–微生物IDENs基于SparCC算法的在线平台INAP (https://inap.denglab.org.cn) (Feng et al., 2019), 分别构建植物-细菌和植物-真菌的二分网络。首先对原始微生物ASV表进行筛选, 保留在全部样本中出现频率超过50%的微生物ASVs; 植物数据保留在至少1个样点出现的物种。基于筛选后的丰度表, 使用SparCC方法对植物与微生物之间的丰度数据进行两两相关性分析, 并构建二分网络。网络节点代表植物与微生物, 边表示显著的潜在关联。分析网络的结构特征包括连通度、网络不对称性、聚类系数、嵌套性及模块性。模块划分采用基于模拟退火优化的模块检测方法(Guimerà & Nunes Amaral, 2005), 并按照Deng等(2012)方法将节点分为4类: 外围节点($Z_i \le 2.5$且$P_i \le 0.62$)、连接节点($Z_i \le 2.5$且$P_i > 0.62$)、模块中心($Z_i > 2.5$且$P_i \le 0.62$)与网络中心($Z_i > 2.5$且$P_i > 0.62$) (Deng et al., 2012)。最终通过Gephi version 0.9.2 (Gephi Consortium, 法国)对网络结构进行可视化分析。本研究使用R 4.3.3 (R Core Team, 2024), 所有图形均基于R的ggplot2包进行可视化绘制。

2 结果

2.1 不同海拔梯度的环境因子和植物多样性

在以巴山冷杉为优势树种的针叶林中, 随海拔梯度变化, 多个环境因子呈现出显著的变化趋势, 其中土壤TN、SOC和MAP随海拔升高而显著增加($P < 0.05$), 土壤TP、土壤TK、MAT、植物Shannon指

数和植物物种丰富度随海拔升高显著降低($P < 0.05$)(表1)。

2.2 土壤微生物群落结构

土壤样本测序获得的细菌序列数分布在34,733–50,548之间, 共鉴定出22,004个细菌ASVs, 隶属于23个门和538个属。海拔梯度上主要的优势门类为假单胞菌门、酸杆菌门和放线菌门等, 相对丰度为81.83% (图1a), 其中酸杆菌门随海拔升高显著升高($P < 0.05$) (表2)。在属水平上(表3), 未分类单元(36.91% ± 4.99%), 酸杆菌门亚群Gp2 (11.9% ± 5.17%)、Gp1 (6.45% ± 2.25%)、Gp3 (5.39% ± 1.44%), 缓生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*) (4.41% ± 1.12%)为优势属, 合计占65.06%, 并且Gp2、Gp1、Gp3相对丰度随海拔升高显著增加($P < 0.05$)。

土壤样本获得的真菌序列数分布在43,378–65,321之间, 共鉴定出5,088个真菌ASVs, 隶属于17个门和447个属。海拔梯度上主要优势门类为担子菌门、子囊菌门和毛霉菌门, 相对丰度合计占93.40% (图1b), 但真菌优势门类整体未表现出显著海拔趋势(表2)。在属水平上(表3), 未分类单元Unclassified (19.85% ± 10.92%)、红菇属(*Russula*) (15.36% ± 14.44%)、丝盖伞属(*Inocybe*) (9.45% ± 9.88%)、被孢霉属(*Mortierella*, 8.34% ± 3.52%)、蜡壳菌属(*Sebacina*, 7.69% ± 5.68%)、*Piloderma* (4.41% ± 7.91%)为优势属, 占总相对丰度的65.10%; 其中红

表1 各环境因子指标的均值及其与海拔的回归分析结果。以海拔为自变量、各环境因子为因变量进行一元线性回归分析。Slope表示回归斜率, 即海拔每升高1 m时环境因子的变化量。正斜率表示该指标随海拔升高而增加, 负斜率表示该指标随海拔升高而降低。R^2表示决定系数; P表示回归显著性水平。

Table 1 Mean values of environmental factors and simple linear regression results for their relationships with elevation. Simple linear regressions were performed using elevation as the independent variable and each environmental factor as the dependent variable. Slope represents the regression coefficient, indicating the change in each environmental factor per 1 m increase in elevation. Positive and negative slope values indicate increasing and decreasing trends with elevation, respectively. R^2 represents the coefficient of determination; P represents the significance level of the regression.

环境因子 Environmental factor	均值 ± 标准差 Mean ± SD	Slope	R^2	P
土壤pH Soil pH	5.81 ± 0.40	0.000	0.001	0.903
土壤全氮 Soil total nitrogen (g/kg)	4.65 ± 0.77	0.001	0.282	0.007
土壤全磷 Soil total phosphorus (g/kg)	0.99 ± 0.23	–0.001	0.526	< 0.001
土壤全钾 Soil total potassium (g/kg)	17.74 ± 2.85	–0.006	0.396	0.001
土壤速效钾 Soil available potassium (mg/kg)	140.63 ± 33.58	0.010	0.009	0.662
土壤速效磷 Soil available phosphorus (mg/kg)	5.07 ± 2.60	–0.004	0.168	0.047
土壤有机碳 Soil organic carbon (g/kg)	45.63 ± 13.13	0.031	0.526	< 0.001
植物物种丰富度 Plant species richness	10.67 ± 7.17	–0.022	0.825	< 0.001
植物Shannon指数 Plant Shannon index	1.47 ± 0.75	–0.002	0.663	< 0.001
年均温度 Mean annual temperature (℃)	5.14 ± 1.11	–0.004	0.963	< 0.001
年均降水量 Mean annual precipitation (mm)	1,345.71 ± 31.75	0.102	0.947	< 0.001

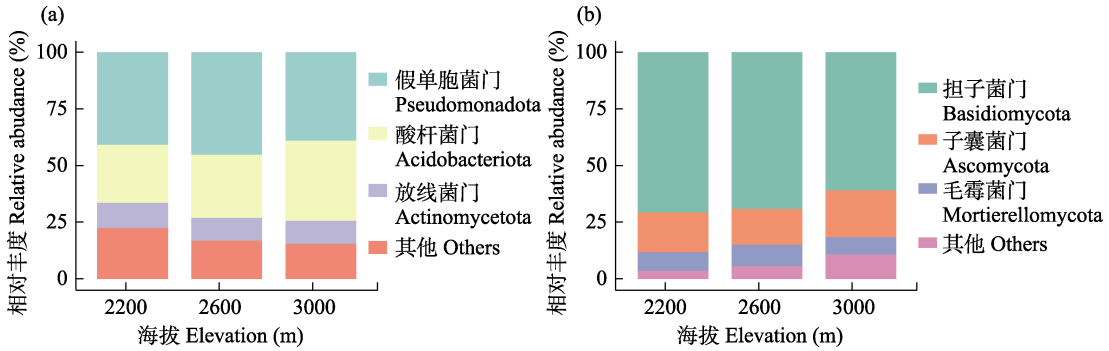


图1 不同海拔梯度下土壤细菌(a)和真菌(b)门水平相对丰度

Fig. 1 Phylum-level relative abundance of soil bacteria (a) and fungi (b) along the elevational gradient

表2　土壤微生物优势门相对丰度(平均值 ± 标准差)与海拔的回归分析结果。以海拔为自变量、各优势微生物门相对丰度为因变量进行一元线性回归分析。相对丰度以百分比表示。Slope表示海拔每升高100 m时优势微生物门相对丰度百分比的变化量。正斜率表示该菌门相对丰度随海拔升高而增加, 负斜率表示其随海拔升高而降低。R^2表示决定系数; *P*表示回归显著性水平。

Table 2　Regression analysis results for the relative abundance (mean ± SD) of dominant soil microbial phyla and elevation. Simple linear regressions were performed using elevation as the independent variable and the relative abundance of each dominant microbial phylum as the dependent variable. Relative abundance is expressed as a percentage. Slope represents the change in relative abundance percentage per 100 m increase in elevation. Positive and negative slope values indicate increasing and decreasing trends with elevation, respectively. R^2 represents the coefficient of determination, and *P* represents the significance level of the regression.

界 Kingdom	门 Phylum	相对丰度 Relative abundance (%)	Slope	R^2	*P*
细菌 Bacteria	假单胞菌门 Pseudomonadota	41.73 ± 5.87	–0.278	0.021	0.501
	酸杆菌门 Acidobacteriota	29.61 ± 7.95	1.574	0.361	0.001
	放线菌门 Actinomycetota	10.49 ± 2.60	–0.259	0.092	0.150
真菌 Fungi	子囊菌门 Ascomycota	17.98 ± 8.91	0.403	0.019	0.522
	担子菌门 Basidiomycota	67.01 ± 12.61	–0.972	0.055	0.271
	毛霉菌门 Mortierellomycota	8.41 ± 3.55	–0.253	0.047	0.309

表3　土壤微生物优势属相对丰度(平均值 ± 标准差)与海拔关系的回归分析结果。相对丰度以百分比表示。Slope表示海拔每升高100 m时优势微生物门相对丰度百分比的变化量。正斜率表示该菌门相对丰度随海拔升高而增加, 负斜率表示其随海拔升高而降低。R^2表示决定系数; *P*表示回归显著性水平。

Table 3　Regression analysis results for the relationships between the relative abundance (mean ± SD) of dominant soil microbial genera and elevation. Slope represents the change in relative abundance percentage per 100 m increase in elevation. Positive and negative slope values indicate increasing and decreasing trends with elevation, respectively. R^2 represents the coefficient of determination, and *P* represents the significance level of the regression.

界 Kingdom	属 Genus	相对丰度 Relative abundance (%)	Slope	R^2	*P*
细菌 Bacteria	未分类 Unclassified	36.91 ± 4.99	–1.243	0.571	< 0.001
	Gp2	11.90 ± 5.17	0.722	0.18	0.039
	Gp1	6.45 ± 2.25	0.408	0.301	0.006
	Gp3	5.39 ± 1.44	0.347	0.533	< 0.001
	缓生根瘤菌属 *Bradyrhizobium*	4.41 ± 1.12	0.035	0.009	0.657
真菌 Fungi	未分类 Unclassified	19.85 ± 10.92	–0.213	0.000	0.583
	红菇属 *Russula*	15.36 ± 14.44	1.164	0.239	0.015
	丝盖伞属 *Inocybe*	9.45 ± 9.88	–0.773	0.226	0.019
	被孢霉属 *Mortierella*	8.34 ± 3.52	–0.132	0.000	0.287
	蜡壳菌属 *Sebacina*	7.69 ± 5.68	0.059	0.002	0.770
	Piloderma	4.41 ± 7.91	–0.228	0.000	0.413

菇属相对丰度随海拔升高显著升高($P = 0.015$), 丝盖伞属显著下降($P = 0.019$)。

2.3　土壤微生物多样性

土壤微生物α多样性指数的组间差异分析结果表明, 不同海拔间土壤细菌Shannon指数和物种丰富度存在显著差异($P < 0.05$), 且总体呈下降趋势(图2a); 而真菌α多样性指数在不同海拔梯度间差异不显著(图2b)。PCoA结果显示, 不同海拔梯度下土壤细菌和真菌群落结构存在差异(图2c, d)。进一步基于Bray-Curtis距离的不相似性分析表明, 不同海拔梯度间土壤细菌和真菌群落组成差异显著($P < 0.001$, 附录1)。

2.4　土壤微生物主要影响因子

通过偏Mantel分析了土壤理化性质与植物多样性等环境因子对土壤细菌和真菌群落结构的影响(图3a)。结果表明, 土壤理化因子(TP、TK、SOC)和气候因子(MAT、MAP)均与细菌和真菌群落结构显著相关($P < 0.05$)。其中, MAP与土壤细菌群落结构的相关性最高($r = 0.464$, $P = 0.001$), 其次为MAT ($r = 0.439$, $P = 001$); 而在真菌群落中, MAT的相关性最高($r = 0.441$, $P = 0.001$), 其次为MAP ($r = 0.411$, $P = 0.002$)。

进一步的CCA分析显示, MAP、植物多样性指标(物种丰富度与Shannon指数)以及土壤理化因子

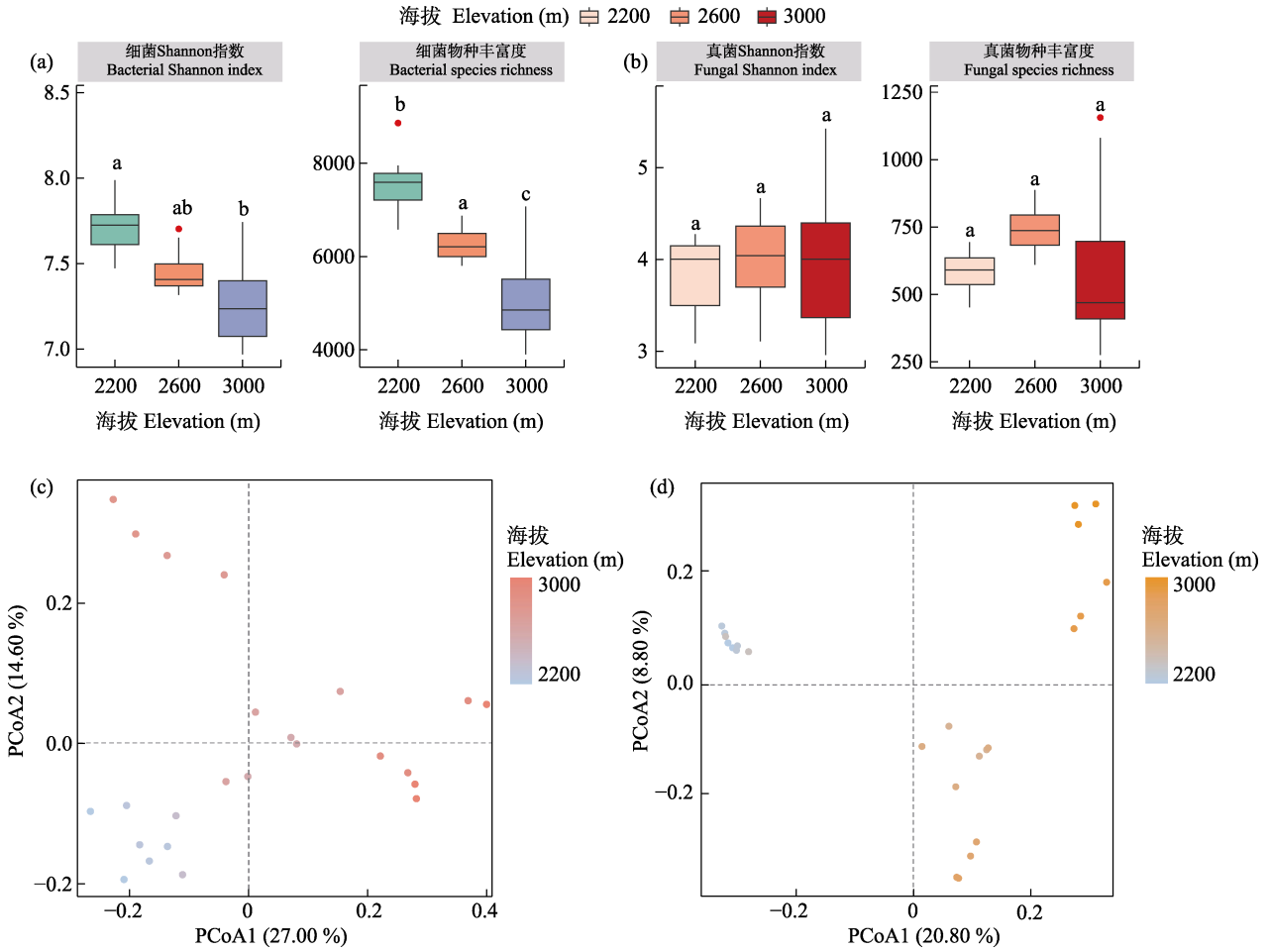


图2　海拔梯度下土壤微生物α多样性指数箱线图及主坐标分析(PCoA)。(a)细菌α多样性箱线图; (b)真菌α多样性箱线图; (c)细菌群落PCoA; (d)真菌群落PCoA。箱线图中不同小写字母表示经单因素方差分析(ANOVA)及Tukey诚实显著性差异(HSD)事后多重比较检验后, 不同海拔组间差异显著($P < 0.05$); 相同或含有相同字母者表示差异不显著。

Fig. 2　Box plots of α diversity indices and principal coordinate analysis (PCoA) of soil microbial communities along the elevational gradient. (a) Box plots of bacterial α diversity indices; (b) Box plots of fungal α diversity indices; (c) PCoA of bacterial communities; and (d) PCoA of fungal communities. In the box plots, different lowercase letters indicate significant differences among elevational groups based on one–way analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey's honestly significant difference (HSD) post hoc multiple comparison test ($P < 0.05$), whereas identical or shared letters indicate no significant difference.

(SOC、TN、TP、TK)均与细菌群落结构显著相关($P < 0.05$)。其中MAP ($F = 2.974$, $P = 0.001$)和植物物种丰富度($F = 2.550$, $P = 0.001$)对细菌群落影响最大, 而pH、AP和AK对群落结构无显著作用(图3b)。真菌群落结构显著受MAP、土壤理化因子(SOC、TN、TP、TK)以及植物多样性指标(物种丰富度和Shannon指数)的影响($P < 0.05$), 其中MAP ($F = 1.652$, $P = 0.001$)和植物物种丰富度($F = 1.544$, $P = 0.001$)对真菌群落影响最大, 而pH、AK、AP对群落结构无显著作用(图3c)。

2.5　土壤微生物–植物IDENs分析

为进一步探究植物与微生物之间的相互关系, 分别构建了植物–细菌IDENs (图4a)和植物–真菌IDENs网络(图4b), 并分析其在海拔梯度上的拓扑结构特征。同时, 采用线性模型拟合各拓扑指标的变化趋势。结果显示, 在植物–细菌与植物–真菌IDENs中, 随着海拔升高, 网络模块度、连通性和嵌套性指数均显著上升($P < 0.05$) (图5)。

在植物–细菌IDEN中, 3个海拔梯度下的网络枢纽和模块枢纽均为植物, 而连接器均为细菌(图6a)。模块枢纽主要包括高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、四蕊槭(*Acer stachyophyllum* subsp. *betulifolium*)、五尖槭(*A. maximowiczii*)、山杨(*Populus davidiana*)和陕甘花楸(*Sorbus koehneana*);

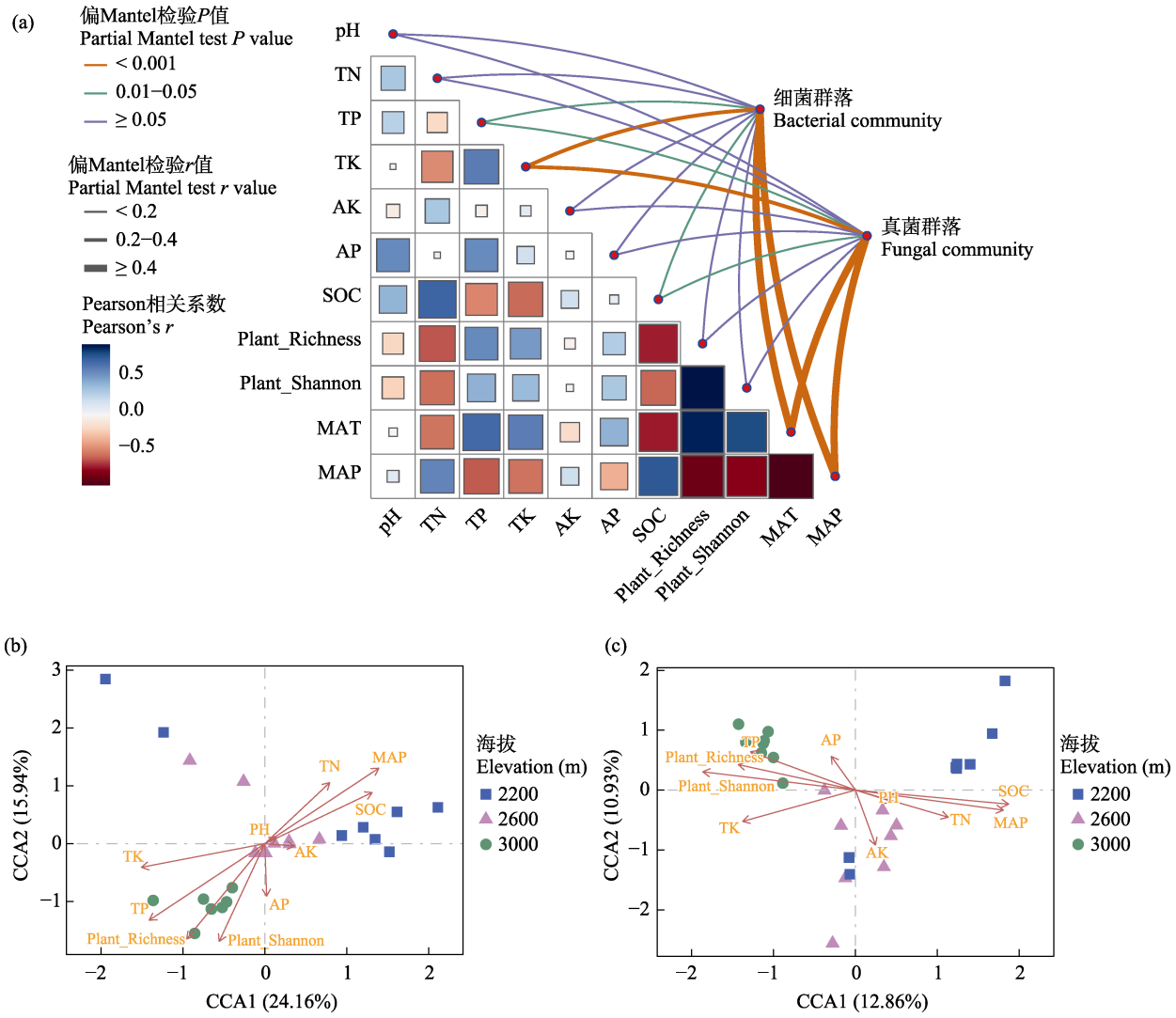


图3　不同环境因子与土壤微生物群落结构的相关关系分析。(a)微生物群落与环境因子的偏Mantel分析; (b)细菌群落与环境因子的典范对应分析(CCA); (c)真菌群落与环境因子的CCA。pH: 土壤pH; TN: 全氮; TP: 全磷; TK: 全钾; AK: 速效钾; AP: 速效磷; SOC: 土壤有机碳; MAT: 年均气温; MAP: 年均降水量; Plant_Richness: 植物物种丰富度; Plant_Shannon: 植物Shannon指数。

Fig. 3　Correlation analysis between environmental factors and soil microbial community structure. (a) Partial Mantel test between microbial communities and environmental factors; (b) Canonical correspondence analysis (CCA) of bacterial communities constrained by environmental factors; (c) CCA of fungal communities constrained by environmental factors. pH, Soil pH; TN, Total nitrogen; TP, Total phosphorus; TK, Total potassium; AK, Available potassium; AP, Available phosphorus; SOC, Soil organic carbon; MAT, Mean annual temperature; MAP, Mean annual precipitation; Plant_Richness, Plant species richness; Plant_Shannon, Plant Shannon index.

外围节点则包括巴山冷杉、湖北花楸(*S. hupehensis*)和华中山楂(*Crataegus wilsonii*)。网络枢纽中共包含75个细菌ASVs, 占总细菌丰度的7.56%, 主要隶属于酸微菌纲、酸杆菌纲Gp1、酸杆菌纲Gp2、酸杆菌纲Gp3、放线菌纲、Alpha变形菌纲、Beta变形菌纲、Delta变形菌纲、Gamma变形菌纲、纤线杆菌纲、斯巴杆菌纲和Terriglobia (表4)。

在植物–真菌IDENs中, 网络枢纽和模块枢纽同样为植物, 而连接器则为真菌(图6b)。模块枢纽为高山杜鹃、四蕊槭、湖北花楸、五尖槭和陕甘花楸等5种植物, 网络枢纽为巴山冷杉、华中山楂和山杨。连接器包括10个真菌ASV, 占总真菌丰度的0.90%, 主要隶属于伞菌纲、古根菌纲、锤舌菌纲和被孢霉纲(表4)。

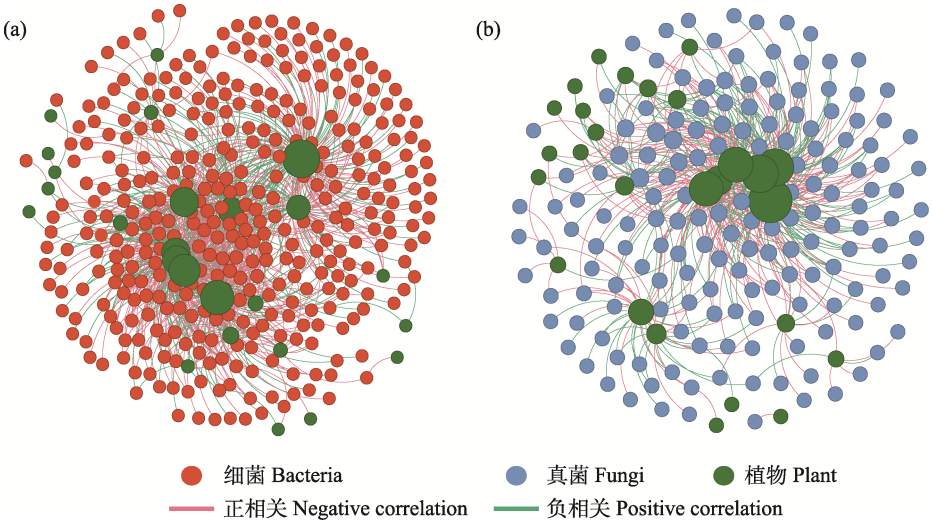


图4　植物与土壤微生物跨界生态网络。(a)植物–土壤细菌跨界生态网络; (b)植物–土壤真菌跨界生态网络。圆圈表示网络节点, 线条表示边; 不同颜色的圆圈表示不同类群, 圆圈大小表示节点度的大小; 红色边表示正相关, 绿色边表示负相关。

Fig. 4　Plant–soil microorganism inter-kingdom ecological networks. (a) Plant–bacterial inter-kingdom ecological network; (b) Plant–fungal inter-kingdom ecological network. Circles represent network nodes, and lines represent edges; circles of different colors indicate different groups, and circle size indicates node degree; red edges indicate positive correlations, whereas green edges indicate negative correlations.

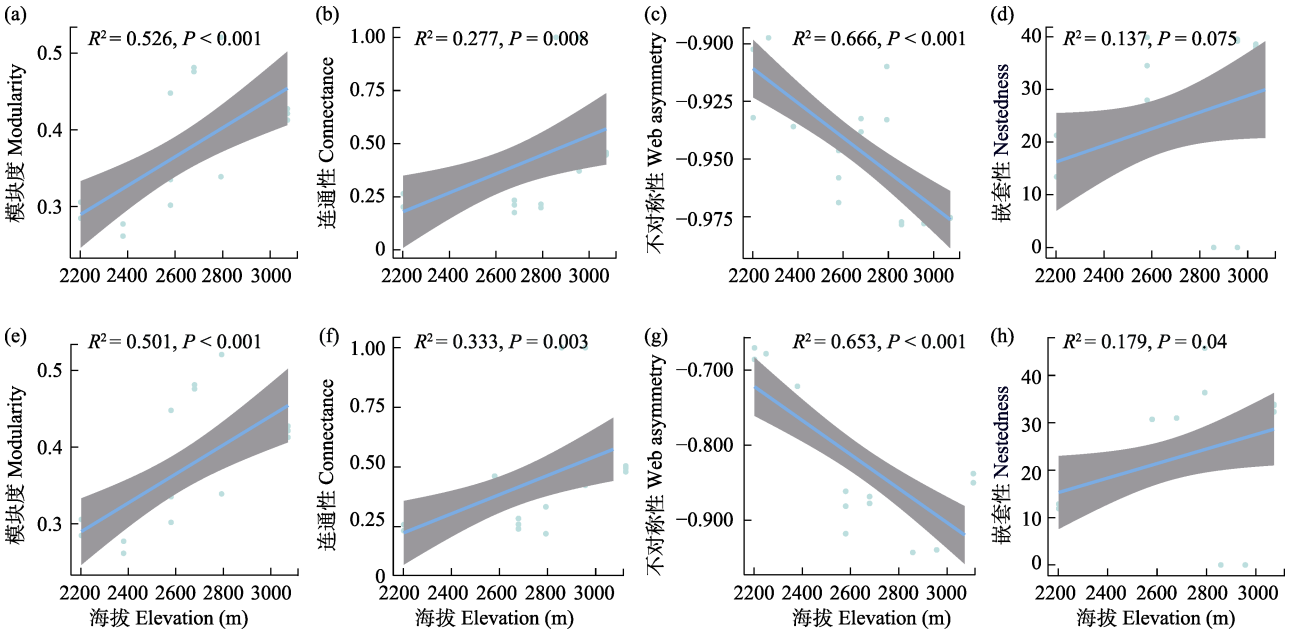


图5　植物–土壤微生物跨界子网络拓扑指数与海拔的回归分析。a–d分别为植物–细菌网络的模块化、连通性、不对称性和嵌套性; e–h分别为植物–真菌网络的模块化、连通性、不对称性和嵌套性。

Fig. 5　Regression analysis of plant–soil microbial inter–kingdom subnetwork topological indices with elevation. a–d are the modularity, connectance, web asymmetry, and nestedness of plant–bacteria networks, respectively; e–h are the modularity, connectance, web asymmetry, and nestedness of plant–fungi networks, respectively.

3　讨论

海拔在驱动植物空间分布方面具有重要作用(Zhu et al., 2019), 植物多样性沿海拔梯度呈峰状分布为最常见的模式, 在中等海拔时达到最大值, 然后随着海拔的增加而下降(Haq et al., 2022)。本研究

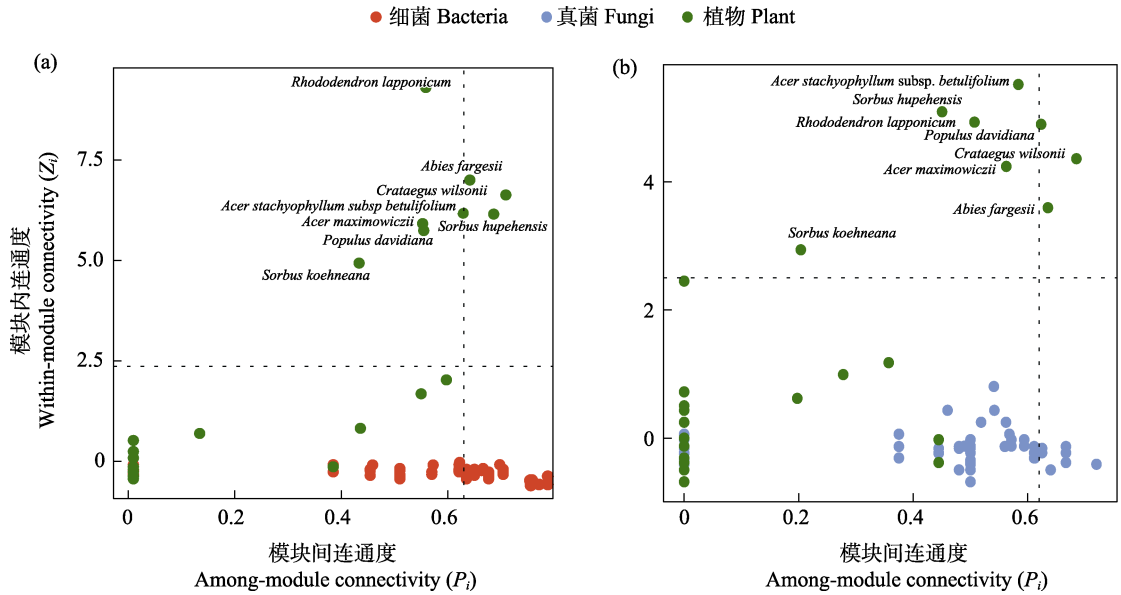


图6　植物与土壤微生物跨界生态网络(IDENs)节点拓扑角色分析。(a)植物–土壤细菌IDENs拓扑角色；(b)植物–土壤真菌IDENs拓扑角色。*Rhododendron lapponicum*: 高山杜鹃; *Abies fargesii*: 巴山冷杉; *Crataegus wilsonii*: 华中山楂; *Acer stachyophyllum* subsp. *Betulifolium*: 四蕊槭; *Acer maximowiczii*: 五尖槭; *Sorbus hupehensis*: 湖北花楸; *Populus davidiana*: 山杨; *Sorbus koehneana*: 陕甘花楸。

Fig. 6　Topological role analysis of nodes in plant–soil inter-kingdom ecological networks (IDENs). (a) Topological role of plant–soil bacterial IDENs; (b) Topological role of plant–soil fungal inter-kingdom ecological network IDENs.

表4　植物–土壤微生物跨界生态网络(IDENs)关键细菌与真菌纲水平相对丰度(平均值 ± 标准差)

Table 4　Relative abundance (mean ± SD) of keystone bacterial and fungal classes in plant–soil microbiome inter-kingdom ecological networks (IDENs)

植物–土壤微生物跨界生态网络 Plant–soil microbiome IDENs	关键细菌和真菌纲类 Keystone bacterial and fungal classes	相对丰度 Relative abundance (%)
细菌–植物跨界生态网络 Plant–bacteria IDEN	酸微菌纲 Acidimicrobiia	0.07 ± 0.04
	酸杆菌纲Gp1 Acidobacteria Gp1	0.55 ± 0.30
	酸杆菌纲Gp2 Acidobacteria Gp2	1.03 ± 0.63
	酸杆菌纲Gp3 Acidobacteria Gp3	0.31 ± 0.22
	放线菌纲 Actinobacteria	0.4 ± 0.19
	Alpha变形菌纲 Alpha Proteobacteria	3.03 ± 0.92
	Beta变形菌纲 Betaproteobacteria	0.19 ± 0.09
	Delta变形菌纲 Deltaproteobacteria	0.14 ± 0.13
	Gamma变形菌纲 Gammaproteobacteria	0.52 ± 0.29
	纤线杆菌纲 Ktedonobacteria	0.06 ± 0.06
	斯巴达杆菌纲 Spartobacteria	0.12 ± 0.10
	Terriglobia	0.34 ± 0.30
	未分类 Unclassified	0.79 ± 0.64
	关键类群总和 Total keystone taxa	7.56 ± 1.59
真菌–植物跨界生态网络 Plant–fungi IDEN	伞菌纲 Agaricomycetes	0.15 ± 0.19
	古根菌纲 Archaeorhizomycetes	0.48 ± 1.35
	锤舌菌纲 Leotiomycetes	0.14 ± 0.22
	被孢霉纲 Mortierellomycetes	0.14 ± 0.19
	关键类群总和 Total keystone taxa	0.90 ± 1.34

样地位于高海拔区间, 结果显示植物Shannon指数和物种丰富度随海拔升高显著降低, 与这一模式相似。随着海拔梯度的升高, 气候条件及植被群落结构发生变化, 进而导致土壤理化性质呈现明显的海拔响应特征(李相楹等, 2016)。本研究发现, 土壤TN、SOC和MAP含量随海拔升高而显著增加, 而土壤TP、AP、TK含量, MAT水平以及植物群落的Shannon多样性指数和物种丰富度则显著下降。一方面, 随海拔升高, 低温与高降水增加了土壤含水量, 加速枯落物和根系残体的分解, 促进有机碳的积累(Pang et al., 2013)。另一方面, 高海拔低温环境抑制微生物分解活性, 使有机态氮素和碳素分解速率下降, 从而易于在土壤中累积, 并降低流失风险(Bing et al., 2016; 任启文等, 2020)。相比之下, 磷、钾含量主要受母岩成分和风化速率控制(黄昌勇, 2000), 低温减缓风化过程, 而高降水则增强淋溶作用, 导致土壤TP、AP和TK含量沿海拔梯度下降(Onthong et al., 1999; 魏新等, 2014)。

在门水平上, 不同海拔土壤微生物群落的优势类群组成总体保持稳定。细菌群落的优势门为假单胞菌门、酸杆菌门和放线菌门, 其中酸杆菌门随海拔的升高而显著上升。酸杆菌通常具有较强的低温生理适应能力, 能够在高海拔寒冷环境中获得竞争优势(Conradie & Jacobs, 2021), 该趋势与Zhang等(2014)在神农架土壤中的变化趋势结果一致。在属水平上, Gp2、Gp1、Gp3为优势属, 其相对丰度亦随海拔升高显著增加($P < 0.05$), 这一趋势不仅与Zhang等(2014)在神农架森林土壤酸杆菌的研究结果相一致, 也与不同类型杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林地土壤酸杆菌的研究结果相一致。高海拔针叶林凋落物难降解, 造成碳封存率上升(Rapp & Leonardi, 1988)、营养固定率下降(Berger et al., 2015), 形成“高总量但低可利用性”的碳源环境。已有基因组和分离培养研究表明, Gp1和Gp3酸杆菌可降解纤维素、木聚糖和几丁质(Ward et al., 2009), 因此在针叶林环境中更具适应性。在真菌群落中, 子囊菌门、毛霉菌门和担子菌门为优势类群, 这与先前在相似研究区域的研究结果类似(Zhang et al., 2013)。红菇属相对丰度随海拔升高显著增加($P = 0.015$), 该属是真菌中典型的外生菌根类群(Kirk et al., 2008), 常与针叶树种形成共生关系(Peay & Matheny, 2017), 随着海拔升高, 针叶林覆盖比例增加, 为红菇属提供了更适宜的宿主和生态条件, 这可能是其在高海拔区占优势的主要原因。

本研究发现, 在以巴山冷杉为优势树种的森林类型下, 土壤细菌群落的Shannon指数和物种丰富度均随海拔升高而降低, 这一趋势与郭肖等(2023)[①]在贺兰山青海云杉(*Picea crassifolia*)林土壤细菌α多样性的研究结果一致, 但与Shen等(2016)在长白山的研究中未观察到显著变化的结论不同。本研究在控制优势树种条件下验证了细菌多样性下降的趋势, 说明该模式在排除植被类型差异干扰后仍然稳健。相比之下, 土壤真菌群落的Shannon指数和物种丰富度在海拔梯度上未表现出显著变化, 这与Sheng等(2019)在神农架1,000–2,800 m海拔梯度、涵盖多种植被类型条件下观察到的显著下降不同。这种差异可能有两方面原因: 一是本研究海拔跨度相对较小, 梯度效应弱于Sheng等(2019)的研究; 二是在统一优势树种条件下, 减少了植物群落更替对真菌群落的干扰。真菌通常具有较强的宿主特异性和对植物群落的依赖性(盛玉钰等, 2018; 黄艳等, 2023), 一致的森林类型可为其提供稳定的宿主资源与栖息环境, 从而减弱海拔变化对其群落结构和多样性的影响(Scheibe et al., 2015)。

气候因子对微生物群落的塑造作用在本研究中也得到了验证。MAT和MAP等气候属性已被证明对塑造土壤微生物群落的海拔模式有很大影响(Ma et al., 2004; Yuan et al., 2014)。例如, Singh等(2014)表示MAT和MAP是汉拿山海拔梯度细菌群落结构的最大驱动因素, Sheng等(2019)发现MAP和MAT是沿海拔梯度塑造神农架土壤真菌群落结构的关键环境因素。本研究的偏Mantel分析结果显示, MAT和MAP对微生物群落结构有显著影响, 这进一步强调了气候因素通过影响土壤水分和温度间接塑造微生物群落组成的重要性。植物丰富度和Shannon指数对细菌和真菌群落结构均具有显著影响, 在CCA中仅次于MAP, 是第二大解释因子。植物物种丰富度和Shannon指数对细菌与真菌群落结构亦具有显著作用, 其解释度在CCA中仅次于MAP。较高的植物多样性通常伴随着更高的初级生

① 郭肖 (2023) 贺兰山青海云杉林和油松林土壤细菌群落特征与群落构建. 硕士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.

产力和养分输入(Mori et al., 2020; Chen et al., 2023), 从而增加了微生物可利用的资源供应, 促进微生物生长并改变其群落组成和代谢特征(Schmid et al., 2021)。因此, 随着海拔上升, 植物α多样性下降可能削弱对微生物群落的支持, 从而导致群落结构的变化。除气候与植物群落外, 土壤养分状况也对微生物群落产生了重要影响。土壤养分状况是调控土壤微生物群落结构与功能的关键因素(Boyle et al., 2008; Zabaloy et al., 2016; Dai et al., 2022)。尤其是C、N和P等养分会直接影响微生物的生长与呼吸, 从而塑造群落结构(Camenzind et al., 2018; Cui et al., 2021)。在植被凋落物输入的影响下, 土壤有机碳含量增加, 为微生物代谢提供了丰富底物, 但植物根系与微生物之间会在氮、磷等养分上产生竞争(Cline & Zak, 2015; Coban et al., 2022; Xue et al., 2022)。本研究中, SOC、TN、TP和TK与微生物群落结构均显著相关, 说明土壤养分通过调节微生物底物供给和养分竞争格局, 在不同海拔梯度上驱动了微生物群落结构的空间分异。

区别于基于根际或根部生境中微生物构建的植物–微生物二分网络所反映的实际共存关系(Toju et al., 2014; Yang et al., 2023), 本研究采用IDENs方法, 基于植物群落与土壤微生物群落数据, 识别两类群在群落尺度上的潜在生态关联, 为理解森林生态系统中植物–微生物互作关系提供了互补视角。本研究发现, 在海拔梯度上, 植物–真菌IDENs表现出更高的特化不对称性, 明显高于植物–细菌IDENs。这可能是因为细菌具有更高的内在生长速率和单细胞特性, 从而具备更强的环境适应能力(Santolini & Barabási, 2018)。而大多数真菌与宿主植物形成更加紧密和持久的共生关系, 尤其是在根际环境中(Liu et al., 2021), 这与已有研究中“真菌相较于细菌表现出更高特化性”的结论一致(Chen et al., 2021, 2022)。Yang等(2021)发现日本乘鞍岳植被–真菌IDENs连通性常随着海拔升高而显著下降, 这通常被解释为高海拔地区环境条件更为严酷且异质性更高, 导致物种间联系减弱、网络结构趋于松散。网络连通性衡量的是网络中已观测或推断出的连接数占所有可能连接数的比例, 其可能受到环境过滤或物种间相互作用模式变化的影响(Pellissier et al., 2018)。然而, 本研究结果发现植物–微生物IDEN的连通性随海拔升高而增强。这可能表明, 在高海拔胁迫环境下, 植物与微生物群落之间通过形成更加紧密和稳定的交互关系来共同应对环境胁迫, 从而增强了群落的稳定性与适应性。相对而言, 高连通性的生态网络通常对次级灭绝具有更强的稳健性, 能够更好地维持系统的整体稳定(Dunne et al., 2002; Memmott et al., 2004)。此外, 植物–微生物IDENs与模块化均随海拔升高显著增强, 表明在高海拔环境下, 互作关系趋向更加嵌套和分区优化的结构。这种现象可能源于海拔升高带来的物种多样性降低, 导致植物与微生物之间的交互模式趋于稳定和优化(Toju et al., 2015)。模块化结构反映出不同植物–微生物组合对特定微环境的适应分化, 从而形成功能模块(Neff et al., 2021), 模块化的增加使得IDEN的结构更加稳定, 体现了更高的生物群落稳定性(沈烽等, 2016)。因此, 本研究植物–微生物IDEN在海拔梯度上的结构性增强反映了生态系统通过提高交互密度、增强稳定性结构和分区优化功能, 以适应高海拔环境条件的策略性演化(Tylianakis & Morris, 2017; Zhao et al., 2024)。

关键物种在维持微生物群落结构与功能稳定性方面发挥着关键作用(David & Stefanie, 2014)。本研究结果显示, 在植物–细菌IDEN中, 植物通常作为网络枢纽和模块枢纽, 而细菌和真菌充当连接器角色, 这表明植物在维系细菌和真菌群落的结构和功能中起着核心作用。此外, 像巴山冷杉树种还通过调控凋落物质量和根际分泌物的组成, 对根际微环境产生显著影响, 从而促进或抑制特定细菌类群的分布与功能表达(Jagadamma et al., 2014; Castle et al., 2016)。本研究在植物–细菌IDEN中识别到的网络枢纽共包括75个ASVs, 隶属于11个主要细菌类群。这些类群在土壤生态系统中具有重要的生态功能, 可大致分为3类: (1)参与有机质分解与营养元素循环的类群, 如放线菌纲及酸杆菌纲各类群(Piao et al., 2008; Kalam et al., 2020); (2)具有多样代谢潜力和环境适应性的类群, 如酸微菌纲、纤线杆菌纲(Zheng et al., 2019; Gao et al., 2024); (3)在氮循环和植物共生中发挥重要作用的变形菌纲类群(Garrity et al., 2005; Gupta & Mok, 2007; Klūga et al., 2023; Masuda et al., 2024)。这些关键细菌类群在分解、代谢与氮循环等功能上发挥重要作用, 为植物–细菌

网络结构的稳健性提供了功能支撑。在植物–真菌IDEN中识别到的连接器主要隶属于伞菌纲、古根菌纲、锤舌菌纲和被孢霉纲。这些类群在土壤生态系统中普遍具有重要的功能潜力和生态意义。伞菌纲能够分解木质素等复杂有机质, 在森林生态系统碳循环和木质残体分解中发挥核心作用。尤其是在针叶林中, 木质残体富含复杂木质素, 伞菌纲真菌在其分解和有机质转化过程中具有较高的生态功能地位(Kubartová et al., 2012)。古根菌纲是真菌中一类非致病性的根际相关类群, 它们能够与植物根系形成特殊的共生关系(Pinto-Figueroa et al., 2019), 在维持土壤碳储存和稳定土壤结构方面具有重要作用(焦克等, 2021)。被孢霉纲在土壤生态系统中通常扮演重要的分解者角色, 能够通过分解纤维素、抑制病原以及与其他微生物形成协作关系, 促进有机质转化与养分循环, 从而提升养分有效性(Shen et al., 2023)。

ORCID

李劲 https://orcid.org/0009-0004-4589-6143

参考文献

Adams RI, Miletto M, Taylor JW, Bruns TD (2013) Dispersal in microbes: Fungi in indoor air are dominated by outdoor air and show dispersal limitation at short distances. The ISME Journal, 7, 1262–1273.

Bao SD (2000) Soil Agrochemical Analysis, 3rd edn. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [鲍士旦 (2000) 土壤农化分析(第3版). 中国农业出版社, 北京.]

Berger TW, Duboc O, Djukic I, Tatzber M, Gerzabek MH, Zehetner F (2015) Decomposition of beech (*Fagus sylvatica*) and pine (*Pinus nigra*) litter along an alpine elevation gradient: Decay and nutrient release. Geoderma, 251, 92–104.

Bing HJ, Wu YH, Zhou J, Sun HY, Luo J, Wang J, Yu D (2016) Stoichiometric variation of carbon, nitrogen, and phosphorus in soils and its implication for nutrient limitation in alpine ecosystem of Eastern Tibetan Plateau. Journal of Soils and Sediments, 16, 405–416.

Bokulich NA, Subramanian S, Faith JJ, Gevers D, Gordon JI, Knight R, Mills DA, Caporaso JG (2013) Quality-filtering vastly improves diversity estimates from Illumina amplicon sequencing. Nature Methods, 10, 57–59.

Boyle SA, Yarwood RR, Bottomley PJ, Myrold DD (2008) Bacterial and fungal contributions to soil nitrogen cycling under *Douglas* fir and red alder at two sites in Oregon. Soil Biology and Biochemistry, 40, 443–451.

Camenzind T, Hättenschwiler S, Treseder KK, Lehmann A, Rillig MC (2018) Nutrient limitation of soil microbial processes in tropical forests. Ecological Monographs, 88, 4–21.

Castle SC, Nemergut DR, Grandy AS, Leff JW, Graham EB, Hood E, Schmidt SK, Wickings K, Cleveland CC (2016) Biogeochemical drivers of microbial community convergence across actively retreating glaciers. Soil Biology and Biochemistry, 101, 74–84.

Chen J, Feng K, Hannula SE, Kuzyakov Y, Li Y, Xu H (2021) Interkingdom plant–microbial ecological networks under selective and clear cutting of tropical rainforest. Forest Ecology and Management, 491, 119182.

Chen XL, Taylor AR, Reich PB, Hisano M, Chen HYH, Chang SX (2023) Tree diversity increases decadal forest soil carbon and nitrogen accrual. Nature, 618, 94–101.

Chen Y, Xi JJ, Xiao M, Wang SL, Chen WJ, Liu FQ, Shao YZ, Yuan ZL (2022) Soil fungal communities show more specificity than bacteria for plant species composition in a temperate forest in China. BMC Microbiology, 22, 208.

Cline LC, Zak DR (2015) Soil microbial communities are shaped by plant-driven changes in resource availability during secondary succession. Ecology, 96, 3374–3385.

Coban O, De Deyn GB, van der Ploeg M (2022) Soil microbiota as game-changers in restoration of degraded lands. Science, 375, abe0725.

Cong J, Yang YF, Liu XD, Lu H, Liu X, Zhou JZ, Li DQ, Yin HQ, Ding JJ, Zhang YG (2015) Analyses of soil microbial community compositions and functional genes reveal potential consequences of natural forest succession. Scientific Reports, 5, 10007.

Cong W, Yu JJ, Feng K, Deng Y, Zhang YG (2021) The coexistence relationship between plants and soil bacteria based on interdomain ecological network analysis. Frontiers in Microbiology, 12, 745582.

Conradie TA, Jacobs K (2021) Distribution patterns of Acidobacteriota in different fynbos soils. PLoS ONE, 16, e0248913.

Cui YX, Moorhead DL, Guo XB, Peng SS, Wang YQ, Zhang XC, Fang LC (2021) Stoichiometric models of microbial metabolic limitation in soil systems. Global Ecology and Biogeography, 30, 2297–2311.

Dai TJ, Wen DH, Bates CT, Wu LW, Guo X, Liu S, Su YF, Lei JS, Zhou JZ, Yang YF (2022) Nutrient supply controls the linkage between species abundance and ecological interactions in marine bacterial communities. Nature Communications, 13, 175.

David B, Stefanie W (2014) Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. Frontiers in Microbiology, 5, 219.

Delgado-Baquerizo M, Reich PB, Trivedi C, Eldridge DJ, Abades S, Alfaro FD, Bastida F, Berhe AA, Cutler NA, Gallardo A, García-Velázquez L, Hart SC, Hayes PE, He JZ,

Hseu ZY, Hu HW, Kirchmair M, Neuhauser S, Pérez CA, Reed SC, Santos F, Sullivan BW, Trivedi P, Wang JT, Weber-Grullon L, Williams MA, Singh BK (2020) Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. Nature Ecology & Evolution, 4, 210–220.

Deng Y, Jiang YH, Yang YF, He ZL, Luo F, Zhou JZ (2012) Molecular ecological network analyses. BMC Bioinformatics, 13, 113.

Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. Ecology Letters, 5, 558–567.

Feng K, Zhang YG, He ZL, Ning DL, Deng Y (2019) Interdomain ecological networks between plants and microbes. Molecular Ecology Resources, 19, 1565–1577.

Feng K, Zhang ZJ, Cai WW, Liu WZ, Xu MY, Yin HQ, Wang AJ, He ZL, Deng Y (2017) Biodiversity and species competition regulate the resilience of microbial biofilm community. Molecular Ecology, 26, 6170–6182.

Fierer N, McCain CM, Meir P, Zimmermann M, Rapp JM, Silman MR, Knight R (2011) Microbes do not follow the elevational diversity patterns of plants and animals. Ecology, 92, 797–804.

Gao L, Liu L, Lv AP, Fu L, Lian ZH, Nunoura T, Hedlund BP, Xu QY, Wu D, Yang J, Ali M, Li MM, Liu YH, Antunes A, Jiang HC, Cheng L, Jiao JY, Li WJ, Fang BZ (2024) Reversed oxidative TCA (roTCA) for carbon fixation by an Acidimicrobiia strain from a saline lake. The ISME Journal, 18, wrae147.

Garrity GM, Bell JA, Lilburn T (2005) Class II. Betaproteobacteria class. nov. In: Bergey's Manual® of Systematic Bacteriology, pp. 575–922. Springer, Boston.

Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. Nature, 405, 220–227.

Georgiou K, Abramoff RZ, Harte J, Riley WJ, Torn MS (2017) Microbial community-level regulation explains soil carbon responses to long-term litter manipulations. Nature Communications, 8, 1223.

Guimerà R, Nunes Amaral LA (2005) Functional cartography of complex metabolic networks. Nature, 433, 895–900.

Gupta RS, Mok A (2007) Phylogenomics and signature proteins for the alpha Proteobacteria and its main groups. BMC Microbiology, 7, 106.

Hanson CA, Fuhrman JA, Horner-Devine MC, Martiny JBH (2012) Beyond biogeographic patterns: Processes shaping the microbial landscape. Nature Reviews Microbiology, 10, 497–506.

Haq SM, Calixto ES, Rashid I, Srivastava G, Ahmad KA (2022) Tree diversity, distribution and regeneration in major forest types along an extensive elevational gradient in Indian Himalaya: Implications for sustainable forest management. Forest Ecology and Management, 506, 119968.

Hu WJ, Cui HX, Pan L, Tang WP, Li HH, Zeng J, Gan HQ (2023) Niche characteristics and interspecific relationships of degenerated *Pinus armandii* community in Shennongjia National Park. Journal of Southwest Forestry University, 43(11), 26–37. (in Chinese with English abstract) [胡文杰, 崔鸿侠, 潘磊, 唐万鹏, 李欢欢, 曾静, 甘慧群 (2023) 神农架国家公园华山松退化群落生态位特征及种间关系. 西南林业大学学报, 43(11), 26–37.]

Huang CY (2000) Soil Science. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [黄昌勇 (2000) 土壤学. 中国农业出版社, 北京.]

Huang Y, Cong RZ, Zhang JL, Wang XH (2023) Soil microbial community structure and influencing factors of typical forest types in Sanjiang plain. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 43(7), 129–140. (in Chinese with English abstract) [黄艳, 丛日征, 张吉利, 王晓红 (2023) 三江平原典型森林类型土壤微生物群落结构与影响因子. 中南林业科技大学学报, 43(7), 129–140.]

Jagadamma S, Mayes MA, Steinweg JM, Schaeffer SM (2014) Substrate quality alters the microbial mineralization of added substrate and soil organic carbon. Biogeosciences, 11, 4665–4678.

Jiang XQ, Liu YH, Zhao BY (2009) Structure characteristics and spatial distribution of *Abies fargesii* population in Shennongjia National Nature Reserve, China. Acta Ecologica Sinica, 29, 2211–2218. (in Chinese with English abstract) [蒋雪琴, 刘艳红, 赵本元 (2009) 湖北神农架地区巴山冷杉(*Abies fargesii*)种群结构特征与空间分布格局. 生态学报, 29, 2211–2218.]

Jiao K, Zhang XB, Xu M, Liu XJ, An QD, Zhang CY (2021) Depth–related characteristics of soil microbial community along the soil profile of typical dark coniferous forest in southeast Tibet. Acta Ecologica Sinica, 41, 4864–4875. (in Chinese with English abstract) [焦克, 张旭博, 徐梦, 刘晓洁, 安前东, 张崇玉 (2021) 藏东南典型暗针叶林不同土壤剖面微生物群落特征. 生态学报, 41, 4864–4875.]

Kalam S, Basu A, Ahmad I, Sayyed RZ, Ali El-Enshasy H, Dailin DJ, Suriani NL (2020) Recent understanding of soil Acidobacteria and their ecological significance: A critical review. Frontiers in Microbiology, 11, 580024.

Kirk P, Cannon P, Minter D, Stalpers J (2008) Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. CABI, Wallingford.

Klūga A, Dubova L, Alsiņa I, Rostoks N (2023) Alpha-, gamma- and beta-proteobacteria detected in legume nodules in Latvia, using full-length 16S rRNA gene sequencing. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B: Soil & Plant Science, 73, 127–141.

Kubartová A, Ottosson E, Dahlberg A, Stenlid J (2012) Patterns of fungal communities among and within decaying logs, revealed by 454 sequencing. Molecular Ecology, 21, 4514–4532.

Li XY, Zhang WY, Liu F, Zhang ZM, He TB, Lin CH (2016) The distribution characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus at different altitudes in Fanjingshan Mountain. Research of Soil and Water Conservation, 23(3), 19–24. (in

Chinese with English abstract) [李相楹, 张维勇, 刘峰, 张珍明, 何腾兵, 林昌虎 (2016) 不同海拔高度下梵净山土壤碳、氮、磷分布特征. 水土保持研究, 23(3), 19–24.]

Liu L, Zhu K, Krause SMB, Li SP, Wang X, Zhang ZC, Shen MW, Yang QS, Lian JY, Wang XH (2021) Changes in assembly processes of soil microbial communities during secondary succession in two subtropical forests. Soil Biology and Biochemistry, 154, 108144.

Lu XH, Zang RG, Ding Y, Huang JH, Yang XS, Zhou YD (2015) Effects of tending on the functional traits and functional diversity of woody plants in a secondary tropical lowland rain forest. Biodiversity Science, 23, 79–88. (in Chinese with English abstract) [路兴慧, 臧润国, 丁易, 黄继红, 杨秀森, 周亚东 (2015) 抚育措施对热带次生林群落植物功能性状和功能多样性的影响. 生物多样性, 23, 79–88.]

Ma XJ, Chen T, Zhang GS, Wang R (2004) Microbial community structure along an altitude gradient in three different localities. Folia Microbiologica, 49, 105–111.

Masuda Y, Mise K, Xu ZX, Zhang ZC, Shiratori Y, Senoo K, Itoh H (2024) Global soil metagenomics reveals distribution and predominance of delta Proteobacteria in nitrogen-fixing microbiome. Microbiome, 12, 95.

Memmott J, Waser NM, Price MV (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 271, 2605–2611.

Montoya JM, Pimm SL, Solé RV (2006) Ecological networks and their fragility. Nature, 442, 259–264.

Mori AS, Cornelissen JHC, Fujii S, Okada KI, Isbell F (2020) A meta-analysis on decomposition quantifies afterlife effects of plant diversity as a global change driver. Nature Communications, 11, 4547.

Neff F, Brändle M, Ambarli D, Ammer C, Bauhus J, Boch S, Hölzel N, Klaus VH, Kleinebecker T, Prati D, Schall P, Schäfer D, Schulze ED, Seibold S, Simons NK, Weisser WW, Pellissier L, Gossner MM (2021) Changes in plant–herbivore network structure and robustness along land-use intensity gradients in grasslands and forests. Science Advances, 7, eabf3985.

Onthong J, Osaki M, Nilnond C, Tadano T (1999) Phosphorus status of some highly weathered soils in peninsular Thailand and availability in relation to citrate and oxalate application. Soil Science and Plant Nutrition, 45, 627–637.

Pang DB, Wu MY, Zhao YR, Yang J, Dong LG, Wu XD, Chen L, Li XB, Ni XL, Li JY, Liang YL (2023) Soil microbial community characteristics and the influencing factors at different elevations on the eastern slope of Helan Mountain, Northwest China. Chinese Journal of Applied Ecology, 34, 1957–1967. (in Chinese with English abstract) [庞丹波, 吴梦瑶, 赵娅茹, 杨娟, 董立国, 吴旭东, 陈林, 李学斌, 倪细炉, 李静尧, 梁咏亮 (2023) 贺兰山东坡不同海拔土壤微生物群落特征及其影响因素. 应用生态学报, 34, 1957–1967.]

Pang H, Dai W, Wang B, An XJ, Yin QY, Zhang R (2013) Organic carbon content and mineralization characteristics of soil in a subtropical *Pinus massoniana* forest. Journal of Chemical & Pharmaceutical Research, 5, 1363–1369.

Peay KG, Matheny PB (2017) The biogeography of ectomycorrhizal fungi—A history of life in the subterranean. In: Molecular Mycorrhizal Symbiosis (ed. Martin F), pp. 341–361. Wiley Blackwell, Hoboken.

Pellissier L, Albouy C, Bascompte J, Farwig N, Graham C, Loreau M, Maglianesi MA, Melián CJ, Pitteloud C, Roslin T, Rohr R, Saavedra S, Thuiller W, Woodward G, Zimmermann NE, Gravel D (2018) Comparing species interaction networks along environmental gradients. Biological Reviews, 93, 785–800.

Piao Z, Yang LZ, Zhao LP, Yin SX (2008) Actinobacterial community structure in soils receiving long-term organic and inorganic amendments. Applied and Environmental Microbiology, 74, 526–530.

Pinto-Figueroa EA, Seddon E, Yashiro E, Buri A, Niculita-Hirzel H, van der Meer JR, Guisan A (2019) Archaeorhizomycetes spatial distribution in soils along wide elevational and environmental gradients reveal co-abundance patterns with other fungal saprobes and potential weathering capacities. Frontiers in Microbiology, 10, 656.

Prescott CE, Grayston SJ (2013) Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs. Forest Ecology and Management, 309, 19–27.

R Core Team (2024) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rapp M, Leonardi S (1988) Litter decomposition during one year in a holm oak *Quercus ilex* stand. Pedobiologia, 32, 177–185.

Ren QW, Zuo WX, You HZ, Li LD, Bi J (2020) Response of soil nutrients and fertility to altitude gradient in mountainous areas of northern Hebei Province. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 40(3), 96–104. (in Chinese with English abstract) [任启文, 左万星, 尤海舟, 李联地, 毕君 (2020) 冀北山地土壤养分和肥力对海拔梯度的响应. 中南林业科技大学学报, 40(3), 96–104.]

Santolini M, Barabási AL (2018) Predicting perturbation patterns from the topology of biological networks. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 115, E6375–E6383.

Scheibe A, Steffens C, Seven J, Jacob A, Hertel D, Leuschner C, Gleixner G (2015) Effects of tree identity dominate over tree diversity on the soil microbial community structure. Soil Biology and Biochemistry, 81, 219–227.

Schmid MW, van Moorsel SJ, Hahl T, De Luca E, De Deyn GB, Wagg C, Niklaus PA, Schmid B (2021) Effects of plant community history, soil legacy and plant diversity on soil

microbial communities. Journal of Ecology, 109, 3007–3023.

Shen CC, Shi Y, Ni YY, Deng Y, Van Nostrand JD, He ZL, Zhou JZ, Chu HY (2016) Dramatic increases of soil microbial functional gene diversity at the treeline ecotone of Changbai Mountain. Frontiers in Microbiology, 7, 1184.

Shen F, Huang R, Zeng J, Yu ZB, Wu QL, Zhao DY (2016) Progress of the molecular ecology network analysis. Environmental Science & Technology, 39(S1), 94–98, 173. (in Chinese with English abstract) [沈烽, 黄睿, 曾巾, 余钟波, 吴庆龙, 赵大勇 (2016) 分子生态网络分析研究进展. 环境科学与技术, 39(S1), 94–98, 173.]

Shen J, Liang ZY, Kuzyakov Y, Li WT, He YT, Wang CQ, Xiao Y, Chen K, Sun G, Lei YB (2023) Dissolved organic matter defines microbial communities during initial soil formation after deglaciation. Science of the Total Environment, 878, 163171.

Sheng YY, Cong J, Lu H, Yang KH, Yang LS, Wang M, Zhang YG (2018) Soil fungal diversity of the timberline ecotone in Shennongjia National Park. Acta Ecologica Sinica, 38, 5322–5330. (in Chinese with English abstract) [盛玉钰, 丛静, 卢慧, 杨开华, 杨林森, 王敏, 张于光 (2018) 神农架国家公园林线过渡带土壤真菌多样性. 生态学报, 38, 5322–5330.]

Sheng YY, Cong W, Yang LS, Liu Q, Zhang YG (2019) Forest soil fungal community elevational distribution pattern and their ecological assembly processes. Frontiers in Microbiology, 10, 2226.

Singh D, Lee-Cruz L, Kim WS, Kerfahi D, Chun JH, Adams JM (2014) Strong elevational trends in soil bacterial community composition on Mt. Halla, South Korea. Soil Biology and Biochemistry, 68, 140–149.

Toju H, Guimarães PR Jr, Olesen JM, Thompson JN (2014) Assembly of complex plant–fungus networks. Nature Communications, 5, 5273.

Toju H, Guimarães PR Jr, Olesen JM, Thompson JN (2015) Below-ground plant–fungus network topology is not congruent with above-ground plant–animal network topology. Science Advances, 1, e1500291.

Tylianakis JM, Morris RJ (2017) Ecological networks across environmental gradients. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 48, 25–48.

Ward NL, Challacombe JF, Janssen PH, Henrissat B, Coutinho PM, Wu M, Xie G, Haft DH, Sait M, Badger J, Barabote RD, Bradley B, Brettin TS, Brinkac LM, Bruce D, Creasy T, Daugherty SC, Davidsen TM, DeBoy RT, Detter JC, Dodson RJ, Durkin AS, Ganapathy A, Gwinn-Giglio M, Han CS, Khouri H, Kiss H, Kothari SP, Madupu R, Nelson KE, Nelson WC, Paulsen I, Penn K, Ren QH, Rosovitz MJ, Selengut JD, Shrivastava S, Sullivan SA, Tapia R, Thompson LS, Watkins KL, Yang Q, Yu CH, Zafar N, Zhou LW, Kuske CR (2009) Three genomes from the phylum Acidobacteria provide insight into the lifestyles of these microorganisms in soils. Applied and Environmental Microbiology, 75, 2046–2056.

Wei X, Zheng XF, Zhang SX (2014) Forest soil physicochemical properties along different altitudinal gradients at Huoditang in the Qinling Mountains. Journal of Northwest Forestry University, 29(3), 9–14. (in Chinese with English abstract) [魏新, 郑小锋, 张硕新 (2014) 秦岭火地塘不同海拔梯度森林土壤理化性质研究. 西北林学院学报, 29(3), 9–14.]

Xiang HL, Cao Q, Sui HG, Cao W, Shi WY, Yang JY, Ge L (2025) Ecosystem services tradeoff-synergy and supply-demand relationships in the Shennongjia National Park. Acta Ecologica Sinica, 45, 4774–4788. (in Chinese with English abstract) [向洪莉, 曹茜, 眭海刚, 曹威, 史玮玥, 杨敬元, 葛亮 (2025) 神农架国家公园生态系统服务权衡/协同及供需关系. 生态学报, 45, 4774–4788.]

Xu N, Tan GC, Wang HY, Gai XP (2016) Effect of biochar additions to soil on nitrogen leaching, microbial biomass and bacterial community structure. European Journal of Soil Biology, 74, 1–8.

Xue Y, Kang HB, Cui YX, Lu S, Yang H, Zhu JQ, Fu ZJ, Yan CL, Wang DX (2022) Consistent plant and microbe nutrient limitation patterns during natural vegetation restoration. Frontiers in Plant Science, 13, 885984.

Yang T, Tedersoo L, Soltis PS, Soltis DE, Sun M, Ma YY, Ni YY, Liu X, Fu X, Shi Y, Lin HY, Zhao YP, Fu CX, Dai CC, Gilbert JA, Chu HY (2023) Plant and fungal species interactions differ between aboveground and belowground habitats in mountain forests of Eastern China. Science China Life Sciences, 66, 1134–1150.

Yang Y, Shi Y, Kerfahi D, Ogwu MC, Wang JJ, Dong K, Takahashi K, Moroenyane I, Adams JM (2021) Elevation-related climate trends dominate fungal co-occurrence network structure and the abundance of keystone taxa on Mt. Norikura, Japan. Science of the Total Environment, 799, 149368.

Yu JJ, Cong W, Ding Y, Jin LX, Cong J, Zhang YG (2022) Interkingdom plant-soil microbial ecological network analysis under different anthropogenic impacts in a tropical rainforest. Forests, 13, 1167.

Yuan YL, Si GC, Wang J, Luo TX, Zhang GX (2014) Bacterial community in Alpine grasslands along an altitudinal gradient on the Tibetan Plateau. FEMS Microbiology Ecology, 87, 121–132.

Zabaloy MC, Garland JL, Allegrini M, del Valle Gomez E (2016) Soil microbial community-level physiological profiling as related to carbon and nitrogen availability under different land uses. Pedosphere, 26, 216–225.

Zhang D, Zhang YX, Qu LY, Zhang S, Ma KM (2012) Effects of altitude on soil microbial community in *Quercus liaotungensis* forest. Chinese Journal of Applied Ecology, 23, 2041–2048. (in Chinese with English abstract) [张地, 张育新, 曲来叶, 张霜, 马克明 (2012) 海拔对辽东栎林地土壤

微生物群落的影响. 应用生态学报, 23, 2041–2048.]

Zhang XF, Zhao L, Xu SJ, Liu YZ, Liu HY, Cheng GD (2013) Soil moisture effect on bacterial and fungal community in Beilu River (Tibetan Plateau) permafrost soils with different vegetation types. Journal of Applied Microbiology, 114, 1054–1065.

Zhang YG, Cong J, Lu H, Li GL, Qu YY, Su XJ, Zhou JZ, Li DQ (2014) Community structure and elevational diversity patterns of soil Acidobacteria. Journal of Environmental Sciences, 26, 1717–1724.

Zhang YG, Cong J, Lu H, Li GL, Xue YD, Deng Y, Li H, Zhou JZ, Li DQ (2015) Soil bacterial diversity patterns and drivers along an elevational gradient on Shennongjia Mountain, China. Microbial Biotechnology, 8, 739–746.

Zhang YG, Su XJ, Cong J, Chen Z, Lu H, Liu MC, Li DQ (2014) Variation of soil microbial community along elevation in the Shennongjia Mountain. Scientia Silvae Sinicae, 50(9), 161–166. (in Chinese with English abstract) [张于光, 宿秀江, 丛静, 陈展, 卢慧, 刘敏超, 李迪强 (2014) 神农架土壤微生物群落的海拔梯度变化. 林业科学, 50(9), 161–166.]

Zhao WQ, Soininen J, Hu A, Liu JF, Li MJ, Wang JJ (2024) The structure of bacteria–fungi bipartite networks along elevational gradients in contrasting climates. Molecular Ecology, 33, e17442.

Zheng Y, Saitou A, Wang CM, Toyoda A, Minakuchi Y, Sekiguchi Y, Ueda K, Takano H, Sakai Y, Abe K, Yokota A, Yabe S (2019) Genome features and secondary metabolites biosynthetic potential of the class Ktedonobacteria. Frontiers in Microbiology, 10, 893.

Zhou JZ, Deng Y, Luo F, He ZL, Yang YF (2011) Phylogenetic molecular ecological network of soil microbial communities in response to elevated CO_2. mBio, 2, e00122–e00111.

Zhu ZX, Nizamani MM, Sahu SK, Kunasingam A, Wang HF (2019) Tree abundance, richness, and phylogenetic diversity along an elevation gradient in the tropical forest of Diaoluo Mountain in Hainan, China. Acta Oecologica, 101, 103481.

(责任编委: 张丽梅　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025276

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 25338, pages 1–15
doi: 10.17520/biods.2025338
cstr: 32101.14.biods.2025338

•研究报告•

玉龙雪山森林火烧迹地恢复年限对滇牡丹土壤细菌群落的影响

杨文高, 李兆光, 袁文珏, 和桂青, 王蕊, 和琼姬, 叶磊, 李燕, 侯志江*

云南省农业科学院高山经济植物研究所, 云南丽江 674199

摘要: 土壤细菌群落作为维系植物–土壤互作过程的关键纽带, 在参与调控土壤生物地球化学循环、促进植物群落演替和驱动土壤生态功能恢复方面具有重要作用。目前, 对高海拔退化森林生态系统植被恢复进程中土壤细菌群落组成、多样性及功能演变特征及其影响因素的认识尚不清晰。本研究选取滇西北玉龙雪山退化森林火烧迹地, 以乡土植物乔木长苞冷杉(*Abies georgei*)和亚灌木滇牡丹(*Paeonia delavayi*)构建植被恢复1年、恢复3年、恢复6年及火烧后自然演替的裸地为对象, 通过测定滇牡丹根系土壤理化性质, 采用Illumina MiSeq高通量测序技术分析不同恢复年限土壤细菌群落组成、多样性和功能演替过程及其相关性。结果表明: (1)恢复3年土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)、速效氮(AN)、全磷(TP)含量和含水量(SMC)均显著低于裸地, 而全钾(TK)含量和pH值则显著高于恢复1年、恢复6年和裸地; 恢复6年土壤速效磷(AP)和速效钾(AK)含量显著高于裸地。(2)恢复3年和6年土壤细菌群落Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数和Pielou均匀度指数均显著低于恢复1年和裸地, 但Chao1指数在不同恢复年限间无显著差异。土壤细菌群落β多样性在不同恢复年限间发生极显著变化。相比裸地而言, 恢复1年、恢复3年和恢复6年土壤细菌假单胞菌门、酸杆菌门和疣微菌门相对丰度显著降低, 而放线菌门和芽单胞菌门显著升高, 绿弯菌门则在恢复1年时显著最高。恢复3年参与N循环的慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)、分枝杆菌属(*Mycobacterium*)和参与P循环的芽单胞菌属(*Gemmatimonas*)相对丰度显著高于裸地, 而恢复6年具有生物防治功能的雷氏菌属(*Reyranella*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)显著低于裸地。(3)冗余分析结果显示, 土壤AN、AK、TK、TN、SOC、SMC和pH显著影响了土壤细菌群落组成。结构方程模型表明, 恢复年限越长土壤细菌群落多样性越低, 同时SOC通过调控土壤全量养分和pH间接影响土壤细菌群落组成, 而恢复年限可以通过积极影响土壤速效养分间接提升土壤细菌群落组成。综上所述, 退化森林火烧迹地恢复3年是滇牡丹根系土壤理化性质特征、土壤细菌群落多样性、优势菌丰度及功能菌组成格局演替的关键拐点。推测土壤速效养分随着恢复年限不断改善, 土壤细菌群落组成在植被恢复后期会得到明显提高。

关键词: 土壤细菌群落; 滇牡丹; 植被恢复年限; 森林火烧迹地; 亚高山森林

杨文高, 李兆光, 袁文珏, 和桂青, 王蕊, 和琼姬, 叶磊, 李燕, 侯志江 (2026) 玉龙雪山森林火烧迹地恢复年限对滇牡丹土壤细菌群落的影响. 生物多样性, 34, 25338. doi: 10.17520/biods.2025338; cstr: 32101.14.biods.2025338.
Yang WG, Li ZG, Yuan WJ, He GQ, Wang R, He QJ, Ye L, Li Y, Hou ZJ (2026) The influence of restoration years on soil bacterial communities: A case study of *Paeonia delavayi* in post-fire forest sites of Yulong Snow Mountain, Yunnan, China. Biodiversity Science, 34, 25338. doi: 10.17520/biods.2025338; cstr: 32101.14.biods.2025338.

The influence of restoration years on soil bacterial communities: A case study of *Paeonia delavayi* in post-fire forest sites of Yulong Snow Mountain, Yunnan, China

Wengao Yang, Zhaoguang Li, Wenjue Yuan, Guiqing He, Rui Wang, Qiongji He, Lei Ye, Yan Li, Zhijiang Hou*

Institute of Alpine Economic Plant, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Lijiang, Yunnan 674199, China

收稿日期 Received: 2025-08-25; 接受日期 Accepted: 2026-01-14
基金项目: 丽江市科技计划项目(2024LJSNK02)、兴丽英才项目(2024XLRC-08; 2024XLYC-179)、高山农业科技创新及成果展示转化专项经费项目(云财农〔2025〕7号)和中央引导地方科技发展资金(202107AB110012) Supported by the Science and Technology Planning Project of Lijiang (2024LJSNK02), the Xingli Talent Support Plan (2024XLRC-08; 2024XLYC-179), the Special Fund Project for Alpine Agricultural Technology Innovation and Achievement Demonstration and Transformation (Yunnan Finance and Agriculture〔2025〕No. 7), and the Fund for Central Government Guides Local Science and Technology Development (202107AB110012)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: houzhijiang123@126.com

ABSTRACT

Aims: Soil bacterial communities serve as pivotal links sustaining plant–soil interaction processes. They play essential roles in regulating soil biogeochemical cycles, facilitating plant community succession, and driving the restoration of soil ecological functions. Currently, the compositional shifts, diversity patterns, functional succession, and underlying factors of soil bacterial communities during vegetation restoration in degraded high-altitude forest ecosystems remain poorly understood.

Methods: We investigated degraded post-fire forest sites of Yulong Snow Mountain in Northwest Yunnan, China. Vegetation was restored using the native tree species *Abies georgei* and sub-shrub *Paeonia delavayi* for 1-year, 3-year, and 6-year, with bare ground formed by post-fire forest undergoing natural succession as a control. The physicochemical properties of the rhizosphere soil of *Paeonia delavayi* were characterized, and Illumina MiSeq high-throughput sequencing was employed to analyze the composition, diversity, functional succession and their relations of soil bacterial communities across different restoration years.

Results: (1) The soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), available nitrogen (AN), total phosphorus (TP), and soil moisture content (SMC) in 3-year restoration sites were significantly lower than those in bare ground. Conversely, total potassium (TK) and pH were significantly higher than those in 1-year and 6-year restoration sites and bare ground. Available phosphorus (AP) and available potassium (AK) in 6-year restoration sites were significantly higher than those in bare ground. (2) Shannon-Wiener diversity index, Simpson diversity index, and Pielou evenness index of soil bacterial communities were significantly lower in 3-year and 6-year restoration than in 1-year restoration and bare ground, though Chao1 index showed no significant differences across restoration years. β-diversity showed significant alterations across restoration years. Compared with bare ground, the relative abundances of Pseudomonadota, Acidobacteriota, and Verrucomicrobiota decreased significantly, whereas Actinomycetota and Gemmatimonadota increased significantly. Chloroflexota peaked in 1-year restoration. The relative abundances of *Bradyrhizobium* and *Mycobacterium* (involved in nitrogen cycling) and *Gemmatimonas* (involved in phosphorus cycling) in 3-year restoration sites were significantly higher than those in bare ground, whereas the relative abundances of *Reyranella* and *Bacillus* (biocontrol-associated genera) in 6-year restoration sites were significantly lower than those in bare ground. (3) Redundancy analysis indicated that AN, AK, TK, TN, SOC, SMC, and pH significantly shaped bacterial community composition. Structural equation modeling demonstrated that: soil bacterial community diversity exhibited a significant negative correlation with restoration years, while SOC indirectly influenced the community composition by regulating total nutrient content and pH. Conversely, restoration years positively enhanced soil bacterial community composition through indirect effects on available nutrients.

Conclusion: A critical shift in the rhizosphere soil of *Paeonia delavayi*—encompassing physicochemical characteristics, bacterial diversity, abundance of dominant species, and the composition of functional groups—occurred at the 3-year mark of restoration in the degraded post-fire forest. We hypothesized that soil available nutrients continuously improved with restoration years, and the bacterial community composition improved significantly in the later stages of vegetation restoration.

Key words: soil bacterial community; *Paeonia delavayi*; vegetation restoration years; post-fire forest sites; subalpine forest

森林生态系统是陆地生态系统中分布范围最广、面积最大、生产力及生物多样性最高的核心组分, 具有固碳、水源涵养、水土保持和物种保育等重要生态功能(Huang et al., 2018; Ammer, 2019)。目前, 受气候变化和人类活动的双重影响, 全球森林已呈现不同程度的生态退化, 退化森林生态系统的植被恢复与重建已成为备受关注的热点和难点问题(Zuo et al., 2023; 周婷等, 2024)。云南森林资源丰富, 森林覆盖率高, 植被类型差异明显, 其中滇西北亚高山森林主要分布于横断山脉的高山峡谷腹地, 是我国西南亚高山森林最典型、最集中和最连片的组成区域, 同时作为我国西南地区关键的生态安全屏障具有明显的生态脆弱性和敏感性(吴征镒, 1987)。自20世纪50年代以来, 连续的森林采伐和火灾已使滇西北区域内约43.45%的亚高山森林严重受损和退化, 形成采伐或火烧迹地的退化面积达184.49万ha (张劲峰, 2012)。研究表明, 自然演替恢复和人工恢复通常是实现退化森林生态系统植被恢复最有效的措施(马姜明等, 2010)。然而, 由于亚高山退化森林立地条件差、土壤微生物活性下降、土壤种子库匮乏, 致使植物生长缓慢, 自然更新困难, 而且人工恢复周期长, 植被恢复后乔木树种成

活率及保存率低, 短期内难以提升土壤肥力和促进植物群落的正向演替(刘彬等, 2010)。刘庆等(2001)指出退化亚高山森林在自然演替下恢复成林至少需要80年以上, 而在持续受到外界扰动后, 极易形成次生落叶阔叶林–次生灌丛–次生裸地的群落逆向演替格局。相对而言, 亚高山乡土灌木植被具有速生、耐贫瘠、耐寒、适应性强等生长特性, 可以在植被恢复前期扮演先锋物种的角色; 同时, 灌木对乔木幼树可以产生适度的保温、避风和遮阴的生态“护理”效应(庞学勇等, 2021)。因此, 针对严重退化的亚高山森林火烧迹地采用乔木和灌木立体复合的生态恢复模式, 可以在短期内改善土壤理化性质和土壤微生物活性, 从而提高植被恢复的成活率, 促进植物群落的正向演替进程。

土壤微生物群落广泛参与土壤有机质分解和形成、养分循环及能量流动等生态过程, 调控土壤生态功能平衡与稳定, 被称为土壤生态系统的地下“黑箱” (Hu et al., 2024; Li et al., 2025)。“植物–土壤”反馈理论认为, 植物定植生长能创造新的根际土壤生态位, 主要通过地表凋落物输入和根系分泌物增加土壤有机质和养分含量, 同时, 土壤团聚体结构、pH、水分和通气性等因子也会随着植被生长及演替而发生改变, 直接或间接对地下土壤微生物群落产生驯化作用, 促进部分土壤微生物功能群富集, 从而构建和更新土壤微生物群落结构特征及时空演化格局(Bever et al., 2012; Lange et al., 2014; 焦克等, 2021)。细菌作为数量最多、种类最丰富的土壤微生物类群, 由于细胞微小、生长代谢和扩散速率快, 其群落组成和多样性对外界环境变化响应更为敏感和快速, 同时对干扰因素的抵抗力和恢复力也更强(李世雄等, 2021; 李昀奕等, 2024), 因此, 在退化生态系统植被恢复过程中, 土壤细菌群落组成和多样性是评价生态恢复成效和土壤质量的重要指标。Zhu等(2019)对桉树人工林研究表明, 植被恢复后土壤细菌群落多样性降低。Zheng等(2020)研究表明我国南亚热带退化红壤区马尾松(*Pinus massoniana*)林植被恢复后土壤养分含量提高, 从而驱动土壤细菌群落丰富度和多样性增加, 还发现这种影响在植被恢复初期最为显著。胡华英等(2021)研究发现红壤侵蚀区植被恢复能促进土壤养分循环, 提高土壤细菌群落多样性。由此可见, 在不同植被类型、恢复模式和生长年限等诸多因素的综合调控下, 退化森林生态系统植被恢复对土壤细菌群落的影响可能存在较大的不确定性。然而, 先前大多数对于退化森林生态系统的恢复研究主要聚焦于地上植被, 往往忽视了地下土壤及其微生物群落的观测(陆阳, 2017), 特别对亚高山森林不同恢复年限土壤细菌群落多样性、组成和功能的动态变化尚不清楚。因此, 深入解析不同植被恢复年限土壤理化性质与细菌群落间的耦合关系, 将有助于系统认知退化亚高山森林生态系统植被恢复演替机制并优化其修复策略。

滇牡丹(*Paeonia delavayi*)作为我国西南地区分布的特有种, 呈亚灌木状, 兼具种子繁殖和根系繁殖两种生殖方式, 其在野外分布区域狭窄, 但生境类型多样化, 生态适应性强, 是一种极具潜力的观赏花卉、木本油料和乡土生态恢复植物(李奎等, 2012; 洪德元等, 2017)。本研究选取滇西北乡土植物乔木长苞冷杉(*Abies georgei*)和亚灌木滇牡丹, 在自然演替多年的重度退化森林火烧迹地上首次构建“长苞冷杉–滇牡丹”乔灌立体复合植被恢复技术, 采用时空互代的研究方法探究土壤理化性质及细菌群落多样性、组成和功能对恢复年限的响应及其作用机制, 以期为滇西北亚高山退化森林植被的恢复和管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区位于云南省丽江市玉龙纳西族自治县宝山乡云南省农业科学院高山经济植物研究所大坪坝实验基地(100°9′ E, 27°13′ N)。该基地处于玉龙雪山国家5A级风景名胜区范围内, 平均海拔3,400 m, 属于高原山地季风气候区, 主要受东南季风和西南季风影响, 干湿两季分明, 雨热同期, 立体气候明显, 年平均气温为12.8 ℃, 最冷月(1月)平均气温6.1 ℃, 最热月(6月)平均气温18.2 ℃; 年降水量964.7 mm, 6–9月为雨季, 降水量约占全年总量的81% (张赟等, 2018)。该地区森林植被类型属于高山松(*Pinus densata*)、丽江云杉(*Picea likiangensis*)和长苞冷杉为优势种的典型亚高山针叶林和针阔混交林, 林下层主要有云南杜鹃(*Rhododendron yunnanense*)、矮高山栎(*Quercus monimotricha*)等灌木植被。研究区土

壤类型为山地棕壤土。

1.2 实验设计

2010年12月, 研究区发生大面积的重度森林火灾, 地上植被几乎全被烧毁, 土壤有机质大量流失, 迹地旱化, 植物种类稀少, 在自然演替下形成严重退化的森林火烧迹地。通过前期踏查, 选取地势平坦、立地条件相对一致的火烧迹地, 分别于2016年、2019年和2021年开展“长苞冷杉–滇牡丹”乔灌立体复合的植被恢复研究, 其中2016年、2019年恢复的样地面积均为10 ha, 2021年恢复的样地面积为80 ha, 各样地间距至少保留50 m。首先, 将火烧迹地残存的枯木、根桩等清理干净, 然后用小型开沟机划破表层土壤, 于当年8月初选取三年生长苞冷杉苗以4 m × 4 m的行间距掘塘种植, 再于11月初将两年生滇牡丹苗以2 m × 0.5 m的规格套种在长苞冷杉株距之间, 累计用苗量约为滇牡丹5,000株/ha, 长苞冷杉675株/ha, 之后对未成活的植株及时补播, 试验地常年围栏封育, 避免放牧干扰, 人工除草除灌管理。

1.3 样品采集

2022年9月, 分别选取自然演替裸地(CK), 滇牡丹恢复1年(1Y)、3年(3Y)和6年(6Y)的样地, 随机选取5株滇牡丹使用内径5 cm的土钻采集其0–20 cm根系土壤混合为一个样品, 每个处理3个重复, 共计12个土壤样品。土壤样品挑去砾石、植物根系等杂质后分装为2小份, 其中1份新鲜土壤过2 mm筛后置于4℃冰盒里短暂保存, 带回实验室后保存于–80℃冰箱中用于土壤DNA的提取及后续土壤微生物测序; 另1份土壤样品自然风干后过100目筛并保存, 用于土壤理化性质的测定。

1.4 土壤理化性质测定

土壤有机碳(SOC)含量采用重铬酸钾外加热法测定; 土壤总氮(TN)和速效氮(AN)含量采用凯氏定氮法测定; 土壤总钾(TK)和速效钾(AK)含量采用火焰光度法测定; 土壤总磷(TP)和速效磷(AP)含量采用钼锑抗比色法测定; 土壤pH值测定时, 按水土质量比2.5 : 1提取, 振荡5 min, 静置30 min, 然后用电极法测定; 土壤含水率(SMC)采用烘干法测定。

1.5 土壤样品DNA提取、细菌16S rRNA基因PCR扩增及高通量测序

按照DNeasy Powersoil Kit (Qiagen, Hilden, Germany)试剂盒说明书提取土壤总DNA, 使用1%的琼脂糖凝胶电泳检测DNA的提取质量, 使用Nanodrop 2000C分光光度计检测DNA的纯度和浓度, 将符合浓度要求的DNA样本保存于–80℃冰箱。以引物338F (5′-ACTCCTACGGGAGGCAGCA-3′)和806R (5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′) PCR扩增细菌16S rRNA基因V3–V4区(Zheng et al., 2020)。由四川帕诺米克生物科技有限公司使用Illumina MiSeq平台完成扩增子测序。原始测序数据通过QIIME2进行处理分析, 并采用DADA2方法完成引物去除、质量过滤、降噪、序列拼接及嵌合体去除, 获得扩增子序列变体差异(amplicon sequence variant, ASV), 然后对ASV特征序列与ASV表格进行整合, 并剔除单个ASV, 使用Silva数据库注释物种, 分类置信度阈值为0.8, 对各样本序列进行不同深度的随机抽样来绘制稀疏曲线, 以评估该测序深度对微生物群落多样性的表征能力(Chen et al., 2023)。

1.6 数据分析

利用QIIME2计算各样本α多样性指数(Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数、Chao1指数和Pielou均匀度指数)来表征土壤细菌群落物种多样性与丰富度。采用基于Bray-Curtis距离的主坐标分析(principal coordinate analysis, PCoA)显示土壤细菌群落结构的β多样性特征。采用多元置换方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)检验土壤细菌群落β多样性的差异性。采用线性判别分析(linear discriminant analysis effect size, LEfSe)确定不同恢复年限下土壤细菌群落的差异微生物(linear discriminant analysis, LDA, 评分阈值 ≥ 4)。采用Pearson相关性分析研究土壤理化因子之间的关系, 利用冗余分析(redundancy analysis, RDA)研究细菌群落组成与土壤理化因子之间的关系, 使用Mantel分析研究土壤细菌群落多样性与土壤理化因子之间的相关性。使用SPSS 22.0对不同恢复年限土壤理化性质、细菌群落多样性和组成进行单因素方差分析(one-way ANOVA)和Tukey检验。以上图形使用Origin 8.5软件及凌波云平台(http://www.cloud.biomicroclass.com/CloudPlatform)绘制完成。通过Amos 23.0软件构建结构方程模型(structural equation modelling, SEM)分析土壤理化因子对土壤细菌群落组成和多样性

的驱动作用。其中, 土壤全量养分含量为土壤TN、TP、TK含量主成分分析降维后第一轴结果, 解释率为84.52%; 土壤速效养分含量为土壤AN、AP、AK含量主成分分析降维后第一轴结果, 解释率为65.87%。

2 结果

2.1 土壤理化性质

不同恢复年限滇牡丹根系土壤理化性质如表1所示。随着恢复年限的延长, 土壤TN、AN、TP、SOC含量和SMC呈现先下降后上升的趋势, 其中恢复1年、3年和6年土壤TN、AN、TP、SOC含量均显著低于裸地($P < 0.05$); 恢复6年土壤TP、AP、AK含量和SMC均显著高于恢复1年和3年($P < 0.05$); 相反, 土壤TK含量和pH则随着恢复年限的延长呈现先上升后下降的趋势, 在恢复3年时显著最高($P < 0.05$)。

2.2 土壤细菌群落结构及多样性

分析不同恢复年限滇牡丹土壤细菌群落α多样性结果发现(图1), 与CK相比, 恢复3年和6年土壤细菌群落Shannon-Wiener多样性指数降低6.9%和6.5%、Simpson多样性指数降低2.0%和2.2%、Pielou

表1 退化森林火烧迹地不同恢复年限的土壤理化性质

Table 1 Soil physicochemical properties in different restoration years of degraded post-fire forest sites

指标 Indicators	裸地 Bare ground	恢复1年 1-year restoration	恢复3年 3-year restoration	恢复6年 6-year restoration
土壤有机碳 SOC (g/kg)	44.77 ± 5.22^{a}	32.90 ± 2.80^{b}	28.28 ± 3.32^{b}	34.70 ± 1.94^{b}
全氮 TN (g/kg)	3.07 ± 0.06^{a}	2.09 ± 0.02^{b}	1.62 ± 0.16^{c}	2.27 ± 0.12^{b}
全磷 TP (g/kg)	1.65 ± 0.04^{b}	1.36 ± 0.02^{c}	1.02 ± 0.02^{d}	1.87 ± 0.01^{a}
全钾 TK (g/kg)	6.40 ± 0.40^{c}	10.13 ± 0.16^{b}	11.52 ± 0.46^{a}	9.54 ± 0.23^{b}
速效氮 AN (mg/kg)	0.35 ± 0.01^{a}	0.24 ± 0.01^{b}	0.18 ± 0.01^{c}	0.25 ± 0.01^{b}
速效磷 AP (mg/kg)	8.02 ± 0.45^{c}	14.80 ± 3.22^{b}	4.55 ± 0.54^{c}	27.23 ± 3.86^{a}
速效钾 AK (mg/kg)	144.62 ± 4.21^{c}	189.68 ± 5.76^{b}	137.32 ± 9.95^{c}	244.65 ± 22.48^{a}
土壤含水量 SMC (%)	32.75 ± 0.48^{a}	29.06 ± 0.51^{b}	26.25 ± 0.79^{b}	34.88 ± 3.40^{a}
pH	6.12 ± 0.12^{b}	6.06 ± 0.06^{b}	6.67 ± 0.12^{a}	6.04 ± 0.03^{b}

不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$). SOC, Soil organic carbon; TN, Total nitrogen; TP, Total phosphorus; TK, Total potassium; AN, Available nitrogen; AP, Available phosphorus; AK, Available potassium; SMC, Soil moisture content.

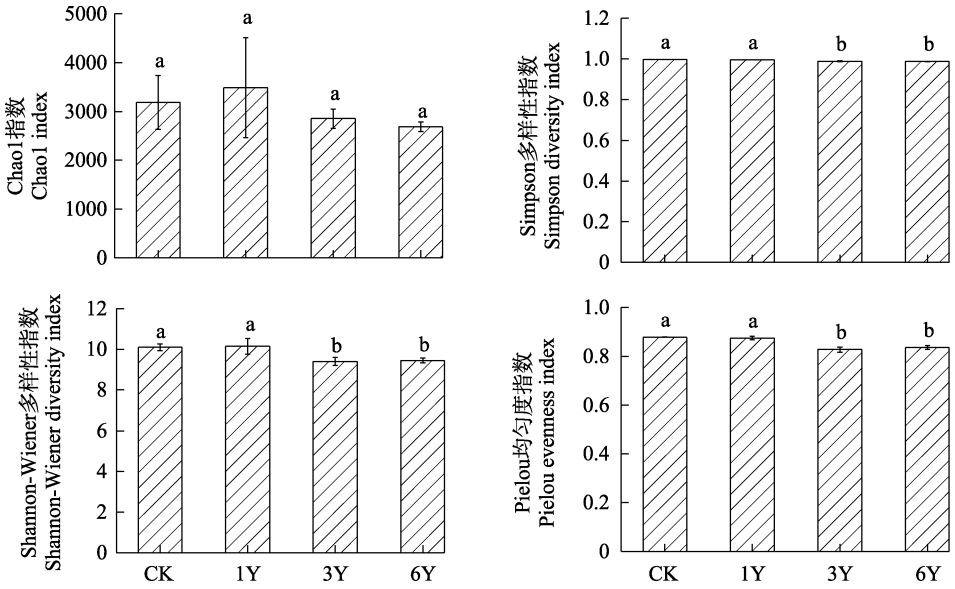


图1 退化森林火烧迹地不同恢复年限的土壤细菌群落α多样性。不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。CK: 裸地; 1Y: 恢复1年; 3Y: 恢复3年; 6Y: 恢复6年。

Fig. 1 α diversity of soil bacterial community in different restoration years of degraded post-fire forest sites. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$). CK, Bare ground; 1Y, 1-year restoration; 3Y, 3-year restoration; 6Y, 6-year restoration.

均匀度指数降低5.6%和4.5%; 其中恢复3年和6年土壤细菌群落Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数和Pielou均匀度指数均显著低于恢复1年和CK ($P < 0.05$), 而Chao1指数在不同恢复年限间无显著差异。以上结果表明, 随着恢复年限的延长土壤细菌多样性指数均显著降低, 但物种丰富度指数保持相对稳定。

使用基于Bray-Curtis距离的PCoA进行β多样性研究, 发现第一轴序PCoA1和第二轴序PCoA2分别解释了滇牡丹土壤细菌群落β多样性总变异的29.03%和15.66%, 总解释度为44.69% (图2)。PERMANOVA分析结果表明, 土壤细菌群落组成在不同恢复年限间均存在极显著差异($P = 0.001$)。

2.3 土壤细菌群落物种组成及差异

如图3所示, 不同恢复年限土壤细菌群落中相对丰度大于5.0%的门为放线菌门(19.7%–35.5%)、假单胞菌门(25.2%–30.2%)、酸杆菌门(13.6%–20%)、芽单胞菌门(5.0%–8.5%)、疣微菌门(3.0%–11.2%)和绿弯菌门(3.9%–7.3%)。其中, 恢复1年、3年和6年土壤放线菌门和芽单胞菌门相对丰度均显著高于CK ($P < 0.05$), 随着恢复年限的延长呈现上升的趋势; 相反, 恢复1年、3年和6年土壤假单胞菌门、酸杆菌门和疣微菌门相对丰度均显著低于CK ($P < 0.05$); 恢复1年土壤绿弯菌门相对丰度显著高于恢复3年、6年和CK ($P < 0.05$)。

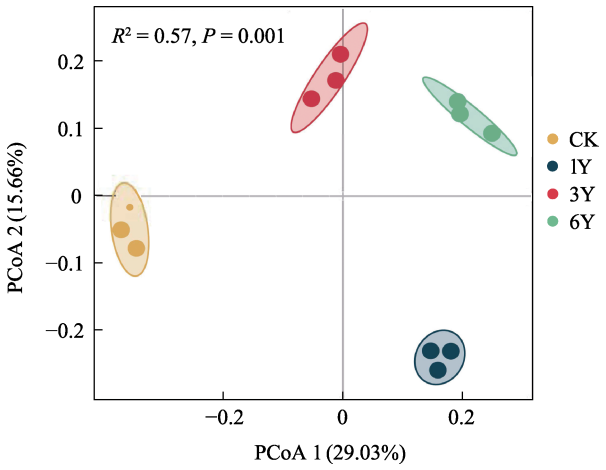


图2 退化森林火烧迹地不同恢复年限的土壤细菌群落β多样性。CK: 裸地; **1Y**: 恢复**1**年; **3Y**: 恢复**3**年; **6Y**: 恢复**6**年。

Fig. 2 Soil bacterial community β-diversity in different restoration years in degraded post-fire forest sites. CK, Bare ground; 1Y, 1-year restoration; 3Y, 3-year restoration; 6Y, 6-year restoration.

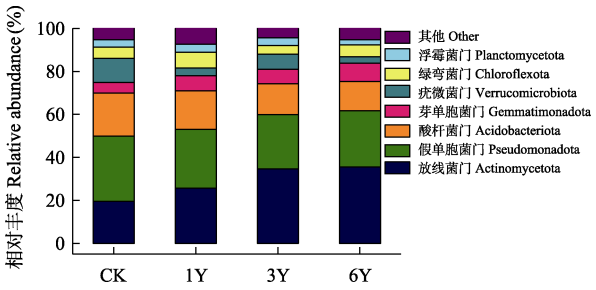


图3 退化森林火烧迹地不同恢复年限土壤细菌群落中门水平的相对丰度。CK: 裸地; **1Y**: 恢复**1**年; **3Y**: 恢复**3**年; **6Y**: 恢复**6**年。

Fig. 3 Relative abundance of soil bacterial communities at the phylum in different restoration years in degraded post-fire forest sites. CK, Bare ground; 1Y, 1-year restoration; 3Y, 3-year restoration; 6Y, 6-year restoration.

由表2可知, 恢复3年土壤慢生根瘤菌属(*Bradyrhizobium*)及分枝杆菌属(*Mycobacterium*)细菌相对丰度显著高于恢复1年、6年及CK ($P < 0.05$); 恢复1年、3年和6年土壤芽单胞菌属(*Gemmatimonas*)细菌相对丰度显著高于CK ($P < 0.05$); 相反, 恢复1年和6年土壤雷氏菌属(*Reyranella*)和厌氧黏杆菌属(*Anaeromyxobacter*)细菌相对丰度显著低于CK ($P < 0.05$); 同时, 恢复1年、3年和6年土壤酸热菌属(*Acidothermus*)细菌相对丰度均显著低于CK ($P < 0.05$); 恢复3年芽孢杆菌属(*Bacillus*)和连接杆菌属(*Conexibacter*)细菌相对丰度均显著低于恢复1年和CK ($P < 0.05$); 恢复3年土壤苔藓杆菌属(*Bryobacter*)细菌相对丰度显著低于恢复1年($P < 0.05$)。

对不同恢复年限土壤细菌群落在不同分类水平上具有差异性的特征细菌进行LEfSe发现(图4), 不同恢复年限土壤共有25个类群的特征细菌。其中, CK有15个类群, 主要包括疣微菌门、疣微菌纲、地杆菌目、地杆菌科、埃尔斯特目、α-变形菌纲、黄色杆菌科、根瘤菌目、酸杆菌门、假单胞菌门等。恢复1年土壤有3个类群的特征细菌, 主要属于绿弯菌门。恢复3年土壤有4个类群的特征细菌, 主要包括放线菌纲、微球菌科、微球菌目等。恢复6年土壤有7个类群的特征细菌, 主要包括芽单胞菌门、芽单胞菌纲、芽单胞菌目、芽单胞菌科、放线菌门、γ-变形菌纲和β-变形菌目。

2.4 影响土壤细菌群落组成和多样性的因素

土壤理化因子的Pearson相关性分析结果表明(图5A), SOC与土壤TN和AN呈极显著正相关($P <$

表2　退化森林火烧迹地不同恢复年限土壤细菌群落中属水平的相对丰度及功能预测

Table 2　The relative abundance and functional prediction of soil bacterial genera in different restoration years of degraded post-fire forest sites

细菌属 Bacterial genus	CK	1Y	3Y	6Y	功能 Function	参考文献 References
慢生根瘤菌属 *Bradyrhizobium*	2.29 ± 0.05^{b}	2.20 ± 0.08^{b}	2.61 ± 0.04^{a}	2.15 ± 0.12^{b}	共生固氮 Symbiotic nitrogen fixation	侯馨博等, 2025
芽单胞菌属 *Gemmatimonas*	2.00 ± 0.04^{b}	3.13 ± 0.13^{a}	3.72 ± 0.41^{a}	3.67 ± 0.51^{a}	磷吸收 Phosphorus uptake	Mujakić et al., 2022
分枝杆菌属 *Mycobacterium*	1.07 ± 0.05^{b}	1.13 ± 0.05^{b}	1.65 ± 0.13^{a}	1.35 ± 0.09^{b}	纤维素分解和固氮 Cellulose decomposition and nitrogen fixation	Rilling et al., 2018
雷氏菌属 *Reyranella*	1.10 ± 0.07^{a}	0.83 ± 0.06^{bc}	0.91 ± 0.06^{ab}	0.65 ± 0.03^{c}	生物防治 Biocontrol	Lee & Kim, 2024
苔藓杆菌属 *Bryobacter*	0.97 ± 0.09^{ab}	1.13 ± 0.09^{a}	0.73 ± 0.03^{b}	1.04 ± 0.15^{ab}	有机质分解 Organic matter decomposition	Pertile et al., 2021
芽孢杆菌属 *Bacillus*	0.96 ± 0.09^{a}	1.08 ± 0.08^{a}	0.15 ± 0.05^{c}	0.65 ± 0.08^{b}	生物防治 Biocontrol	崔冬晴等, 2025
厌氧黏杆菌属 *Anaeromyxobacter*	0.92 ± 0.04^{a}	0.44 ± 0.02^{b}	0.81 ± 0.14^{ab}	0.46 ± 0.17^{b}	铁氨氧化 Feammox	丁帮璟等, 2018
酸热菌属 *Acidothermus*	0.90 ± 0.07^{a}	0.48 ± 0.03^{b}	0.53 ± 0.14^{b}	0.40 ± 0.06^{b}	纤维素分解 Cellulose decomposition	Shen et al., 2024
连接杆菌属 *Conexibacter*	0.69 ± 0.05^{a}	0.65 ± 0.03^{ab}	0.47 ± 0.02^{c}	0.52 ± 0.07^{bc}	有机污染物降解 Organic pollutant degradation	Lei et al., 2023

不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。CK: 裸地; 1Y: 恢复1年; 3Y: 恢复3年; 6Y: 恢复6年。

Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$). CK, Bare ground; 1Y, 1-year restoration; 3Y, 3-year restoration; 6Y, 6-year restoration.

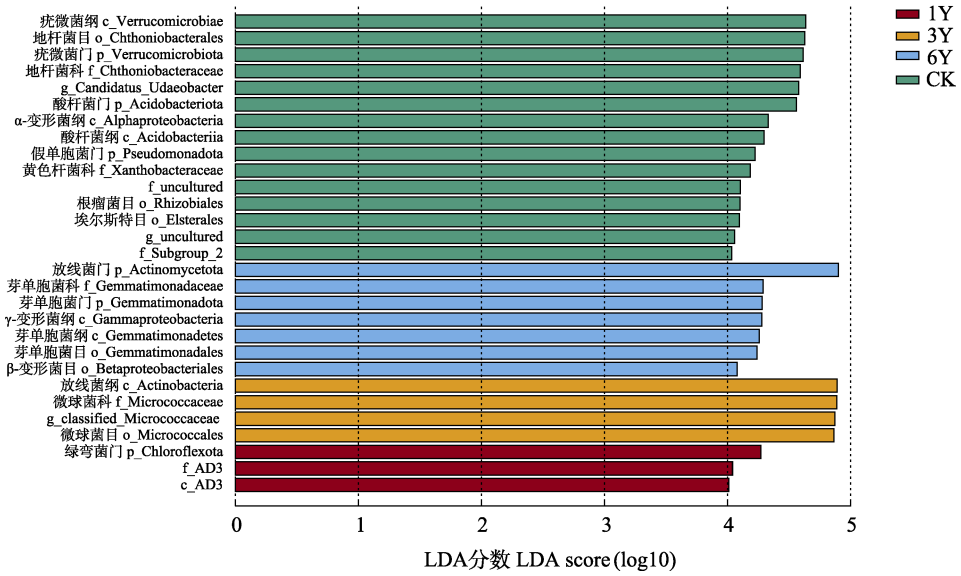


图4　退化森林火烧迹地不同恢复年限土壤细菌群落组成差异的线性判别分析(LEfSe)。CK: 裸地; **1Y**: 恢复1年; **3Y**: 恢复3年; **6Y**: 恢复6年。

Fig. 4　Linear discriminant analysis effect size (LEfSe) showing soil bacterial community differences in different restoration years in degraded post-fire forest sites. CK, Bare ground; 1Y, 1-year restoration; 3Y, 3-year restoration; 6Y, 6-year restoration.

0.001), 与土壤TK呈极显著负相关($P < 0.001$); 土壤TN与AN呈极显著正相关($P < 0.001$), 与TP呈显著正相关($P < 0.05$), 与TK呈极显著负相关($P < 0.001$); 土壤TK与AN呈极显著负相关($P < 0.001$), 与TP呈显著负相关($P < 0.05$); 土壤TP与AN和AK呈显著正相关($P < 0.05$), 与pH呈极显著负相关($P < 0.001$); 土壤AP与TP、AK呈极显著正相关($P < 0.001$); 土壤pH与AK、AP、AN均呈显著负相关($P < 0.05$)。

土壤理化因子与土壤细菌群落多样性的Mantel分析结果表明(图5A), 土壤细菌群落Simpson指数

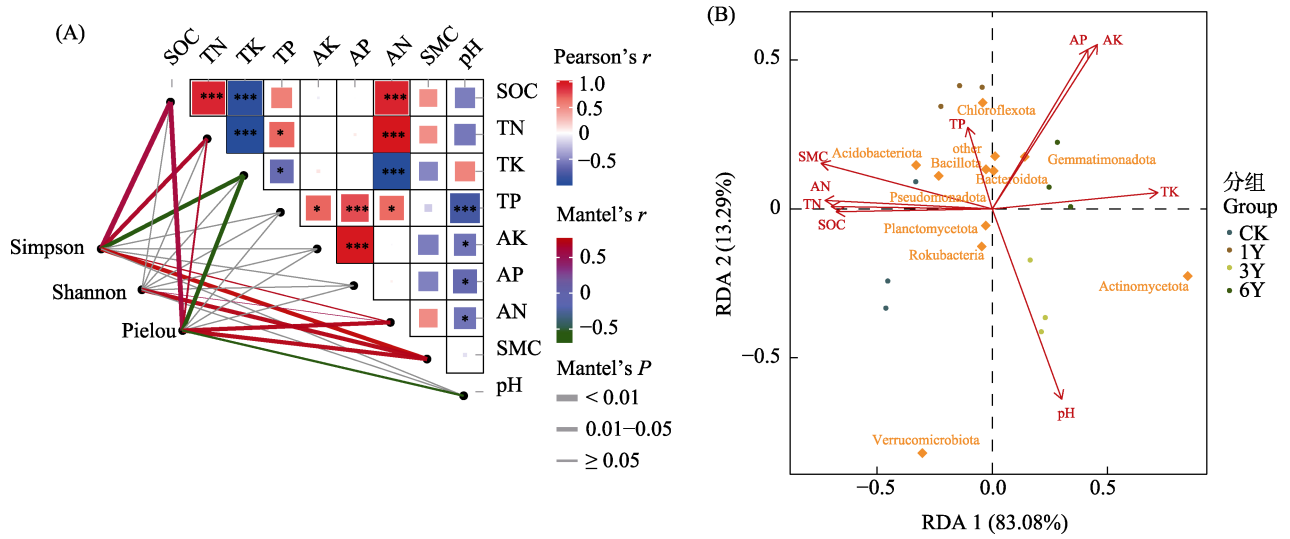


图5　退化森林火烧迹地不同恢复年限土壤理化性质与土壤细菌群落多样性的Mantel分析(A)及与细菌门组成的冗余分析(B)。Pearson's *r*, Pearson相关性系数; Mantel's *r*, Mantel检验的相关性系数; Mantel's *P*, Mantel检验的差异显著性。CK: 裸地; 1Y: 恢复1年; 3Y: 恢复3年; 6Y: 恢复6年; SOC: 土壤有机碳; TN: 总氮; TP: 总磷; TK: 总钾; AN: 速效氮; AP: 速效磷; AK: 速效钾; SMC: 土壤含水量; pH: 土壤pH。Simpson: Simpson多样性指数; Shannon: Shannon-Wiener多样性指数; Pielou: Pielou 均匀度指数。Actinomycetota: 放线菌门; Pseudomonadota: 假单胞菌门; Acidobacteriota: 酸杆菌门; Gemmatimonadota: 芽单胞菌门; Verrucomicrobiota: 疣微菌门; Chloroflexota: 绿弯菌门; Planctomycetota: 浮霉菌门; Rokubacteria: 罗库菌门; Bacillota: 芽孢杆菌门; Bacteroidota: 拟杆菌门; other: 其他。

Fig. 5　Relationships between soil physicochemical properties and bacterial community diversity in restoration years of degraded post-fire forest sites: (A) Mantel test for community diversity; (B) Redundancy analysis (RDA) for phylum-level composition. Pearson's *R*, Pearson correlation coefficient; Mantel's *R*, Mantel test correlation coefficient; Mantel's *P*, The Mantel test statistical significance. CK, Bare ground; 1Y, 1-year restoration; 3Y, 3-year restoration; 6Y, 6-year restoration; SOC, Soil organic carbon; TN, Total nitrogen; TP, Total phosphorus; TK, Total potassium; AN, Available nitrogen; AP, Available phosphorus; AK, Available potassium; SMC, Soil moisture content; pH, Soil pH. Simpson, Simpson diversity index; Shannon, Shannon-Wiener diversity index; Pielou, Pielou evenness index.

和Pielou均匀度指数与AN和SMC呈极显著正相关($P < 0.01$), 与SOC和TN呈显著正相关($P < 0.05$), 而TK则与Simpson多样性指数呈显著负相关($P < 0.05$); Shannon-Wiener多样性指数与SMC呈极显著正相关($P < 0.01$)。

土壤细菌群落组成与理化因子之间的RDA结果表明(图5B), 土壤理化因子对土壤细菌群落在RDA1的解释率为83.08%, 在RDA2的解释率为13.29%, 总解释率为96.37%。其中, 土壤AN、AK、TK、TN、SOC、SMC和pH显著影响了土壤细菌群落组成($P < 0.05$)。

相关性分析结果表明, 放线菌门相对丰度与TK呈极显著正相关($P < 0.01$), 与TN、AN、SMC呈极显著负相关($P < 0.01$), 与SOC呈显著负相关($P < 0.05$); 假单胞菌门相对丰度与SOC、TN、AN、SMC呈极显著正相关($P < 0.01$), 与TK呈极显著负相关($P < 0.01$); 酸杆菌门相对丰度与SMC呈极显著正相关($P < 0.01$), SOC、TN、AN呈显著正相关($P < 0.05$), 与TK呈显著负相关($P < 0.05$); 芽单胞菌门相对丰度与AP和AK呈极显著正相关($P < 0.01$), 与TK呈显著正相关($P < 0.05$), 与SMC呈极显著负相关($P < 0.01$), 与SOC呈显著负相关($P < 0.05$); 疣微菌门相对丰度与TK、AP呈显著负相关($P < 0.05$), 与AK呈极显著负相关($P < 0.01$); 绿弯菌门和芽孢杆菌门相对丰度与pH呈极显著负相关($P < 0.01$)。罗库菌门相对丰度与AP和AK呈极显著负相关($P < 0.01$)(表3)。

慢生根瘤菌属相对丰度与TP呈显著负相关($P < 0.05$), 与pH呈极显著正相关($P < 0.01$); 芽单胞菌属相对丰度与SOC、TN呈显著负相关($P < 0.05$), 与AN呈极显著负相关($P < 0.01$), 与TK呈极显著正相关($P < 0.01$); 分枝杆菌属相对丰度与TN呈显著负相关($P < 0.05$), 与SOC、AN呈极显著负相关($P < 0.01$), TK、pH呈显著正相关($P < 0.05$); 雷氏菌属相对丰度与AP、AK呈极显著负相关($P < 0.01$), 与SMC呈极显著正相关($P < 0.01$); 厌氧黏杆菌属相

表3　土壤细菌群落组成与土壤理化性质的相关性

Table 3　Pearson correlation analyses between the soil bacterial community composition and soil physicochemical properties

	相关性系数 Correlation coefficient	土壤有机碳 SOC	全氮 TN	全磷 TP	全钾 TK	速效氮 AN	速效磷 AP	速效钾 AK	土壤含水量 SMC	pH
门 Phylum	放线菌门 Actinomycetota	–0.70*	–0.73**	–0.14	0.75**	–0.77**	0.38	0.42	–0.79**	0.39
	假单胞菌门 Pseudomonadota	0.81**	0.82**	0.35	–0.81**	0.84**	–0.17	–0.23	0.72**	–0.45
	酸杆菌门 Acidobacteriota	0.68*	0.67*	0.06	–0.70*	0.69*	–0.40	–0.45	0.89**	–0.37
	芽单胞菌门 Gemmatimonadota	–0.58*	–0.54	0.21	0.59*	–0.56	0.76**	0.79**	–0.72**	–0.15
	疣微菌门 Verrucomicrobiota	0.50	0.52	–0.10	–0.58*	0.52	–0.69*	–0.73**	0.38	0.25
	绿弯菌门 Chloroflexota	0.09	0.20	0.33	–0.14	0.24	0.46	0.45	0.25	–0.74**
	浮霉菌门 Planctomycetota	–0.12	–0.14	–0.47	0.16	–0.13	–0.43	–0.38	0.15	0.31
	罗库菌门 Rokubacteria	0.12	0.15	–0.50	–0.23	0.16	–0.89**	–0.95**	0.53	0.50
	芽孢杆菌门 Bacillota	0.39	0.43	0.55	–0.38	0.45	0.44	0.46	0.24	–0.88**
	拟杆菌门 Bacteroidota	–0.15	–0.22	0.07	0.26	–0.17	0.35	0.44	–0.08	–0.40
属 Genus	慢生根瘤菌属 *Bradyrhizobium*	–0.37	–0.39	–0.70*	0.38	–0.41	–0.54	–0.55	0.14	0.80**
	芽单胞菌属 *Gemmatimonas*	–0.65*	–0.71*	–0.23	0.76**	–0.73**	0.36	0.44	–0.54	0.29
	分枝杆菌属 *Mycobacterium*	–0.73**	–0.71*	–0.48	0.69*	–0.75**	–0.16	–0.14	–0.50	0.69*
	雷氏菌属 *Reyranella*	0.52	0.40	–0.29	–0.46	0.42	–0.74**	–0.79**	0.76**	0.14
	厌氧黏杆菌属 *Anaeromyxobacter*	0.20	0.20	–0.24	–0.30	0.22	–0.70*	–0.78**	0.28	0.34
	芽孢杆菌属 *Bacillus*	0.54	0.61*	0.47	–0.58*	0.62*	0.20	0.19	0.57	–0.81**
	酸热菌属 *Acidothermus*	0.73**	0.68*	0.06	–0.70*	0.67*	–0.44	–0.48	0.73**	–0.01
	连接杆菌属 *Conexibacter*	0.56	0.59*	0.24	–0.64*	0.63*	–0.17	–0.23	0.70*	–0.55
	苔藓杆菌属 *Bryobacter*	0.45	0.32	0.43	–0.24	0.34	0.49	0.53	0.22	–0.67*

* $P \le 0.05$; ** $P \le 0.01$. SOC, Soil organic carbon; TN, Total nitrogen; TP, Total phosphorus; TK, Total potassium; AN, Available nitrogen; AP, Available phosphorus; AK, Available potassium; SMC, Soil moisture content; pH, Soil pH.

对丰度与AP呈显著负相关($P < 0.05$), 与AK呈极显著负相关($P < 0.01$); 芽孢杆菌属、酸热菌属、连接杆菌属相对丰度与TN和AN呈显著正相关($P < 0.05$), 与TK呈显著负相关($P < 0.05$), 还与SOC、SMC呈极显著正相关($P < 0.01$), 芽孢杆菌属相对丰度则与pH呈极显著负相关($P < 0.01$); 苔藓杆菌属相对丰度与pH呈显著负相关($P < 0.05$) (表3)。

基于不同恢复年限土壤理化因子和细菌群落特征构建结构方程模型(近似均方根误差 < 0.08, 卡方检验$P > 0.05$, 图6)。结果表明, 该模型对各因子变化的解释率分别为: SOC为18%、SMC为78%、pH为29%、全量养分为82%、速效养分为87%、土壤细菌群落多样性和组成分别为94%和96%。其中, 恢复年限显著影响土壤速效养分、SMC、细菌群落多样性和群落组成; SOC含量显著影响全量养分和pH; pH显著影响土壤速效养分; 土壤细菌群落组成还受全量养分、pH、速效养分的显著影响。

3　讨论

3.1　不同恢复年限土壤理化性质的变化特征

土壤C、N、P和K是构成土壤肥力和养分资源的重要组分, 作为评价退化生态系统植被恢复成效的关键性指标, 其含量主要受植被凋落物、根系分泌物、土壤微生物活性和矿化速率等因素的综合影响(Gao et al., 2014; 姚博等, 2025)。本研究土壤TN、AN、TP、SOC含量和SMC随着恢复年限的增加, 呈先显著下降后逐渐上升的趋势。这主要归因于恢复初期滇牡丹植株快速生长需要根系吸收大量养分及水分资源, 随着植株生长后向土壤输入的凋落物和根系分泌物增多, 同时根系与土壤微生物群落建立起稳定的共生关系, 促进SOC分解和转化(张坤等, 2017), 因此土壤养分状况在恢复3年后出现显著逆转和改善。其次, 恢复6年时土壤AP、AK含量已显著高于CK, 这表明AP、AK含量对恢复年限的

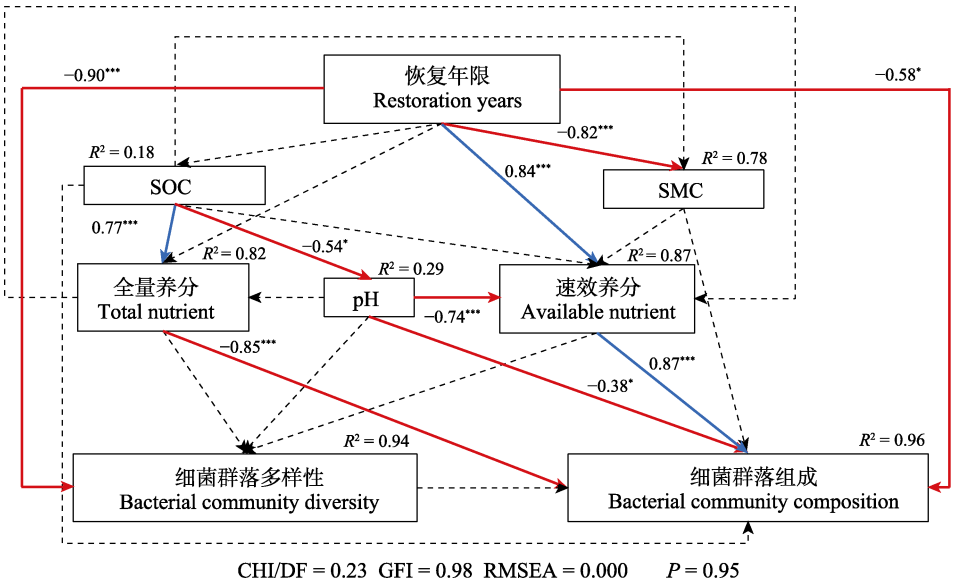


图6 退化森林火烧迹地不同恢复年限土壤细菌群落特征的结构方程模型。蓝色实线为显著正影响; 红色实线为显著负影响; 黑色虚线为不显著影响; 实线上数字代表路径系数。Chi/DF: 卡方/自由度; GFI: 适配度指数; RMSEA: 近似均方根误差; SOC: 土壤有机碳; SMC: 土壤含水量。* $P < 0.05$; *** $P < 0.001$。

Fig. 6 Structural equation modes of causal relationships among soil bacterial community diversity and composition with environmental variables in different restoration years of degraded post-fire forest sites. Blue full lines represent significant positive affect paths; Red full lines represent significant negative affect paths; black dotted lines represent non-significant affect paths; the number on solid lines represent path coefficient; * $P < 0.05$; *** $P < 0.001$. Chi/DF, Chi-square/degree of freedom; GFI, Goodness of fit index; RMSEA, Root mean square error of approximation; SOC, Soil organic carbon; SMC, Soil moisture content.

响应更为迅速, 这可能与P和K元素的来源及利用方式有关。通常在森林土壤中P和K主要来源于土壤有机质矿化和母质风化两种途径(Han et al., 2011), 而且高海拔地区森林土壤N匮乏, 植物生长普遍处于N限制状态, P和K则较为富余(田地等, 2021), 随着土壤有机质分解, 滇牡丹根系对AP、AK吸收量低于产生量, 二者含量快速升高。本研究土壤pH在恢复过程中先升高至恢复3年后下降, 这可能主要受植被恢复后地表凋落物降解和转化的中间产物单宁、有机酸等物质含量的影响(魏诗雨等, 2024)。

3.2 不同恢复年限土壤细菌群落组成和多样性及其影响因素

植物与微生物的互作对植物生长发育、种间竞争、群落演替具有重要调控作用, 是退化生态系统植被恢复演替的关键驱动力(席念勋等, 2023)。土壤微生物群落通过参与有机质分解, 调控N、P元素循环等养分周转过程, 促进土壤团聚体形成, 改善土壤结构和提高植物抗逆性(孔亚丽等, 2024)。本研究土壤细菌群落Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数和Pielou均匀度指数随着恢复年限延长呈现显著下降的趋势。Hu等(2019)在青藏高原退化高寒草甸植被恢复研究中发现随着恢复年限的增加土壤细菌群落总体上更加相似, 多样性显著降低。Zhu等(2019)对我国南方尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)人工林研究也得出类似的结果, 随着种植年限的增长土壤细菌群落多样性显著下降。研究表明, 土壤微生物群落的构建与组装过程有随机性和确定性两种选择机制, 其主要受植物类型、环境胁迫等因素影响(叶董等, 2024)。植物种类对微生物类群具有强烈的筛选和驯化作用, 长期的单一物种优势会对土壤微生物群落产生定向性和均质化的过滤效应, 从而导致多样性降低(Knelman et al., 2018), 例如, 豆科植物通过分泌黄酮类化合物作为化学引诱剂吸引根瘤菌定殖其根部形成特定的生态位协助植物生长, 使其土壤微生物群落构建过程趋于确定性(Banerjee & van der Heijden, 2023)。已有研究发现, 滇牡丹肉质状根部表皮富含丹皮酚、多糖、黄酮等多种重要的化学成分(龙正莉等, 2021), 长期的根系分泌物输入对土壤细菌群落的构建作用可能趋于确定性, 群落结构稳定而简化。其次, 滇牡丹作为滇西北地区的乡土植物, 退化森林火烧迹地植被恢复后其主要通过降低土壤细菌群落物种间的

功能冗余度, 增加专性土壤细菌功能群丰度, 简化细菌群落结构的复杂性及多样性, 促进养分资源的利用和转化效率, 从而提升对高海拔退化生境的适应性(宋威等, 2025)。

土壤微生物群落组成可以作为大多数生态系统过程中最敏感的土壤质量指标(Wang et al., 2022)。本研究发现, 随着恢复年限的增长假单胞菌门、酸杆菌门和疣微菌门相对丰度显著降低, 而放线菌门和芽单胞菌门则显著上升。土壤细菌群落从CK和恢复1年中以假单胞菌门为优势群落演替为在恢复3年和6年中以放线菌门主导的优势群落。通常认为假单胞菌门在森林土壤中占据重要的生态位, 广泛参与土壤N循环过程, 具有富营养型和宽生态幅的特性(Spain et al., 2009)。我们发现假单胞菌门中的γ-变形菌纲及β-变形菌目等主要参与N循环的功能类群在恢复6年时富集, 这表明假单胞菌门作为火烧迹地土壤最大的细菌类群, 在植被恢复后通过降低物种功能冗余度, 提高其参与土壤N循环的关键功能类群生态位, 促进土壤养分周转。有研究指出假单胞菌门对土壤水分变化较为敏感, 水分减少会抑制其生长(Zhao et al., 2016), 本研究植被恢复后土壤水分减少导致假单胞菌门相对丰度降低。酸杆菌门作为嗜酸性和寡营养型细菌, 能在微氧或无氧环境下参与土壤有机质降解(Coluccia & Besaury, 2023)。本研究中酸杆菌门相对丰度与SOC、TN、AN和SMC呈显著正相关, 这与Liu等(2016)指出酸杆菌门对土壤养分浓度较为敏感的研究观点相符。疣微菌门相对丰度与土壤AP、TK和AK均呈显著负相关, 这也印证了疣微菌门通常占据重要的生态位并执行寡营养型生活策略的观点(Shen et al., 2017)。土壤中绝大多数放线菌门是重要的腐生细菌, 通常在低温环境下具有较强的代谢能力和DNA修复机制, 其细长状的菌丝能促进木质素和纤维素等顽固降解物质的分解效率(路颖等, 2018)。放线菌门还是重要的植物内生菌组成类群, 能通过分泌多种活性物质协助植物抵御病原菌的侵染, 提高植物的抗病性(崔利等, 2019)。随着恢复年限的增长, 地上凋落物输入和地下植物根系残体等土壤中难分解物质不断积累, 具有强降解功能及防御性的菌群适应性更强, 这对滇西北亚高山低温环境下维持正常的土壤养分循环和植物健康生长至关重要。Zhou等(2019)在青藏高原退化高寒草甸研究中也发现, 放线菌门因其特殊的分解能力更能适应在退化的土壤环境中存活并发挥正常的生态功能。Mujakić等(2022)指出芽单胞菌门是植被恢复过程中显著升高的关键细菌类群之一, 在土壤细菌群落中比重较低, 但在极端的土壤环境中具有较强的适应性, 是参与调控土壤P有效性的重要功能菌群。本研究也发现恢复6年土壤中的7种特征微生物有4种属于芽单胞菌门, 这表明芽单胞菌门是植被恢复后期关键的指示性类群。本研究还发现绿弯菌门相对丰度在恢复1年时显著最高, 且恢复1年土壤中3种特征微生物均属于绿弯菌门。有研究认为绿弯菌门能通过光合作用产生能量进行有机质降解, 植被恢复初期绿弯菌门可能作为“先锋”菌群通过光合作用为复杂的土壤生化反应提供能量和基质, 在植物根系建立和植株生长过程中发挥关键的生态功能(Klatt et al., 2013)。在恢复3年土壤中分枝杆菌属和慢生根瘤菌属显著富集, 而且这是两种参与N循环的重要细菌功能属(李林等, 2024), 这表明该阶段土壤N素相对匮乏, 土壤细菌群落通过提升固氮功能菌群来响应植物对N素的摄取需求。

通过构建结构方程模型结果发现(图6), 土壤细菌群落多样性和组成与恢复年限均有显著负相关关系, 其次, SOC通过调控土壤全量养分从而降低土壤细菌群落组成, 这可能与植被恢复后根系分泌物和凋落物输入促进SOC的积累, 而高海拔地区土壤低温因素限制SOC分解速率有关(杨文高等, 2019)。尽管恢复6年时土壤细菌群落组成结构还处于下降的趋势, 但土壤养分含量均显著上升, 特别是AP和AK含量已超过恢复初始水平, 土壤肥力改善明显。这说明土壤细菌群落组成及多样性与理化性质对恢复年限的响应表现出非同步性, 但从恢复年限能通过提高土壤速效养分含量间接提升土壤细菌群落组成来看, 可以推测随着土壤速效养分的快速改善, 土壤细菌群落组成可能在后期的恢复进程中得到明显提高。对于重度退化的火烧迹地而言其植被恢复周期极为漫长, 本研究6年的恢复时间尚处于恢复早期阶段, 未来还需要开展持续和综合的动态监测。

ORCID

杨文高 https://orcid.org/0009-0009-2371-4333

参考文献

Ammer C (2019) Diversity and forest productivity in a changing climate. New Phytologist, 221, 50–66.

Banerjee S, van der Heijden MGA (2023) Soil microbiomes and one health. Nature Reviews Microbiology, 21, 6–20.

Bever JD, Platt TG, Morton ER (2012) Microbial population and community dynamics on plant roots and their feedbacks on plant communities. Annual Review of Microbiology, 66, 265–283.

Chen KY, Xing S, Shi HL, Tang Y, Yang MX, Gu Q, Li YM, Zhang J, Ji BM (2023) Long-term fencing can't benefit plant and microbial network stability of alpine meadow and alpine steppe in Three-River-Source National Park. Science of the Total Environment, 902, 166076.

Coluccia M, Besaury L (2023) Acidobacteria members harbour an abundant and diverse carbohydrate-active enzymes (cazyme) and secreted proteasome repertoire, key factors for potential efficient biomass degradation. Molecular Genetics and Genomics, 298, 1135–1154.

Cui DQ, Tian C, Song HM, Lu XM, Sa QR, Xu GQ, Yang PZ, Bai YF, Tian JQ (2025) Response mechanisms of rhizosphere bacterial community diversity and functional group composition of dominant plants in typical grasslands to long-term grazing. Chinese Journal of Plant Ecology, 49, 1163–1176. (in Chinese with English abstract) [崔冬晴, 田晨, 宋慧敏, 鲁小名, 萨其日, 徐国庆, 杨培志, 白永飞, 田建卿 (2025) 典型草原优势植物根际细菌群落多样性和功能群组成对长期放牧的响应机制. 植物生态学报, 49, 1163–1176.]

Cui L, Guo F, Zhang JL, Yang S, Wang JG, Meng JJ, Geng Y, Li XG, Wan SB (2019) Improvement of continuous microbial environment in peanut rhizosphere soil by *Funneliformis mosseae*. Chinese Journal of Plant Ecology, 43, 718–728. (in Chinese with English abstract) [崔利, 郭峰, 张佳蕾, 杨莎, 王建国, 孟静静, 耿耘, 李新国, 万书波 (2019) 摩西斗管囊霉改善连作花生根际土壤的微环境. 植物生态学报, 43, 718–728.]

Ding BJ, Li ZK, Zhu HJ, Chen S, Qin YB, Yang JH, Hu YY (2018) Insight into the mechanism of Feammox in the surface soils of a riparian zone. Environmental Science, 39, 1833–1839. (in Chinese English abstract) [丁帮璟, 李正魁, 朱鸿杰, 陈湜, 覃云斌, 杨建华, 胡优优 (2018) 河岸带表层土壤的铁氨氧化(Feammox)脱氮机制的探究. 环境科学, 39, 1833–1839.]

Gao Y, He NP, Yu GR, Chen WL, Wang QF (2014) Long-term effects of different land use types on C, N, and P stoichiometry and storage in subtropical ecosystems: A case study in China. Ecological Engineering, 67, 171–181.

Han WX, Fang JY, Reich PB, Woodward FI, Wang ZH (2011) Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. Ecology Letters, 14, 788–796.

Hong DY, Zhou SL, He XJ, Yuan JH, Zhang YL, Cheng FY, Zeng XL, Wang Y, Zhang XX (2017) Current status of wild tree peony species with special reference to conservation. Biodiversity Science, 25, 781–793. (in Chinese with English abstract) [洪德元, 周世良, 何兴金, 袁军辉, 张延龙, 成仿云, 曾秀丽, 王雁, 张秀新 (2017) 野生牡丹的生存状况和保护. 生物多样性, 25, 781–793.]

Hou XB, Zhao XH, He HJ, Zhang CY, Wang J, Ren XY, Zhang XN (2025) Responses of rhizosphere and non-rhizosphere microbial communities to the soil carbon and nitrogen in *Quercus mongolica* pure forest. Biodiversity Science, 33, 25119. (in Chinese with English abstract) [侯馨博, 赵秀海, 何怀江, 张春雨, 王娟, 任雪莹, 张新娜 (2025) 蒙古栎纯林根际与非根际微生物群落结构对土壤碳氮的响应. 生物多样性, 33, 25119.]

Hu HY, Zhang YL, Chu ZP, Huang CF, Wang SZ, Zhou CF (2021) Changes in soil enzyme activity and microbial diversity at different vegetation restoration stages in eroded red soil. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 27, 734–741. (in Chinese with English abstract) [胡华英, 张燕林, 褚昭沛, 黄彩凤, 王淑真, 周垂帆 (2021) 红壤侵蚀区不同植被恢复阶段土壤酶活性和微生物多样性变化. 应用与环境生物学报, 27, 734–741.]

Hu L, Zi HB, Wu PF, Wang Y, Lerdau M, Wu XW, Wang CT (2019) Soil bacterial communities in grasslands revegetated using *Elymus nutans* are largely influenced by soil pH and total phosphorus across restoration time. Land Degradation & Development, 30, 2243–2256.

Hu MJ, Sardans J, Sun DY, Yan RB, Wu H, Ni RX, Peñuelas J (2024) Microbial diversity and keystone species drive soil nutrient cycling and multifunctionality following mangrove restoration. Environmental Research, 251, 118715.

Huang YY, Chen YX, Castro-Izaguirre N, Baruffol M, Brezzi M, Lang A, Li Y, Härdtle W, Von Oheimb G, Yang XF, Liu XJ, Pei KQ, Both S, Yang B, Eichenberg D, Assmann T, Bauhus J, Behrens T, Buscot F, Chen XY, Chesters D, Ding BY, Durka W, Erfmeier A, Fang JY, Fischer M, Guo LD, Guo DL, Gutknecht JLM, He JS, He CL, Hector A, Hönig L, Hu RY, Klein AM, Kühn P, Liang Y, Li S, Michalski S, Scherer-Lorenzen M, Schmidt K, Scholten T, Schuldt A, Shi XZ, Tan MZ, Tang ZY, Trogisch S, Wang ZW, Welk E, Wirth C, Wubet T, Xiang WH, Yu MJ, Yu XD, Zhang JY, Zhang SR, Zhang NL, Zhou HZ, Zhu CD, Zhu L, Bruelheide H, Ma KP, Niklaus PA, Schmid B (2018) Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. Science, 362, 80–83.

Jiao K, Zhang XB, Xu M, Liu XJ, An QD, Zhang CY (2021) Depth-related characteristics of soil microbial community along the soil profile of typical dark coniferous forest in Southeast Tibet. Acta Ecologica Sinica, 41, 4864–4875. (in Chinese with English abstract) [焦克, 张旭博, 徐梦, 刘晓洁, 安前东, 张崇玉 (2021) 藏东南典型暗针叶林不同土壤剖面微生物群落特征. 生态学报, 41, 4864–4875.]

Klatt CG, Liu ZF, Ludwig M, Kühl M, Jensen SI, Bryant DA, Ward DM (2013) Temporal metatranscriptomic patterning in phototrophic Chloroflexi inhabiting a microbial mat in a geothermal spring. The ISME Journal, 7, 1775–1789.

Knelman JE, Graham EB, Prevéy JS, Robeson MS, Kelly P, Hood E, Schmidt SK (2018) Interspecific plant interactions reflected in soil bacterial community structure and nitrogen cycling in primary succession. Frontiers in Microbiology, 9, 128.

Kong YL, Qin H, Zhu CQ, Tian WH, Zhu XF, Yu YJ, Zhang JH (2024) Research progress on the mechanism by which soil microorganisms affect soil health. Acta Pedologica Sinica, 61, 331–347. (in Chinese with English abstract) [孔亚丽, 秦华, 朱春权, 田文昊, 朱晓芳, 虞轶俊, 张均华 (2024) 土壤微生物影响土壤健康的作用机制研究进展. 土壤学报, 61, 331–347.]

Lange M, Habekost M, Eisenhauer N, Roscher C, Bessler H, Engels C, Oelmann Y, Scheu S, Wilcke W, Schulze ED, Gleixner G (2014) Biotic and abiotic properties mediating plant diversity effects on soil microbial communities in an experimental grassland. PLoS ONE, 9, e96182.

Lee DH, Kim SB (2024) Quorum quenching potential of *Reyranella* sp. isolated from riverside soil and description of *Reyranella humidisoli* sp. nov. Journal of Microbiology, 62, 449–461.

Lei HX, Zhang JY, Huang J, Shen DJ, Li Y, Jiao R, Zhao RX, Li XY, Lin L, Li B (2023) New insights into lincomycin biodegradation by *Conexibacter* sp. LD01: Genomics characterization, biodegradation kinetics and pathways. Journal of Hazardous Materials, 441, 129824.

Li K, Zheng BQ, Wang Y, Bu WS (2012) Numeric dynamics of natural populations of *Paeonia delavayi* (Paeoniaceae). Chinese Journal of Plant Ecology, 36, 522–529. (in Chinese with English abstract) [李奎, 郑宝强, 王雁, 卜文圣 (2012) 滇牡丹自然种群数量动态. 植物生态学报, 36, 522–529.]

Li L, Sun Y, Yang XQ, Fang HD, Yan BG (2024) Response of endophytes in root nodules of *Arachis hypogaea* 'Qicai' to nitrogen addition and its relationship with plant stoichiometry characteristics. Chinese Journal of Plant Ecology, 48, 1374–1384. (in Chinese with English abstract) [李林, 孙毅, 杨晓琼, 方海东, 闫帮国 (2024) 七彩花生根瘤内生菌对氮添加的响应及其与植物化学计量特征的关系. 植物生态学报, 48, 1374–1384.]

Li SX, Wang YL, Wang YQ, Yin YL (2021) Response of soil bacterial community characteristics to alpine meadow degradation. Biodiversity Science, 29, 53–64. (in Chinese with English abstract) [李世雄, 王彦龙, 王玉琴, 尹亚丽 (2021) 土壤细菌群落特征对高寒草甸退化的响应. 生物多样性, 29, 53–64.]

Li WX, Wang KB, Wang PL, Yang PW, Xu ST, Tong JY, Zhang YM, Yang YH, Han LJ, Ye M, Shen SQ, Lei BK, Liu BY (2025) Impact of glyphosate on soil bacterial communities and degradation mechanisms in large-leaf tea plantations. Journal of Hazardous Materials, 483, 136626.

Li YY, Zheng J, Yan XY, Li S, Luo L, Tong J, Zhao CZ (2024) Effects of warming on phyllosphere and rhizosphere bacterial communities in *Picea asperata* and *Fargesia nitida*. Chinese Journal of Plant Ecology, 48, 1692–1707. (in Chinese with English abstract) [李昀奕, 郑矜, 严晓艳, 李霜, 罗林, 童晋, 赵春章 (2024) 云杉和华西箭竹叶际与根际细菌群落对增温的响应. 植物生态学报, 48, 1692–1707.]

Liu B, Yang WQ, Wu FZ (2010) Advances in the subalpine forest ecosystem processes. Acta Ecologica Sinica, 30, 4476–4483. (in Chinese with English abstract) [刘彬, 杨万勤, 吴福忠 (2010) 亚高山森林生态系统过程研究进展. 生态学报, 30, 4476–4483.]

Liu JJ, Sui YY, Yu ZH, Yao Q, Shi Y, Chu HY, Jin J, Liu XB, Wang GH (2016) Diversity and distribution patterns of acidobacterial communities in the black soil zone of Northeast China. Soil Biology and Biochemistry, 95, 212–222.

Liu Q, Wu Y, He H (2001) Ecological problems of subalpine coniferous forest in the Southwest of China. World Sci-Tech R&D, 23(2), 63–69. (in Chinese with English abstract) [刘庆, 吴彦, 何海 (2001) 中国西南亚高山针叶林的生态学问题. 世界科技研究与发展, 23(2), 63–69.]

Long ZL, Yang LX, Yang R, Lang BY, Wang J (2021) Medicinal ethnobotany research on *Paeonia* sect. *Moutan* through textual evidence. Guihaia, 41, 308–317. (in Chinese with English abstract) [龙正莉, 杨立新, 杨蓉, 郎八一, 王娟 (2021) 牡丹组植物的药用民族植物学研究与考证. 广西植物, 41, 308–317.]

Lu Y (2017) Study on Restoration of Degraded Subtropical Evergreen Broad-leaved Forests in Gaoligong Mountains in Northwest Yunnan, China. PhD dissertation, Yunnan University, Kunming. (in Chinese with English abstract) [陆阳 (2017) 滇西北高黎贡山退化常绿阔叶林生态恢复研究. 博士学位论文, 云南大学, 昆明.]

Lu Y, Li K, Ni RQ, Liang Q, Li CR, Zhang CH (2018) Effects of fine root decomposition on bacterial community structure of four dominated tree species in Mount Taishan, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 42, 1200–1210. (in Chinese with English abstract) [路颖, 李坤, 倪瑞强, 梁强, 李传荣, 张彩虹 (2018) 泰山4种优势造林树种细根分解对细菌群落结构的影响. 植物生态学报, 42, 1200–1210.]

Ma JM, Liu SR, Shi ZM, Liu XL, Miao N (2010) A review on restoration evaluation studies of degraded forest ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 30, 3297–3303. (in Chinese with English abstract) [马姜明, 刘世荣, 史作民, 刘兴良, 缪宁 (2010) 退化森林生态系统恢复评价研究综述. 生态学报, 30, 3297–3303.]

Mujakić I, Piwosz K, Koblížek M (2022) Phylum Gemmatimonadota and its role in the environment. Microorganisms, 10, 151.

Pang XY, Xiang S, Zhao WQ, Li DD, Liu Q (2021)

Regeneration and growth-promoting constructive species in the subalpine secondary shrub ecosystem of southwestern China. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 27, 667–676. (in Chinese with English abstract) [庞学勇, 向双, 赵文强, 李丹丹, 刘庆 (2021) 西南亚高山次生灌丛促进建群树种更新恢复技术. 应用与环境生物学报, 27, 667–676.]

Pertile M, Sousa RMS, Mendes LW, Antunes JEL, de Souza Oliveira LM, de Araujo FF, Melo VMM, Araujo ASF (2021) Response of soil bacterial communities to the application of the herbicides imazethapyr and flumyzin. European Journal of Soil Biology, 102, 103252.

Rilling JI, Acuña JJ, Sadowsky MJ, Jorquera MA (2018) Putative nitrogen-fixing bacteria associated with the rhizosphere and root endosphere of wheat plants grown in an andisol from southern Chile. Frontiers in Microbiology, 9, 2710.

Shen AR, Tan Y, Shen BM, Liu LN, Li JL, Tan ZM, Zeng LB (2024) The soil bacterial community structure in a *Lactarius hatsudake* Tanaka plantation during harvest. Microorganisms, 12, 1376.

Shen CC, Ge Y, Yang T, Chu HY (2017) Verrucomicrobial elevational distribution was strongly influenced by soil pH and carbon/nitrogen ratio. Journal of Soils and Sediments, 17, 2449–2456.

Song W, Cheng C, Wang JW, Wu JH (2025) Soil microbes regulate the relationships between plant diversity and ecosystem functions. Biodiversity Science, 33, 24579. (in Chinese with English abstract) [宋威, 程才, 王嘉伟, 吴纪华 (2025) 土壤微生物对植物多样性–生态系统功能关系的调控作用. 生物多样性, 33, 24579.]

Spain AM, Krumholz LR, Elshahed MS (2009) Abundance, composition, diversity and novelty of soil *Proteobacteria*. The ISME Journal, 3, 992–1000.

Tian D, Yan ZB, Fang JY (2021) Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry. Chinese Journal of Plant Ecology, 45, 682–713. (in Chinese with English abstract) [田地, 严正兵, 方精云 (2021) 植物生态化学计量特征及其主要假说. 植物生态学报, 45, 682–713.]

Wang PC, Ding LL, Zou C, Zhang YJ, Wang MY (2022) Rhizosphere element circling, multifunctionality, aboveground productivity and trade-offs are better predicted by rhizosphere rare taxa. Frontiers in Plant Science, 13, 985574.

Wei SY, Song TJ, Luo JY, Zhang Y, Zhao ZX, Ru JW, Yi H, Lin YB (2024) Altitudinal distribution patterns of soil bacterial communities in the Huoditang coniferous forests of the Qinling Mountains. Biodiversity Science, 32, 24180. (in Chinese with English abstract) [魏诗雨, 宋天骄, 罗佳宜, 张燕, 赵子萱, 茹靖雯, 易华, 林雁冰 (2024) 秦岭火地塘针叶林土壤细菌群落的海拔分布格局. 生物多样性, 32, 24180.]

Wu ZY (1987) Vegetation of Yunnan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1987) 云南植被. 科学出版社, 北京.]

Xi NX, Zhang YY, Zhou SR (2023) Plant–soil feedbacks in community ecology. Chinese Journal of Plant Ecology, 47, 170–182. (in Chinese with English abstract) [席念勋, 张原野, 周淑荣 (2023) 群落生态学中的植物–土壤反馈研究. 植物生态学报, 47, 170–182.]

Yang WG, Zi HB, Chen KY, Ade LJ, Hu L, Wang X, Wang GX, Wang CT (2019) Ecological stoichiometric characteristics of shrubs and soils in different forest types in Qinghai, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 43, 352–364. (in Chinese with English abstract) [杨文高, 字洪标, 陈科宇, 阿的鲁骥, 胡雷, 王鑫, 王根绪, 王长庭 (2019) 青海森林生态系统中灌木层和土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 43, 352–364.]

Yao B, Chen Y, Cao WJ, Gong XW, Luo YQ, Zheng CZ, Wang XY, Wang ZW, Li YQ (2025) Vegetation–soil interaction on carbon, nitrogen, and phosphorus and associated microbial driving mechanisms at Hulun Buir Sandy Land. Chinese Journal of Plant Ecology, 49, 59–73. (in Chinese with English abstract) [姚博, 陈云, 曹雯婕, 龚相文, 罗永清, 郑成卓, 王旭洋, 王正文, 李玉强 (2025) 呼伦贝尔退化沙地植被–土壤碳氮磷互馈关系及微生物驱动机制. 植物生态学报, 49, 59–73.]

Ye D, Wang R, Wang J, Yan P, Zhuo MJ, Liu D, Lin YH (2024) Response of soil bacterial communities and ecological networks to grazing enclosure and re-grazing in Zoige alpine wetland. Acta Ecologica Sinica, 44, 11229–11240. (in Chinese with English abstract) [叶董, 王瑞, 王京, 言迫, 卓玛姐, 刘丹, 林英华 (2024) 若尔盖高寒湿地土壤细菌群落和生态网络对围封禁牧与恢复放牧的响应. 生态学报, 44, 11229–11240.]

Zhang JF (2012) Research on Characteristics of Degraded Forest Ecosystem and Its Restoration Countermeasure in Sub-alpine of Northwest Yunnan. PhD dissertation, Yunnan University, Kunming. (in Chinese with English abstract) [张劲峰 (2012) 滇西北亚高山退化森林生态系统特征及恢复对策研究. 博士学位论文, 云南大学, 昆明.]

Zhang K, Bao WK, Yang B, Hu B (2017) The effects of understory vegetation on soil microbial community composition and structure. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 23, 1178–1184. (in Chinese with English abstract) [张坤, 包维楷, 杨兵, 胡斌 (2017) 林下植被对土壤微生物群落组成与结构的影响. 应用与环境生物学报, 23, 1178–1184.]

Zhang Y, Yin DC, Tian K, Zhang WG, He RH, He WQ, Sun JM, Liu ZY (2018) Radial growth responses of *Picea likiangensis* to climate variabilities at different altitudes in Yulong Snow Mountain, southwest China. Chinese Journal of Plant Ecology, 42, 629–639. (in Chinese with English abstract) [张赟, 尹定财, 田昆, 张卫国, 和荣华, 和文清, 孙江梅, 刘振亚 (2018) 玉龙雪山不同海拔丽江云杉径

向生长对气候变异的响应. 植物生态学报, 42, 629–639.]

Zhao YY, Wu FZ, Yang WQ, Tan B, He W (2016) Variations in bacterial communities during foliar litter decomposition in the winter and growing seasons in an alpine forest of the eastern Tibetan Plateau. Canadian Journal of Microbiology, 62, 35–48.

Zheng XZ, Lin C, Guo BL, Yu JH, Ding H, Peng SY, Sveen TR, Zhang YS (2020) Effects of re-vegetation restoration on soil bacterial community structure in degraded land in subtropical China. European Journal of Soil Biology, 98, 103184.

Zhou H, Zhang DG, Jiang ZH, Sun P, Xiao HL, Wu YX, Chen JG (2019) Changes in the soil microbial communities of alpine steppe at Qinghai-Tibetan Plateau under different degradation levels. Science of the Total Environment, 651, 2281–2291.

Zhou T, Chen BM, Liao HX, Peng SL (2024) Integrated development and future trends of restoration ecology. Scientia Sinica (Vitae), 54, 1614–1625. (in Chinese with English abstract) [周婷, 陈宝明, 廖慧璇, 彭少麟 (2024) 恢复生态学的整合性发展与趋势. 中国科学: 生命科学, 54, 1614–1625.]

Zhu LY, Wang XH, Chen FF, Li CH, Wu LC (2019) Effects of the successive planting of *Eucalyptus urophylla* on soil bacterial and fungal community structure, diversity, microbial biomass, and enzyme activity. Land Degradation & Development, 30, 636–646.

Zuo YW, Liu XN, Ma T, Zeng YL, Li WQ, Xia CY, Zhang H, Li ZF, Deng HP (2023) Distinctive patterns of soil microbial community during forest ecosystem restoration in southwestern China. Land Degradation & Development, 34, 4181–4194.

(责任编委: 东秀珠　责任编辑: 李会丽)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (4): 25485, pages 1–16
doi: 10.17520/biods.2025485
cstr: 32101.14.biods.2025485

•研究报告•

极端干旱区荒漠灌木叶际细菌群落多样性特征

尹翔正[1,2,3,4,5], 姜海燕[1*], 张俊[2,3,4,5*], 罗春生[2,3,4,5,6], 张元明[2]

1. 内蒙古农业大学林学院, 呼和浩特 010000; 2. 中国科学院新疆生态与地理研究所干旱区生态安全与可持续发展全国重点实验室, 乌鲁木齐 830011; 3. 新疆精河荒漠生态系统国家定位观测研究站, 乌鲁木齐 830063; 4. 新疆塔里木河胡杨林生态系统国家定位观测研究站, 乌鲁木齐 830063; 5. 新疆维吾尔自治区林业科学院治沙研究所新疆林草治沙与沙产业重点实验室, 乌鲁木齐 830063; 6. 大连民族大学环境与资源学院, 辽宁大连 116600

摘要: 叶际微生物对宿主植物健康至关重要, 但极端干旱区荒漠灌木叶际内生与附生细菌群落的多样性特征及构建的环境机制尚不清楚。本研究以新疆吐鲁番的6种典型荒漠灌木为对象, 通过16S rRNA基因多样性分析, 并结合主坐标分析、变差分解、结构方程模型及零模型等统计方法, 系统分析了叶际内生与附生细菌群落的多样性特征、影响因素及群落构建机制。结果表明, 6种典型荒漠灌木的叶际附生细菌群落多样性在不同植物物种间存在显著差异($P < 0.05$), 而内生细菌群落多样性在不同植物物种间差异不显著($P > 0.05$)。此外, 叶际细菌群落的多样性在叶片表面(附生)与内部(内生)之间存在显著差异, 且内生细菌群落的Shannon指数与Pielou均匀度指数均显著高于附生细菌群落($P < 0.05$)。变差分解分析结果显示, 叶片生理对叶际内生细菌群落的独立解释度(35.10%)显著高于叶片形态(13.42%)和叶片养分(0.62%), 而叶片形态对叶际附生细菌群落的独立解释度(32.75%)显著高于叶片生理(6.75%)和叶片养分(0.52%)。结构方程模型分析结果显示, 无论是叶片表面还是内部, 叶片生理化学特性不仅直接作用于细菌群落结构, 还通过叶片形态特征间接影响细菌群落结构; 同时, 叶片形态特征也可通过作用于细菌群落的α多样性间接影响其群落结构。零模型分析表明, 随机性过程在叶际附生(66.67%–93.33%)与内生(80.00%–100.00%)细菌群落的构建中占主导地位, 生态漂变是两者构建的驱动力。本研究揭示了极端干旱区荒漠灌木叶际附生细菌群落多样性主要受植物物种身份和叶片形态塑造, 且物种间差异显著; 而内生细菌群落的多样性则主要受叶片生理特性驱动, 物种间差异不显著。此外, 随机性过程(特别是生态漂变)在两类群落的构建中均起主导作用。这些发现为理解全球气候变化背景下脆弱荒漠生态系统的生物多样性维持机制提供了新的理论视角。

关键词: 荒漠灌木; 内生与附生细菌群落多样性; 群落构建; 叶片功能性状; 宿主植物身份; 极端干旱区

尹翔正, 姜海燕, 张俊, 罗春生, 张元明 (2026) 极端干旱区荒漠灌木叶际细菌群落多样性特征. 生物多样性, 34, 25485. doi: 10.17520/biods.2025485; cstr: 32101.14.biods.2025485.

Yin XZ, Jiang HY, Zhang J, Luo CS, Zhang YM (2026) Diversity characteristics of phyllosphere bacterial communities in desert shrubs in hyper-arid regions. Biodiversity Science, 34, 25485. doi: 10.17520/biods.2025485; cstr: 32101.14.biods.2025485.

Diversity characteristics of phyllosphere bacterial communities in desert shrubs in hyper-arid regions

Xiangzheng Yin[1,2,3,4,5], Haiyan Jiang[1*], Jun Zhang[2,3,4,5*], Chunsheng Luo[2,3,4,5,6], Yuanming Zhang[2]

1 *College of Forestry, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010000, China*
2 *State Key Laboratory of Ecological Safe and Sustainable Development in Arid Lands, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China*
3 *Xinjiang Jinghe Desert Ecosystem National Observation and Research Station, Urumqi 830063, China*
4 *Xinjiang Tarim River Populus euphratica Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Urumqi 830063, China*
5 *Xinjiang Key Laboratory of Forest, Grassland, Desertification Mitigation and Desert Land Development, Institute of Sand Control, Xinjiang Academy of Forestry, Urumqi 830063, China*

收稿日期 Received: 2025-12-04; 接受日期 Accepted: 2026-03-17
基金项目: 新疆维吾尔自治区公益性科研院所基本科研业务经费资助项目(KY2025062; KY2026044)、新疆维吾尔自治区重点研发技术项目(2025B03025-3-2)和“北京林业大学-新疆维吾尔自治区林业科学院”联合专项项目(KY2024018; bl-xjlky-05) Supported by the Basic Research Operating Funds for Public Welfare Research Institutes of Xinjiang Uygur Autonomous Region (KY2025062; KY2026044), the Xinjiang Uygur Autonomous Region Key Research and Development Technology Project (2025B03025-3-2), and the Joint Special Project of “Beijing Forestry University-Xinjiang Uygur Autonomous Region Academy of Forestry Sciences” (KY2024018; bl-xjlky-05)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: zhangjun_09_27@126.com; jhydlm@126.com

6 *College of Environment and Resources, Dalian Minzu University, Dalian, Liaoning 116600, China*

ABSTRACT

Aims: Phyllosphere microorganisms are crucial for host plant health; however, the diversity patterns and underlying mechanisms of both phyllosphere endophytic and epiphytic bacterial communities in desert shrubs of arid regions remain poorly understood. This study aimed to systematically investigate the diversity characteristics, influencing factor, and assembly mechanisms of phyllosphere endophytic and epiphytic bacterial communities in six typical desert shrubs.

Methods: The study focused on six typical desert shrub species in Turpan, Xinjiang. Using high-throughput sequencing of the 16S rRNA gene combined with statistical approaches including principal coordinates analysis, variation partitioning, structural equation modeling, and null models, we analyzed the diversity characteristics, influencing factors, and assembly mechanisms of phyllosphere endophytic and epiphytic bacterial communities.

Results: The diversity of epiphytic bacterial communities differed significantly among the six desert shrub species ($P < 0.05$), while no significant interspecific differences were observed in endophytic bacterial community diversity ($P > 0.05$). Significant differences in bacterial community diversity were detected between the leaf surface (epiphytic) and interior (endophytic), with the Shannon index and Pielou's evenness index being significantly higher in endophytic than in epiphytic communities ($P < 0.05$). Variation partitioning analysis revealed that leaf physiology independently explained a greater proportion of variation in endophytic bacterial communities (35.10%) than leaf morphology (13.42%) or leaf nutrients (0.62%). In contrast, leaf morphology independently explained more variation in epiphytic bacterial communities (32.75%) compared to leaf physiology (6.75%) and leaf nutrients (0.52%). Structural equation modeling indicated that leaf physiological and chemical traits not only directly affected bacterial community structure on both leaf surfaces and interiors, but also indirectly influenced it through leaf morphological traits. Additionally, leaf morphology indirectly shaped community structure via its effect on bacterial α diversity. Null model analysis demonstrated that stochastic processes dominated the assembly of both epiphytic (66.67%–93.33%) and endophytic (80.00%–100.00%) bacterial communities, with ecological drift being the core influencing factors.

Conclusion: This study reveals that in extremely arid desert shrubs, epiphytic bacterial community diversity is primarily shaped by plant species identity and leaf morphology, with significant interspecific differences, whereas endophytic community diversity is mainly driven by leaf physiology and shows no significant interspecific variation. Moreover, stochastic processes, particularly ecological drift, play a dominant role in the assembly of both community types. These findings provide new theoretical insights into the mechanisms sustaining biodiversity in vulnerable desert ecosystems under global climate change.

Key words: desert shrubs; endophytic and epiphytic bacterial community diversity; community assembly; leaf functional traits; host plant identity; hyper-arid regions

植物相关微生物是维系宿主植物生命活动、促进其生长发育与增强环境适应能力的关键要素(Canto & Herrera, 2012; Liu et al., 2019; Chen et al., 2020)。维管植物地上部分的表面与内部环境统称为叶际, 是微生物高度富集的生境之一, 包含叶片表面的附生细菌与叶片内部的内生细菌, 二者共同构成复杂的叶际微生物群落(Lindow & Brandl, 2003; Vorholt, 2012; Truchado et al., 2017; Chen et al., 2025)。这些微生物在维持生态系统功能稳定性与生物多样性方面发挥着重要作用(Bulgarelli et al., 2013)。尽管植物体普遍存在微生物定殖现象, 但目前对极端环境下植物叶际微生物群落的认识仍较为有限。现有研究多聚焦于半干旱及干旱地区特定植物类群, 如金合欢属(*Vachellia*)、柽柳属(*Tamarix*)、龙舌兰属(*Agave*)及滨藜属(*Atriplex*)植物等, 揭示了其叶际细菌群落的组成与多样性、时序动态及生物地理分布特征(Finkel et al., 2012; Qvit-Raz et al., 2012; Vorholt, 2012; Coleman-Derr et al., 2016; Fonseca-García et al., 2016; Tahtamouni et al., 2016; Zhang et al., 2026)。然而, 在极端干旱环境中, 现有研究多集中于根际微生物组(王卫霞等, 2010; 李欣玫等, 2018), 对叶际微生物组的系统研究仍较为匮乏。目前尚不清楚在此类极端条件下, 叶际是否仍可作为微生物的有效庇护生境, 以及能否形成结构稳定的叶际微生物群落。

叶际附生细菌直接暴露于外界环境, 其养分主要来源于大气沉降和叶片渗出物; 而内生细菌则定殖于植物组织内部, 营养主要依赖宿主提供(Vorholt,

2012; Bashir et al., 2022)。因此, 细菌群落的多样性在叶片表面与内部的不同生境间存在显著差异(Sanjenbam & Agashe, 2024)。例如, 在糖槭(*Acer saccharum*)中, 叶际附生细菌群落的丰富度指数和Shannon指数均显著高于内生细菌, 这可能源于叶表微环境的异质性与养分可利用性的差异(Wallace et al., 2018; Demarques & Lajoie, 2023), 也可能与内生细菌在定殖过程中受到宿主更为严格的筛选作用有关(Wei et al., 2022)。类似地, 在热带红树林生态系统中, 宿主植物的过滤作用也导致内生与附生细菌群落结构呈现显著差异(Yao et al., 2020)。除内生与附生微生境的影响外, 叶际细菌群落在不同植物物种间同样存在显著差异。研究表明, 热带雨林木本植物的叶际细菌群落结构因宿主种类而异, 这与不同树种在叶片含水量和磷含量等方面的差异密切相关(Kim et al., 2012)。在温带森林和湿地生态系统中, 植物物种的差异导致其叶片功能性状(如叶面积、养分含量和渗透特性等)显著不同, 进而对叶际细菌多样性产生显著影响(Laforest-Lapointe et al., 2017; Griffin et al., 2019)。尽管叶片微生境及植物物种对叶际微生物群落的影响已在森林与湿地生态系统中得到了验证, 但这些规律是否适用于极端干旱的荒漠生态系统仍不明确。因此, 探究极端干旱区叶际内生与附生细菌群落的构建机制, 对于理解微生物群落对环境的适应能力及其生态功能的维持机制具有重要意义。

叶际细菌群落的构建是生物与非生物因子共同作用的结果, 其中宿主植物的叶片功能性状在这一过程中起着关键作用(Vacher et al., 2016; Schlechter et al., 2019)。附生细菌直接暴露于叶表, 其定殖同时受到叶片形态结构、生理代谢特性及分泌物组成等生物因素, 以及温度、湿度和辐射等环境条件的调控; 而内生细菌栖居于植物组织内部, 主要受叶片内部微环境和宿主免疫等选择压力的塑造(Mercado-Blanco, 2015)。叶片微生境的差异导致了两类群落在构建机制上的显著不同, 叶表作为碳源有限的寡营养环境, 加剧了附生细菌对相似资源的竞争强度(Lindow & Brandl, 2003; Griffin & Carson, 2015); 而叶内相对稳定且受保护的环境则可能在一定程度上缓解了内生细菌间的竞争压力(Mercado-Blanco, 2015)。此外, 优先效应作为关键的生态过程, 也通过早期定殖物种对微生境的占据, 影响群落的组成与结构(Alford & Wilbur, 1985; Maignien et al., 2014)。上述机制已在多个生态系统中得到验证。从热带雨林树木叶片的氮、磷含量(Kembel et al., 2014), 到温带森林无梗花栎(*Quercus petraea*)的氮含量(Borruso et al., 2018), 再到地中海地区植物的磷与酚类物质含量(Yadav et al., 2005), 以及高寒草原植物的叶片形态特征(Li Y et al., 2022)和温带草原的叶片养分含量(Bai et al., 2025), 多项研究一致表明, 叶片功能性状是驱动叶际细菌群落组成与多样性的关键因素。尽管植物功能性状对叶际细菌群落多样性的重要作用已在森林、草原等生态系统中得到广泛证实, 然而在极端干旱的荒漠生态系统中, 宿主功能性状是否仍对叶际细菌群落组成与多样性具有显著影响, 目前尚不清楚。

基于生态位理论, 群落结构主要受确定性过程主导。这一过程强调生物间的相互作用(如竞争、捕食与共生)以及非生物环境过滤(如pH、温度、湿度等)共同筛选并决定物种的组成(Chesson, 2000; Hubbell, 2001; Fargione et al., 2003)。与之相反, 中性理论则强调随机性过程的关键作用, 认为生态漂变、扩散限制等随机因素是塑造群落结构的主要动力(Hubbell, 2005; Feng et al., 2018)。当前学界普遍认为, 在自然生态系统中, 确定性过程与随机性过程共同调控着微生物群落的构建, 二者均具有不可忽视的生态学意义(Dini-Andreote et al., 2015)。然而, 这两种过程在不同生境中的相对重要性存在显著差异。例如, Rodríguez-Castro等(2025)研究发现, 热带假寄生泽米铁(*Zamia pseudoparasitica*)的叶际附生细菌群落由确定性过程主导; 而多项针对热带及温带森林与草原的研究则表明, 其叶际附生细菌群落的构建以随机性过程为主(Yan et al., 2022; Li et al., 2024; Li Y et al., 2025)。对于叶片这一特殊生境而言, 内生与附生细菌群落的构建过程可能存在显著不同, 其驱动力差异很可能源于叶片内部与外部在理化特性、微环境波动性及资源可用性上的根本区别(Vacher et al., 2016)。目前, 针对极端干旱区植物叶际细菌群落构建机制的研究多局限于叶片表面的附生群落(Hakobyan et al., 2023; Liu et al., 2023), 而忽视了叶片内部这一独特的生境。因此, 在荒漠生态系统中, 植物叶际的内生与附生细菌群

落究竟分别由确定性过程还是随机性过程主导, 二者构建机制有何不同, 至今尚不明确。

吐鲁番盆地位于亚欧大陆腹地, 属于典型的暖温带极端干旱荒漠气候, 以持续高温、极低空气湿度和强烈蒸发为主要特征, 区域内分布着多种适应干旱胁迫的耐旱植物。中国科学院吐鲁番沙漠植物园坐落于该盆地东南部, 在我国荒漠化防治及全球极端环境植物适应性研究中具有重要地位(Wei et al., 2014)。本研究选取该植物园内6种典型荒漠灌木——梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、白梭梭(*H. persicum*)、头状沙拐枣(*Calligonum caput-medusae*)、泡果沙拐枣(*C. junceum*)、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)与刚毛柽柳(*T. hispida*)为研究对象, 系统解析其叶际细菌群落多样性特征及其驱动机制, 重点探究以下科学问题: (1)叶际细菌群落的多样性是否在不同植物物种间及叶际微生境间存在显著差异? (2)叶片功能性状对内生与附生细菌群落的直接作用及间接路径(通过调控叶片形态)是否存在显著差异? (3)在叶际内生与附生细菌群落的构建过程中, 确定性过程与随机性过程的相对贡献如何? 基于此, 我们提出以下研究假设: (1)叶际细菌群落多样性在不同植物物种之间及叶际微生境之间存在显著差异; (2)相较于确定性过程, 随机性过程在叶际内生与附生细菌群落的构建过程中均起主导作用。本研究旨在揭示极端干旱环境下叶际微生物群落的构建过程, 为理解全球气候变化背景下荒漠生态系统的生物多样性维持机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究在新疆吐鲁番市的中国科学院吐鲁番沙漠植物园开展(40°51′ N, 89°11′ E, −96 m a.s.l)。该植物园位于吐鲁番盆地东南缘的恰特喀勒乡, 占地150 ha。研究区属于暖温带极端干旱荒漠气候, 年均气温13.9℃, 年均降水量16.4 mm, 年均蒸发量3,000 mm。极端最低气温−28℃, 极端最高气温49.6℃, ≥10℃的年平均积温为5,454.5℃, 无霜期265 d。研究区的土壤以原始灰棕漠土为主, 土壤的pH值为8.58 ± 0.06, 含水量为1.04% ± 0.07%, 有机碳含量为5.37 ± 0.48 g/kg, NO_3^--N为13.49 ± 0.45 mg/kg, NH_4^+-N为3.89 ± 0.15 mg/kg, 速效磷为3.89 ± 0.09 mg/kg。该植物园自1972年建园以来, 已收集保存700余种活体荒漠植物, 是极端干旱区重要的荒漠植物种质资源活体库(Liu et al., 2024)。

1.2 样品采集

本研究于2024年5月13日(晴朗天气)在中国科学院吐鲁番沙漠植物园完成叶片样品的采集工作。供试材料为该植物园内生长的6种典型荒漠灌木, 分别隶属于梭梭属(*Haloxylon*)、沙拐枣属(*Calligonum*)和柽柳属(*Tamarix*) 3个属, 具体包括: 梭梭、白梭梭、泡果沙拐枣、头状沙拐枣、多枝柽柳和刚毛柽柳。所选植株在株高、地径和冠幅等形态指标上基本一致。每种灌木设置6株作为生物学重复, 共计36株样本(附录1), 相邻采样植株间距控制在约100 m, 以尽可能减少空间自相关对结果的影响。

采样过程中, 操作人员全程佩戴口罩与无菌乳胶手套, 并定期使用75%乙醇对双手及采样工具进行消毒, 以最大程度降低外源微生物污染。针对每株样本, 分别从其冠层的东、南、西、北及中部5个方位采集健康成熟叶片, 每个方位采集4–5片, 等量混合后组成该单株的复合样品。根据后续分析目标, 用于细菌多样性分析的叶片样品需要立即装入无菌采样袋, 并转移至含冰盒的冷藏箱中低温临时保存; 用于叶片形态、养分及生理指标测定的样品, 则依据相同采样策略另行采集一份, 置于一次性自封袋中单独冷藏保存, 确保各项分析间无交叉干扰。

1.3 叶际细菌洗脱

叶际附生细菌的洗脱与收集在超净工作台(SW-CJ-1FD, 苏州安泰空气技术有限公司)中进行。准确称取5 g叶片样本置于270 mL无菌组织培养瓶, 加入50 mL无菌磷酸盐缓冲液(phosphate buffered saline, PBS), pH值为7.40 ± 0.05; 组成: KH_2PO_4 0.24 g/L, Na_2HPO_4 1.44 g/L, NaCl 8.00 g/L, KCl 2.00 g/L)。将样品置于恒温振荡培养箱(ZHWY-211B, 上海智诚分析仪器有限公司, 上海)中, 在25℃ ± 2℃、200 rpm条件下振荡30 min。随后, 使用双层无菌纱布(孔径100 μm)进行初过滤以去除植物叶片。滤液收集于50 mL无菌离心管, 在4℃、10,000×*g*条件下离心10 min (离心机型号Centrifuge 5810R, Eppendorf)。弃去上清液, 将沉淀转移至1.5 mL无菌

离心管, 所得微生物浑浊液即为后续叶际附生微生物DNA提取的起始材料(Zhang et al., 2024, 2026)。所有离心步骤均采用预冷转子完成。

在完成叶际附生细菌的洗脱与收集后, 对残留于双层无菌纱布上的植物叶片组织进行表面消毒, 以用于内生细菌的分离。具体步骤如下: 将叶片组织转移至一个270 mL无菌组织培养瓶中, 于超净工作台内依次进行如下处理: (1)加入25 mL 75% (v/v)无菌乙醇溶液, 确保组织完全浸没, 于25 ± 2℃条件下静置浸泡3 min, 以去除表面蜡质并初步灭菌, 随后彻底弃去乙醇; (2)立即加入25 mL有效氯浓度为1% (v/v)的无菌次氯酸钠(NaClO)溶液, 在相同温度下浸泡5 min, 以彻底杀灭叶片表面附生微生物, 完毕后彻底弃去次氯酸钠溶液; (3)为去除残留次氯酸钠溶液, 使用25 mL无菌磷酸盐缓冲液对组织进行漂洗, 共3次, 每次浸泡1 min并彻底弃去废液。灭菌程序结束后, 采用培养基验证法对灭菌效果进行检验: 随机抽取部分消毒叶片分别接种于LB培养基, 经培养确认无表面微生物生长后, 将其余灭菌叶片组织作为后续叶际内生细菌DNA提取的起始材料。

1.4 叶际细菌群落基因组DNA提取、扩增与测序

将叶际附生细菌的沉淀重悬液和经表面灭菌且验证无菌的叶片组织作为起始样本, 参照FastDNA® Spin Kit for Soil试剂盒说明书进行样本DNA的提取。为监控实验过程中可能存在的污染, 每批次提取均设置阴性对照, 以无菌水代替样本并同步完成全部操作。提取后的DNA使用1%琼脂糖凝胶电泳进行完整性评估, 并采用NanoDrop 2000紫外分光光度计测定其浓度与纯度。

随后, 采用对植物宿主DNA扩增偏好性较低的特异性引物799F (5′-AACMGGATTAGATACCCKG-3′)和1115R (5′-AGGGTTGCGCTCGTTG-3′), 对细菌16S rRNA基因的V5–V7高变区进行PCR扩增。20 μL反应体系包括: 4 μL 5× TransStart FastPfu缓冲液, 2 μL 2.5 mM dNTPs, 上下游引物各0.8 μL, 0.4 μL TransStart FastPfu DNA聚合酶, 2μL 10 ng/μL模板DNA, 最后以ddH_2O补足至20 μL。扩增程序如下: 95℃预变性3 min; 随后进行35个循环, 包括95℃变性30 s、55℃退火30 s、72℃延伸45 s; 最终72℃延伸10 min, 并于10℃保存。每个样本设3次PCR技术重复, 并同步设置无模板阴性对照, 以排除体系污染。扩增产物经纯化、定量与等量混合后, 在Illumina MiSeq平台上进行双端测序。每个文库单独构建并测序, 未采用多重测序策略, 以避免标签跳跃带来的干扰。数据处理与分析流程如下: (1)使用Trimmomatic v0.33对原始测序读段进行质控过滤, 去除低质量序列; 随后通过Cutadapt 1.9.1识别并去除引物序列, 获得不含引物污染的高质量读段。(2)使用Usearch v10对质控后读段进行组装, 并根据目标片段特征设置长度筛选。针对细菌16S rRNA基因V5–V7区(799F/1115R引物扩增, 预期片段约297 bp), 保留长度为290–310 bp的序列。(3)采用QIIME2 v2020.6中的DADA2方法对质控后数据去噪处理, 默认以总序列数的0.005%作为阈值过滤扩增子序列变体(amplicon sequence variant, ASV)。(4)基于QIIME2平台的q2-feature-classifier插件, 采用朴素贝叶斯分类器, 以SILVA 138 SSU NR99数据库为参考进行物种注释。分析前使用V5–V7特异性引物提取目标区域, 并剔除真核生物与叶绿体来源序列。分类置信度阈值设定为 ≥0.8, 最终获得从门到物种水平的系统分类谱。本研究结果的序列数据已存入GenBank数据库, 登录号为PRJNA1152722。

1.5 叶片功能性状测定

利用叶面积扫描仪(YMJ-C, 浙江托普仪器有限公司, 杭州)测定6种荒漠灌木鲜叶的叶长(blade length, BL)、叶宽(blade width, BW)、周长(blade perimeter, BP)及单叶面积(blade area, BA)。随后, 将鲜叶置于105℃鼓风干燥箱中杀青15 min以终止酶活, 再迅速转移至65℃烘箱中, 连续烘干48–72 h至恒重。基于以上测量结果, 计算比叶面积(specific leaf area, SLA, 叶面积与叶片干重之比)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC, 叶片干重与鲜重之比)、比叶重(leaf mass per area, LMA, 叶片干重与叶面积之比)。

将烘干后的叶片样品经球磨仪研磨, 过0.25 mm筛网备用。采用酶标仪法测定叶片的非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)含量, 分别使用苏州格锐思生物科技有限公司的可溶性糖(soluble sugar, SS)检测试剂盒(货号G0501W)与淀粉(starch, ST)检测试剂盒(货号G0507W), 具体操作严格参照试剂盒说明书进行。叶片次生代谢产物含量

同样通过酶标仪法测定, 分别采用苏州格锐思生物科技有限公司的总酚(total phenolics, Phe)检测试剂盒(货号G0117W)与总黄酮(total flavonoids, Fla)检测试剂盒(货号G0118W), 测定步骤严格遵循说明书要求。叶片全量营养元素测定方法如下: 叶片全碳(leaf total carbon, LTC)和全氮(leaf total nitrogen, LTN)含量使用碳氮分析仪(multi N/C 3100, 德国耶拿分析仪器股份公司)直接测定(Wu et al., 2014); 全磷(leaf total phosphorus, LTP)含量采用高温消解-钼锑抗比色法测定; 全钾(leaf total potassium, LTK)含量经硝酸-过氧化氢消解后, 使用火焰光度计(FP6400, 上海仪电分析仪器有限公司)进行测定(Yue et al., 2017)。

1.6 数据分析

所有统计分析及图形生成均在R 4.4.1环境中完成, 主要依赖vegan、ape、picante、ggplot2等软件包。为评估测序深度是否充分, 绘制稀释曲线。同时, 基于ASV表绘制物种累积曲线, 以验证样本量对物种丰富度的覆盖程度。采用堆叠柱状图在门和科水平展示各样本组细菌群落的组成。

统计分析前, 首先采用Shapiro-Wilk检验对相关数据集进行正态性评估。对于符合正态分布且通过方差齐性检验的数据, 使用单因素方差分析(one-way ANOVA)进行组间比较。对于不满足参数检验假设的数据, 则采用Kruskal-Wallis和Wilcoxon秩和检验。细菌群落的α多样性通过丰富度指数、Chao1指数、Shannon指数和Pielou均匀指数进行评估。β多样性分析基于ASV水平的Bray-Curtis距离矩阵, 通过主坐标分析(principal coordinate analysis, PCoA)进行可视化, 并采用置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)检验组间差异的显著性(置换次数 = 999)。

依据β最近分类群指数(β nearest taxon index, βNTI)和Bray-Curtis相异度的随机性比例(raup-crick metric based on Bray-Crurtis dissimilarity, RCbray)指数, 将群落构建机制定量划分为以下5种过程: 同质选择(βNTI < –2)、同质扩散(|βNTI| < 2且RCbray < –0.95)、生态漂变(|βNTI| < 2且|RCbray| < 0.95)、扩散限制(|βNTI| < 2且RCbray > 0.95)和异质选择(βNTI > 2)。βNTI计算基于β平均最近分类单元距离(β mean nearest taxon distance, βMNTD)。采用picante包(v1.8.2), 利用细菌16S rRNA基因序列构建系统发育树, 并通过cophenetic()函数获取系统发育距离矩阵。随后, 使用picante包(v1.8.2)计算βMNTD, 其零模型通过随机化系统发育树的支长构建, 重复999次。RCbray的计算使用vegan包(v2.6-4), 基于Bray-Curtis相异度矩阵, 零模型采用维持物种出现频率和样本物种丰富度的随机化过程生成, 重复999次。

植物功能性状与细菌群落关联分析, 先通过vegan::envfit()函数筛选与细菌群落分布显著相关($P < 0.05$)的植物功能性状, 并采用方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)进行共线性诊断, 逐步剔除VIF > 5的因子直至所有保留因子VIF ≤ 5。随后, 采用基于ASV水平的冗余分析(redundancy analysis, RDA)可视化关键植物功能性状对群落结构的约束作用, 并通过前向选择(vegan::ordiR2step)确定其最优解释组合。通过变差分解(variance partitioning analysis, VPA)量化植物叶片的形态、养分及生理对细菌群落变异的独立与共同解释率。所有排序模型的显著性均通过Monte Carlo置换检验(置换次数 = 999)进行验证。为探究叶片形态特征、叶片生理化学特性、细菌群落的α多样性与细菌群落结构之间的关系, 使用plspm包构建了偏最小二乘路径模型(partial least squares path modeling, PLS-PM), 以检验本研究提出的理论假设。

2 结果

2.1 荒漠灌木叶际细菌群落的α多样性

本研究对采自中国科学院吐鲁番沙漠植物园的6种荒漠灌木叶际细菌进行高通量测序分析, 结果显示附生细菌的ASV数量显著高于内生细菌($P < 0.05$)。所有样品的稀释曲线在测序深度达30,000条序列时趋于饱和, 表明测序数据量充分, 能够可靠反映叶际细菌群落的真实多样性(附录2)。

叶际内生与附生细菌的优势类群均为变形菌门、厚壁菌门、拟杆菌门和放线菌门, 但其相对丰度存在显著差异(Wilcoxon秩和检验, $P < 0.05$)。内生细菌中上述4个类群的相对丰度分别为49.17%、18.50%、14.23%和13.91%, 而附生细菌中分别为67.70%、23.89%、3.91%和2.06%。两类生境的优势

菌群均包括毛螺旋菌科、丛毛单胞菌科、穆里巴库菌科, 但其相对丰度同样具有显著差异(Wilcoxon秩和检验, $P < 0.05$; 附录3)。内生细菌中三者的丰度分别为11.89%、6.72%和6.47%, 附生细菌中则分别为0.73%、63.83%和1.33%。进一步对细菌ASV (序列数 > 5,000)的分析显示, 其在叶际不同生境间的分布模式存在显著差异(附录4a, b)。附生细菌中高丰度ASV并非随机或均匀分布于各植物物种, 而是表现出明显的物种特异性富集。例如, 隶属于肠球菌属(*Enterococcus*)的ASV250929和ASV167在梭梭与白梭梭的叶片表面显著富集, 而在叶肉组织内部未见显著富集(附录5a, b)。

α多样性分析显示, 叶际细菌群落的α多样性在内生与附生微生境间存在显著差异($P < 0.05$)。具体而言, 附生细菌群落的丰富度指数与Chao1指数显著高于内生细菌($P < 0.05$); 而附生细菌群落的Shannon指数与Pielou均匀度指数则极显著低于内生细菌群落($P < 0.05$; 图1; 附录6)。就宿主植物身份而言, 附生细菌群落的α多样性在植物物种水平及属水平上均存在显著差异($P < 0.001$), 其中刚毛柽柳(柽柳属)叶际细菌群落的α多样性最高; 相反, 内生细菌群落的α多样性在不同植物物种或属间均无显著差异($P > 0.05$; 附录7)。

基于PERMANOVA的群落结构分析进一步表明, 叶际细菌群落组成在内生与附生生境间存在极显著差异($R^2 = 0.40$, $P < 0.001$; 图2a)。在植物宿主身份的影响方面, 叶际附生细菌群落组成在种水平($R^2 = 0.78$, $P < 0.001$)和属水平($R^2 = 0.74$, $P < 0.001$)上均呈极显著差异, 且种水平的解释度更高(图2c, e); 相比之下, 内生细菌群落组成在宿主的种及属水平间均未表现出显著差异($P > 0.05$; 图2b, d; 附录8)。

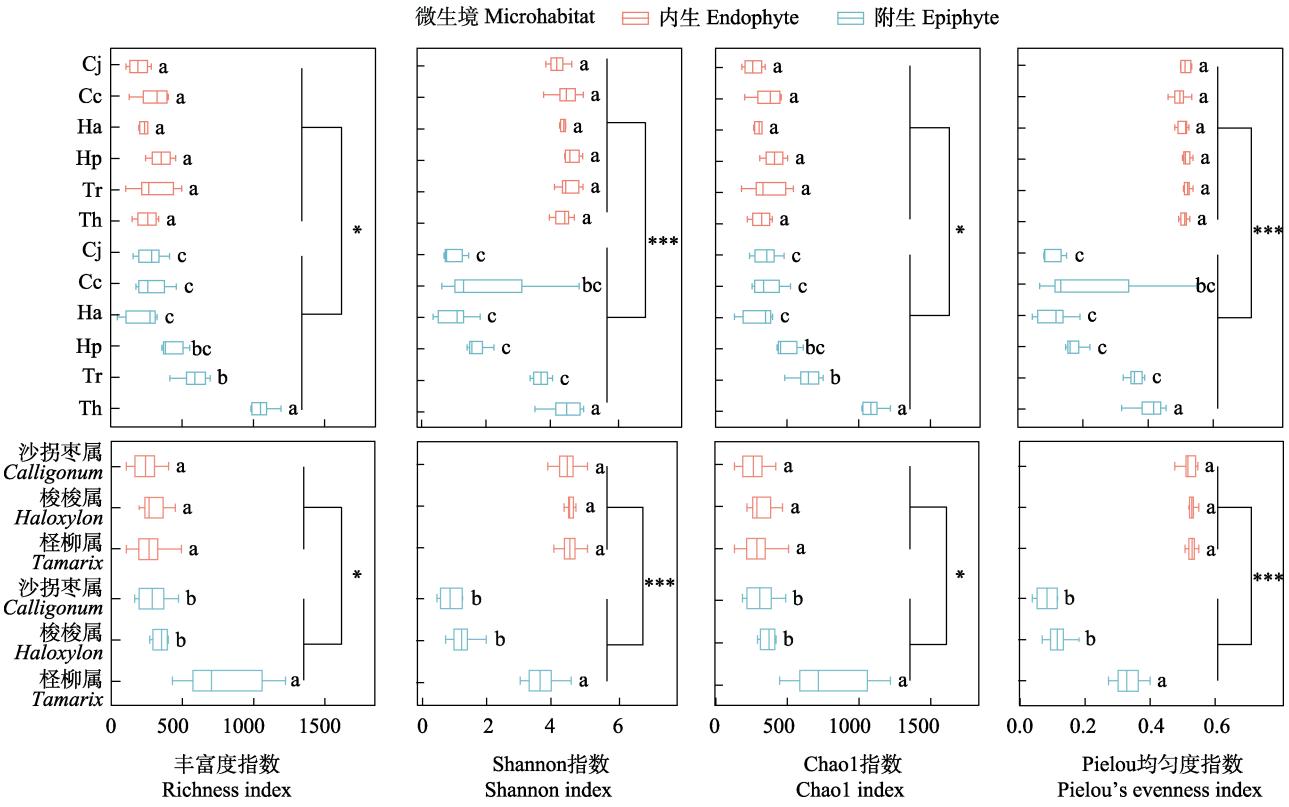


图1　荒漠灌木叶际内生与附生细菌群落α多样性分布特征。Cc: 头状沙拐枣; **Cj**: 泡果沙拐枣; **Ha**: 梭梭; **Hp**: 白梭梭; **Th**: 刚毛柽柳; **Tr**: 多枝柽柳。* ***P* < 0.05**; ** ***P* < 0.01**; *** ***P* < 0.001**。箱线右方小写字母表示经最小显著差数法(LSD)多重比较检验结果, 不同字母表示差异显著。

Fig. 1　Alpha diversity distribution characteristics of phyllosphere endophytic and epiphytic bacterial communities in desert shrubs. Cc, *Calligonum caput-medusae*; Cj, *C. junceum*; Ha, *Haloxylon ammodendron*; Hp, *H. persicum*; Th, *Tamarix hispida*; Tr, *T. ramosissima*. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Lowercase letters beside boxplots denote least significant difference (LSD) multiple comparison results, different letters indicate significant differences.

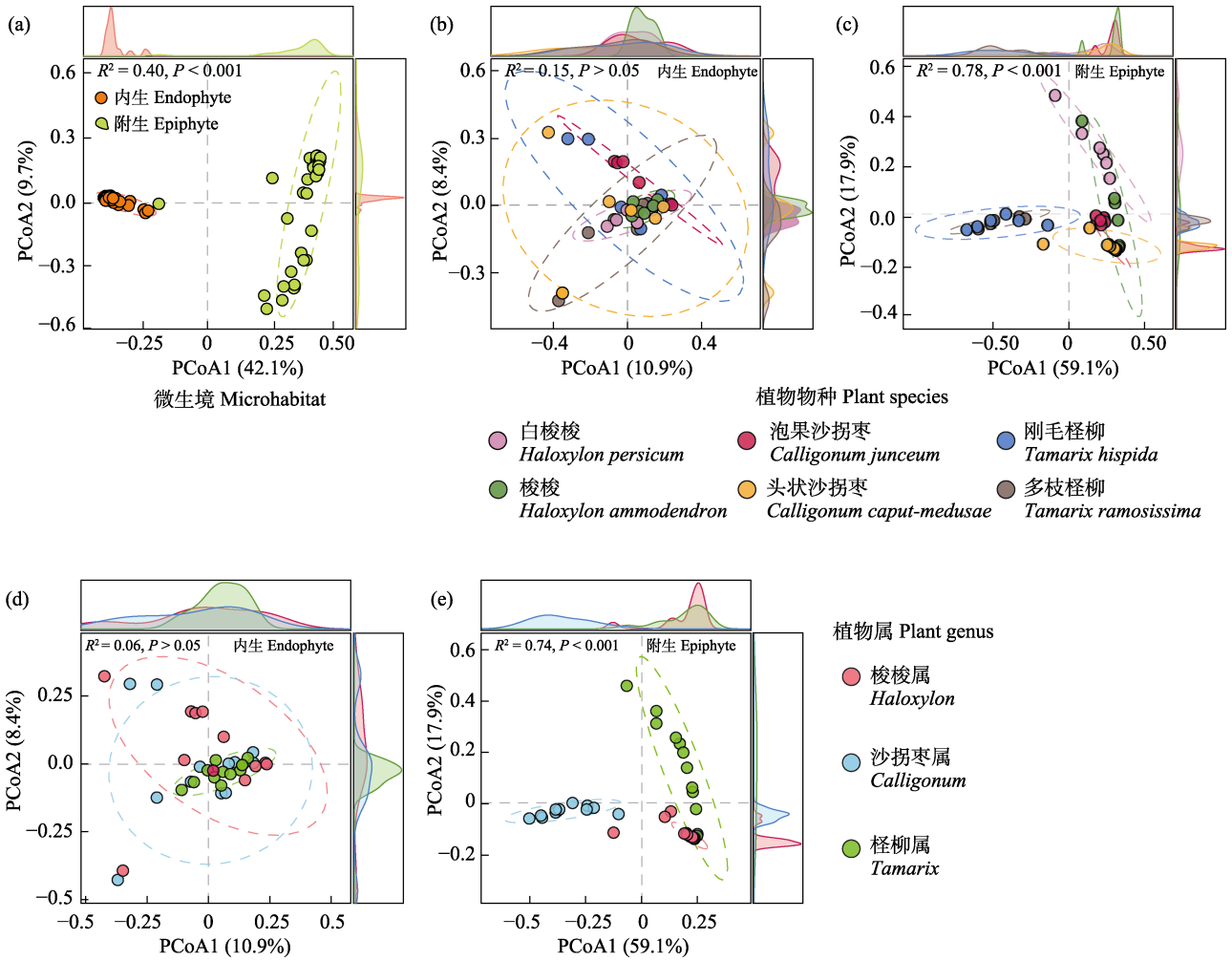


图2　基于Bray-Curtis距离的不同荒漠灌木叶际细菌群落结构主坐标分析(PCoA)。(a)叶片微生境对叶际细菌群落结构的影响; 植物物种身份对叶际内生(b)和附生(c)细菌群落结构的影响; 植物属身份对叶际内生(d)和附生(e)细菌群落结构的影响。图中虚线椭圆表示基于95%置信区间的组内数据分布范围。

Fig. 2　Principal coordinate analysis (PCoA) of phyllosphere bacterial community structure in desert shrubs based on Bray-Curtis distance. (a) Effect of leaf ecological niche on phyllosphere bacterial community structure; Effect of plant species identity on endophytic (b) and epiphytic (c) bacterial community structure; Effect of plant genus identity on endophytic (d) and epiphytic (e) bacterial community structure. The dashed ellipses in the figure represent the distribution range of within-group data based on a 95% confidence interval.

2.2　荒漠灌木叶际细菌群落结构及其影响因素

RDA显示, 叶片功能性状共同解释了叶际附生细菌群落结构变异的62.07%, 其中前两轴分别贡献了50.56%和11.51%。附生细菌群落结构主要受叶片总酚、叶干物质含量、全碳、全磷、可溶性糖、淀粉、比叶重及比叶面积等性状的显著影响(P < 0.05; 图3a; 附录9; 附录10)。相比之下, 叶片功能性状对叶际内生细菌群落结构的解释度较低, 前两轴总解释度为6.59% (第一3.48%, 第二轴3.11%, 且仅叶片总酚、叶干物质含量和可溶性糖的影响达到显著水平(P < 0.05)。

VPA进一步显示, 在叶际内生细菌群落中, 叶片生理特性的独立解释度最高(18.53%), 显著高于叶片形态(13.42%)和叶片养分(0.62%); 而在附生细菌群落中, 叶片形态的独立解释度最高(32.75%), 显著高于叶片生理(6.75%)和叶片养分(0.52%)。三类性状共同解释了附生细菌群落结构变异的62.77%和内生细菌群落变异的43.31% (图3b)。值得注意的是, 所有构建的模型中残差比例均较高, 提示除本研究考虑的叶片功能性状外, 可能还存在其他的生物或非生物因子对叶际细菌群落结构具有重要影响。

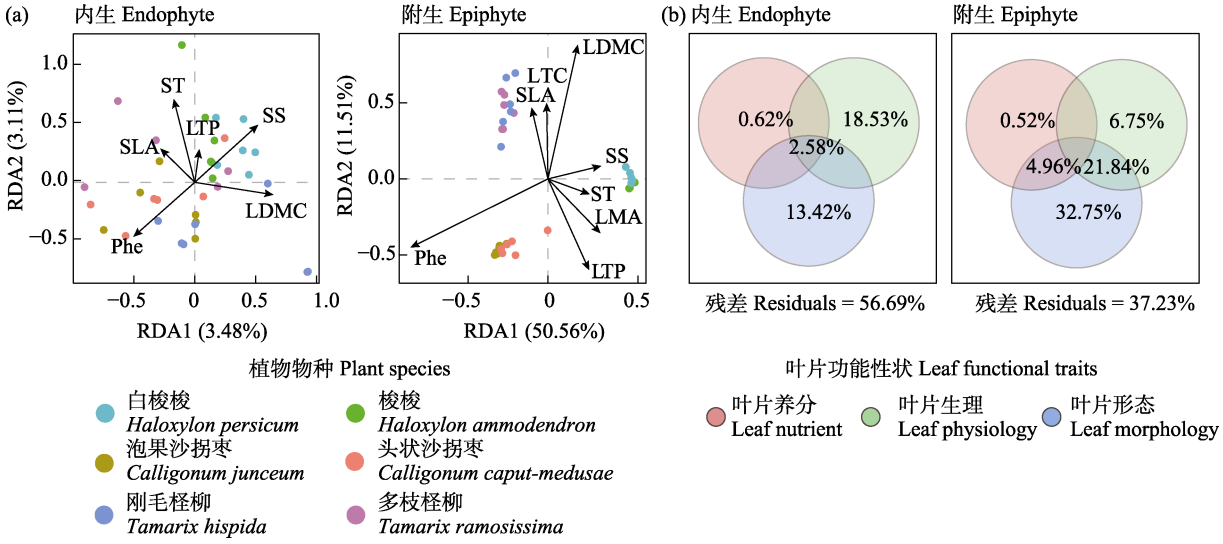


图3　叶片功能性状对荒漠灌木叶际细菌群落结构的影响。(a)冗余分析显示叶际细菌群落与叶片功能性状的关系; (b)变差分解显示叶片功能性状中叶片养分、叶片生理、叶片形态对叶际细菌群落结构变异的解释比例。小于0的值未显示。BW: 叶片宽度; BL: 叶片长度; SLA: 比叶面积; LMA: 比叶重; LDMC: 叶干物质含量; SS: 可溶性糖; ST: 淀粉; Phe: 总酚; Fla: 总黄酮; TNC: 总非结构性碳水化合物; LTP: 叶片总磷; LTC: 叶片总碳。

Fig. 3　Effects of leaf functional traits on phyllosphere bacterial community structure in desert shrubs. (a) Redundancy analysis showing the relationship between phyllosphere bacterial communities and leaf functional traits. (b) Variance partitioning analysis illustrating the independent and shared contributions of leaf nutrient, physiological, and morphological traits to the variation in phyllosphere bacterial community structure. Values < 0 not shown. BW, Blade width; BL, Blade length; SLA, Specific leaf area: LMA, Leaf mass per area; LDMC, Leaf dry matter content; SS, Soluble sugar; ST, Starch; Phe, Total phenols; Fla, Total flavonoids; TNC, Total non-structural carbohydrates; LTP, Leaf total phosphorus; LTC, Leaf total carbon.

PLS-PM阐明了荒漠灌木叶片功能性状与叶际细菌群落α多样性对细菌群落结构的直接与间接影响路径。模型整体拟合优度显示, 内生与附生细菌群落结构模型的拟合值分别为0.47和0.52, 表明模型具有较好的解释力。分析结果表明, 叶片功能性状影响内生与附生细菌群落的路径存在显著差异(图4a, b)。叶片生理化学特性、叶片形态特征和细菌α多样性共同解释了叶际内生细菌群落结构变异的74%以及附生细菌群落结构变异的72%。路径分析显示, 叶片生理化学特性不仅直接显著影响内生与附生细菌的群落结构($P < 0.05$), 还通过调控叶片形态特征间接影响细菌群落的α多样性, 进而作用于群落结构($P < 0.05$)。此外, 叶片生理化学特性也通过叶片形态间接对细菌群落结构产生显著影响, 并通过影响细菌群落的α多样性间接作用于群落结构($P < 0.05$)。总效应分析进一步表明, 叶片生理化学特性对叶际内生细菌群落结构的影响强于附生细菌群落, 而叶片形态特征对附生细菌群落结构的影响则强于内生细菌群落(图4c, d)。

2.3　荒漠灌木叶际内生与附生细菌群落的构建机制

基于βNTI与RCbray指数的分析表明, 叶际内生细菌群落以随机性过程为主导, 其中生态漂变的相对贡献最高(64.00%), 其次为扩散限制(17.00%); 确定性过程(同质选择3.00%, 异质选择6.00%)贡献较低(图5b)。附生细菌群落的构建同样以生态漂变为主(72.00%), 但其同质选择的贡献(8.00%)显著高于内生细菌; 均质化扩散(8.00%)与异质选择(2.00%)的占比较低。总体而言, 两类群落的构建均以随机性过程为主导, 但确定性过程在附生细菌中的作用较内生细菌更强。从各植物物种来看, 无论内生或附生细菌, 其群落构建均以生态漂变为主要过程。内生细菌中, 扩散限制也占有一定比例(0%–53.33%; 附录11)。

βNTI值的分布进一步支持上述结论。例如, 所有植物分组的内生细菌βNTI值主要分布于 ± 2范围内, 未出现明显偏离, 表明其群落构建主要受随机性过程控制。附生细菌中, 植物分组的βNTI值也介于 ± 2之间, 符合随机性主导的特征。Wilcoxon检验显示, 内生与附生细菌群落间的βNTI值存在显著差异($P < 0.05$)。然而, Kruskal-Wallis检验表明, 在内生或附生群落内部, 不同植物物种或属间的βNTI值均无显著差异(附录12)。

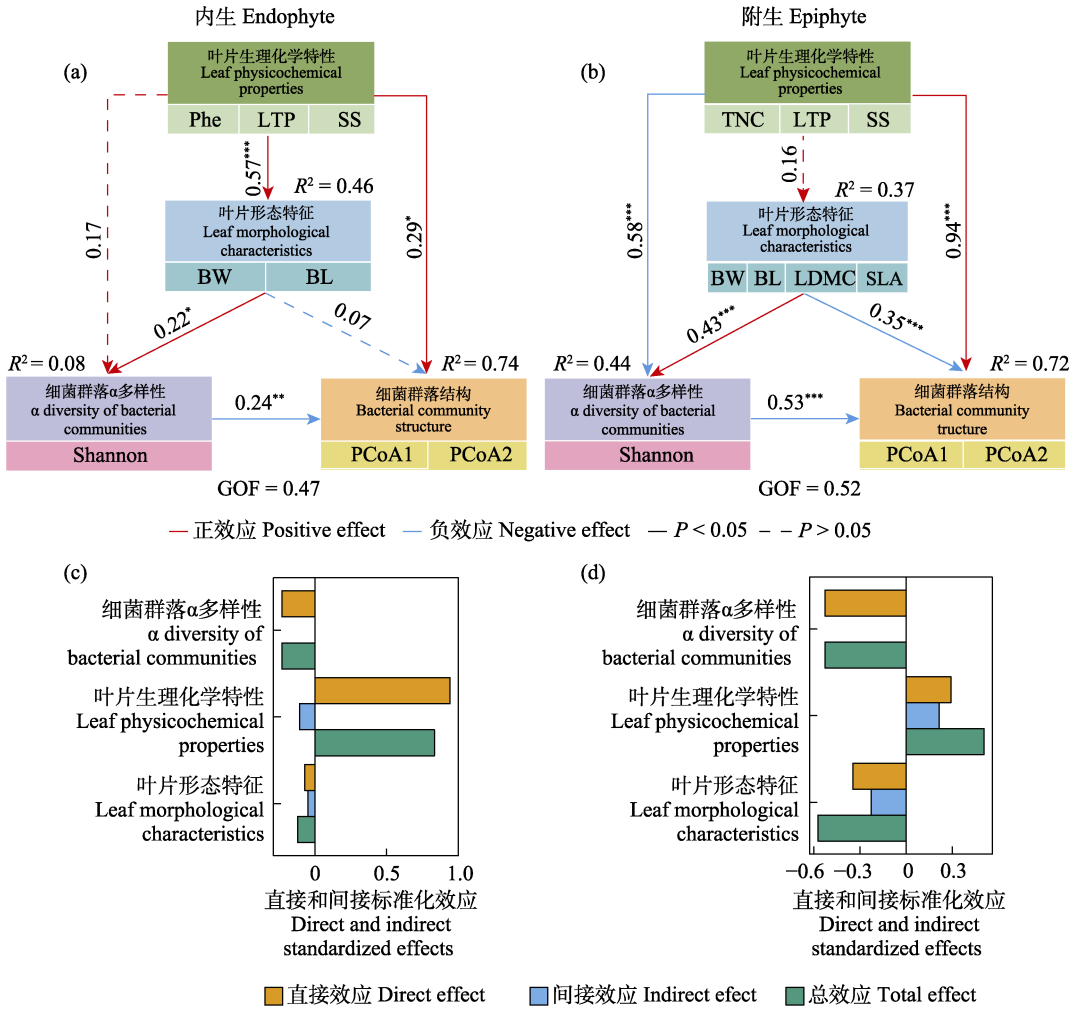


图4　荒漠灌木叶际细菌群落结构变异的主要影响因素。(a)叶际内生细菌群落结构方程模型; (b)叶际附生细菌群落结构方程模型; 箭头旁数值为标准化路径系数, 实线表示显著效应($P < 0.05$), 虚线表示不显著效应($P > 0.05$), 红色和蓝色分别表示正效应和负效应, R^2为变量解释度, GOF为模型拟合优度。(c)各变量对叶际内生细菌群落结构的标准化效应分解; (d)各变量对叶际附生细菌群落结构的标准化效应分解。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$。叶片功能性状对应缩写见图3。

Fig. 4　The key factors influencing the variation of phyllosphere bacterial community structure in desert shrubs. (a) Structural equation model of phyllosphere endophytic bacterial communities; (b) Structural equation model of phyllosphere epiphytic bacterial communities. Values next to arrows are standardized path coefficients. Solid lines indicate significant effects ($P < 0.05$), while dashed lines indicate non-significant effects ($P > 0.05$). Red and blue lines represent positive and negative effects, respectively. R^2 denotes the explained variance of variables, and GOF denotes the goodness of model fit. (c) Decomposition of standardized effects of each variable on the structure of phyllosphere endophytic bacterial communities; (d) Decomposition of standardized effects of each variable on the structure of phyllosphere epiphytic bacterial communities. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. The corresponding abbreviations of leaf functional traits are shown in Fig. 3.

3　讨论

3.1　叶际微生境和宿主植物身份显著影响荒漠灌木叶际细菌群落多样性

叶际是微生物存活的特殊生境, 其群落构建受生境异质性与宿主特性的共同调控。研究表明, 由于养分可利用性、温湿度及物理屏障等微环境差异, 叶际微生物在内生与附生两种微生境中常呈现显著的群落变化(Wei et al., 2022)。在葡萄(*Vitis vinifera*) (Liu & Howell, 2021; Knapp et al., 2021)和苹果(*Malus domestica*) (Abdelfattah et al., 2021)以及橡胶树(*Hevea brasiliensis*)等经济树种(Wei et al., 2022)中, 不同组织部位的微生物组成均表现出明显的生境差异。本研究在荒漠灌木中也发现, 叶际细菌的α多样性($P < 0.05$; 图1)及群落结构($R^2 = 0.40$, $P < 0.001$; 图2a)在叶际微生境间存在显著差异, 进一

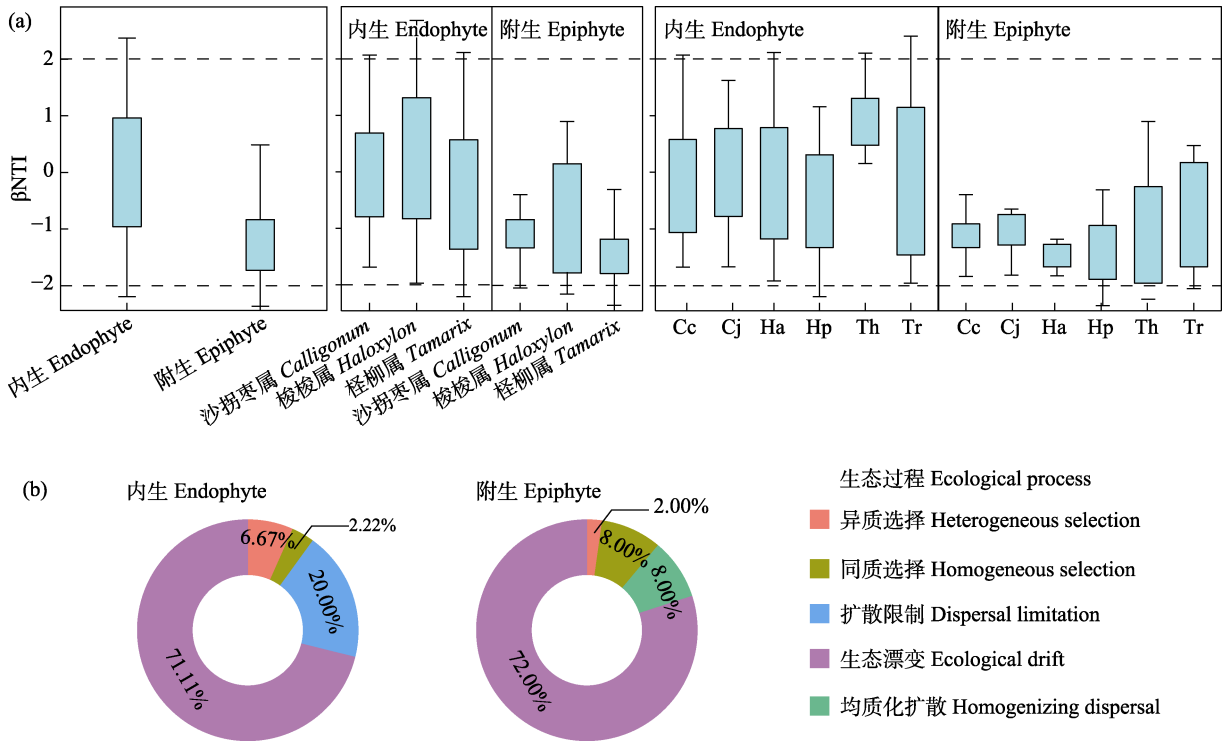


图5　荒漠灌木叶际细菌群落的构建过程。(a)内生、附生细菌群落的β最近分类单元指数(βNTI)值，虚线为阈值|2| (> |2|表示偏确定性过程, < |2|表示偏随机性过程); (b)基于零模型分析的确定性过程(同质选择和异质选择)与随机性过程(均质化扩散、扩散限制和生态漂变)对细菌群落构建的相对影响。缩写含义见图1。

Fig. 5　Assembly processes of phyllosphere bacterial communities in desert shrubs. (a) β-nearest taxon index (βNTI) distributions of endophytic and epiphytic bacterial communities. The dashed lines indicate the |2| threshold, with values > |2| suggesting deterministic assembly and values < |2| indicating stochastic dominance. (b) Relative contributions of deterministic (homogeneous and heterogeneous selection) versus stochastic (homogenizing dispersal, diffusion limitation, and ecological drift) processes to bacterial community assembly, inferred from a zero-model analysis. The meanings of the abbreviations are shown in Fig. 1.

步验证了研究假设。此外，叶际附生细菌群落的多样性与相对丰度均显著高于内生细菌，这与部分木本植物的研究结果一致(Mina et al., 2020)，但与某些草本植物中观察到的趋势不同(Bodenhausen et al., 2013)。这种差异可能与植物功能型(木本vs.草本)在叶片结构、次生代谢物分泌及与微生物互作策略上的区别有关，也可能源于叶表微环境的生境异质性与资源分配差异(Demarquest & Lajoie, 2023)，值得在未来开展系统性比较研究。

除叶际微生境外，宿主植物身份也是驱动叶际微生物群落组成的关键因素(Redford & Fierer, 2009; Zhang et al., 2026)。在红树林生态系统中，植物物种对内生真菌群落结构的影响(R^2 = 0.492, P < 0.001)强于对附生真菌的影响(R^2 = 0.240, P < 0.001)；类似地，亚热带森林中宿主身份解释了叶际内生细菌群落变异的66.91%，而对附生群落的解释度仅为20.53% (Yang et al., 2023)，反映出宿主特异性在筛选内生菌群方面具有更强的作用(Yao et al., 2019)。然而，本研究发现，荒漠灌木附生细菌群落结构受到植物物种身份(R^2 = 0.780, P < 0.001)和属级身份(R^2 = 0.740, P < 0.001)的显著影响，且物种水平的解释度更高，表明宿主系统发育层级对微生物构建具有梯度影响，进一步验证了我们的假设。相对地，内生细菌群落并未表现出对宿主物种及属级身份的显著响应(P > 0.05; 附录8)，这可能是因为内生环境存在较强的生物与非生物过滤作用，仅允许具备细胞壁降解酶、免疫逃避等特定功能性状的细菌类群定殖，从而导致不同宿主间的内生群落趋于同质化(Bashir et al., 2022; Wei et al., 2022)。值得注意的是，本研究结果与Chen等(2024)在亚热带油茶(*Camellia oleifera*)中观察到的“内生细菌对宿主种类的响应强于附生细菌”有所不同，这种差异可能与生态系统水分条件、叶片功能性状等因素有关，具体机制有待进一步阐明。与本研究结果相似，Yao

等(2020)在红树林中也发现植物身份对附生细菌的影响大于对内生细菌, 这可能源于内生细菌更多地受到宿主植物的筛选, 而附生细菌则更多地受到环境因素的影响。

3.2 植物功能性状是影响荒漠灌木叶际细菌群落结构变异的重要因素

植物功能性状是直接影响植物适应度(生长、繁殖与存活)的特征(Violle et al., 2007), 为理解植物与微生物互作提供了关键桥梁。已有研究表明, 植物功能性状对叶际微生物群落的组成与多样性具有显著调控作用(Vacher et al., 2016; Chaudhry et al., 2021)。例如, 在热带森林中, 木本植物的比叶重、叶片氮、磷浓度与细菌群落结构密切相关(Kembel et al., 2014); 在亚热带森林中, 叶际细菌群落受干物质含量、比叶面积及碳、钙、钾等养分浓度的显著影响(Li MJ et al., 2022); 而在温带与北方森林中, 宿主分类特性与功能性状共同驱动细菌群落的更替与专化(Lajoie & Kembel, 2021)。值得注意的是, 相较于矿物质营养, 碳源有效性(如非结构性碳水化合物和酚类化合物)对叶际细菌群落的构建表现出更强的筛选作用(Hunter et al., 2010; Zhang et al., 2024, 2026), 提示植物代谢产物在微生物群落构建中的核心地位。

本研究在极端干旱区进一步验证了植物功能性状对叶际细菌群落的调控机制。RDA结果显示, 内生细菌群落结构主要受叶片总酚、叶干物质含量和可溶性糖的显著影响($P < 0.05$); 而附生细菌群落则受到叶片总酚、叶干物质含量、全碳、全磷、淀粉、比叶重和比叶面积等多性状的共同驱动($P < 0.05$)。VPA进一步显示, 叶片形态、养分和生理性状分别解释了附生细菌群落变异的32.75%、0.52%和6.75%, 以及内生细菌群落变异的13.42%、0.62%和18.53%。这一差异表明, 在荒漠灌木中, 附生细菌群落的构建主要受叶片形态特征的影响, 而内生细菌群落则更依赖于宿主的生理代谢状态。与温带森林系统相比, 本研究中植物性状对叶际细菌群落的解释度显著更高, 反映出在干旱胁迫环境下, 宿主过滤效应可能被进一步强化(Wang et al., 2023)。长期适应高温、干旱与强辐射的荒漠植物, 往往演化出高度特化的叶片性状(如发达的角质层、高含量次生代谢物及结构性碳), 这些特征既限制了资源可利用性, 也增强了物理屏障与化学过滤作用, 从而成为驱动叶际微生物群落构建的关键生态过滤器。

PLS-PM进一步揭示, 植物性状对内生与附生细菌群落的影响路径存在显著差异, 验证了本研究的假设。叶片生理化学特性对内生群落结构具有显著的直接效应, 而对附生群落则通过调控叶片形态与细菌α多样性对细菌群落结构产生间接影响。这表明, 内生菌群的构建更直接依赖于宿主内部的代谢环境, 而附生菌群受到叶表微环境与形态特征共同调控, 呈现出更为复杂的层级调控网络。值得注意的是, 在附生细菌群落中, 叶片生理化学特性通过作用于形态结构进而影响α多样性, 最终作用于细菌群落结构的复合路径十分显著, 说明植物的代谢状态能够间接重塑叶表微生境并调控其微生物组结构。这一发现为理解植物和微生物在干旱环境中的互作机制提供了新的视角。

3.3 随机性过程对荒漠灌木叶际细菌群落构建的相对贡献大于确定性过程

本研究表明, 无论是叶际内生还是附生细菌群落, 其构建过程均以随机性过程为主导, 其中生态漂变在两类群落中均占较高比例, 这一发现与极端干旱环境中微生物群落通常呈现的随机性增强模式一致(张旋等, 2024), 但不同于热带雨林、亚热带森林等生态系统中的确定性过程更为突出的研究结论(Schimann et al., 2023; Yang et al., 2023)。这种差异可能源于荒漠生境水分极度匮乏与温度剧烈波动的环境特征, 显著增强了随机事件对微生物定殖与存活的相对影响(Yan et al., 2022; Pan et al., 2024)。类似地, Li B等(2025)在高寒草原对短缨火绒草(*Leontopodium nanum*)与紫花针茅(*Stipa purpurea*)叶际微生物群落的研究也发现随机性过程占主导。此外, 荒漠灌木叶际微生物群落的整体规模通常较小, 可能进一步放大群落结构的随机波动, 从而提升生态漂变的相对贡献(Chase, 2003; Gilbert & Levine, 2017)。在叶片微尺度上, 微生物之间及微生物与植物宿主间的动态互作、植物对微生物定殖过程的高度异质性响应(Schlechter et al., 2019), 以及叶片表面复杂的微拓扑结构(Yan et al., 2022), 均可能引入不可预测的变异, 增加随机性在群落构建中的权重。同时, 细菌通过生物气溶胶

(Bulgarelli et al., 2013)、降雨与雨滴飞溅(Leibold et al., 2004)或植食性昆虫与动物介导的传播(Vacher et al., 2016, 2021)等途径进入叶际的过程本身也具有较强随机性, 进一步强化了随机性过程在群落构建中的作用。

除生态漂变外, 内生细菌群落还表现出显著的扩散限制(贡献率为17%)。这表明, 尽管部分细菌类群具备适应叶内微环境的能力, 但其定殖于叶片内部的机会受到严格限制。内生定殖通常依赖于气孔、水孔或伤口等特定通道, 而气孔的开闭受到保卫细胞的精密调控(Melotto et al., 2008; Bashir et al., 2022), 形成一道动态的物理屏障。此外, 叶肉组织中细胞壁的结构与化学成分也对细菌的侵入与迁移构成天然阻碍(Li Y et al., 2022)。这些因素共同导致内生细菌群落比附生细菌群落更容易受到空间隔离与扩散限制的影响, 从而在构建过程中表现出更明显的扩散限制。综上, 在极端干旱的荒漠生态系统中, 随机性过程(尤其是生态漂变)是驱动叶际细菌群落构建的主导力量, 而扩散限制则在内生细菌群落的构建中扮演了不可忽视的角色。这一认识为理解干旱环境下植物–微生物互作的生态与进化动态提供了新的理论视角。

4 结论

本研究通过系统比较中国科学院吐鲁番沙漠植物园6种典型荒漠灌木叶际内生与附生细菌群落, 发现宿主物种身份对附生细菌群落组成具有显著影响, 而对内生细菌群落作用不显著, 揭示了微生境过滤在叶际微生物构建中的重要作用; 叶片形态是附生细菌群落变异的主要驱动力, 叶片生理特性则是内生细菌群落的关键调控因素, 体现出外部物理结构与内部化学环境的不同过滤效应; 随机性过程(尤其是生态漂变)在两类群落构建中均占主导, 与极端干旱环境下生物互作弱化、环境波动增强的生态预期相符。该研究在群落生态学框架下整合了生态位与中性理论, 系统阐明了极端干旱区荒漠灌木叶际细菌的多样性维持与构建机制, 为理解全球干旱背景下植物–微生物互作及生物多样性维持提供了重要理论依据。

参考文献

Abdelfattah A, Freilich S, Bartuv R, Zhimo VY, Kumar A, Biasi A, Salim S, Feygenberg O, Burchard E, Dardick C, Liu J, Khan A, Ellouze W, Ali S, Spadaro D, Torres R, Teixido N, Ozkaya O, Buehlmann A, Vero S, Mondino P, Berg G, Wisniewski M, Droby S (2021) Global analysis of the apple fruit microbiome: Are all apples the same? Environmental Microbiology, 23, 6038–6055.

Alford RA, Wilbur HM (1985) Priority effects in experimental pond communities: Competition between *Bufo* and *Rana*. Ecology, 66, 1097–1105.

Bai L, Wen YZ, Han GD, Tang JL, Xu ZW, Wang ZW, Jiang L, Ren HY (2025) Long-term climate warming and nitrogen deposition increase leaf epiphytic and endophytic bacterial diversity. Journal of Integrative Plant Biology, 67, 2430–2445.

Bashir I, War AF, Rafiq I, Reshi ZA, Rashid I, Shouche YS (2022) Phyllosphere microbiome: Diversity and functions. Microbiological Research, 254, 126888.

Bodenhausen N, Horton MW, Bergelson J (2013) Bacterial communities associated with the leaves and the roots of *Arabidopsis thaliana*. PLoS ONE, 8, e56329.

Borruso L, Wellstein C, Bani A, Casagrande Bacchiocchi S, Margoni A, Tonin R, Zerbe S, Brusetti L (2018) Temporal shifts in endophyte bacterial community composition of sessile oak (*Quercus petraea*) are linked to foliar nitrogen, stomatal length, and herbivory. PeerJ, 6, e5769.

Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, van Themaat EVL, Schulze-Lefert P (2013) Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. Annual Review of Plant Biology, 64, 807–838.

Canto A, Herrera CM (2012) Micro-organisms behind the pollination scenes: Microbial imprint on floral nectar sugar variation in a tropical plant community. Annals of Botany, 110, 1173–1183.

Chase JM (2003) Community assembly: When should history matter? Oecologia, 136, 489–498.

Chaudhry V, Runge P, Sengupta P, Doehlemann G, Parker JE, Kemen E (2021) Shaping the leaf microbiota: Plant–microbe–microbe interactions. Journal of Experimental Botany, 72, 36–56.

Chen DQ, Yang JJ, Wang SF, Lan SR, Wang YL, Liu ZJ, Qian X (2025) Comparative analysis of community composition and network structure between phyllosphere endophytic and epiphytic fungal communities of *Mussaenda pubescens*. Microbiology Spectrum, 13, e01019–e01024.

Chen T, Nomura K, Wang XL, Sohrabi R, Xu J, Yao LY, Paasch BC, Ma L, Kremer J, Cheng YT, Zhang L, Wang N, Wang ET, Xin XF, He SY (2020) A plant genetic network for preventing dysbiosis in the phyllosphere. Nature, 580, 653–657.

Chen XL, Li LL, He YH (2024) Epiphytic and endophytic bacteria on *Camellia oleifera* phyllosphere: Exploring region and cultivar effect. BMC Ecology and Evolution, 24, 62.

Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species

diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 31, 343–366.

Coleman-Derr D, Desgarennes D, Fonseca-García C, Gross S, Clingenpeel S, Woyke T, North G, Visel A, Partida-Martinez LP, Tringe SG (2016) Plant compartment and biogeography affect microbiome composition in cultivated and native *Agave* species. New Phytologist, 209, 798–811.

Demarquest G, Lajoie G (2023) Bacterial endophytes of sugar maple leaves vary more idiosyncratically than epiphytes across a large geographic area. FEMS Microbiology Ecology, 99, fiad079.

Dini-Andreote F, Stegen JC, van Elsas JD, Salles JF (2015) Disentangling mechanisms that mediate the balance between stochastic and deterministic processes in microbial succession. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 112, e1326–e1332.

Fargione J, Brown CS, Tilman D (2003) Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 100, 8916–8920.

Feng YZ, Chen RR, Stegen JC, Guo ZY, Zhang JW, Li ZP, Lin XG (2018) Two key features influencing community assembly processes at regional scale: Initial state and degree of change in environmental conditions. Molecular Ecology, 27, 5238–5251.

Finkel OM, Burch AY, Elad T, Huse SM, Lindow SE, Post AF, Belkin S (2012) Distance-decay relationships partially determine diversity patterns of phyllosphere bacteria on tamrix trees across the Sonoran Desert. Applied and Environmental Microbiology, 78, 6187–6193.

Fonseca-García C, Coleman-Derr D, Garrido E, Visel A, Tringe SG, Partida-Martínez LP (2016) The Cacti microbiome: Interplay between habitat-filtering and host-specificity. Frontiers in Microbiology, 7, 150.

Gilbert B, Levine JM (2017) Ecological drift and the distribution of species diversity. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 284, 20170507.

Griffin EA, Carson WP (2015) The ecology and natural history of foliar bacteria with a focus on tropical forests and agroecosystems. The Botanical Review, 81, 105–149.

Griffin EA, Harrison JG, Kembel SW, Carrell AA, Wright SJ, Carson WP (2019) Plant host identity and soil macronutrients explain little variation in sapling endophyte community composition: Is disturbance an alternative explanation? Journal of Ecology, 107, 1876–1889.

Hakobyan A, Velte S, Sickel W, Quandt D, Stoll A, Knief C (2023) *Tillandsia landbeckii* phyllosphere and laimosphere as refugia for bacterial life in a hyperarid desert environment. Microbiome, 11, 246.

Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. In: Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton.

Hubbell SP (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. Functional Ecology, 19, 166–172.

Hunter PJ, Hand P, Pink D, Whipps JM, Bending GD (2010) Both leaf properties and microbe-microbe interactions influence within-species variation in bacterial population diversity and structure in the lettuce (*Lactuca* species) phyllosphere. Applied and Environmental Microbiology, 76, 8117–8125.

Kembel SW, O'Connor TK, Arnold HK, Hubbell SP, Wright SJ, Green JL (2014) Relationships between phyllosphere bacterial communities and plant functional traits in a neotropical forest. Proceedings of the National Academy, USA, 111, 13715–13720.

Kim M, Singh D, Lai-Hoe A, Go R, Abdul Rahim R, Ainuddin AN, Chun J, Adams JM (2012) Distinctive phyllosphere bacterial communities in tropical trees. Microbial Ecology, 63, 674–681.

Knapp DG, Lázár A, Molnár A, Vajna B, Karácsony Z, Váczy KZ, Kovács GM (2021) Above-ground parts of white grapevine *Vitis vinifera* cv. Furmint share core members of the fungal microbiome. Environmental Microbiology Reports, 13, 509–520.

Laforest-Lapointe I, Paquette A, Messier C, Kembel SW (2017) Leaf bacterial diversity mediates plant diversity and ecosystem function relationships. Nature, 546, 145–147.

Lajoie G, Kembel SW (2021) Host neighborhood shapes bacterial community assembly and specialization on tree species across a latitudinal gradient. Ecological Monographs, 91, e01443.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters, 7, 601–613.

Li B, Fu MY, Jin GZ, Liu ZL (2025) Rare bacterial subcommunity drives nutrient cycling in phyllosphere habitat of evergreen conifers. Microbiology Spectrum, 13, e00518–e00525.

Li MJ, Hong L, Ye WH, Wang ZM, Shen H (2022) Phyllosphere bacterial and fungal communities vary with host species identity, plant traits and seasonality in a subtropical forest. Environmental Microbiome, 17, 29.

Li XM, Zuo YL, Xue ZK, Zhang LL, Zhao LL, He XL (2018) Characteristics of microbial community structure in rhizosphere soil of different desert plants. Acta Ecologica Sinica, 38, 2855–2863. (in Chinese with English abstract) [李欣玫, 左易灵, 薛子可, 张琳琳, 赵丽莉, 贺学礼 (2018) 不同荒漠植物根际土壤微生物群落结构特征. 生态学报, 38, 2855–2863.]

Li Y, Pan JX, Zhang RY, Wang JS, Tian DS, Niu SL (2022) Environmental factors, bacterial interactions and plant traits jointly regulate epiphytic bacterial community composition of two alpine grassland species. Science of the Total

Environment, 836, 155665.
Li Y, Wang JS, Pan JX, Zhang RY, Zhou B, Niu SL (2025) Divergent assembly processes of phyllosphere and rhizosphere microbial communities along environmental gradient. Plant, Cell & Environment, 48, 1380–1392.
Li YS, Jin L, Wu MH, Wang B, Qu N, Zhou HZ, Chen T, Liu GX, Yue M, Zhang GS (2024) Forest management positively reshapes the phyllosphere bacterial community and improves community stability. Environment International, 186, 108611.
Lindow SE, Brandl MT (2003) Microbiology of the phyllosphere. Applied and Environmental Microbiology, 69, 1875–1883.
Liu D, Howell K (2021) Community succession of the grapevine fungal microbiome in the annual growth cycle. Environmental Microbiology, 23, 1842–1857.
Liu HW, MacDonald CA, Cook J, Anderson IC, Singh BK (2019) An ecological loop: Host microbiomes across multitrophic interactions. Trends in Ecology & Evolution, 34, 1118–1130.
Liu JQ, Sun X, Zuo YL, Hu QN, He XL (2023) Plant species shape the bacterial communities on the phyllosphere in a hyper-arid desert. Microbiological Research, 269, 127314.
Liu JY, Zhang XL, Jin XY, Wang MT, Zhang YY, Wang XY (2024) Nutrient allocation patterns in different aboveground organs at different reproductive stages of four introduced *Calligonum* species in a common garden in northwestern China. Frontiers in Plant Science, 15, 1504216.
Maignien L, DeForce EA, Chafee ME, Eren AM, Simmons SL (2014) Ecological succession and stochastic variation in the assembly of *Arabidopsis thaliana* phyllosphere communities. mBio, 5, e00682–e00613.
Melotto M, Underwood W, He SY (2008) Role of stomata in plant innate immunity and foliar bacterial diseases. Annual Review of Phytopathology, 46, 101–122.
Mercado-Blanco J (2015) Life of microbes inside the plant. In: Principles of Plant–Microbe Interactions (ed. Lugtenberg B), pp. 25–32. Springer International Publishing, Cham.
Mina D, Pereira JA, Lino-Neto T, Baptista P (2020) Epiphytic and endophytic bacteria on olive tree phyllosphere: Exploring tissue and cultivar effect. Microbial Ecology, 80, 145–157.
Pan YS, Liu BH, Zhang WY, Zhuang S, Wang HZ, Chen JY, Xiao L, Li YZ, Han DF (2024) Drought-induced assembly of rhizosphere mycobiomes shows beneficial effects on plant growth. mSystems, 9, e00354–e00324.
Qvit-Raz N, Finkel OM, Al-Deeb TM, Malkawi HI, Hindiyeh MY, Jurkevitch E, Belkin S (2012) Biogeographical diversity of leaf-associated microbial communities from salt-secreting *Tamarix* trees of the Dead Sea region. Research in Microbiology, 163, 142–150.
Redford AJ, Fierer N (2009) Bacterial succession on the leaf surface: A novel system for studying successional dynamics. Microbial Ecology, 58, 189–198.
Rodríguez-Castro L, Sierra AM, Villarreal Aguilar JC, Saltonstall K (2025) Spatial and seasonal analysis of phyllosphere bacterial communities of the epiphytic gymnosperm *Zamia pseudoparasitica*. Applied Biosciences, 4, 35.
Sanjenbam P, Agashe D (2024) Divergence and convergence in epiphytic and endophytic phyllosphere bacterial communities of rice landraces. mSphere, 9, e00765–e00724.
Schimann H, Vacher C, Coste S, Louisanna E, Fort T, Zinger L (2023) Determinants of the vertical distribution of the phyllosphere differ between microbial groups and the epi and endosphere in a tropical forest. Phytobiomes Journal, 7, 312–323.
Schlechter RO, Miebach M, Remus-Emsermann MNP (2019) Driving factors of epiphytic bacterial communities: A review. Journal of Advanced Research, 19, 57–65.
Tahtamouni ME, Khresat S, Lucero M, Sigala J, Unc A (2016) Diversity of endophytes across the soil–plant continuum for *Atriplex* spp. in arid environments. Journal of Arid Land, 8, 241–253.
Truchado P, Gil MI, Reboleiro P, Rodelas B, Allende A (2017) Impact of solar radiation exposure on phyllosphere bacterial community of red-pigmented baby leaf lettuce. Food Microbiology, 66, 77–85.
Vacher C, Castagneyrol B, Jousselin E, Schimann H (2021) Trees and insects have microbiomes: Consequences for forest health and management. Current Forestry Reports, 7, 81–96.
Vacher C, Hampe A, Porté AJ, Sauer U, Compant S, Morris CE (2016) The phyllosphere: Microbial jungle at the plant–climate interface. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 47, 1–24.
Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! Oikos, 116, 882–892.
Vorholt JA (2012) Microbial life in the phyllosphere. Nature Reviews Microbiology, 10, 828–840.
Wallace J, Laforest-Lapointe I, Kembel SW (2018) Variation in the leaf and root microbiome of sugar maple (*Acer saccharum*) at an elevational range limit. PeerJ, 6, e5293.
Wang WX, Luo M, Pan CD (2010) Microorganisms and its biological activity in rhizospheric soil around desert plants at the lower reaches of Tarim River, Xinjiang, China. Journal of Desert Research, 30, 571–576. (in Chinese with English abstract) [王卫霞, 罗明, 潘存德 (2010) 塔里木河下游几种荒漠植物根际土壤微生物及其活性. 中国沙漠, 30, 571–576.]
Wang ZH, Jiang Y, Zhang MH, Chu CJ, Chen YF, Fang S, Jin GZ, Jiang MX, Lian JY, Li YP, Liu Y, Ma KP, Mi XC, Qiao XJ, Wang XH, Wang XG, Xu H, Ye WH, Zhu L, Zhu Y, He FL, Kembel SW (2023) Diversity and biogeography of plant phyllosphere bacteria are governed by latitude-dependent

mechanisms. New Phytologist, 240, 1534–1547.

Wei S, Zhao YF, Pan BR, Yin LK, Liu RX (2014) Phenological behaviour of desert plants in response to temperature change: A case study from Turpan Eremophytes Botanical Garden, Northwest China. Pakistan Journal of Botany, 46, 1601–1609.

Wei YQ, Lan GY, Wu ZX, Chen BQ, Quan F, Li MM, Sun SQ, Du HN (2022) Phyllosphere fungal communities of rubber trees exhibited biogeographical patterns, but not bacteria. Environmental Microbiology, 24, 3777–3790.

Wu TG, Wang GG, Wu QT, Cheng XR, Yu MK, Wang W, Yu XB (2014) Patterns of leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry among *Quercus acutissima* provenances across China. Ecological Complexity, 17, 32–39.

Yadav RKP, Karamanoli K, Vokou D (2005) Bacterial colonization of the phyllosphere of Mediterranean perennial species as influenced by leaf structural and chemical features. Microbial Ecology, 50, 185–196.

Yan K, Han WH, Zhu QL, Li CR, Dong Z, Wang YP (2022) Leaf surface microtopography shaping the bacterial community in the phyllosphere: Evidence from 11 tree species. Microbiological Research, 254, 126897.

Yan ZZ, Chen QL, Li CY, Thi Nguyen BA, He JZ, Hu HW (2022) Contrasting ecological processes shape the *Eucalyptus* phyllosphere bacterial and fungal community assemblies. Journal of Sustainable Agriculture and Environment, 1, 73–83.

Yang X, Wang PD, Xiao BW, Xu QN, Guo Q, Li SP, Guo LL, Deng MF, Lu JB, Liu LL, Ma KP, Schmid B, Jiang L (2023) Different assembly mechanisms of leaf epiphytic and endophytic bacterial communities underlie their higher diversity in more diverse forests. Journal of Ecology, 111, 970–981.

Yao H, Sun X, He C, Li XC, Guo LD (2020) Host identity is more important in structuring bacterial epiphytes than endophytes in a tropical mangrove forest. FEMS Microbiology Ecology, 96, fiaa038.

Yao H, Sun X, He C, Maitra P, Li XC, Guo LD (2019) Phyllosphere epiphytic and endophytic fungal community and network structures differ in a tropical mangrove ecosystem. Microbiome, 7, 57.

Yue K, Fornara DA, Yang WQ, Peng Y, Li ZJ, Wu FZ, Peng CH (2017) Effects of three global change drivers on terrestrial C : N : P stoichiometry: A global synthesis. Global Change Biology, 23, 2450–2463.

Zhang J, Zhang YM, Zhang Q (2024) Host plant traits play a crucial role in shaping the composition of epiphytic microbiota in the arid desert, Northwest China. Journal of Arid Land, 16, 699–724.

Zhang J, Zhou XB, Rong XY, Yin BF, Zhang L, Zhang YM (2026) Host phylogeny and traits shape the composition and network structure of the phyllosphere microbial communities in temperate desert plants. Microbiological Research, 302, 128355.

Zhang X, Xu Y, Yang YC, Zhao YL, Men ZH, Wang YL (2024) The diversity and assembly mechanism of phyllosphere fungal communities in the relict plant *Helianthemum songaricum*. Biodiversity Science, 32, 23384. (in Chinese with English abstract) [张旋, 徐颖, 杨颜慈, 赵艳玲, 门中华, 王永龙 (2024) 孑遗植物半日花叶际真菌群落的多样性与构建机制. 生物多样性, 32, 23384.]

(责任编委: 东秀珠　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025485

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (4): 25330, pages 1–14
doi: 10.17520/biods.2025330
cstr: 32101.14.biods.2025330

•研究报告•

生物多样性风险对企业财务绩效的影响：来自中国上市公司的证据

李伯尧[1], 盛天成[2], 幸小云[2*]

1. 中国政法大学商学院, 北京 100088; 2. 北京林业大学经济管理学院, 北京 100083

摘要: 中国作为兼具生态压力与快速发展的新兴经济体, 关于生物多样性风险如何影响企业财务绩效的实证证据仍较为有限。基于2007–2022年中国A股上市公司的面板数据, 本文采用生物多样性风险暴露指数和生物多样性关注指数量化企业层面的风险敞口, 系统检验生物多样性风险对企业资产回报率(ROA)的影响。研究发现, 生物多样性风险显著降低企业财务绩效, 表明生物多样性风险会通过推升合规成本和资源再配置压力侵蚀企业盈利能力。这一负向影响具有显著异质性: 在地理维度上, 市场化程度高、环境规制刚性高的东部地区的风险抑制效应显著强于政策缓冲空间较大的中西部地区; 在所有制维度上, 非国有企业的财务脆弱性显著高于国有企业; 在行业维度上, 生物多样性风险影响和企业应对方式存在明显差异。同时, 绿色产品创新在生物多样性风险与企业财务绩效之间发挥中介作用, 短期内可能因创新投入增加而加重财务压力。本研究在中国情境下为生物多样性风险影响企业基本面提供了微观证据, 并揭示了其在地理、所有制和行业维度上的异质性, 为协调生态文明建设目标与企业可持续发展、完善差异化环境规制和创新激励机制提供了经验依据。

关键词: 生物多样性风险; 企业财务绩效; 环境规制; 绿色创新; 异质性

李伯尧, 盛天成, 幸小云 (2026) 生物多样性风险对企业财务绩效的影响: 来自中国上市公司的证据. 生物多样性, 34, 25330. doi: 10.17520/biods.2025330; cstr: 32101.14.biods.2025330.
Li BY, Sheng TC, Xing XY (2026) Impact of biodiversity risk on corporate financial performance: Evidence from listed companies in China. Biodiversity Science, 34, 25330. doi: 10.17520/biods.2025330; cstr: 32101.14.biods.2025330.

Impact of biodiversity risk on corporate financial performance: Evidence from listed companies in China

Boyao Li[1], Tiancheng Sheng[2], Xiaoyun Xing[2*]

1 *Business School, China University of Political Science and Law, Beijing 100088, China*
2 *School of Economics and Management, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*

ABSTRACT

Aims: As an emerging economy facing both ecological pressure and rapid development, China has limited empirical evidence on how biodiversity risk affects corporate financial performance.

Methods: Using panel data for Chinese A-share listed companies from 2007 to 2022, this study employed the Biodiversity Exposure Index and the Biodiversity Concern Index to quantify corporate-level risk exposure, and systematically examined the impact of biodiversity risks on corporate return on assets.

Results: Biodiversity risks significantly reduced corporate financial performance, highlighting the transmission mechanism through which biodiversity risks erode profitability by increasing compliance costs and resource reallocation pressures. This negative impact exhibited significant heterogeneity. Geographically, in the eastern regions with high marketization levels and stringent environmental regulations, the risk suppression effect was significantly stronger than in the central and western regions with greater policy buffer space. In terms of ownership structure, non-state-owned enterprises, constrained by financing limitations and weaker policy support, exhibited significantly

收稿日期 Received: 2025-08-18; 接受日期 Accepted: 2026-03-17
基金项目: 中国政法大学青年教师学术创新团队支持计划(25CXTD04)和国家自然科学基金(72473009) Supported by the Program for Young Innovative Research Team in China University of Political Science and Law (25CXTD04), and the National Nature Science Foundation of China (72473009)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xyxing@bjfu.edu.cn

higher financial vulnerability than state-owned enterprises. In terms of industry, the impacts of biodiversity risks and corporate response strategies exhibited significant differences. Additionally, product innovation played a mediating role between biodiversity risk and corporate financial performance, potentially exacerbating financial pressure in the short term due to increased innovation investments. This study provides micro□level evidence of biodiversity risk impacts on corporate fundamentals in the Chinese context.

Conclusions: The findings reveal the geographical, ownership structure, and industry heterogeneity of these effects. This study offers critical insights for aligning ecological civilization goals with corporate sustainability and provides important implications for refining differentiated environmental regulatory policies and innovative incentive mechanisms. Policies should incorporate biodiversity risks into national planning, adopt differentiated measures, and offset short-term costs by supporting green innovation.

Key words: biodiversity risk; corporate financial performance; environmental regulation; green innovation; heterogeneity

生物多样性风险是指与生物多样性丧失相关的经济活动和资产价值所面临的物理风险与监管风险。全球人口膨胀和社会经济发展引起的土地利用变化、自然资源开采、环境污染等加剧了生物多样性丧失。生物多样性丧失也反作用于经济发展, 对经济稳定健康发展带来了严重影响。世界银行指出, 按照当前发展轨迹, 部分国家实际GDP年均可能缩水10%, 到2030年全球损失或将高达2.3% (Johnson et al., 2021)。中国既是全球第二大经济体, 也是生物多样性热点地区。党的十八大以来, 生态文明建设从理念到实践已发生转折性变化, 生态环境质量持续改善, 生物多样性保护力度不断增强。在此背景下, 中国面临提升生态系统多样性、稳定性和持续性以及推动经济高质量发展的双重压力, 而企业在生物多样性保护和经济社会转型中发挥至关重要的作用。

目前, 关于生物多样性风险和企业绩效的研究仍然较少, 尚未形成系统的研究体系。生物多样性风险可通过触发监管收紧(Giglio et al., 2023)、侵蚀自然资本禀赋(Bastien-Olvera & Moore, 2021)和加剧利益相关者压力(Houdet et al., 2012)影响企业经济活动与资产价值。这些研究大多根植于自然资源理论(Barney, 1991; Hart, 1995), 强调环境管理能力与竞争优势之间的关系, 并指出自然资本损耗会迫使企业增加人造资本投入, 从而推升生产成本(Bastien-Olvera & Moore, 2021)。尽管披露实践在短期内可能提升财务绩效(Elsayed, 2023), 但多数证据支持生物多样性风险会对企业绩效产生实质性损害——包括抑制销售增长与盈利能力(Bach et al., 2025)、推高成本并削弱企业价值(Cosma et al., 2025)、公众舆论给股价造成负面影响(Chen et al., 2025)等。在方法层面, Giglio等(2023)基于美国上市公司年度报告Form 10-K构建文本分析指标, 突破了微观测量的瓶颈。最新的研究逐步转向生态量化指标(如平均物种丰度(mean species abundance, MSA))与跨市场文本技术, 包括中国双指数模型(中国企业生物多样性风险暴露/关注指数(Chinese Corporate Biodiversity Exposure/Concern Index, CCBE/CCBC)) (He et al., 2024)、印度孟买证券交易所500指数(BSE 500 Index, BSE500)风险指数(Rao et al., 2024)等。

国内相关研究侧重于政策与宏观分析, 在绿色金融的生态效益(刘钊等, 2025)、生物多样性保护的金融支持体系(崔楚云等, 2022; 李晓琼等, 2022; 陶娅娜和袁佳, 2022; 朱振肖等, 2025)以及企业信息披露(乔青等, 2024; 汤心萌和秦涛, 2025)等领域取得了积极进展, 为本研究提供了重要的制度背景。

然而, 针对中国上市公司的系统性微观实证证据仍属空白, 且存在因果识别不足等问题。此外, 现有研究多聚焦西方发达经济体, 对转型经济体的独特制度环境(如国有企业的主导地位、区域发展差异)关注不足。基于此, 本文聚焦中国上市公司, 基于年报文本挖掘构建的生物多样性风险指数, 系统考察生物多样性风险对企业财务绩效的影响、异质性边界及其潜在缓解机制, 旨在丰富新兴市场情境下的环境风险管理理论, 并为生态文明建设背景下企业战略转型提供实证依据与政策参考。

1 研究数据与方法

1.1 数据来源与样本选择

由于生物多样性风险指数与企业财务数据的

限制, 本文以2007–2022年中国A股上市公司为研究样本, 剔除了金融、保险行业及ST (special treatment)企业, 并排除了观测值过少(小于50)的行业。

生物多样性风险数据来源于全球气候风险大数据平台(http://www.cnefn.com/data/download/climate-attention-database/)上He等(2024)构建的中国上市公司生物多样性数据集。该数据集通过文本分析方法构建, 参考Giglio等(2023)构建的生物多样性词典建立关键词词库, 统计年度报告中生物多样性关键词的出现频率, 计算生物多样性风险指数。其中, 生物多样性风险暴露指数(Biodiversity Exposure Index, BE)的构建方式为: 当生物多样性关键词在文本中的出现频次超过2次时赋值为1, 否则赋值为0; 生物多样性关注指数(Biodiversity Concern Index, BC)则以生物多样性关键词频数占年报总词数的比值衡量。公司财务数据和行业特征数据来自CSMAR数据库(http://data.csmar.com)和中国研究数据服务平台(https://www.cnrds.com/)。本文采用企业资产回报率(return on assets, ROA)衡量财务绩效。各变量详细信息见Box 1。

1.2 模型构建与描述性统计

为了探究生物多样性风险对企业财务绩效的影响, 本文采用固定效应模型(fixed effects, FE)进行基准回归, 构建如下基准计量模型:

$$ROA_{it} = \beta_0 + \beta_1 X_{it} + \beta_2 \ln(size_{it}) + \beta_3 lev_{it} + \beta_4 growth_{it} + \theta_i + \gamma_t + \epsilon_{it} \quad (1)$$

式中, ROA_{it} 表示第 t 期间企业 i 的资产回报率; X_{it} 表示第 t 期间企业 i 的生物多样性风险暴露指数及生物多样性关注指数; $size_{it}$ 表示第 t 期间企业 i 的企业规模; lev_{it} 表示第 t 期间企业 i 的资产负债率(杠杆率); $growth_{it}$ 表示第 t 期间企业 i 的营收增长率; 引入行业固定效应 θ_i、年份固定效应 γ_t, 以控制不随时间变化的个体特征、宏观经济波动及行业异质性对结果的干扰; ϵ_{it} 表示随机误差项。

Box 1 变量详细信息

变量类型	变量名称	英文全称	变量符号	变量度量
被解释变量	资产回报率	Return on assets	*ROA*	净利润/总资产
解释变量	生物多样性风险暴露指数	Biodiversity Exposure Index	*BE*	由关键词词频赋值
	生物多样性关注指数	Biodiversity Concern Index	*BC*	关键词词频占比
控制变量	企业规模	Firm size	*Size*	总资产取对数
	资产负债率	Leverage ratio	*Lev*	总负债/总资产
	营收增长率	Revenue growth rate	*Growth*	本年营业收入总额/上一年营业收入总额

描述性统计如表1所示, 核心变量的分布与现有文献基本一致, 本文已对连续变量进行了缩尾处理以控制异常值的影响。生物多样性关注指数的均值与标准差均为0, 但最大值为0.010, 说明该变量在绝大多数观测中趋近于零, 仅极少数企业年报提及生物多样性关键词, 鉴于生物多样性关注指数分布高度右偏, 在后续回归分析中, 可以将其乘以缩放因子(10^6)以缓解估计偏误。

1.3 理论框架与研究假设

本文构建了层次递进的假设体系, 以系统检验生物多样性风险与企业财务绩效之间的关系, 旨在深入揭示生物多样性风险影响企业财务绩效的多重路径与复杂机理。

1.3.1 生物多样性风险与企业财务绩效的关系

本文的理论框架概念图如图1所示。本文系统检验了生物多样性风险如何通过多重传导机制影响企业财务绩效并考察了不同边界条件的调节作用及产品创新的缓解效应。

借鉴Bastien-Olvera和Moore (2021)的思路, 本文采用柯布-道格拉斯生产函数(Cobb-Douglas production function), 从理论上证明了生物多样性风险对企业财务绩效的影响, 具体推导过程见附录1。自然资本(如生物多样性)是企业生产过程中不可或缺的关键要素, 直接或间接构成企业生产与运营的基础。当生物多样性退化导致自然资本存量下降时, 企业为维持原有的产出水平, 将面临两种主要选择: 增加对人造资本的投入以替代损失的生态服务, 或通过技术创新寻找替代方案、提高资源利用效率。二者均会引致额外生产成本, 包括直接合规支出、设备投资及研发费用等。如果这些新增成本无法完全向消费者转嫁, 企业盈利能力将受到侵蚀, 从而对其财务绩效产生负面影响, 因此本文提出假设1 (H1): 生物多样性风险对企业财务绩效产生负面影响。

表1　主要财务与生物多样性风险相关变量的描述性统计

Table 1　Descriptive statistics of the main financial and biodiversity risk-related variables

变量 Variables	观测值 Observations	平均值 Mean	标准差 Standard deviation	最小值 Minimum	最大值 Maximum
ROA	40,932	0.041	0.061	–0.223	0.208
BE	40,932	0.436	0.496	0.000	1.000
BC	40,932	0.000	0.000	0.000	0.010
Size	40,931	22.115	1.333	14.158	28.636
Lev	40,932	0.417	0.205	0.051	0.888
Growth	40,901	0.171	0.372	–0.527	2.213

变量信息见Box 1。Variable information is provided in Box 1.

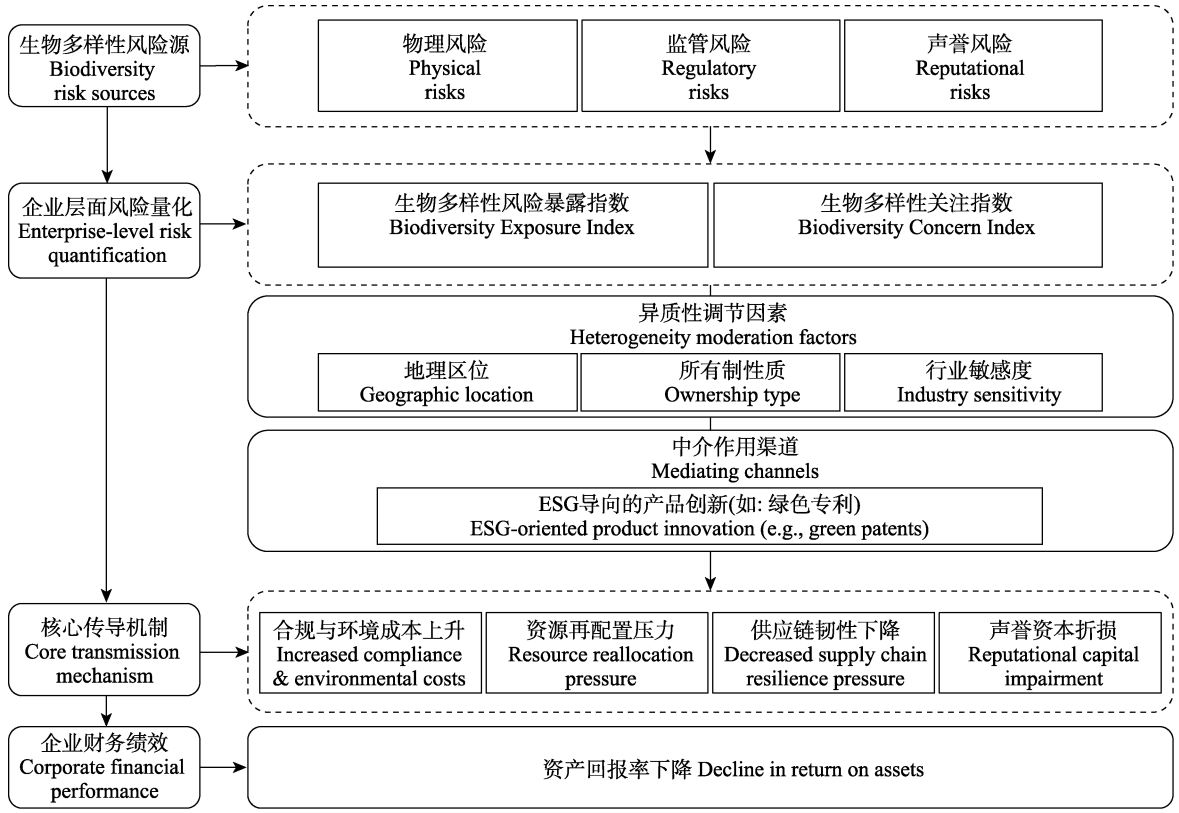


图1　生物多样性风险与企业财务绩效关系的概念框架。ESG: 环境、社会与治理。

Fig. 1　Conceptual framework of the relationship between biodiversity risk and corporate financial performance. ESG, Environmental, social and governance.

1.3.2　地理区位对企业风险传导的调节作用

中国区域间制度环境与资源禀赋存在系统性差异, 构成生物多样性风险传导的边界条件, 生物多样性风险对企业财务绩效的影响可能呈现显著的地理异质性。根据制度理论, 东部地区较高的市场化程度与完善的政府服务体系, 驱动环境规制强度显著提升。当企业暴露于生物多样性风险时, 严格的合规要求将直接转化为刚性成本约束与技术替代压力, 放大风险对财务绩效的抑制效应。中西部地区, 资源依赖理论揭示其发展模式的双重性: 一方面生态脆弱性突出, 另一方面政策执行存在弹性空间, 叠加转移支付补偿机制, 形成风险缓冲池。基于上述理论机制, 本文推断区域属性将显著调节生物多样性风险与企业财务绩效的关系, 并提出假设2 (H2): 生物多样性风险对企业财务绩效的负面影响在东部地区更显著。

1.3.3　所有制性质对企业风险抵御的影响机制

企业所有制性质通过政策资源分配机制与市

场融资能力的制度性差异, 系统性调节生物多样性风险向财务绩效的传导路径。依据North (1990)的产权理论框架, 国有企业凭借与政府的制度性关联形成复合缓冲体系: 财政专项补贴覆盖环保投入, 叠加环保税退返的政策红利, 显著降低合规成本刚性, 同时享有绿色信贷资源倾斜及技术改造低息贷款支持, 并通过环境违规处罚力度的监管宽容弹性实现风险社会化转移。非国有企业, 受Stiglitz和Weiss (1981)融资约束理论支配, 绿色融资成本溢价高, 迫使环保设备投入挤占研发资金; 同时, 环境行政处罚可能导致供应链中断, 进一步放大财务脆弱性。这种由产权锁定的资源配置不均衡, 导致生物多样性风险的财务抑制效应呈现分化。国有企业使风险成本通过政策通道外部化, 弱化绩效关联; 非国有企业的市场约束则通过融资成本上升、投资缩减和声誉折价三重渠道, 强化风险对盈利能力的侵蚀。基于上述制度性传导机制, 本文提出假设3 (H3): 生物多样性风险对企业财务绩效的负面影响在非国有企业中更显著。

1.3.4 行业敏感度下生物多样性风险对企业财务绩效的影响

行业间生物多样性敏感度差异同样构成风险传导的边界条件, 因此, 生物多样性风险对企业财务绩效的影响可能表现出明显的行业异质性。本研究将企业所属行业按生物多样性敏感度分为高、中、低三类, 并构建固定效应模型, 检验生物多样性风险暴露指数和生物多样性关注指数对财务绩效的异质性影响。分类标准主要依据直接资源依赖(如农业、采矿业)、运营破坏强度(如土木工程建设)、供应链风险(如制造业、能源行业)及间接风险(如信息技术、金融行业)等因素, 并结合地理热点和政策要求(国际标准与中国法规), 划分行业敏感度等级。

根据不同行业对生物多样性的依赖程度、运营影响强度及供应链风险特征, 高敏感度行业因直接依赖或破坏生态系统, 生物多样性风险暴露可能推动企业优化资源利用以降低风险, 而生物多样性关注度的上升却可能因合规投入增加形成成本压力; 中敏感度行业兼具供应链风险与运营调整空间, 生物多样性风险可能转化为效率提升与市场优势; 低敏感度行业因以间接风险为主, 生物多样性风险对财务绩效的影响可能较弱。这种行业差异导致生物多样性风险通过差异化传导路径影响企业绩效: 高敏感行业呈现风险暴露驱动优化、关注上升增加成本的路径, 中敏感行业呈现风险转化为绩效正向提升的路径, 低敏感行业呈现风险影响微弱的路径。基于上述理论机制, 本文推断行业属性将显著调节生物多样性风险与企业财务绩效的关系, 并提出假设4 (H4): 生物多样性风险对企业财务绩效的影响存在行业敏感度异质性, 对高敏感度行业和中敏感度行业的影响显著, 对低敏感度行业的影响不显著。

1.3.5 产品创新在风险传导中的中介作用

传统的创新理论往往强调其对企业的积极贡献。然而, 在生物多样性风险的特定情境下, 绿色产品创新的作用可能更加复杂。根据资源基础观与波特假说, 环境规制压力可能激发企业通过创新寻求解决方案。以环境、社会与治理(environmental, social and governance, ESG)为导向的产品创新, 尤其是旨在降低对特定自然资本依赖的绿色发明, 本质上是高风险、长周期、知识密集型的资本配置行为(方先明和胡丁, 2023)。这类创新活动需要持续的研发资本支出和专业化人力资本投入, 其成本往往在当期即发生, 而所带来的资源效率提升或可持续声誉溢价则可能需要更长周期才能实现。

由此, 本文推断生物多样性风险, 尤其是来自监管与利益相关者的关注压力, 会促使企业增加绿色产品创新投入, 以应对长期转型风险并展现环境承诺。然而, 短期内这些创新投入会直接转化为研发成本和管理费用, 挤占企业当期利润。同时, 如果市场未能对企业的绿色创新努力给予即时溢价, 或者创新成果商业化进程较慢, 则这些投入在财务报表中主要表现为成本项, 从而对当期盈利能力形成压力。基于上述理论机制, 本文提出假设5 (H5): 绿色产品创新在生物多样性风险与企业财务绩效之间扮演中介角色。即, 生物多样性风险会通过推动绿色产品创新, 进而对企业财务绩效产生间接的负面影响。

1.4 实证分析方法

(1)基准回归。本文通过基准回归模型, 初步验证生物多样性风险与企业财务绩效的基本关系。在确立基准结论后, 处理潜在的内生性问题并进行稳健性测试。在此基础上, 本文进一步深入挖掘风险的差异化影响路径和机制。

(2)内生性问题的处理。滞后效应模型将核心解释变量(生物多样性风险暴露指数与关注指数)滞后一期, 以捕捉前期生物多样性管理行为对当期财务绩效的时滞影响。使用行业同群工具变量(peer instrumental variable, Peer IV)法进一步解决模型中可能存在的内生性问题。

(3)稳健性检验。本文首先采用净资产收益率(return on equity, ROE)替代ROA作为财务绩效的代理变量进行稳健性检验。尽管ROA与ROE均反映企业盈利能力, 但二者在指标构建与经济学含义上存在显著差异: ROA衡量企业总资产的收益效率, 而ROE聚焦股东权益的回报水平。为检验生物多样性风险对企业财务绩效影响的动态效应, 本研究进一步采用多期滞后模型进行稳健性检验。具体而言, 分别将生物多样性风险暴露指数与生物多样性关注指数的滞后一期($t-1$)、滞后二期($t-2$)及滞后三期($t-3$)纳入固定效应模型, 以捕捉风险暴露与风险关注的时滞影响, 模型设定如下:

$$\begin{aligned} ROA_{it} = {} & \beta_0 + \beta_1 L1_Exposure_{it} + \beta_2 L2_Exposure_{it} \\ & + \beta_3 L3_Exposure_{it} + \beta_4 L1_Concern_{it} \\ & + \beta_5 L2_Concern_{it} + \beta_6 L3_Concern_{it} \\ & + \beta_7 X_{it} + \theta_i + \gamma_t + \epsilon_{it} \end{aligned} \quad (2)$$

针对滞后变量可能因多重共线性导致估计偏误的情形, 本文采用逐步回归法筛选具有统计显著性的滞后项。

(4)异质性分析。我国东部、中部和西部地区在经济发展水平、环境监管力度及生态资源禀赋等方面存在显著差异。地理异质性分析将样本企业按注册地划分为东部、中部和西部三大区域, 构建了分地区固定效应模型。所有制性质决定了企业获取政策资源与应对市场约束的内在能力。本文针对企业所有制性质(国有企业、非国有企业)展开异质性分析, 旨在揭示制度背景如何塑造企业风险响应行为, 为优化混合所有制改革与ESG激励机制提供实证支持。在行业敏感性检验中, 需特别关注企业规模差异对回归结果的潜在干扰。由于不同敏感度行业的企业规模存在天然分化, 如中敏感度行业中的制造业企业与低敏感度行业中的金融业、信息技术类企业相比, 在资产规模、营收体量上差异显著, 在分行业回归中易催生极端值, 干扰变量间的真实关联, 导致回归显著性偏差。为排除干扰, 本研究在原固定效应模型基础上删减企业规模变量。

(5)绿色产品创新机制检验和ROA贡献率。采用Bootstrap方法(重复抽样1,000次)检验绿色产品创新的中介作用, 借鉴An等(2021)、Kong等(2022)的做法, 选择企业年度绿色发明专利申请数量作为绿色产品创新的衡量指标。采用方差分解进一步量化生物多样性风险对企业资产回报率变异的贡献。

2 实证结果与分析

2.1 基准回归结果

基准回归结果(表2)表明, 生物多样性风险对企业财务绩效存在显著抑制作用, 支持了假设H1。具体而言, 更高的生物多样性风险暴露直接关联更低的资产回报率, 生物多样性关注指数同样显示出显著的负面效应, 表明即便是被动的信息披露, 也反映了企业面临的实质性财务压力。控制变量的符号与理论预期一致, 企业规模呈现正向缓冲作用, 而杠杆率则加剧了财务压力, 进一步印证了风险通过财务渠道传导的可能性。由于基准回归采用固定

表2 生物多样性风险对企业财务绩效影响的基准回归结果
Table 2 Benchmark regression results of the impact of biodiversity risk on corporate financial performance

变量 Variables	BE模型 BE model	BC模型 BC model
被解释变量 DV	*ROA*	*ROA*
BE	–0.002345***	
	(0.000605)	
BC		–2.018842***
		(0.656294)
Size	0.009733***	0.009573***
	(0.000279)	(0.000274)
Lev	–0.147774***	–0.147735***
	(0.001890)	(0.001890)
Growth	0.040498***	0.040458***
	(0.001009)	(0.001009)
常数项 Constant	–0.118338***	–0.115637***
	(0.005741)	(0.005676)
固定效应 Fixed effects	是 Yes	是 Yes
观测值 Observations	40,900	40,900
调整后R^2 Adjusted R^2	0.252565	0.252408

变量信息见Box 1; BE为生物多样性风险暴露指数; BC为生物多样性关注指数; *** $P < 0.01$; 括号内为聚类稳健标准误。
Variable information is provided in Box 1; BE, Biodiversity Exposure Index. BC, Biodiversity Concern Index; *** $P < 0.01$; Values in parentheses represent cluster-robust standard errors. DV, Dependent variables.

效应模型, 需使用所有变量均无缺失的样本, 因此回归分析的观测值(40,900)略少于描述性统计中各变量的最大观测值(40,932)。

2.2 内生性检验结果

为缓解潜在的内生性干扰(如反向因果), 本文进一步采用滞后效应模型和工具变量法进行检验。

2.2.1 滞后效应模型结果

滞后效应模型(表3)显示, 前期的生物多样性风险对当期绩效仍存在显著持续的负面影响, 且较基准回归的负向效应进一步增强, 进一步验证了生物多样性风险对企业财务绩效的持续性抑制作用, 缓解了反向因果的担忧。滞后效应模型揭示了生物多样性风险的长期负面效应, 暗示企业对生物多样性议题的被动关注可能伴随长期资源投入压力, 短期内难以转化为财务收益。

2.2.2 工具变量法

在确保工具变量满足相关性(Cragg-Donald Wald F统计量均大于10)与外生性的前提下, 行业同群工具变量法估计结果(表4)进一步巩固了本文的核心结论。其中, 本文针对关注指数的右偏分布进行了量纲放大处理, 将原始变量乘以缩放因子1,000,000 (即10^6)。结果的显著性弱于基准回归, 可能反映了该变量内在的"双重信号"属性: 一方面, 较高的关注度可能确实包含了由监管压力和市场担忧所引致的真实成本与风险, 从而对绩效产生拖累; 另一方面, 它也可能内嵌了企业主动进行环境管理的先行举措, 部分抵消其负面效应。工具变量模型在剥离外生变异后, 捕捉到的是其净负面成分, 但由于变量本身混杂了"压力"与"作为"两种信号, 导致其净效应在统计上不如风险暴露指数稳健。

表3 生物多样性风险对企业财务绩效影响的滞后效应模型回归结果

Table 3 Regression results of the lag effect model for the impact of biodiversity risk on corporate financial performance

变量 Variables	L.BE模型 L.BE model	L.BC模型 L.BC model
被解释变量 DV	*ROA*	*ROA*
L.BE	–0.003159***	
	(0.000642)	
L.BC		–2.809240***
		(0.736606)
常数项 Constant	–0.172160***	–0.168500***
	(0.005774)	(0.005709)
控制变量 Control variables	是 Yes	是 Yes
固定效应 Fixed effects	是 Yes	是 Yes
观测值 Observations	35,893	35,893
调整后R^2 Adjusted R^2	0.263539	0.263256

变量信息见Box 1; L.BE表示生物多样性风险暴露指数滞后一期, L.BC表示生物多样性关注指数滞后一期; *** $P < 0.01$; 括号内为聚类稳健标准误。

Variable information is provided in Box 1; L.BE denotes the one-period lagged Biodiversity Exposure Index, and L.BC denotes the one-period lagged Biodiversity Concern Index; *** $P < 0.01$; Values in parentheses represent cluster-robust standard errors. DV, Dependent variables.

2.3 稳健性检验

本文进一步通过替换被解释变量和构建多期滞后模型开展稳健性检验, 结果共同表明基准结论具有较强稳健性(表5)。

2.3.1 替换被解释变量

表5的结果体现了核心变量效应的一致性。ROE模型中的系数绝对值相较于基准模型增大, 表明生物多样性风险对净资产收益率的负面影响更为显著, 这一结果进一步支持了假设H1。

2.3.2 多期滞后模型

稳健性检验和多期滞后模型回归结果(表5)显示, 生物多样性关注指数随时间发生显著变化: 其短期效应为正, 但长期效应转为显著负值。这一发现表明, 市场初期可能对企业披露环境关注度给予积极反馈(如ESG声誉溢价), 但随着时间推移, 持续的合规投入与资源再配置压力最终主导了其财务影响, 导致长期盈利能力受损。

生物多样性风险暴露指数在各滞后期均未显示出差异显著性, 这可能表明其影响更具即时性, 或受限于样本期长度而未能捕捉到长期动态效应。结合基准回归中显著的即时负面效应, 表明其影响可能通过合规成本、供应链中断等渠道迅速体现在当期财务报表中, 而未表现出持续的动态累积效应。

综上所述, 多期滞后分析验证了基准结论的稳健性, 进一步揭示了"风险关注"与"风险暴露"两类风险在时间维度上的传导差异, 凸显了生物多样性风险财务后果的复杂性。

2.4 异质性分析

基准回归揭示了生物多样性风险对企业财务

表4　行业同群工具变量法回归结果

Table 4　Regression results using the industry peer instrumental variable method

变量 Variables	BE模型 BE model		BC模型 BC model	
	第一阶段 First stage	第二阶段 Second stage	第一阶段 First stage	第二阶段 Second stage
被解释变量 DV	*BE*	*ROA*	*BC1e6*	*ROA*
IV_BE	0.674891***			
	(0.059)			
BE		–0.031078***		
		(0.010)		
IV_BC1e6			0.231670***	
			(0.053)	
BC1e6				–0.000058*
				(0.000)
Size	0.081096	0.013647	11.520616***	0.011495***
	(0.003)	(0.000905)	(0.907)	(0.000)
Lev	–0.036283	–0.158496	–5.530266	–0.155529***
	(0.016)	(0.002)	(5.902)	(0.002)
Growth	–0.005389	0.048850	–8.561463***	0.053751***
	(0.008)	(0.001)	(3.108)	(0.001)
常数项 Constant	–1.578773***	–0.173306***	9.835776	–0.124574***
	(0.071)	(0.015)	(25.193)	(0.008)
F统计量 Cragg-Donald Wald F	128.92		107.557	
Anderson-Rubin 95%置信区间 Anderson-Rubin 95% confidence interval		[–0.051566, –0.010590]		[–.0001114, –4.49e–06]
观测值 Observations	26,209	26,209	26,209	26,209
R^2	0.262	0.239	0.158	0.277
调整后R^2 Adjusted R^2	0.261		0.157	

变量信息见Box 1; BE为生物多样性风险暴露指数; BC为生物多样性关注指数; *BC1e6*表示*BC*乘以缩放因子10^6, *IV_BE*与*IV_BC1e6*分别为生物多样性风险暴露指数与*BC1e6*的行业同群工具变量; * $P < 0.1$, *** $P < 0.01$; 括号内为聚类稳健标准误。

Variable information is provided in Box 1; BE, Biodiversity Exposure Index; BC, Biodiversity Concern Index; *BC1e6* denotes Biodiversity Concern Index multiplied by a scaling factor of 10^6, *IV_BE* and *IV_BC1e6* are the industry peer instrumental variables for Biodiversity Exposure Index and *BC1e6*, respectively; * $P < 0.1$, *** $P < 0.01$; Values in parentheses represent cluster-robust standard errors. DV, Dependent variables.

绩效的整体影响, 然而, 这种影响可能因企业所处的外部环境、内在属性与行业特征而异。为深入剖析风险传导的边界条件, 本文从地理区位、所有制性质及行业敏感度3个维度展开异质性检验, 旨在系统揭示生物多样性风险财务效应的差异化路径, 为构建精准化环境治理政策提供微观证据。

2.4.1　地理异质性

不同地理区域的回归结果(表6)表明, 生物多样性风险暴露的财务影响在东部地区最为剧烈, 这与其更严格的环境规制和更高的合规成本相符。对于西部和中部地区则影响不显著, 可能是因为西部地区生态补偿机制或资源型企业的政策倾斜缓冲了风险冲击, 中部地区处于产业转型期, 环境政策执行力度与经济诉求的平衡可能弱化风险传导。

生物多样性关注指数在东部和中部地区显著影响企业财务绩效, 证明东部企业对生物多样性议题的被动关注可能伴随较高的合规成本或市场负面反馈; 其中, 中部地区生物多样性关注指数的负面影响最为突出, 凸显该区域企业面临环保压力与经济增长的尖锐矛盾, 资源错配问题严峻。西部地区生物多样性关注指数对企业财务绩效的抑制作用不显著, 可能是因为西部企业生态保护行为更多依赖政策驱动。

综上, 东部地区因市场化程度高、环境监管严格, 企业面临刚性合规与技术替代成本, 导致生物多样性风险直接转化为财务负担; 而中西部地区政

表5 稳健性检验和多期滞后模型回归结果

Table 5 Robustness test and multi-period lag model regression results

变量 Variables	BE模型 BE model	BC模型 BC model	多期滞后模型 Multi-period lag model
被解释变量 DV	*ROE*	*ROE*	*ROA*
BE	–0.003389**		
	(0.001347)		
BC		–6.314404***	
		(1.884943)	
L.BE			–0.001457
			(0.001270)
L2.BE			–0.001346
			(0.001397)
L3.BE			–0.002074
			(0.001312)
L.BC			5.742202*
			(3.108998)
L2.BC			–1.060511
			(4.739165)
L3.BC			–6.349210*
			(3.827503)
常数项 Constant	–0.374697***	–0.371332***	–0.225105***
	(0.014080)	(0.013942)	(0.009404)
固定效应 Fixed effects	是 Yes	是 Yes	是 Yes
观测值 Observations	40,835	40,835	13,697
调整后R^2 Adjusted R^2	0.162266	0.162400	0.2869

变量信息见Box 1; *ROE*表示净资产收益率; BE为生物多样性风险暴露指数; BC为生物多样性关注指数; *L.BE*、*L2.BE*、*L3.BE*分别表示生物多样性风险暴露指数的一期、二期、三期滞后项; *L.BC*、*L2.BC*、*L3.BC*分别表示生物多样性关注指数的一期、二期、三期滞后项; * $P < 0.1$, ** $P < 0.05$, *** $P < 0.01$; 括号内为聚类稳健标准误。

Variable information is provided in Box 1; *ROE* stands for Return on Equity; BE, Biodiversity Exposure Index; BC, Biodiversity Concern Index; *L.BE*, *L2.BE*, and *L3.BE* denote the one-period, two-period, and three-period lagged terms of Biodiversity Exposure Index, respectively; *L.BC*, *L2.BC*, and *L3.BC* denote the one-period, two-period, and three-period lagged terms of Biodiversity Concern Index, respectively; * $P < 0.1$, ** $P < 0.05$, *** $P < 0.01$; Values in parentheses represent cluster-robust standard errors. DV, Dependent variables.

策弹性较大, 可通过转移支付等机制将部分成本外部化, 从而缓冲了风险传导。因此, 假设H2得到验证, 即生物多样性风险对财务绩效的负面影响在东部地区更显著。

2.4.2 所有制性质异质性

不同所有制性质的异质性分析(表7)显示, 生物多样性风险暴露指数在国有企业样本中不显著, 表明其财务绩效受风险影响较小, 这可能得益于政策支持、资源倾斜及环境管理经验等缓冲机制。非国有企业样本中, 风险暴露对财务绩效存在显著负面影响, 反映其融资约束较强、风险应对能力不足, 更易因合规压力导致盈利受损。生物多样性关注指数在国有企业样本中同样不显著, 可能源于其战略规划能力或成本外部化能力; 在非国有企业样本中则带来显著负面效应, 且降幅更大, 表明其环保投入更直接挤占经营资源, 且缺乏长效支持机制。

综上, 所有制性质显著调节了生物多样性风险对企业财务绩效的影响, 且这一负面影响在非国有企业中更为显著, 支持假设H3。所有制性质决定了企业风险承担与资源配置行为: 国有企业具备“国家保险”效应, 凭借政策与资源优势展现出更强的风险缓冲能力; 而非国有企业则因市场约束与资源限制面临更严峻的融资约束与短期财务压力。这为分类制定环境政策、优化企业所有制改革提供了重要依据, 同时凸显了非国有企业在绿色转型中亟须制度性支持的现实需求。

两次回归均表明, 国有企业模型的调整后R^2高于非国有企业, 反映国有企业财务绩效受制度性因素(如政策合规性、社会责任要求)的系统性影响更强, 而非国有企业则更多受市场机制驱动。国有企业样本量(14,268)显著少于非国有企业(24,075), 可能因国有企业集中于特定行业(如能源、公用事业), 需谨慎推广结论至全行业。

2.4.3 生物多样性风险敏感行业的异质性

行业敏感度直接关联企业运营对自然资本的依赖与影响程度。不同行业类别下, 企业绩效对于生物多样性风险的敏感程度不同。本文基于中国国民经济行业分类(国家统计局, 2017), 依据企业对生物多样性的直接依赖程度(如资源消耗)、运营负面影响强度(如栖息地破坏)及供应链间接风险(如大宗商品关联毁林), 将样本企业划分为高敏感度行业、中敏感度行业、低敏感度行业三大类别(共25,803个企业数据, 排除部分缺失数据或样本基数过少的行业类别), 构建分行业敏感度的固定效应模型。

高敏感度行业涵盖直接依赖或破坏生态系统的农业(A类), 采矿业(B类)及土木工程建筑业(E类); 中敏感度行业涉及制造业(C类), 能源生产(D类),

表6　不同地理区域的异质性回归结果

Table 6　Heterogeneity analysis of different geographical regions

变量 Variables	BE模型 BE model			BC模型 BC model		
	西部地区 Western region	东部地区 Eastern region	中部地区 Central region	西部地区 Western region	东部地区 Eastern region	中部地区 Central region
被解释变量 DV	*ROA*	*ROA*	*ROA*	*ROA*	*ROA*	*ROA*
BE	0.001751	–0.003500***	0.000243			
	(0.001812)	(0.000726)	(0.001569)			
BC				–0.456884	–1.875953**	–6.000618***
				(1.710981)	(0.763839)	(2.211839)
常数项 Constant	–0.187840***	–0.108552***	–0.183010***	–0.189985***	–0.104058***	–0.183394***
	(0.016963)	(0.006692)	(0.015754)	(0.016909)	(0.006603)	(0.015674)
固定效应 Fixed effects	是 Yes	是 Yes	是 Yes	是 Yes	是 Yes	是 Yes
观测值 Observations	4,965	27,735	6,193	4,965	27,735	6,193
调整后R^2 Adjusted R^2	0.304304	0.244027	0.288845	0.304172	0.243508	0.289331

变量信息见Box 1; BE为生物多样性风险暴露指数; BC为生物多样性关注指数; ** $P < 0.05$, *** $P < 0.01$; 括号内为聚类稳健标准误。
Variable information is provided in Box 1; BE, Biodiversity Exposure Index; BC, Biodiversity Concern Index; ** $P < 0.05$, *** $P < 0.01$; Values in parentheses represent cluster-robust standard errors. DV, Dependent variables.

表7　不同所有制性质的回归结果

Table 7　Heterogeneity analysis by ownership type

变量 Variables	BE模型 BE model		BC模型 BC model	
	国有企业 State-owned corporate	非国有企业 Non-state-owned corporate	国有企业 State-owned corporate	非国有企业 Non-state-owned corporate
被解释变量 DV	*ROA*	*ROA*	*ROA*	*ROA*
BE	0.000579	–0.003282***		
	(0.000929)	(0.000810)		
BC			–0.645367	–2.461043***
			(1.208398)	(0.791905)
常数项 Constant	–0.138379***	–0.145665***	–0.139078***	–0.141431***
	(0.007746)	(0.009137)	(0.007694)	(0.009026)
固定效应 Fixed effects	是 Yes	是 Yes	是 Yes	是 Yes
观测值 Observations	14,268	24,075	14,268	24,075
调整后R^2 Adjusted R^2	0.280578	0.242326	0.280571	0.241996

变量信息见Box 1; BE为生物多样性风险暴露指数; BC为生物多样性关注指数; *** $P < 0.01$; 括号内为聚类稳健标准误。
Variable information is provided in Box 1; BE, Biodiversity Exposure Index; BC, Biodiversity Concern Index; *** $P < 0.01$; Values in parentheses represent cluster-robust standard errors. DV, Dependent variables.

房地产业(K类), 交通运输业(G类), 文化、体育和娱乐业(R类), 水利、环境和公共设施管理业(N类); 低敏感度行业则涉及以间接风险为主的信息技术产业(I类), 金融业(J类)及批发零售业(F类), 其生物多样性风险主要源于供应链管理或能源消耗(IPBES, 2019), 不同国民经济行业类别下的企业频数见附录2。分类同时纳入地理位置敏感性(如生物多样性热点区域风险溢价)及政策强制性(如《中国生物多样性保护战略与行动计划(2023–2030年)》, https://www.mee.gov.cn/ywdt/hjywnews/202401/W020240123333807288143.pdf)。

由表8可知, 生物多样性风险暴露指数对高、中敏感行业呈正向显著影响, 对低敏感行业无显著影响。整体样本回归得出的负向影响是未区分行业异质性、未剔除企业规模干扰的平均结果, 分行业回归通过控制行业属性、排除规模干扰, 呈现了各行业风险传导路径差异, 看似矛盾的结果实则是行业敏感度调节作用的体现, 即负面影响主要由中敏感

表8 生物多样性风险暴露指数(BE)和生物多样性关注指数(BC)与行业敏感性的回归结果

Table 8 Regression results of Biodiversity Exposure Index (BE) and Biodiversity Concern Index (BC) with industry sensitivity

变量 Variables	BE模型 BE model			BC模型 BC model		
	高敏感度行业 High-sensitivity industry	中敏感度行业 Medium-sensitivity industry	低敏感度行业 Low-sensitivity industry	高敏感度行业 High-sensitivity industry	中敏感度行业 Medium-sensitivity industry	低敏感度行业 Low-sensitivity industry
被解释变量 DV	*ROA*	*ROA*	*ROA*	*ROA*	*ROA*	*ROA*
BE	0.0070411*	0.0035652***	–0.001037			
	(0.0029809)	(0.0007842)	(0.0027549)			
BC				–2.773192*	1.617218*	–12.92617
				(1.329168)	(0.6517192)	(13.16067)
常数项 Constant	0.0594131***	0.0855468***	0.0660308***	0.0656899***	0.0866187***	0.0664181***
	(0.0052501)	(0.0008765)	(0.0024934)	(0.0048338)	(0.0008458)	(0.002416)
固定效应 Fixed effects	是 Yes	是 Yes	是 Yes	是 Yes	是 Yes	是 Yes
观测值 Observations	1,409	21,856	2,538	1,409	21,856	2,538
R^2	0.2298	0.2526	0.2065	0.2287	0.2520	0.2069
调整后R^2 Adjusted R^2	0.2187	0.2519	0.1996	0.2176	0.2512	0.2000

变量信息见Box 1; * $P < 0.1$, *** $P < 0.01$; 括号内为聚类稳健标准误。

Variable information is provided in Box 1; * $P < 0.1$, *** $P < 0.01$; Values in parentheses represent cluster-robust standard errors. DV, Dependent variables.

和低敏感行业承受, 而高敏感行业通过补偿机制实现了正向转化。高敏感行业的生产经营活动与生态环境高度相关, 面临直接的监管与公众压力, 促使其进行战略性调整。从资源优化视角, 高环境风险暴露倒逼企业通过技术创新和流程优化实现资源集约利用。例如, 紫金矿业集团股份有限公司通过升级环保工艺, 在降低水资源成本的同时提升ROA, 将合规压力转化为成本优势。从补偿机制视角, 企业通过生态投资换取“社会许可”, 如山东华鲁恒升化工股份有限公司通过循环经济产业链赢得政策与社区支持, 间接提升长期绩效。中敏感度行业的风险暴露指数对ROA也呈正向影响, 且更为显著, 可能因其兼具一定供应链风险与较大运营灵活性, 能够将环境关注转化为效率与市场优势。低敏感度行业因与生物多样性关联较弱, 两项指数的影响均不显著, 符合预期。同时, 高敏感行业受到生物多样性关注指数的负向显著影响, 可能因其过度关注造成经营约束; 中敏感行业为正向显著, 其通过绿色溢价与融资便利获益; 低敏感行业无显著影响, 因关注难以形成有效市场信号。

综上, 生物多样性风险对财务绩效的影响存在显著行业异质性, 假设H4得到验证。中敏感行业“暴露与关注双正向”的结果提示其可实现环境与商业价值的协同, 为ESG实践提供行业针对性启示。

2.5 产品创新机制检验结果

Bootstrap检验结果揭示了显著的“关注–创新–绩效”传导路径(表9)。企业对生物多样性议题的重视确实推动了实质性的绿色技术创新, 印证了环境规制能够激发企业创新活动的波特假说; 然而, 这些创新投入在当前阶段主要表现为成本属性, 其带来的财务收益尚未能覆盖创新投入, 导致整体上对企业短期财务绩效产生抑制作用, 反映了企业绿色转型过程中面临的成本向收益转化的时滞挑战, 为理解环境压力与企业“创新–绩效”关系的复杂性提供了微观证据。表9表明, 绿色专利申请在生物多样性风险暴露与企业财务绩效之间的中介效应虽然在统计学上显著, 但经济影响相对微弱, 这可能反映了创新投入会即时增加企业成本, 而其带来的资源效率提升与声誉溢价则需更长时间才能转化为财务收益的特性。

综合而言, 本机制检验证明了企业对生物多样性议题的(被动)关注, 确实会通过激励绿色专利申请这一渠道, 对企业短期财务绩效产生抑制作用, 支持假设H5。

2.6 生物多样性风险对企业资产回报率的影响

方差分解结果(图2)表明, 尽管生物多样性风险的总体贡献度有限, 但其影响在不同维度上表现出明显异质性。从风险类型看, 表征实质性风险的生

表9 生物多样性风险暴露与生物多样性关注分别通过绿色创新影响财务绩效的中介效应Bootstrap检验结果

Table 9 Bootstrap test results of the mediation effects of biodiversity risk exposure and biodiversity concern on financial performance respectively through green innovation

效应路径 Effect path	BE模型 BE model				BC模型 BC model			
	系数 Coefficient	标准误 SE	95%置信区间下限 95% CIL	95%置信区间上限 95% CIU	系数 Coefficient	标准误 SE	95%置信区间下限 95% CIL	95%置信区间上限 95% CIU
间接效应 Indirect effects	-2.71×10^{-5}	1.18×10^{-5}	-5.21×10^{-5}	-5.57×10^{-6}	-7.21×10^{-2}	2.83×10^{-2}	-1.43×10^{-1}	-2.72×10^{-2}
直接效应 Direct effects	-2.02×10^{-3}	6.02×10^{-4}	-3.23×10^{-3}	-9.11×10^{-4}	−1.78	6.60×10^{-1}	−3.15	-5.02×10^{-1}
自变项→中介项 Independent variable → mediator	4.19×10^{-2}	1.71×10^{-2}	7.22×10^{-3}	7.47×10^{-2}	1.12×10^{2}	3.89×10^{1}	4.29×10^{1}	1.96×10^{2}
中介项→因变项 Mediator→dependent variable	-6.48×10^{-4}	1.22×10^{-4}	-8.96×10^{-4}	-4.16×10^{-4}	-6.46×10^{-4}	1.22×10^{-4}	-8.98×10^{-4}	-4.15×10^{-4}
总效应 Total effects	-2.35×10^{-3}	6.02×10^{-4}	-3.57×10^{-3}	-1.25×10^{-3}	−2.02	6.69×10^{-1}	−3.46	-7.38×10^{-1}

BE为生物多样性风险暴露指数; BC为生物多样性关注指数; 自变项为生物多样性风险暴露指数或生物多样性关注指数; 中介项为绿色产品创新; 因变项为企业资产回报率。

BE, Biodiversity Exposure Index; BC, Biodiversity Concern Index; The independent variable is Biodiversity Exposure Index or Biodiversity Concern Index; The dependent variable is return on assets (ROA); The mediator is green product innovation. SE, Standard error; 95% CIL, 95% confidence interval lower; 95% CIU, 95% confidence interval upper.

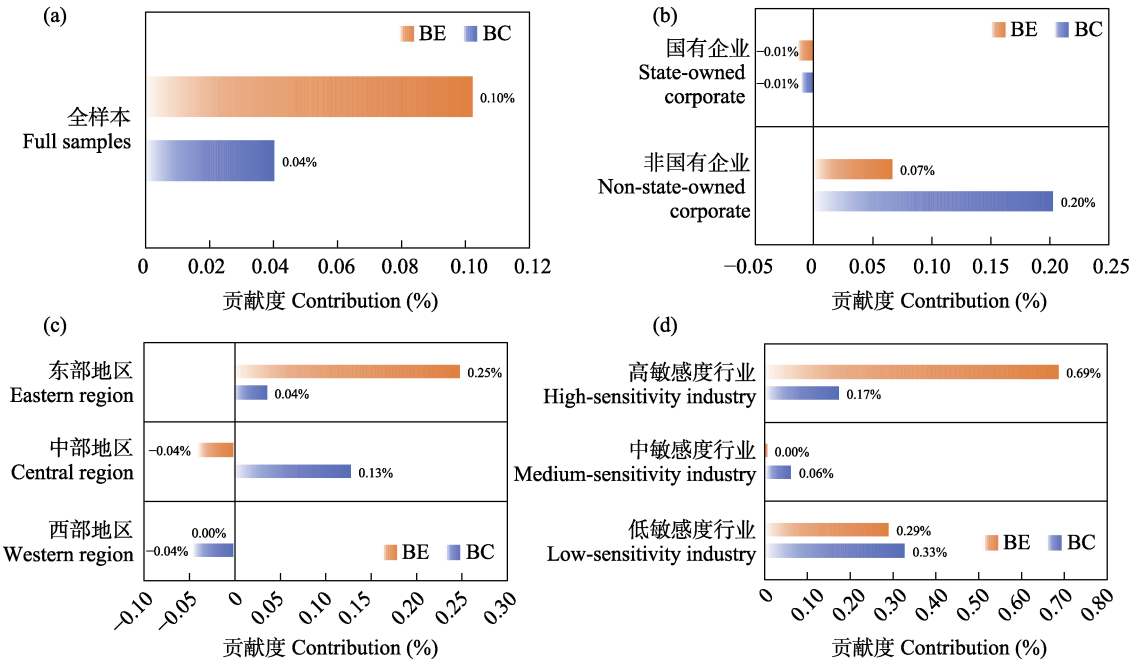


图2 生物多样性风险对企业财务绩效影响的贡献度。BE: 生物多样性风险暴露指数; BC: 生物多样性关注指数。

Fig. 2 Contribution of biodiversity risk to corporate financial performance. BE, Biodiversity Exposure Index; BC, Biodiversity Concern Index.

物多样性风险暴露指数对ROA变异的整体解释力高于表征认知与披露风险的生物多样性关注指数, 说明物理性和监管性的直接风险冲击是企业财务绩效更重要的压力来源。

其次, 异质性分析勾勒出较为清晰的风险传导边界: 在所有制层面, 风险成本在不同所有制企业间存在显著差异, 非国有企业承担了更高的风险成本。生物多样性风险暴露指数对非国有企业ROA变异的贡献度十倍于国有企业, 凸显了非国有企业在应对生态风险时面临的融资约束与政策弱势, 使其成为风险冲击的主要承受者。在区域层面, 贡献度呈现出东高西低的梯度格局。生物多样性风险暴露指数在东部地区的贡献度最高, 与其中西部地区的微弱或负向影响形成鲜明对比, 这与东部更严格的

环境规制与更高的合规成本密切相关, 验证了“合规成本–利润挤压”机制在发达地区的突出作用。在行业层面, 风险影响与行业敏感度紧密关联。生物多样性风险暴露指数对高敏感度行业的贡献度远超其他行业, 证实了其对自然资本的直接依赖性与脆弱性。值得一提的是, 生物多样性关注指数在低敏感度行业的贡献度反而最高, 这可能源于该类企业为塑造绿色形象而进行的“超常态”披露, 其投入未能有效转化为财务收益。

综上, 贡献度分析量化了生物多样性风险的财务影响, 揭示了风险并非均匀分布, 而是系统地向“非国有企业” “东部地区”和“高敏感行业”集中。这为后续构建差异化、精准化的环境治理政策提供了关键的实证依据。

3 结论与建议

3.1 主要结论

(1)生物多样性风险对企业财务绩效存在抑制作用。基于企业生物多样性风险暴露指数与生物多样性关注指数衡量的生物多样性风险对企业资产回报率具有负向影响, 验证了生物多样性风险通过推升合规成本与资源再配置压力侵蚀企业盈利能力的传导机制。此外, 生物多样性风险对企业绩效的影响可能具有动态效应与长期累积性, 由于多期滞后模型受样本期限制, 其动态特征尚需更长面板数据验证。

(2)生物多样性风险对企业财务绩效的影响具有异质性。地理维度上, 东部地区企业的敏感性显著高于中西部地区, 更高的市场化程度、更严格的环境规制和更密集的经济活动导致企业承受更强的市场负面情绪反馈和较高的合规成本。所有制维度上, 国有企业凭借政策支持与资源优势形成生物多样性风险缓冲机制, 而非国有企业因融资约束与政策弱势表现出财务脆弱性。行业维度上, 高敏感度行业通过补偿机制实现了风险的正向转化, 而中低敏感度行业则承受了显著的负面冲击。这种正向转化很可能依赖于特定的企业能力和制度支持, 未来研究需通过案例或质性方法深入剖析其实现条件。

(3)绿色产品创新在生物多样性风险与企业绩效间扮演了显著的中介角色。这揭示了在生物多样性规制背景下企业绿色创新行为所具有的双重性: 它既是对环境压力的积极回应, 也可能因高昂的即时投入与滞后的市场回报, 在短期内成为风险传导的渠道之一。

3.2 政策建议

(1)将生物多样性风险纳入国家经济与社会发展的整体规划。考虑到生物多样性风险具有潜在性和累积性, 应建立跨期风险评估框架, 对企业进行长期跟踪, 构建生物多样性足迹档案库, 以此为基础形成国家层面的生物多样性风险预警体系。同时, 将生物多样性指标纳入金融监管、企业融资成本和资本市场定价体系, 综合运用政府和市场的力量约束和规制企业对生物多样性的负面影响。

(2)推行差异化治理政策。针对东部与西部地区的发展差异, 应建立绿色技术共享与转移平台, 推动技术扩散、成本分摊和人才循环, 政策工具应因地制宜: 对东部地区强化信息披露与绿色金融工具的应用; 中西部地区则应通过财政转移支付和跨流域生态补偿机制提升生态保护能力。此外, 针对非国有企业, 应通过设立绿色转型专项基金、给予政策性低息贷款等方式降低其短期合规成本。同时, 应基于行业敏感度差异实施分层引导和差别化政策。

(3)政策制定应精准识别并管理绿色创新的双重性。本研究证实, 绿色创新在短期是风险传导的渠道而非缓冲。因此, 政策重点不应是简单地鼓励所有创新, 而是要减轻创新前期的成本压力, 并加速其长期收益的实现: 前端提供创新补贴与税收抵免, 直接降低企业的研发成本, 缓解其短期财务压力; 后端创造市场溢价与需求, 例如推行政府绿色采购、建立绿色产品认证与标识体系, 确保企业的绿色创新成果能获得市场认可与商业回报; 发展并推广转型金融工具, 为面临高昂绿色转型成本的企业, 特别是中高敏感度行业中的非国有企业提供长期、耐心的资本支持。

ORCID

李伯尧 https://orcid.org/0000-0002-1220-2756
盛天成 https://orcid.org/0009-0006-4139-6533
幸小云 https://orcid.org/0009-0006-2844-4801

参考文献

An H, Chen CR, Wu Q, Zhang T (2021) Corporate innovation: Do diverse boards help? Journal of Financial and

Quantitative Analysis, 56, 155–182.
Bach TN, Hoang K, Le T (2025) Biodiversity risk and firm performance: Evidence from US firms. Business Strategy and the Environment, 34, 1113–1132.
Barney J (1991) Firm resources and sustained competitive advantage. Journal of Management, 17, 99–120.
Bastien-Olvera BA, Moore FC (2021) Use and non-use value of nature and the social cost of carbon. Nature Sustainability, 4, 101–108.
Chen ZHJ, Derwall J, Gao X, Koedijk K (2025) Does Biodiversity Risk Matter to Capital Markets? New Evidence from China. https://cepr.org/publications/dp20066. (accessed on 2025-03-19)
Cosma S, Cosma S, Pennetta D, Rimo G (2025) Does biodiversity matter for firm value? Journal of International Financial Markets, Institutions and Money, 105, 102240.
Cui CY, Hou YL, Wang TY, Wen YL (2022) Biodiversity conservation supported by finance: Global practice and policy enlightenment. Biodiversity Science, 30, 22326. (in Chinese with English abstract) [崔楚云, 侯一蕾, 王天一, 温亚利 (2022) 金融支持生物多样性保护: 全球实践及政策启示. 生物多样性, 30, 22326.]
Elsayed RAA (2023) Exploring the financial consequences of biodiversity disclosure: How does biodiversity disclosure affect firms' financial performance? Future Business Journal, 9, 22.
Fang XM, Hu D (2023) Corporate ESG performance and innovation: Empirical evidence from A-share listed companies. Economic Research Journal, 58(2), 91–106. (in Chinese) [方先明, 胡丁 (2023) 企业ESG表现与创新——来自A股上市公司的证据. 经济研究, 58(2), 91–106.]
Giglio S, Kuchler T, Stroebel J, Zeng XR (2023) Biodiversity risk. https://doi.org/10.3386/w31137. (accessed on 2025-04-17)
Hart SL (1995) A natural-resource-based view of the firm. The Academy of Management Review, 20, 986.
He F, Chen LX, Lucey BM (2024) Chinese corporate biodiversity exposure. Finance Research Letters, 70, 106275.
Houdet J, Trommetter M, Weber J (2012) Understanding changes in business strategies regarding biodiversity and ecosystem services. Ecological Economics, 73, 37–46.
IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform for Biodiversity and Ecosystem Services) (2019) Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services. https://zenodo.org/records/3553579. (accessed on 2024-11-25)
Johnson JA, Baldos U, Cervigni R, Chonabayashi S, Corong E, Gavryliuk O, Hertel T, Nootenboom C, Gerber J, Ruta G, Polasky S (2021) The Economic Case for Nature: A Global Earth-Economy Model to Assess Development Policy Pathways. https://hdl.handle.net/10986/35882. (accessed on 2025-06-29)
Kong DM, Zhang BH, Zhang J (2022) Higher education and corporate innovation. Journal of Corporate Finance, 72, 102165.
Li XQ, Dong ZF, Ge CZ, Li XL (2022) Study on innovative policy for financing biodiversity. Environmental Protection, 50(8), 28–31. (in Chinese with English abstract) [李晓琼, 董战峰, 葛察忠, 李晓亮 (2022) 生物多样性保护的金融政策创新研究. 环境保护, 50(8), 28–31.]
Liu Z, Kong LQ, Zhang JB (2025) Green finance and biodiversity: Empirical research based on Chinese bird watching data. China Economic Quarterly, 25, 565–580. (in Chinese with English abstract) [刘钊, 孔令乾, 张俊飚 (2025) 绿色金融与生物多样性——基于中国观鸟数据的考察. 经济学(季刊), 25, 565–580.]
National Bureau of Statistics (2017) Industrial Classification for National Economic Activities. (in Chinese) [国家统计局 (2017) 国民经济行业分类.] https://www.stats.gov.cn/xxgk/tjbz/gjtjbz/202008/P020200811606493723477.pdf. (accessed on 2025-05-31)
North DC (1990) Institutions, Institutional Change and Economic Performance. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
Qiao Q, Yu QR, Feng L, Chen L, Liu CL, Li A (2024) Establishment of an indicator system for assessing corporate biodiversity performance. Research of Environmental Sciences, 37, 2324–2332. (in Chinese with English abstract) [乔青, 于倩茹, 冯乐, 陈龙, 刘春兰, 李昂 (2024) 企业生物多样性绩效评估指标体系构建. 环境科学研究, 37, 2324–2332.]
Rao A, Lucey BM, Kumar S (2024) Corporate Biodiversity Risk and Concern: Evidence from Indian Firms and Industry-level Insights. https://papers.ssrn.com/sol3/Delivery.cfm?abstractid=4986392. (accessed on 2024-12-03)
Stiglitz JE, Weiss A (1981) Credit rationing in markets with imperfect information. The American Economic Review, 71, 393–410.
Tang XM, Qin T (2025) Chinese enterprises' biodiversity disclosure index construction and financing effects. Biodiversity Science, 33, 24264. (in Chinese with English abstract) [汤心萌, 秦涛 (2025) 中国企业生物多样性信息披露指数构建及融资效应. 生物多样性, 33, 24264.]
Tao YN, Yuan J (2022) Impact and enlightenment of biodiversity decline on industrial chain security and financial stability. South China Finance, (2), 72–78. (in Chinese with English abstract) [陶娅娜, 袁佳 (2022) 生物多样性下降对产业链安全及金融稳定的影响与启示. 南方金融, (2), 72–78.]
Zhu ZX, Zhang LR, Liu Y, Meng R, Jin SC (2025) Business biodiversity conservation: International progress and enlightenment. Acta Ecologica Sinica, 45, 6131–6141. (in Chinese with English abstract) [朱振肖, 张丽荣, 刘洋, 孟锐, 金世超 (2025) 工商业生物多样性保护: 国际进展与启示. 生态学报, 45, 6131–6141.]

(责任青年编委: 王金洲　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025330

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (4): 25287, pages 1–16
doi: 10.17520/biods.2025287
cstr: 32101.14.biods.2025287

•技术与方法•

基于SCD-HRNet模型的野生动物姿态估计及其在生物多样性监测中的应用：以内蒙古赛罕乌拉地区为例

孔孜亦[1,2,3], 王德港[1,2,3], 王建涛[4], 裴志永[5], 孙晶[6], 张长春[1,2,3*], 张军国[1,2,3*]

1. 北京林业大学工学院, 北京 100083; 2. 林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083; 3. 北京林业大学生物多样性智慧监测研究中心, 北京 100083; 4. 内蒙古乌兰坝国家级自然保护区管理局, 内蒙古赤峰 025450; 5. 内蒙古农业大学能源与交通工程学院, 呼和浩特 010018; 6. 兴安盟乌兰河地方级自然保护区管理局, 内蒙古乌兰浩特 137400

摘要: 内蒙古赛罕乌拉地区野生动物的保护对维护区域生物多样性具有重要意义。行为分析有助于提升生物多样性保护的科学性与智能化水平, 而姿态估计是行为分析的前提和核心支撑。针对野生动物监测中因光照变化、动物高速运动、复杂环境遮挡因素导致的姿态估计精度下降问题, 本文提出一种融合注意力机制和动态置信度抑制的野生动物姿态估计方法(selective coordinate-enhanced decoupling-HRNet, SCD-HRNet)。首先, 结合压缩-激励(squeeze-and-excitation, SE)注意力机制, 通过全局平均池化提取通道级上下文特征, 增强网络对物种形态特征的鉴别能力, 有效解决由光照变化导致的特征失真问题; 其次, 为应对动物高速运动带来的定位偏差, 引入坐标注意力(coordinate attention, CA)机制, 将二维坐标分解为水平与垂直分量, 通过双向注意力机制建立跨方向长程依赖关系, 提升运动模糊状态下的关键点定位精度; 最后, 提出动态置信度抑制(dynamic confidence suppression, DCS)模块, 基于模型推理精度建立自适应阈值函数, 实现遮挡部位关键点的稳健性检测。本文开展对比实验以验证模型的性能。实验结果表明, SCD-HRNet方法的平均精度均值在采集并标注的赛罕乌拉地区野生动物数据集和AP-10K公开动物数据集上分别达到了82.61%和69.79%, 均优于已有方法。本文提出的SCD-HRNet方法显著提升了复杂生态场景中野生动物图像的姿态估计精度, 为生物多样性监测中的野生动物行为分析提供了可靠的技术支持。

关键词: 野生动物; 姿态估计; HRNet; 压缩-激励注意力机制; 坐标注意力机制; 动态置信度抑制; 红外相机监测; 生物多样性保护

孔孜亦, 王德港, 王建涛, 裴志永, 孙晶, 张长春, 张军国 (2026) 基于SCD-HRNet模型的野生动物姿态估计及其在生物多样性监测中的应用: 以内蒙古赛罕乌拉地区为例. 生物多样性, 34, 25287. doi: 10.17520/biods.2025287; cstr: 32101.14.biods.2025287.
Kong ZY, Wang DG, Wang JT, Pei ZY, Sun J, Zhang CC, Zhang JG (2026) Wildlife pose estimation based on the SCD-HRNet Model and its application in biodiversity monitoring: A case study of the Saihanwula Region, Inner Mongolia. Biodiversity Science, 34, 25287. doi: 10.17520/biods.2025287; cstr: 32101.14.biods.2025287.

Wildlife pose estimation based on the SCD-HRNet model and its application in biodiversity monitoring: A case study of the Saihanwula Region, Inner Mongolia

Ziyi Kong[1,2,3], Degang Wang[1,2,3], Jiantao Wang[4], Zhiyong Pei[5], Jing Sun[6], Changchun Zhang[1,2,3*], Junguo Zhang[1,2,3*]

1 *College of Engineering, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*
2 *National Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing 100083, China*
3 *Research Center for Intelligent Biodiversity Monitoring, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*
4 *Administration of Ulanba National Nature Reserve, Chifeng, Inner Mongolia 025450, China*
5 *College of Energy and Transportation Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China*

收稿日期 Received: 2025-07-20; 接受日期 Accepted: 2025-10-22
基金项目: 国家自然科学基金(32371874; 32401569)、北京市自然科学基金(6244053)和陕西省科学院科技计划项目(2025K-32) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32371874; 32401569), Beijing Natural Science Foundation (6244053), and the Science and Technology Program of Shaanxi Academy of Sciences (2025K-32)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: zhangchangchun@bjfu.edu.cn; zhangjunguo@bjfu.edu.cn

6 *Wulanhe Local Nature Reserve Administration, Hinggan League, Ulanhot, Inner Mongolia 137400, China*

ABSTRACT

Aims: The conservation of wild animals in the Saihanwula region of Inner Mongolia is of great significance for maintaining regional biodiversity. Behavioral analysis helps enhance the scientific basis and intelligent management of biodiversity conservation, with pose estimation serving as the prerequisite and core support for behavioral analysis.

Methods: Aiming to solve the problem of decreased pose estimation accuracy caused by illumination changes, high-speed animal movement and complex environmental occlusion factors in wildlife monitoring, this paper proposed a novel wildlife pose estimation method combining attention mechanism and dynamic confidence suppression (selective coordinate-enhanced decoupling-HRNet, SCD-HRNet). Firstly, combined with the squeeze-and-excitation (SE) attention mechanism, the channel-level context features were extracted by global average pooling to enhance the discrimination ability of the network for species morphological features and effectively solve the problem of feature distortion caused by illumination changes. Secondly, in order to deal with the positioning deviation caused by high-speed animal movement, the coordinate attention (CA) mechanism was introduced to decompose the two-dimensional coordinates into horizontal and vertical components, and the bidirectional attention mechanism was used to establish the cross-direction long-range dependence relationship to improve the joint positioning accuracy under motion blur. Finally, the dynamic confidence suppression (DCS) module was proposed to establish an adaptive threshold function based on model inference accuracy to achieve robust detection of occluded key points.

Results: This paper carried out comparative experiments to verify the performance of the model. The experimental results showed that the mean average precision of SCD-HRNet method reaches 82.61% and 69.79% on the collected and labeled wild animal dataset in Saihanwula area and on the AP-10K public animal dataset, respectively, outperforming the existing methods.

Conclusion: The proposed SCD-HRNet method significantly improves the pose estimation accuracy of wildlife images in complex ecological scenes and provides reliable technical support for wildlife behavior analysis in ecological monitoring.

Key words: wild animals; pose estimation; HRNet; squeeze-and-excitation attention mechanism; coordinate attention mechanism; dynamic confidence suppression; infrared camera monitoring; biodiversity conservation

野生动物作为生态系统的重要组成部分, 在维持生态平衡和生物多样性保护中具有不可替代的生态功能(Mokany et al., 2022)。准确监测野生动物种群动态不仅是评估生态系统健康的关键指标, 更是制定科学保护策略的重要依据(蔡建民等, 2023)。内蒙古赛罕乌拉国家级自然保护区包含国家二级保护动物马鹿(*Cervus elaphus*)以及中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)等珍稀物种, 其种群状态直接反映了当地生态系统的稳定性。因此, 深入研究这些保护动物的生态习性、种群动态及分布格局, 对于优化保护措施、维持生物多样性具有重要意义。然而, 传统的动物监测方法主要依靠侵入式传感器, 应用在野生动物中存在部署困难、成本高昂及对动物行为干扰较大等局限性。近年来, 深度学习的迅速发展使得野生动物姿态估计成为可能(Cheng et al., 2023;Yin et al., 2024)。

针对动物姿态估计, 国内外相关学者提出多种方法。Huang等(2021)提出的分层3D运动学习框架通过多视角动态分解与无监督聚类, 实现对动物自发行为的跨尺度量化表征; Lauer等(2022)的多动物DeepLabCut (multi-animal DeepLabCut, maDLC)解决了多动物跟踪问题; An等(2023)提出的多动物网格模型对齐(multi-animal mesh model alignment, MAMMAL)方法基于多视角网格对齐算法, 实现多只自由活动猪的三维表面运动捕捉; Hu等(2023)提出的单视角视频3D小鼠姿态估计方法通过结合运动学链优化与CT扫描, 实现了笼养环境下多只小鼠(*Mus musculus*)运动的高精度三维重建; Ye等(2024)的SuperAnimal预训练模型建立了跨物种统一框架。上述方法在群体动物姿态估计中取得了显著进展, 但仍面临高密度场景下相互遮挡导致姿态估计精度下降的挑战。

为解决遮挡这一问题, 近年来出现了多种优化算法。徐贵冬等(2023)的改进高分辨率网络的多目标动物姿态估计网络(PAENet)通过融合自注意力机制的混合卷积(attention-convolution mixed, ACmix)与极化注意力机制, 提升了姿态估计在遮挡场景的检测能力; 张雯雯等(2023)改进的堆叠沙漏网络则通过压缩-激励(squeeze-and-excitation, SE)和卷积块注意力模块(convolutional block

attention module, CBAM)注意力机制优化了遮挡特征传递效率; Barney等(2023)改进的Mask-RCNN架构缓解了牛群运动遮挡的问题; Han等(2024)开发的SBEa框架通过多视角融合解决了遮挡问题; Li等(2025)构建的SpaceAnimal数据集则为遮挡环境研究提供了新基准。然而, 上述方法多在圈养或实验室条件下验证, 面对野外低对比度、枝叶遮挡和动物伪影等真实生态监测痛点, 其精度与部署可行性仍显著不足。HRNet通过在整个网络中保持高分辨率特征表示, 并采用多尺度并行融合策略, 实现了对空间细节信息的充分保留, 使其在复杂背景条件下具备更强的细粒度关键点表征能力。同时其参数规模与精度权衡在主流网络中位居前列, 可在不显著增加计算开销的前提下保持高分辨率特征, 为后续野外实时处理预留了性能空间。

基于上述背景与研究挑战, 本研究以HRNet网络为基线, 针对真实自然场景下野生动物姿态估计面临的关键技术挑战, 提出一种融合注意力机制和动态置信度抑制的野生动物姿态估计方法(selective coordinate-enhanced decoupling-HRNet, SCD-HRNet)。首先, 通过融合通道与空间坐标注意力机制, 提升模型在复杂自然环境下的特征表征能力; 然后, 采用动态置信度调节策略, 增强关键点在遮挡场景下的定位精度。野生动物姿态估计能够为珍稀物种行为监测和健康评估提供精细化数据支撑, 为理解生物多样性及生态适应性提供重要研究工具。

1 数据采集与处理

1.1 内蒙古赛罕乌拉野生动物数据集

本研究利用红外相机采集内蒙古赛罕乌拉国家级自然保护区野生动物图像, 通过非侵入式远程监测技术获取, 最大程度降低了人类活动对野生动物自然行为的干扰[①], 构建了兼具生态代表性与姿态估计价值的数据集。其中包含该地区6种典型野生动物图像, 分别为中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)、亚洲狗獾(*Meles leucurus*)、野猪(*Sus scrofa*)、猞猁(*Lynx lynx*)、马鹿(*Cervus elaphus*)和狍(*Capreolus pygargus*)。为确保模型评估的可靠性, 本研究采用分层抽样按8 : 1 : 1将自建数据集划分为训练集、验证集和测试集, 对每个物种分别按该比例随机划分, 确保物种在训练集、验证集和测试集中的相对占比保持一致, 从而减少分布漂移, 各物种图像张数如附录1所示。

数据集共计2,419张图片, 涵盖不同时间段(白天、夜晚)、不同气象条件(晴天、阴天、降雪等)以及不同拍摄距离(近景、远景)的影像。附录2展示了数据集内6种野生动物的典型图像, 并呈现了多样化环境下的动物图像。数据采集过程中引入的多样化拍摄条件不仅拓展了训练数据的覆盖范围, 也有助于提升模型在面对极端天气、遮挡等复杂自然环境时的泛化性能(张军国等, 2018)。该数据集的构建为后续的野生动物姿态估计提供了可靠的基础。

1.2 AP-10K公开数据集

本研究在自建野生动物数据集的基础上, 进一步采用一个具有广泛物种覆盖度的公开基准数据集AP-10K进行泛化实验(Yu et al., 2021)。该数据集包含54个物种, 涵盖23个科, 涉及哺乳纲等主要脊椎动物类群, 共计10,015张经过标注的图像, 并定义了17个关键解剖学特征点, 包括头部、四肢关节及尾部等对运动功能分析具有重要意义的身体部位。该验证数据为系统评估模型的迁移能力和泛化性能提供了可靠的实验基础。

1.3 数据标注与关键点定义

本研究构建了野生动物姿态估计的关键点标注体系, 用于量化表征骨骼结构及运动模式。该体系定义了17个关键点, 覆盖左眼、右眼、鼻子、脖子、尾巴、左肩、左肘、左前爪、右肩、右肘、右前爪、左臀、左膝、左后爪、右臀、右膝、右后爪核心解剖部位。关键点选择综合考量了物种解剖特征及主流框架, 以确保模型能够有效捕捉不同物种的运动特征(Cao et al., 2019)。

数据标注由1名专业标注员独立完成, 采用COCO格式记录17个关键点(图1)。为保证质量, 进行了缺失率、逻辑一致性(如关键点是否落在边界框内)及异常值检测(面积或宽高比分布的稳健z分数大于阈值), 自检结果显示缺失率与逻辑违规率均为0, 异常率为2.584%, 整体标注质量和一致性较高, 可为模型训练提供可靠数据。

① 沙连帅 (2020) 基于无线传感器网络的野生动物图像采集系统设计. 硕士学位论文, 北京林业大学, 北京.



图1　数据标注示意图。17个关键点覆盖头部、四肢和躯干，用于识别采食、运动、休息等行为模式。为提升可视化效果，对展示的标注关键点均进行了放大处理。

Fig. 1　Data annotation diagram. Seventeen key points covering the head, limbs, and torso are used to identify behavioral patterns such as feeding, moving, and resting. To improve visualization, all displayed key annotation points have been enlarged.

2　模型构建

2.1　SCD-HRNet野生动物图像姿态估计方法

野生动物监测中，光照不足、高速运动和复杂遮挡常导致关键点检测精度下降。为此，本文提出层次化姿态估计方法SCD-HRNet，其模型结构如图2所示。

该网络通过构建多级特征优化体系，提升模型在非理想观测条件下的适应性和稳健性。首先，在检测头中引入压缩-激励注意力机制，通过通道维度上的特征重标定，实现了对噪声预测的有效过滤(Hu et al., 2018)。为进一步解决运动模糊状态下的关键点定位精度下降问题，网络深层整合了坐标注意力机制，该模块通过同时捕获空间位置关联和通道依赖关系，有效增强了网络对物种特异性形态特征的鉴别能力(Hou et al., 2021)。考虑到实际监测场景中普遍存在的误检问题，在输出预测阶段设计了动态置信度抑制(dynamic confidence suppression, DCS)模块，通过建立基于环境复杂度的自适应阈值机制，提升关键点在遮挡场景下的空间定位精度。上述核心模块通过特征选择、空间定位和结果优化协同作用，使SCD-HRNet能在保持实时检测性的同时，提升在野生动物姿态估计场景中的性能表现。

2.2　压缩-激励(squeeze-and-excitation, SE)注意力机制

针对HRNet检测头在多尺度特征融合时上下文信息获取不足及通道特征交互不足的问题，本研究引入SE注意力机制进行架构优化。SE注意力机制通过双阶段特征调控实现通道维度的自适应增强，主要包括压缩阶段和激励阶段，其模型结构如图3所示。在压缩阶段，SE注意力机制通过全局平均池化(global average pooling, GAP)对空间维度进行压缩，从而生成通道描述符来捕获全局上下文信息。压缩阶段SE注意力机制通过以下公式计算每个通道特征:

$$x_c = \frac{1}{H \times W} \sum_{i=1}^{H} \sum_{j=1}^{W} F(i,j,c) \tag{1}$$

其中，$F(i,j,c)$表示输入特征图中第c个通道在位置(i,j)的像素值，H和W分别是特征图的高度和宽度，

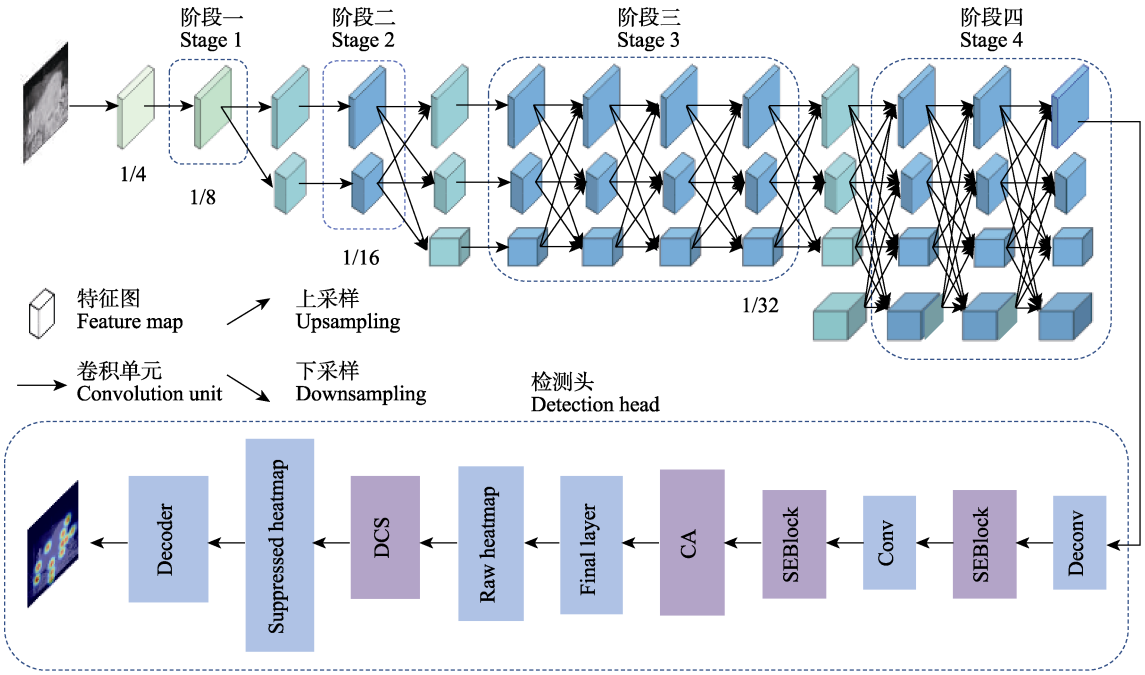


图2　SCD-HRNet模型结构图。Decoder: 解码器; **Suppressed heatmap**: 抑制后热力图; **Raw heatmap**: 原始热力图; **Final layer**: 最终输出层; **SEBlock**: 压缩-激励模块; **Conv**: 卷积; **Deconv**: 反卷积。该网络在**HRNet**基础上引入压缩-激励**(SE)**注意力机制、坐标注意力**(CA)**机制和动态置信度抑制**(DCS)**模块, 以提升复杂背景下的姿态估计关键点识别精度。

Fig. 2　Structure of SCD-HRNet model. Final layer, Final output layer; Conv, Convolution; SEBlock, Squeeze-and-excitation blocks; Deconv, Transposed convolution (deconvolution). The network, built on HRNet, introduces squeeze-and-excitation (SE) attention mechanism, coordinate attention (CA) mechanism, and dynamic confidence suppression (DCS) modules to improve keypoint detection accuracy for pose estimation in complex backgrounds.

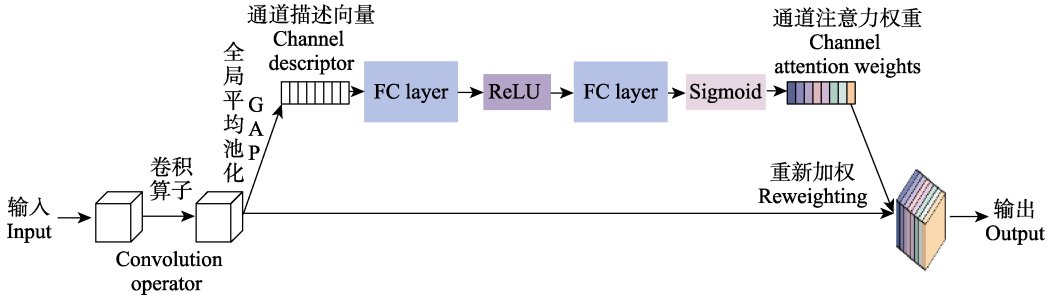


图3　压缩-激励(SE)注意力机制结构图。FC layer: 全连接层; **ReLU**: **ReLU**激活函数; **Sigmoid**: **Sigmoid**函数。该模块通过全局平均池化压缩空间信息, 经全连接层学习通道间的重要性权重, 再对原始特征图进行通道级重标定, 从而提升对光照变化的稳健性。

Fig. 3　Structure of squeeze-and-excitation (SE) attention mechanism. FC layer, Fully connected layer; ReLU, Rectified linear unit activation; Sigmoid, Sigmoid function. The module applies global average pooling to squeeze spatial information, then uses a fully connected layer to learn channel-wise importance weights, and re-calibrates the original feature map at the channel level, thereby improving robustness to illumination changes.

x_c是通过全局平均池化得到的通道描述符。在激励阶段, SE注意力机制通过全连接层计算并经Sigmoid归一化, 对特征图进行加权以突出有效信息并抑制冗余特征, 生成最终的通道注意力权重:

$$\omega_c = \sigma\left(W_2 \times \mathrm{ReLU}\left(W_1 \times x_c\right)\right) \tag{2}$$

其中, σ是Sigmoid激活函数, ReLU是非线性激活函数, W_1和W_2是全连接层的权重, x_c是全局平均池化后的通道向量。最终, 通道注意力权重将作用于原始特征图, 实现通道自适应加权, 公式如下:

$$F' = \omega_c \times F \tag{3}$$

其中, F'是加权后的特征图, ω_c是计算得到的通道注意力权重, F是原始输入特征图。

SE注意力机制计算的通道注意力权重会影响关键点的最终置信度, 为了便于说明这种影响关系, 可将每个关键点i的模型输出置信度p_i表示为:

$$p_i = \sum_{c=1}^{C} \omega_c \times F_{i,c} \tag{4}$$

其中, C是原始通道数, $F_{i,c}$是关键点i在通道c下的响应值。

SE注意力机制通过压缩-激励过程在通道维度实现自适应重标定。光照不足会降低图像对比度并掩盖局部特征, SE注意力机制通过全局平均池化与非线性映射生成权重, 增强判别性通道、抑制受光照影响的通道, 从而在低光照条件下突出关键特征并提升姿态估计精度。

2.3 坐标注意力(coordinate attention, CA)机制

传统HRNet检测头在空间关系建模上存在不足, 难以显式刻画关键点间的局部依赖。为此, 本研究引入坐标注意力(CA)机制(图4), 通过将空间坐标线索注入通道注意力, 在更大范围上建模跨区域依赖, 获得对位置更敏感的特征表示, 从而缓解传统方法对位置信息利用不足的问题。与传统全局平均池化易抹平空间坐标不同, CA将其分解为水平与垂直两条一维编码分支, 以同时保留精确位置信息和较大范围的空间信息。具体而言, 对输入特征张量X, 分别采用核大小为$(H, 1)$与$(1, W)$的全局平均池化, 沿水平坐标与垂直坐标对每个通道独立聚合, 得到携带高度和宽度索引的方向感知描述符。于是, 第c个通道在高度为h处的编码形式如下:

$$z_c^h(h) = \frac{1}{W} \sum_{0 \le i < W} x_c(h, i) \tag{5}$$

其中, $x_c(h, i)$表示第c通道高度为h、宽度为i的特征图。然后沿着竖直方向使用尺寸为$(1, W)$的池化核进行编码:

$$z_c^w(w) = \frac{1}{H} \sum_{0 \le j < W} x_c(j, w) \tag{6}$$

其中, $x_c(j, w)$表示第c通道宽度为w、高度为j的特征图。

两条一维池化分别沿各自的空间维对特征进行聚合: 在一维上汇聚较大范围的空间信息, 在另一维上保留精确位置信息。随后将这两条方向编码在空间维拼接, 并通过共享的1 × 1卷积进行变换, 得到融合后的中间特征f:

$$f = \delta\left(F_1\left(\left[z^h, z^w\right]\right)\right) \tag{7}$$

其中, δ表示非线性激活, F_1表示共享的1 × 1卷积变

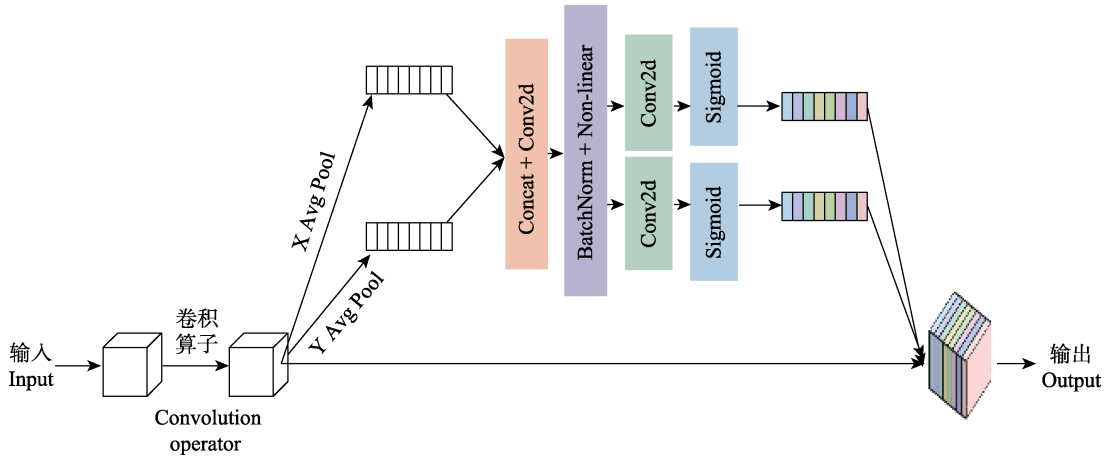


图4 坐标注意力机制结构图。X Avg Pool: X轴平均池化; Y Avg Pool: Y轴平均池化; Concat: 拼接; Conv2d: 二维卷积层; BatchNorm: 批归一化层; Non-linear: 非线性激活函数; Sigmoid: Sigmoid函数。该模块将通道注意力分解为沿着两个空间方向的一维特征编码过程, 从而在通道注意力中精确地保留空间位置信息。

Fig. 4 Coordinate attention mechanism structure diagram. X Avg Pool, Average pooling along the x-axis; Y Avg Pool, Average pooling along the y-axis; Concat, Concatenation; Conv2d, 2D convolution; BatchNorm, Batch normalization; Non-linear, Non-linear activation function; Sigmoid, Sigmoid function. This module decomposes channel attention into two 1D feature-encoding paths along the horizontal and vertical spatial directions, thereby precisely preserving spatial positional information within the channel-attention mechanism.

换函数。随后, 将中间特征f按原始的高和宽的维度切分为f^h与f^w, 并分别通过1 × 1卷积对通道维度进行调整与输入相同的通道数, 从而得到两个方向的注意力权重。相应的计算形式如下:

$$g^h = \delta\left(F_h\left(f^h\right)\right) \tag{8}$$

$$g^w = \delta\left(F_w\left(f^w\right)\right) \tag{9}$$

最后, 将g^h和g^w拓展为与输入特征相同的维度, 并与输入特征$x_c\ (i, j)$按位相乘得到最终输出。具体公式如下:

$$y_c(i,j) = x_c(i,j) \times \mathrm{g}_c^h(i) \times \mathrm{g}_c^w(j) \tag{10}$$

动物伪影常因高速运动或采集干扰产生, 导致特征图中出现虚假响应, 干扰关键点定位。坐标注意力机制在通道注意中引入空间坐标线索, 将特征分解为水平与垂直分支, 在扩大空间信息利用范围的同时保留位置信息, 从而强化真实关键点的响应。相比仅依赖全局统计的传统方法, CA更关注空间结构约束, 使模型在伪影干扰下仍能聚焦真实关键点, 提高姿态估计的稳健性。

2.4 动态置信度抑制(dynamic confidence suppression, DCS)模块

HRNet检测头在处理背景噪声和冗余信息时易出现性能退化问题。传统的空间置信度抑制方法通过固定阈值过滤低置信度特征, 但其刚性抑制策略在复杂多变的实际场景中表现受限(Liu et al., 2024)。固定阈值难以适应场景复杂性差异和目标外观、姿态的多样性, 这种静态阈值设计严重影响了模型的稳健性。为此, 本研究提出动态置信度抑制模块, 此模块为验证和推理阶段的后处理, 通过将验证阶段的关键点精度(acc_pose)作为阈值调度量, DCS在验证和推理阶段按需调整抑制强度, 以适配不同场景与任务需求; 训练阶段不启用DCS, 以保持监督一致与优化稳定, 从而提升模型稳健性。

DCS模块首先对每个关键点通道计算其在热力图中的空间最大置信度(m_k), 以评估该关键点通道的可靠性。

$$m_k = max_{u,v} H_{k,u,v}, k = 1, ..., K \tag{11}$$

其中, H表示单张样本的预测热力图张量, 形状为K × H × W (通道 × 高 × 宽), K表示关键点的通道数, $H_{k,u,v}$表示第k个关键点通道在像素坐标(u, v)处的标量值。$max_{u,v}$表示对空间两个维度同时取最大值, m_k表示第k个通道的全局最大置信度。实现将热力图在空间维度拉平为C × (H· W)的矩阵, 其中C表示通道数, 每一行对应一个关键点通道的所有空间位置。随后对每一行取最大值得到$\{m_k\}$, 即每个关键点通道的全局最大置信度, 用于衡量其定位可靠性(图5a)。在DCS中, 阈值由验证阶段的acc_pose在验证和推理阶段注入后按分段函数确定, 用于区分低置信通道与高置信通道(Sagar et al., 2025); 若未注入acc_pose, 则采用固定阈值τ_0 = 0.1。当某个通道的最大置信度m_k低于阈值τ时, 判定该通道需抑制, 定义抑制掩码M_k^{sup} (图5b):

$$M_k^{\mathrm{sup}} = 1[m_k < \tau] \in \{0,1\} \tag{12}$$

其中, $1[\cdot]$表示指示函数, 当条件为真取1, 为假取0。反之, 若$m_k \geq \tau$则不抑制, 构造保留掩码(图5c):

$$M_k^{\mathrm{keep}} = 1 - M_k^{\mathrm{sup}} \tag{13}$$

其中, M_k^{keep}表示保留掩码, 1表示保留, 0表示抑制。阈值分段函数定义为(验证和推理阶段生效):

$$\tau\left(a_p\right) = \begin{cases} 0.2 & if \quad a_p \leq 0.85 \\ 0.1 & if \quad 0.85 < a_p \leq 0.92 \\ 0.05 & otherwise \end{cases} \tag{14}$$

其中, a_p为验证集的汇总值; 未注入时取$\tau = \tau_0 = 0.1$。由此得到通道级二值掩码$M^{\mathrm{sup}} \in \{0,1\}^K$与保留掩码$M^{\mathrm{keep}} = 1 - M^{\mathrm{sup}}$。随后将$M^{\mathrm{keep}}$在空间维度广播为$K \times H \times W$。这种分段阈值策略可根据验证得到的acc_pose按需调节通道级抑制强度, 从而减少冗余与背景通道的干扰, 突出关键信息(Ding et al., 2024)。

随后使用保留掩码与热图进行逐元素相乘(图5e):

$$H' = H \odot M^{\mathrm{keep}}, \quad 即\ H'_{k,u,v} \cdot M_k^{\mathrm{keep}} \tag{15}$$

这里通过实际与保留掩码M^{keep}相乘, 因此1表示保留, 0表示抑制, 相乘后保留掩码为1的通道完整保留, 为0的通道被置零, 从而有效抑制低置信关键点通道(Kirillov et al., 2020)。

该门控在验证和推理阶段生效, 屏蔽低置信通道对解码的干扰, 使模型聚焦于高置信关键点通道, 从而在复杂背景与遮挡场景下提升姿态估计的准确性与稳健性; 训练阶段不启用DCS, 以保持监督一致与优化稳定。

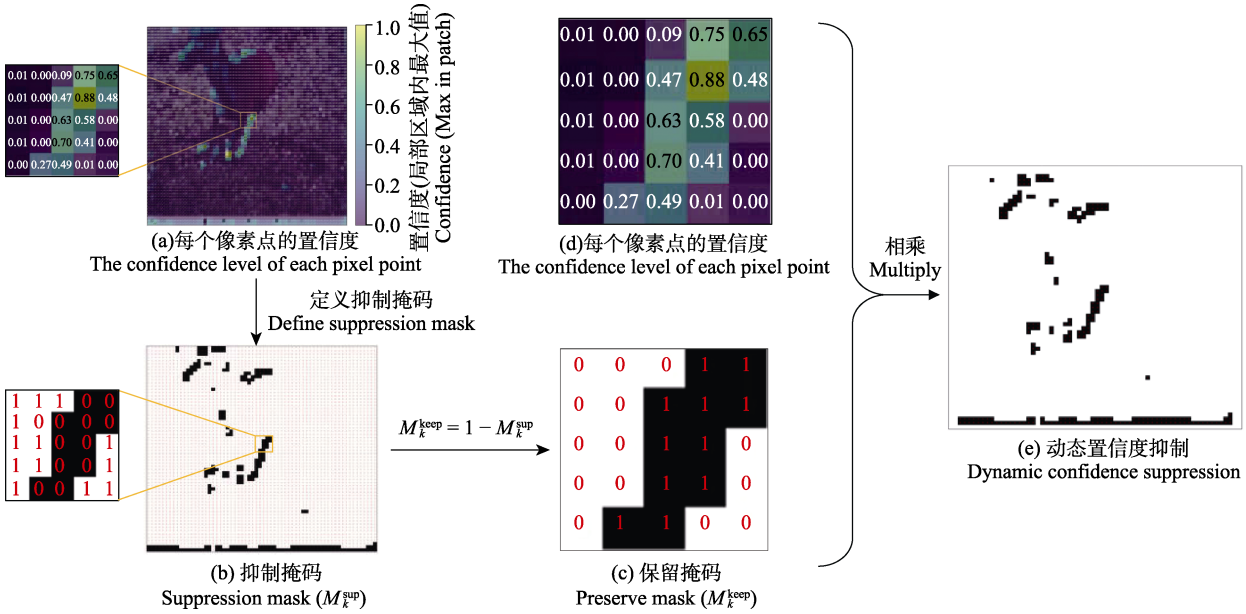


图5　动态置信度抑制(DCS)模块流程图
Fig. 5　Flowchart of the dynamic confidence suppression (DCS) module

3　模型评估

3.1　实验环境

为验证本文所提SCD-HRNet方法的有效性和泛化性, 配置了相应的实验环境, 后续的实验统一使用Ubuntu20.04操作系统, PyTorch深度学习框架。使用NVIDIA GeForce RTX 3090 (24G)进行训练, 基于mmpose框架实现, 所有实验均不使用任何预训练权重, 优化与调度采用Adam, 学习率为0.0003, 批处理大小为24, 每个实验均进行总共210次epoch训练。具体实验环境配置如附录3所示。

3.2　评价指标

为衡量改进模型的检测效果, 采用平均精度(average precision, AP)、AP^{50} (OKS = 0.50)、AP^{75} (OKS = 0.75)、中等大小物体的平均精度(average precision for medium objects, AP^{M})、大型大小物体的平均精度(average precision for large objects, AP^{L})、召回率(average recall, AR)作为评价指标, 用以全面衡量模型的综合性能。标准的评估度量是基于对象关键点相似度(object keypoint similarity, OKS):

$$OKS = \frac{\sum_i \exp\left(-d_i^2 / 2s_i^2 k_i^2\right)\delta(v_i > 0)}{\left(\sum_i \delta(v_i > 0)\right)} \tag{16}$$

其中, d_i是检测到的关键点和相应的真实标注关键点之间的欧氏距离, v_i是关键点的可见性标志, s是物体的尺度, 计算方式是按照COCO实现使用真值实例的面积来归一化尺度。在实现上等价于令 $s = \sqrt{\text{area}}$, 其中area为真值框(宽 × 高)的像素面积, k_i是控制衰减的每个关键点的常数, 取值来源是COCO官方在pycocotools中给出的17个关键点固定常数, 这也是Detectron2和mmpose等主流实现的默认设置; 向量为[0.026, 0.025, 0.025, 0.035, 0.035, 0.079, 0.079, 0.072, 0.072, 0.062, 0.062, 0.107, 0.107, 0.087, 0.087, 0.089, 0.089]。

3.3　消融实验

本文在自建的野生动物数据集上进行消融实验。旨在验证SCD-HRNet中各改进策略对野生动物关键点预测精度的影响程度。使用HRNet-W48作为骨干网络, 图像输入大小为256 × 256, 在整个消融实验中采用控制变量法, 分别将SE注意力机制、CA机制和DCS模块用于优化HRNet, 从而验证SCD-HRNet中各改进策略对野生动物关键点预测精度的影响程度。实验结果如表1所示, 结果表明, 相比原始HRNet结构, 改进后的模型在各项评估指标上均有所优化, 其中AP值提升了1.14%, AR值提升了1.25%。

为系统验证各模块在特定困难场景下的针对性提升效果, 本研究从数据集中划分出3个具有代表性的困难子集: 低光照子集(包含夜晚、阴天及雪

天等场景, 共894张图像)、运动伪影与模糊子集(427张图像)以及遮挡子集(944张图像)。在统一训练配置下, 分别对基线模型、分别引入SE模块(面向低光照优化)、CA模块(面向运动模糊优化)和DCS模块(面向遮挡优化)的模型, 以及三模块联合启用的完整模型进行对比评估。评价指标以AP (%)为主, 并同步汇报AP^{50}、AP^{75}、AP^{M}、AP^{L}与AR指标。

低光照子集的消融实验结果如表1所示, 相较基线模型, 单独引入SE、CA和DCS模块分别带来0.22、0.19和0.12的AP值提升, 其中单独引入SE模块提升的AP值最高, 三模块联合使用时AP达到26.85, 整体提升0.29。运动伪影与模糊子集的消融实验结果如表1所示, 相较基线模型, 单独引入SE、CA和DCS模块分别带来0.20、0.67和0.46的AP值提升, 其中单独引入CA模块提升的AP值最高, 三模块联合使用时AP达到26.47, 整体提升0.90, 需要说明的是, 该子集仅包含小目标与大目标样本, 数据集中, 不存在中等尺寸目标, 因此AP^{M}指标为0。遮挡子集的消融实验结果如表1所示, 相较基线模型, 单独引入SE、CA和DCS模块分别带来0.22、0.36和0.79的AP值提升, 其中单独引入DCS模块提升的AP值最高, 三模块联合使用时AP达到22.13, 整体提升0.82。综合来看, SE对低光照条件具有最佳适应能力, CA对运动模糊的针对性最强, DCS对遮挡

表1　不同子集上的消融实验结果。在同一训练/测试划分与训练策略下, 对基线HRNet-W48逐步加入压缩-激励(SE)注意力机制、坐标注意力(CA)机制、动态置信度抑制(DCS)模块, 并报告性能变化。表中"√/–"分别表示启用/未启用该模块; 其余设置与基线一致。AP: 平均精度; AP^{50}: 目标关键点相似度(*OKS*)为0.50时计算得到的平均精度; AP^{75}: *OKS*为0.75时计算得到的平均精度; AP^{M}: 中等大小物体的平均精度; AP^{L}: 大型大小物体的平均精度; AR: 召回率。

Table 1　Ablation study results on different subsets. Under the same training/test split and training strategy, squeeze-and-excitation (SE) attention mechanism, coordinate attention (CA), and dynamic confidence suppression (DCS) modules were progressively incorporated into the baseline HRNet-W48, and the corresponding performance changes were reported. In the table, "√/–" indicate enabled/disabled, respectively; all other settings follow the baseline. AP, Average precision; AP^{50}, Average precision calculated at an object keypoint similarity (*OKS*) threshold of 0.50; AP^{75}: Average precision calculated at an *OKS* threshold of 0.75; AP^{M}, Average precision for medium objects; AP^{L}, Average precision for large objects; AR, Average recall.

实验类型 Type of experiment	SE	CA	DCS	AP (%)	AP^{50} (%)	AP^{75} (%)	AP^{M} (%)	AP^{L} (%)	AR (%)
完整数据集消融实验 Ablation study on the full dataset	–	–	–	81.47	85.11	83.24	86.64	78.74	83.43
	√	–	–	81.93	85.33	83.86	87.20	79.23	84.02
	–	√	–	82.06	84.96	83.95	87.03	80.46	84.00
	–	–	√	81.95	84.90	83.47	87.06	79.55	83.72
	√	√	–	82.40	85.26	83.91	87.65	80.15	84.25
	√	–	√	82.22	85.22	83.86	86.34	79.74	84.03
	–	√	√	82.25	85.80	84.10	87.57	80.05	84.14
	√	√	√	82.61	85.19	84.39	88.15	80.48	84.68
低光照子集消融实验 Ablation study on the low-light subset	–	–	–	26.56	28.05	27.67	20.59	24.02	26.39
	√	–	–	26.78	28.03	28.03	20.36	24.43	26.59
	–	√	–	26.75	28.05	27.72	19.94	24.50	26.59
	–	–	√	26.68	28.05	28.05	19.77	24.45	26.52
	√	√	√	26.85	28.05	28.05	19.77	24.56	26.52
运动伪影与模糊子集消融实验 Ablation study on the motion blur and artifact subset	–	–	–	25.57	28.55	28.55	0.00	27.10	25.41
	√	–	–	25.77	31.68	27.72	0.00	27.23	25.72
	–	√	–	26.24	31.02	27.08	0.00	27.63	26.15
	–	–	√	26.03	32.39	27.72	0.00	27.48	26.04
	√	√	√	26.47	31.85	27.08	0.00	27.98	26.25
遮挡子集消融实验 Ablation study on the occlusion subset	–	–	–	21.31	27.21	20.58	26.54	20.68	22.56
	√	–	–	21.53	26.97	23.10	27.48	21.00	22.54
	–	√	–	21.67	27.19	23.62	26.61	21.23	22.88
	–	–	√	22.10	27.52	23.29	27.18	21.21	23.23
	√	√	√	22.13	27.36	23.86	25.21	21.16	23.12

环境下效果显著。

3.4 对比实验

本研究在自建的野生动物姿态估计数据集上, 对比了多个经典深度学习模型, 包括HRNet、Simple Baseline、HRFormer等方法, 以全面评估所提SCD-HRNet方法的性能优势(Sun et al., 2019; Xiao et al., 2018; Yuan et al., 2021)。如表2所示, 本文SCD-HRNet方法与主流模型相比, 在识别准确率的方面, 相较于其他经典方法, 本文方法的AP值分别提升了1.14、1.16、1.80、1.89、1.99、4.53、5.14、5.63、6.79和8.60个百分点, 表现出更加优秀的特征表达能力, 进一步验证了所提出的SCD-HRNet方法的有效性与适用性。

3.5 结果可视化

为了更加直观地比较不同模型在野生动物姿态估计任务中的表现, 本研究对比了HRNet、Simple Baseline、HRFormer、RSN、ViTPose、MobileNet、ShufflenetV1、ShufflenetV2、RTMPose以及本研究所提出的SCD-HRNet方法在6类赛罕乌拉野生动物图像上的姿态估计可视化结果。附录4展示了上述方法在不同动物类别图像上的关键点热力图, 附录5展示了上述方法在低光照、动物伪影及遮挡图像上的关键点热力图。

通过对各模型可视化结果的对比分析可以看出, HRNet-W48作为高分辨率保持的代表方法, 在大多数场景下具有良好的关键点定位能力, 但在光照不足的情况下, 存在部分关键点没有预测的现象; ResNet-50由于其特征表达能力有限, 在处理遮挡图像时往往难以充分分离前景与遮挡区域, 导致关键点热力图响应模糊, 出现关节定位不准或漏检的问题; ResNet-101处理复杂背景的能力有限, 在含有动物伪影的图像中容易受到干扰, 导致关键点热力图出现虚假响应, 从而在姿态估计中表现不足, 出现误检的问题; HRFormer由于对局部细粒度特征的建模不足, 导致关键点热力图上的局部响应不够突出, 致使在个别关键点的识别中表现偏弱, 出现置信度不足的问题。相比之下, 本研究提出的SCD-HRNet通过融合注意力机制和动态置信度抑制在多数动物类别上展现出更加精细和稳定的关键点检测效果, 该方法能够更准确地捕捉动物的局部结构与整体姿态, 尤其在后肢交叉等复杂姿态下仍能保持较好的预测连贯性和结构完整性。总体而言, 结果可视化进一步验证了本文方法在野生动物姿态估计任务中的优越性。

3.6 泛化性实验

为进一步验证SCD-HRNet方法的泛化性, 本文采用AP-10K动物姿态估计基准数据集进行评测。AP-10K包含多样化的物种与姿态变化, 可有效检

表2 经典模型在赛罕乌拉地区野生动物数据集上的检测结果对比。所有模型均为自上向下(top-down)姿态估计框架, 并在测试集上进行评估。关键点评价遵循COCO Keypoint标准。AP: 平均精度; AP^{50}: 目标关键点相似度(*OKS*)为0.50时计算得到的平均精度; AP^{75}: *OKS*为0.75时计算得到的平均精度; AP^{M}: 中等大小物体的平均精度; AP^{L}: 大型大小物体的平均精度; AR: 召回率。

Table 2 Comparison of detection results of classical models on the Saihanwula wildlife dataset. All models adopt a top-down pose estimation framework and are evaluated on the test set. Evaluation follows the COCO Keypoint protocol. AP, Average precision; AP^{50}, Average precision calculated at an object keypoint similarity (*OKS*) threshold of 0.50; AP^{75}: Average precision calculated at an *OKS* threshold of 0.75; AP^{M}, Average precision for medium objects; AP^{L}, Average precision for large objects; AR, Average recall.

方法 Method	主干网络 Backbone network	AP (%)	AP^{50} (%)	AP^{75} (%)	AP^{M} (%)	AP^{L} (%)	AR (%)	参考文献 References
SCD-HRNet	HRNet-W48	82.61	85.19	84.39	88.15	80.48	84.68	本研究 This study
HRNet	HRNet-W48	81.47	85.11	83.24	86.64	78.74	83.43	Sun et al., 2019
Simple Baseline	ResNet-50	81.45	85.66	83.26	87.60	78.58	83.14	Xiao et al., 2018
Simple Baseline	ResNet-101	80.81	85.28	83.40	87.08	77.87	82.54	Xiao et al., 2018
HRFormer	HRFormer	80.72	86.95	85.17	85.52	77.97	82.82	Yuan et al., 2021
RSN	RSN-18	80.62	86.56	84.38	85.68	77.78	83.57	Cai et al., 2020
ViTPose	ViT-base	78.08	86.92	83.89	85.50	74.47	80.58	Xu et al., 2022
MobileNet	MobileNetV2	77.47	87.26	84.09	83.75	73.54	80.11	Sandler et al., 2018
Shufflenet	ShufflenetV1	76.98	87.00	83.83	84.25	72.68	79.84	Zhang et al., 2018
Shufflenet	ShufflenetV2	75.82	87.10	82.24	83.64	71.30	78.66	Ma et al., 2018
RTMPose	Cspnext	74.01	87.25	82.64	81.06	69.41	76.40	Jiang et al., 2023

表3 基于AP-10K数据集的泛化性测试结果。在AP-10K数据集上评估泛化能力, 各方法均在AP-10K官方train/val划分上从头训练。AP: 平均精度; AP^{50}: 目标关键点相似度(*OKS*)为0.50时计算得到的平均精度; AP^{75}: *OKS*为0.75时计算得到的平均精度; AP^{M}: 中等大小物体的平均精度; AP^{L}: 大型大小物体的平均精度; AR: 召回率。

Table 3 Generalization test results based on the AP-10K dataset. We evaluate generalization on the AP-10K dataset, all methods are trained from scratch on the official AP-10K train/val split. AP, Average precision; AP^{50}, Average precision calculated at an object keypoint similarity (*OKS*) threshold of 0.50; AP^{75}: Average precision calculated at an *OKS* threshold of 0.75; AP^{M}, Average precision for medium objects; AP^{L}, Average precision for large objects; AR, Average recall.

方法 Method	主干网络 Backbone network	AP (%)	AP^{50} (%)	AP^{75} (%)	AP^{M} (%)	AP^{L} (%)	AR (%)
SCD-HRNet	HRNet-W48	69.79	93.55	77.70	51.98	70.13	73.17
HRNet	HRNet-W48	67.88	92.10	72.97	51.26	68.33	72.04
Simple Baseline	ResNet-50	64.24	91.44	69.83	47.60	64.53	68.03
Simple Baseline	ResNet-101	62.42	90.03	65.61	44.38	62.74	66.53
HRFormer	HRFormer	58.95	89.39	61.51	40.93	59.35	63.62
RSN	RSN-18	58.74	88.28	61.44	47.14	59.01	62.88
RTMPose	Cspnext	54.75	88.04	55.61	44.20	54.99	58.90
MobileNet	MobileNetV2	50.49	83.70	49.94	39.11	50.73	54.98
Shufflenet	ShufflenetV2	46.68	82.49	43.64	30.37	47.02	51.67
Shufflenet	ShufflenetV1	46.59	81.90	45.80	34.82	46.83	51.61
ViTPose	ViT-base	46.47	79.92	46.18	31.81	46.64	50.35

验模型在跨场景条件下的适应能力。为避免评测歧义, 本研究在AP-10K上的结果既非零样本, 也不涉及从自建数据集到AP-10K的微调; 在AP-10K官方训练划分上训练模型, 且在其官方验证及测试划分上报告指标。同时, 采用AP-10K统一定义的17个关键点及骨架拓扑, 不同物种间共享同一套解剖锚点定义, 无需任何关键点映射或合并。实验结果如表3所示: 在多个关键评测指标上, SCD-HRNet均优于当前主流方法, 且较基线模型HRNet-W48提升1.91%。综上, SCD-HRNet不仅在野生动物姿态估计方面表现优越, 而且在AP-10K数据集上具备较高的关键点识别精度与稳定的跨物种泛化能力, 本方法能够在复杂野外场景下稳定地提取野生动物姿态信息, 为红外相机监测数据中的动物行为分析和生物多样性监测提供基础的数据支撑。

3.7 参数分析

3.7.1 随机种子实验与结果稳定性

为排除单一随机初始化带来的偶然性, 本研究在自建数据集上对各方法均进行了5次不同随机种子训练与评估, 并以均值±标准差的形式呈现结果(表4)。从整体上看, SCD-HRNet在各指标上均取得良好表现(AP = 82.63 ± 0.07, AR = 84.47 ± 0.14), 优于HRNet基线(AP = 81.59 ± 0.16, AR = 83.45 ± 0.12), 且标准差较小, 表明模型性能稳定。相比之下, ResNet-50、ResNet-101和HRFormer在精度上均低于HRNet和SCD-HRNet, 说明这些网络在复杂空间依赖关系建模与关键点细粒度定位方面存在一定局限。

为避免单一随机初始化带来的偶然性偏差, 本文在AP-10K数据集上对各方法均进行了5次不同随机种子训练与评估, 并以均值 ± 标准差的形式报告结果(表4)。结果显示, SCD-HRNet在各项指标上均表现最佳(AP = 69.87 ± 0.41, AR = 73.31 ± 0.38), 相较HRNet基线(AP = 67.53 ± 0.31, AR = 71.33 ± 0.27)取得提升, 且标准差较小, 说明其在多次实验中保持了高精度的优势表现。相反, Simple Baseline的整体性能低于SCD-HRNet网络, 反映出其在跨物种场景下的泛化性与稳健性不足。HRFormer在部分单项指标(如AP^{50})上接近Simple Baseline, 但总体精度和稳定性均落后于SCD-HRNet。综上, 表4的随机种子实验进一步验证了SCD-HRNet在野生动物姿态估计中的稳健性与泛化性。

3.7.2 显著性检验与统计分析

本研究对使用自建数据集的对比实验进行了配对t检验, 由表5可见, 在AP指标上, ResNet-50相较于HRNet基线仅表现出轻微下降($\Delta AP = -0.366$, 95% CI [−0.794, +0.062]), 未达显著水平($P = 0.077$), 但效应量$d_n = -1.06$, 表示其稳定性不足。相比之下, ResNet-101与HRFormer的性能显著低于HRNet ($P <$

表4　不同方法在自建数据集和AP-10K数据集的随机种子实验结果(均值 ± 标准差)。本表展示了在两个野生动物姿态估计数据集上，不同网络在5次随机种子实验下的平均性能及标准差，用以反映模型性能的稳定性与波动情况。AP: 平均精度; AP^{50}: 目标关键点相似度(OKS)为0.50时计算得到的平均精度; AP^{75}: OKS为0.75时计算得到的平均精度; AP^{M}: 中等大小物体的平均精度; AP^{L}: 大型大小物体的平均精度; AR: 召回率。

Table 4　Experimental results of different methods on the self-built dataset and the AP-10K dataset (mean ± SD).This table presents the average performance and standard deviation of various networks over five random seed experiments on two wildlife pose estimation datasets, reflecting the stability and variability of model performance. AP, Average precision; AP^{50}, Average precision calculated at an object keypoint similarity (*OKS*) threshold of 0.50; AP^{75}: Average precision calculated at an *OKS* threshold of 0.75; AP^{M}, Average precision for medium objects; AP^{L}, Average precision for large objects; AR, Average recall.

实验类型 Type of experiment	方法 Method	主干网络 Backbone network	AP (%)	AP^{50} (%)	AP^{75} (%)	AP^{M} (%)	AP^{L} (%)	AR (%)
自建数据集 Self-constructed dataset	SCD-HRNet	HRNet-W48	82.63 ± 0.07	85.21 ± 0.27	84.16 ± 0.17	88.10 ± 0.11	80.51 ± 0.50	84.47 ± 0.14
	HRNet	HRNet-W48	81.59 ± 0.16	85.50 ± 0.23	83.38 ± 0.14	86.96 ± 0.59	78.87 ± 0.35	83.45 ± 0.12
	Simple Baseline	ResNet-50	81.23 ± 0.19	85.29 ± 0.22	83.30 ± 0.28	87.32 ± 0.34	78.62 ± 0.27	83.03 ± 0.10
	Simple Baseline	ResNet-101	80.48 ± 0.10	85.20 ± 0.15	82.90 ± 0.26	87.09 ± 0.26	77.22 ± 0.19	82.41 ± 0.08
	HRFormer	HRFormer	80.54 ± 0.18	87.22 ± 0.22	85.21 ± 0.19	86.13 ± 0.28	77.35 ± 0.28	82.72 ± 0.11
AP-10K数据集 AP-10K Dataset	SCD-HRNet	HRNet-W48	69.87 ± 0.41	94.09 ± 0.42	75.71 ± 1.01	54.72 ± 2.60	70.16 ± 0.45	73.31 ± 0.38
	HRNet	HRNet-W48	67.53 ± 0.31	93.03 ± 0.72	72.64 ± 0.66	53.14 ± 4.00	67.81 ±0 .28	71.33 ± 0.27
	Simple Baseline	ResNet-50	63.92 ± 0.19	90.78 ± 0.34	69.53 ± 0.91	46.86 ± 3.87	64.24 ± 0.15	67.83 ± 0.14
	Simple Baseline	ResNet-101	62.62 ± 0.30	90.19 ± 0.53	66.87 ± 1.22	47.75 ± 3.55	62.91 ± 0.25	66.67 ± 0.30
	HRFormer	HRFormer	59.27 ± 0.44	89.42 ± 0.58	61.76 ± 0.32	47.71 ± 1.35	59.58 ± 0.47	63.84 ± 0.36

表5　不同方法相对于HRNet在自建数据集和AP-10K数据集上的统计显著性与效应量分析。ΔAP表示相较基线HRNet的平均精度(AP)差值，95%置信区间(CI)为该差值的置信区间，若区间不跨零则差异显著；*P*值用于判断差异的统计学显著性，常用阈值为$P < 0.05$ (显著)与$P < 0.001$ (极显著)；d_n为配对效应量(Cohen's d_n)，用于衡量改进幅度的大小，0.2/0.5/0.8分别对应小/中/大效应。正值表示性能提升，负值表示性能下降。

Table 5　Statistical significance and effect size analysis of different methods compared with HRNet on the self-constructed dataset and the AP-10K dataset. ΔAP denotes the difference in average precision (AP) compared with the baseline HRNet. The 95% CI represents the confidence interval (CI) of this difference, where a non-zero-crossing interval indicates statistical significance. The *P*-value assesses the statistical significance of the difference, with commonly used thresholds of $P < 0.05$ (significant) and $P < 0.001$ (highly significant). d_n denotes the paired effect size (Cohen's d_n), which measures the magnitude of improvement, where 0.2/0.5/0.8 correspond to small/medium/large effects, respectively. Positive values indicate performance improvement, while negative values indicate performance degradation.

实验类型 Type of experiment	方法 Method	ΔAP (%)	95% CI of ΔAP	*P*	d_n
自建数据集vs HRNet Self-constructed dataset vs HRNet	HRNet	–	–	–	–
	ResNet-50	–0.366	[–0.794, +0.062]	0.077	–1.06
	ResNet-101	–1.112	[–1.344, –0.880]	< 0.001	–5.95
	HRFormer	–1.056	[–1.257, –0.855]	< 0.001	–6.51
	SCD-HRNet	+1.040	[+0.855, +1.225]	< 0.001	+6.99
AP-10K数据集vs HRNet AP-10K dataset vs HRNet	HRNet	–	–	–	–
	ResNet-50	–3.618	[–4.029, –3.207]	< 0.001	–10.94
	ResNet-101	–4.912	[–5.482, –4.342]	< 0.001	–10.70
	HRFormer	–8.266	[–9.057, –7.475]	< 0.001	–12.98
	SCD-HRNet	+2.334	[+1.744, +2.924]	< 0.001	+4.91

0.001)，且效应量绝对值均超过5，说明在复杂姿态估计任务中存在明显劣势。SCD-HRNet相较基线取得了显著提升(ΔAP = +1.040，95% CI [+0.855, +1.225]，$P < 0.001$)，效应量$d_n = 6.99$，表明该模型在统计学上展现出稳健优势。

本研究对使用AP-10K数据集的泛化性实验进行了配对*t*检验，由表5可见，各方法相对于HRNet基线的性能差异在统计上均具有高度显著性($P <$

0.001)。ResNet-50、ResNet-101和HRFormer均表现出显著的性能下降, 其AP值分别降低3.618、4.912和8.266个百分点, 且效应量极大, 说明这些模型在本任务中存在劣势。SCD-HRNet则取得了显著的性能提升(ΔAP = +2.334, 95% CI [+1.744, +2.924]), 且效应量为大的正值(d_n = 4.91), 进一步验证了SCD-HRNet的泛化能力。

3.7.3 计算复杂度与效率对比

为进一步验证所提出模块在不同场景下的实用性, 本研究系统性对比了各方法的参数规模、每秒十亿次浮点运算(Giga floating-point operations per second, GFLOPs)与每秒帧数(frames per second, FPS), 如表6所示。结果表明: 在HRNet-W48基线上, 引入SE或CA模块几乎不增加参数量与GFLOPs (增幅 < 0.01%), 还在困难子集上取得了稳定的精度提升; DCS模块是主要的额外计算来源, GFLOPs从20.99 G增至24.03 G (+14.48%), 参数规模增加约1.16%, 但FPS从25.97提升至28.99 (+11.63%), 尽管DCS模块在理论计算复杂度上有所增加, 但其核心操作为对关键点热图的空间置信度抑制, 具体实现为张量比较和元素级乘法。这些运算在GPU上可高度并行执行, 因此在推理阶段并未引入显著延迟, 反而因并行计算效率的提升带来了轻微的帧率上升。该性能表现符合模块本身的计算特性, 整体仍处于可部署范围。三模块联合(SCD-HRNet)时GFLOPs为24.03G (+ 14.48%)、参数规模为64.35M (+ 1.18%), FPS维持在27.56, 较基线提升约6.12%。与其他骨干相比, 轻量模型(MobileNet、ShuffleNet)虽具有极高的FPS, 但在精度上难以胜任复杂场景; 而Transformer系列(HRFormer、ViTPose)在计算复杂度显著增加的情况下, 其精度提升并不明显。综合来看, 本文方法在精度提升、计算代价和部署效率三方面保持了良好的平衡, 体现出较强的实际应用潜力。

表6 各方法的每秒十亿次浮点运算(GFLOPs)、参数规模(Params)与每秒帧数(FPS)对比。GFLOPs反映模型在一次前向推理中的理论计算量; Params表示模型可训练参数数量, 通常与存储需求和训练难度相关; FPS表示在测试环境下的平均实时处理帧率, 用于衡量模型的运行速度和部署可行性。较低的GFLOPs与参数规模通常意味着更轻量的模型, 而较高的FPS表示模型更适合实时应用场景。

Table 6 A comparison of Giga floating-point operations per second (GFLOPs), parameter size (Params), and frames per second (FPS) across different methods. GFLOPs reflects the theoretical computational load of a single forward pass. Params indicates the number of trainable parameters, which is generally related to storage requirements and training difficulty. FPS denotes the average real-time processing frame rate under the test environment, gauging the model's operational speed and deployment feasibility. Lower GFLOPs and parameter size typically indicate a lighter model, while a higher FPS suggests the model is more suitable for real-time application scenarios.

方法 Method	主干网络 Backbone network	每秒十亿次浮点运算GFLOPs	参数规模 Params	每秒帧数 FPS
HRNet	HRNet-W48	20.99 G	63.60 M	25.97
Simple Baseline	ResNet-50	7.27 G	34.00 M	146.15
Simple Baseline	ResNet-101	12.13 G	52.99 M	83.91
MobileNet	MobileNetV2	2.11 G	9.57 M	163.86
RSN	RSN-18	3.02 G	9.15 M	61.75
Shufflenet	ShufflenetV1	1.80 G	6.94 M	138.52
Shufflenet	ShufflenetV2	1.82 G	7.55 M	141.11
RTMPose	Cspnext	2.57 G	13.62 M	106.11
HRFormer	HRFormer	19.50 G	43.22 M	16.10
ViTPose	ViT-base	25.03 G	89.99 M	37.38
HRNet + SE	HRNet-W48	21.00 G	63.60 M	27.73
HRNet + CA	HRNet-W48	21.00 G	63.60 M	28.60
HRNet + DCS	HRNet-W48	24.03 G	64.34 M	28.99
HRNet + SE + CA	HRNet-W48	21.00 G	63.60 M	27.24
HRNet + SE + DCS	HRNet-W48	24.03 G	64.35 M	29.01
HRNet+CA+DCS	HRNet-W48	24.03 G	64.34 M	29.38
SCD-HRNet	HRNet-W48	24.03 G	64.35 M	27.56

4 讨论

本文在内蒙古赛罕乌拉野生动物数据集及公开动物姿态估计数据集AP-10K上验证了所提出的SCD-HRNet网络的有效性及泛化性。实验结果表明, SCD-HRNet在关键点定位精度上均优于现有主流模型, 展现出良好的识别能力。HRNet网络因其全程保持高分辨率特征图与多尺度并行融合的独特架构, 在姿态估计任务中天然具有优势(表2), 本研究选择其作为基线的主要原因, 一方面是其在生态监测场景下具备对复杂背景的适应能力, 能够保留细粒度空间信息; 另一方面是其在算力开销与实现复杂度之间具有较好的平衡, 适合作为生态监测领域进一步改进与扩展的基础。

SCD-HRNet模型在性能上优于基线模型HRNet, 并且识别关键点平均精度高于其他对比模型, 归因于其对HRNet模型的改进。首先, 本研究结合SE注意力机制, 该机制通过建立通道间的动态权重分配, 实现了特征通道维度的自适应语义增强, 使网络提高对光照的稳健性, 经过SE注意力机制后可以使网络适应自然光照的变化, 能够准确完成关键点的识别任务。其次, 本研究采用CA机制, 通过建立通道-空间联合注意力模型, 实现了对特征图空间位置与通道维度的协同建模, 有效强化了运动关键特征的表征能力, 同时抑制了运动伪影带来的噪声干扰, 解决了因伪影带来的姿态估计精度下降的问题。最后, 本研究提出DCS模块, 该模块通过建立置信度感知的特征选择机制, 实现了对低置信区域的智能抑制, 同时强化高置信结构区域的特征表达, 提升在遮挡情况下的姿态估计识别精度。因此, 采用SCD-HRNet模型进行野生动物姿态估计, 具备较高的实际应用价值。从生物多样性保护实践角度看, 稳定的野生动物姿态估计结果有助于从红外相机监测数据中进一步提取野生动物活动状态和行为线索, 为重点物种动态监测、栖息地利用分析及保护管理评估提供基础数据支撑。

尽管本研究取得了较好的识别效果, 并在动物公开数据集AP-10K上验证了泛化性, 但仍有一定的局限性。本研究仅针对赛罕乌拉地区的野生动物姿态估计进行研究, 未考虑不同地域对动物特征的影响。为了增加可用信息的丰富度与提高研究的深入性, 今后的研究可以扩展到其他地区, 获取不同区域的野生动物图像, 结合不同地域的环境特点, 进一步提高姿态估计的准确性和适应性。此外, 本研究网络的参数规模有所上升, 如有设备部署需求, 可以在保证识别精度的前提下, 进一步对网络进行轻量化操作研究。

随着对内蒙古赛罕乌拉地区野生动物姿态估计识别的开展, 未来还可以结合野生动物的视频分析其行为, 有助于更好地理解物种活动规律及其栖息地选择偏好, 为制定针对性的物种保护方案提供数据支持。

5 结论

针对野生动物姿态估计中因复杂环境遮挡、快速运动和光照变化导致的关键点定位不准问题, 本文提出了一种改进的SCD-HRNet网络结构。该方法通过增强模型对关键区域的关注能力, 并引入动态置信度抑制机制, 在提升姿态估计精度方面表现出良好性能。主要研究结论如下:

(1)本研究以HRNet为基线模型进行改进。首先, 使用SE注意力机制增强网络对物种形态特征的鉴别能力, 解决因光照变化导致特征失真问题。然后, 采用CA机制通过沿水平与垂直方向分别编码坐标信息建立较大空间范围内的位置关联建模能力, 提升运动模糊状态下的关节定位精度。最后提出DCS模块, 通过建立自适应阈值函数, 实现遮挡部位的关键点精度提升, 提高网络的姿态估计精度。

(2)本研究在自建内蒙古赛罕乌拉野生动物数据集上, 平均精度(AP)达到82.61%, 相较于主流方法和以HRNet为基线的方法均有所提高, 性能较为突出。此外, 本文还在公开动物姿态估计数据集AP-10K上进行实验, 验证了SCD-HRNet网络具备较强的泛化性。

综上, SCD-HRNet模型提升了野生动物姿态估计中的环境适应性问题。该方法能够有效克服复杂自然环境中光照变化、植被遮挡等干扰因素, 准确捕捉不同物种的关键点特征。研究成果为野生动物行为学研究提供了可靠的技术基础, 同时通过精准的姿态监测数据, 有助于研究人员更好地理解物种活动规律及其栖息地选择偏好, 为制定针对性的物种保护方案提供数据支持。该方法的推广应用可为

自然保护区开展生物多样性监测工作提供有效的技术工具。

参考文献

An L, Ren JL, Yu T, Hai T, Jia YC, Liu YB (2023) Three-dimensional surface motion capture of multiple freely moving pigs using MAMMAL. Nature Communications, 14, 7727.

Barney S, Dlay S, Crowe A, Kyriazakis I, Leach M (2023) Deep learning pose estimation for multi-cattle lameness detection. Scientific Reports, 13, 4499.

Cai JM, He PY, Yang ZP, Li LY, Zhao QJ, Pan F (2023) A deep feature fusion-based method for bird sound recognition and its interpretability analysis. Biodiversity Science, 31, 23087. (in Chinese with English abstract) [蔡建民, 何培宇, 杨智鹏, 李露莹, 赵启军, 潘帆 (2023) 基于深度特征融合的鸟鸣识别方法及其可解释性分析. 生物多样性, 31, 23087.]

Cai YH, Wang ZC, Luo ZX, Yin BY, Du AG, Wang HQ, Zhang XY, Zhou XY, Zhou EJ, Sun J (2020) Learning delicate local representations for multi-person pose estimation. ArXiv, doi: 10.48550/arXiv.2003.04030.

Cao JK, Tang HY, Fang HS, Shen XY, Tai YW, Lu CW (2019) Cross-domain adaptation for animal pose estimation. arXiv, doi: 10.48550/arXiv.1908.05806.

Cheng G, Yuan X, Yao XW, Yan KB, Zeng QH, Xie XX, Han JW (2023) Towards large-scale small object detection: Survey and benchmarks. IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence, 45, 13467–13488.

Ding YH, Liang J, Jiang B, Zheng AH, He R (2024) MAPS: A noise-robust progressive learning approach for source-free domain adaptive keypoint detection. IEEE Transactions on Circuits and Systems for Video Technology, 34, 1376–1387.

Han YN, Chen K, Wang YK, Liu WH, Wang ZW, Wang XJ, Han CL, Liao JH, Huang K, Cai SY, Huang YT, Wang N, Li JX, Song Y, Li J, Wang GD, Wang LP, Zhang YP, Wei PF (2024) Multi-animal 3D social pose estimation, identification and behaviour embedding with a few-shot learning framework. Nature Machine Intelligence, 6, 48–61.

Hou QB, Zhou DQ, Feng JS (2021) Coordinate attention for efficient mobile network design. In: 2021 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR). IEEE, Nashville, TN.

Hu B, Seybold B, Yang S, Sud A, Liu Y, Barron K, Cha P, Cosino M, Karlsson E, Kite J, Kolumam G, Preciado J, Zavala-Solorio J, Zhang CL, Zhang XM, Voorbach M, Tovcimak AE, Ruby JG, Ross DA (2023) 3D mouse pose from single-view video and a new dataset. Scientific Reports, 13, 13554.

Hu J, Shen L, Sun G (2018) Squeeze-and-excitation networks. In: Proceedings of the IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR 2018). IEEE, New York.

Huang K, Han YN, Chen K, Pan HL, Zhao GY, Yi WL, Li XX, Liu SY, Wei PF, Wang LP (2021) A hierarchical 3D-motion learning framework for animal spontaneous behavior mapping. Nature Communications, 12, 2784.

Jiang T, Lu P, Zhang L, Ma NS, Han R, Lyu CQ, Li YN, Chen K (2023) RTMPose: Real-time multi-person pose estimation based on MMPose. arXiv, doi: 10.48550/arXiv.2303.07399.

Kirillov A, Wu YX, He KM, Girshick R (2020) PointRend: Image segmentation as rendering. In: 2020 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR). IEEE, Seattle, WA.

Lauer J, Zhou M, Ye SK, Menegas W, Schneider S, Nath T, Rahman MM, Di Santo V, Soberanes D, Feng GP, Murthy VN, Lauder G, Dulac C, Mathis MW, Mathis A (2022) Multi-animal pose estimation, identification and tracking with DeepLabCut. Nature Methods, 19, 496–504.

Li SY, Liu K, Wang H, Yang R, Li XZ, Sun YQ, Zhong RT, Wang W, Li Y, Sun YJ, Wang GH (2025) Pose estimation and tracking dataset for multi-animal behavior analysis on the China Space Station. Scientific Data, 12, 766.

Liu H, Pan SG, Wu PB, Yu KG, Gao W, Yu BG (2024) Uncertainty-aware UWB/LiDAR/INS tightly coupled fusion pose estimation via filtering approach. IEEE Sensors Journal, 24, 11113–11126.

Ma NN, Zhang XY, Zheng HT, Sun J (2018) ShuffleNet V2: Practical guidelines for efficient CNN architecture design. arXiv, doi: 10.48550/arXiv.1807.11164.

Mokany K, Ware C, Harwood TD, Schmidt RK, Ferrier S (2022) Habitat-based biodiversity assessment for ecosystem accounting in the Murray-Darling Basin. Conservation Biology, 36, e13915.

Sagar ASMS, Islam MZ, Tanveer J, Kim HS (2025) Uncertainty-aware adaptive multiscale U-Net for low-contrast cardiac image segmentation. Applied Sciences, 15, 2222.

Sandler M, Howard A, Zhu ML, Zhmoginov A, Chen LC (2018) MobileNetV2: Inverted residuals and linear bottlenecks. In: 2018 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition. IEEE, Salt Lake City, UT.

Sun K, Xiao B, Liu D, Wang JD (2019) Deep high-resolution representation learning for human pose estimation. In: 2019 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR). IEEE, Long Beach, CA.

Xiao B, Wu HP, Wei YC (2018) Simple baselines for human pose estimation and tracking. In: Proceedings of the European Conference on Computer Vision (ECCV) (eds Ferrari V, Hebert M, Sminchisescu C, Weiss Y). Springer, Cham.

Xu GD, Xu Y, Deng H, Mo H (2023) Research on multi-target animal pose estimation based on improved high resolution network. Computer Engineering and Applications, 59(22), 182–192. (in Chinese with English abstract) [徐贵冬, 徐杨,

邓辉, 莫寒 (2023) 改进高分辨率网络的多目标动物姿态估计研究. 计算机工程与应用, 59(22), 182–192.]

Xu Y, Zhang J, Zhang Q, Tao D (2022) ViTPose: Simple vision transformer baselines for human pose estimation. Advances in Neural Information Processing Systems, 35, 38571–38584.

Ye SK, Filippova A, Lauer J, Schneider S, Vidal M, Qiu T, Mathis A, Mathis MW (2024) SuperAnimal pretrained pose estimation models for behavioral analysis. Nature Communications, 15, 5165.

Yin ZX, Zhao YQ, Xu ZH, Yu QP (2024) Automatic detection of stereotypical behaviors of captive wild animals based on surveillance videos of zoos and animal reserves. Ecological Informatics, 79, 102450.

Yu H, Xu YF, Zhang J, Zhao W, Guan ZY, Tao DC (2021) AP-10K: A benchmark for animal pose estimation in the wild. arXiv, doi: 10.48550/arXiv.2108.12617.

Yuan YH, Fu R, Huang L, Lin WH, Zhang C, Chen XL, Wang JD (2021) HRFormer: High-resolution transformer for dense prediction. arXiv, doi: 10.48550/arXiv.2110.09408.

Zhang JG, Cheng ZA, Hu CH, Chen C, Bao WD (2018) Adaptive image enhancement algorithm for wild animal monitoring based on Retinex theory. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 34(15), 183–189. (in Chinese with English abstract) [张军国, 程浙安, 胡春鹤, 陈宸, 鲍伟东 (2018) 野生动物监测光照自适应Retinex图像增强算法. 农业工程学报, 34(15), 183–189.]

Zhang WW, Xu Y, Bai R, Chen N (2023) Animal pose estimation based on improved stacked hourglass network. Computer Engineering, 49(2), 263–270. (in Chinese with English abstract) [张雯雯, 徐杨, 白芮, 陈娜 (2023) 基于改进堆叠沙漏网络的动物姿态估计. 计算机工程, 49(2), 263–270.]

Zhang XY, Zhou XY, Lin MX, Sun J (2018) ShuffleNet: An extremely efficient convolutional neural network for mobile devices. In: 2018 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition. IEEE, Salt Lake City, UT.

(责任编委: 王天明　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025287

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 25438, pages 1–15
doi: 10.17520/biods.2025438
cstr: 32101.14.biods.2025438

•生物编目•

中国禾本科植物多样性及其物种名录

刘昊[1,2,3], 张玉霄[4], 刘冰[1,2,3], 李飞飞[5,6], 马洪峥[7], 覃海宁[1,2,3], 李德铢[8], 陈文俐[1,2,3*]

1. 中国科学院植物研究所植物多样性与特色经济作物全国重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 国家植物园, 北京 100093; 4. 西南林业大学林学院, 昆明 650224; 5. 北京市植物园管理处, 北京 100093; 6. 植物迁地保护国家林业和草原局重点实验室, 北京 100093; 7. 天津农学院园艺园林学院, 天津 300392; 8. 山东农业大学林学院生物多样性交叉研究中心, 山东泰安 271018

摘要: 通过全面收集、整理中国禾本科植物物种信息, 本文更新了中国禾本科植物物种名录, 系统分析了禾本科植物多样性的分布特点, 总结了禾本科植物标本的保存和采集现状。物种数据统计发现: (1)中国现有禾本科植物10亚科37族283属2,304种, 其中本土物种数包括10亚科34族232属1,978种(含12个特有属和1,028个特有种), 仅次于菊科, 位列中国种子植物第二大科。在本土物种中, 早熟禾亚科(Pooideae)含74属746种, 竹亚科(Bambusoideae)含46属712种, 是物种数最丰富的两个亚科; 箭竹属(*Bambusa*, 99种)和披碱草属(*Elymus*, 96种)是物种数最丰富的两个大属。外来物种涉及8亚科20族109属326种, 其中栽培植物占比69%。中国本土禾本科植物的属、种多样性中心位于西南及华南地区, 集中分布了全国92%的本土属和76%的本土种。(2)中国现有国家重点保护禾本科植物21属29种, 省级重点保护禾本科植物15属16种, 受威胁物种31属54种。(3)排名前15位的标本馆其馆藏禾本科标本数合计占全国禾本科植物标本的73%, 这些标本馆主要隶属中国科学院各机构; 现有禾本科植物标本采集多集中于大属和广布种, 而寡种属和狭域分布的特有种采集相对不足。本研究可为禾本科植物的分类、系统学、生物多样性保护和资源可持续利用等方面提供基础数据。

关键词: 中国; 禾本科; 生物多样性; 名录; 标本采集

刘昊, 张玉霄, 刘冰, 李飞飞, 马洪峥, 覃海宁, 李德铢, 陈文俐 (2026) 中国禾本科植物多样性及其物种名录. 生物多样性, 34, 25438. doi: 10.17520/biods.2025438; cstr: 32101.14.biods.2025438.
Liu H, Zhang YX, Liu B, Li FF, Ma HZ, Qin HN, Li DZ, Chen WL (2026) Diversity and checklist of grasses (Poaceae) in China. Biodiversity Science, 34, 25438. doi: 10.17520/biods.2025438; cstr: 32101.14.biods.2025438.

Diversity and checklist of grasses (Poaceae) in China

Hao Liu[1,2,3], Yuxiao Zhang[4], Bing Liu[1,2,3], Feifei Li[5,6], Hongzheng Ma[7], Haining Qin[1,2,3], Dezhu Li[8], Wenli Chen[1,2,3*]

1 *State Key Laboratory of Plant Diversity and Specialty Crops, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*
2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*
3 *China National Botanical Garden, Beijing 100093, China*
4 *College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China*
5 *Beijing Botanical Garden, Beijing 100093, China*
6 *Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Plant Ex situ Conservation, Beijing 100093, China*
7 *College of Horticulture and Landscape, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300392, China*
8 *Center for Interdisciplinary Biodiversity Research & College of Forestry, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China*

ABSTRACT

Aims: In recent years, molecular phylogenetic studies have prompted some changes in the names and taxonomic status of genera and species of Poaceae in China. Concurrently, the digitization of specimen information has provided vast amounts of species distribution data. Therefore, it is necessary to consolidate these changes to update the checklist of

收稿日期 Received: 2025-11-03; 接受日期 Accepted: 2026-01-17
基金项目: 国家自然科学基金(31970207)和中国科学院战略生物资源计划生物分类岗位科学家项目(CAS-TAX-24-011) Supported by the National Natural Science Foundation of China (31970207) and Biological Resources Programme of Chinese Academy of Sciences (CAS-TAX-24-011)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: chenwl@ibcas.ac.cn

Poaceae in China and to investigate the diversity composition and distribution patterns of Chinese Poaceae from multiple perspectives.
Methods: Based on data collected from references such as *Flora of China* and the *Catalogue of Life China: 2025 Annual Checklist*, as well as online databases including the Tropicos, and combined with species distribution records obtained from the Chinese Virtual Herbarium (CVH), the Global Biodiversity Information Facility (GBIF), and field investigations, we update the checklist of Poaceae in China and provide a statistical analysis of its composition and distribution.
Results: The statistical results indicate that there are 2,304 species of Poaceae in China, belonging to 283 genera, 37 tribes, and 10 subfamilies. Among these, native species account for 1,978, which belonging to 232 genera, 34 tribes, and 10 subfamilies (including 12 endemic genera and 1,028 endemic species). With this native species richness, Poaceae ranks as the second largest family of seed plants in China, following Asteraceae. The alien flora consists of 326 species from 109 genera, 20 tribes, and 8 subfamilies; cultivated plants constitute the majority (69%). Among the native species, the subfamilies Pooideae (746 species, 74 genera) and Bambusoideae (712 species, 46 genera) are the two most species-rich. At the genus level, *Bambusa* (99 species) and *Elymus* (96 species) are the two largest genera in terms of species number. The centers of generic and species diversity for native Poaceae are located in Southwestern and Southern China, which harbor 92% of genera and 76% of species nationwide. Regarding conservation status, there are 29 national key protected wild species (from 21 genera), 16 provincial protected species (from 15 genera), and 54 threatened species (from 31 genera). The top 15 herbaria collectively house 73% of all Poaceae specimens in China, and most of these herbaria are affiliated with institutes of the Chinese Academy of Sciences. Furthermore, specimen collections are concentrated in large genera and widely distributed species, while collections of oligotypic genera and narrow-range endemic species remain relatively insufficient.
Conclusion: This study updates the checklist of Poaceae species in China, analyzes the characteristics of their diversity, and summarizes the status of specimen preservation and collection. It can serve as a scientific basis for taxonomic and phylogenetic research, biodiversity conservation, and sustainable utilization of Poaceae resources.
Key words: China; Poaceae; biodiversity; checklist; specimen collection

禾本科植物是热带稀树草原、温带干草原等生态系统的重要组成成分，构成了占陆地面积1/3的草地植被，为人类提供了赖以生存的谷物，还是油料和糖料的主要来源，具有重要的生态价值和经济意义(Edwards et al., 2010; Linder et al., 2018)。作为被子植物第五大科，全球禾本科植物共计12亚科7超族54族789属约11,800种(Soreng et al., 2022)。目前，全球禾本科植物12亚科的系统发生框架已经基本稳定(GPWG, 2001; GPWG II, 2012; Huang et al., 2022; GPWG III, 2025)，包含3个基部亚科：类禾亚科(Anomochlooideae)、原禾亚科(Pharoideae)和始禾亚科(Puelioideae)[①]，其中，始禾亚科内仅有的2个属*Guaduella*与*Puelia*实际构成两个非姐妹分支，以及较为晚出的BOP分支(稻亚科Oryzoideae-竹亚科Bambusoideae-早熟禾亚科Pooideae)和PACMAD分支(三芒草亚科Aristidoideae-黍亚科Panicoideae-芦竹亚科Arundinoideae-澳禾亚科Micraioideae-扁芒草亚科Danthonioideae-虎尾草亚科Chloridoideae)。近年来，Soreng等(2015, 2017, 2022)提出的分类系统受到了广泛关注与认可(Kellogg et al., 2020; Elliott et al., 2024; Chen et al., 2025)。研究认为，禾本科植物在白垩纪起源于西冈瓦纳古陆，祖先类群的生境为森林林下或林缘地带(Bouchenak-Khelladi et al., 2010; Wu et al., 2018; Orton et al., 2021; Gallaher et al., 2022)。自古新世开始，禾本科植物逐渐向各类开阔生境扩展，并历经多次物种辐射演化事件，最终形成了如今占据从热带到两极各类生境、主导全球草原生态系统的庞大类群(Strömberg, 2011; Zhong et al., 2018; Gallaher et al., 2019; Schubert et al., 2019)。

中国疆域广阔，自然地理异质性高，分布有全球禾本科近1/3的属和约1/6的物种，为研究该类群的多样性提供了优越条件。《中国主要植物图说：禾本科》是我国首部系统整理禾本科植物的专著，其中收录本土物种189属约730种(耿以礼, 1959)。此后，随着标本采集规模和范围的不断扩大、志书编撰和类群研究的深入开展，中国禾本科分类学研究取得

① 为便于读者领会类群的系统学位置，禾本科的3个基部亚科和1个澳洲主产亚科，本文建议分别使用中文名：类禾亚科、原禾亚科、始禾亚科、澳禾亚科. 其中，类禾亚科和原禾亚科这两个中文名由李德铢团队提出，始禾亚科和澳禾亚科由本文提出.

了一系列重要进展。例如, 在《西藏植物志》禾本科(刘亮等, 1987)的编研过程中, 易同培(1983)通过野外考察与标本研究, 确认西藏分布竹亚科植物11属24种, 其中超过半数为新种, 填补了中国高山竹类研究的空白; 刘亮(1980, 1988)提出在禾本科亚科与族之间建立“超族” (supertribe)这一分类阶元, 并将西藏禾本科植物区系划分为3区7亚区, 显著提升了对中国禾本科植物区系的认识。至《中国植物志》编纂完成时(中国植物志编辑委员会, 1959–2004), 共记载禾本科植物7亚科38族247属约1,950种。在此基础上, *Flora of China* (FOC)通过国际合作对中文版进行了修订, 收录中国禾本科植物28族226属1,795种, 其中包括7个特有属和809个特有种(Chen et al., 2006)。近10年来, 在《中国维管植物科属词典》及其姊妹篇《中国维管植物科属志》编撰工作中, 陈文俐等(2018, 2020)根据最新分子系统学研究成果, 整理并更新了中国禾本科植物的分类框架, 包含9亚科29族227属1,797种。李德铢团队建立了中国竹亚科34属534种的新分类体系, 此外合计发表了3个新亚族、4个竹亚科国内外新属(李德铢等, 1995; Zhang et al., 2018, 2020; Haevermans et al., 2020)和95个新种或新组合(https://www.ipni.org/a/15629-1)。夏念和团队发表了4个竹亚科国内外新属(Tran et al., 2013; Tong et al., 2020, 2023; Qin et al., 2021), 并恢复了肿节竹属(*Clavinodum*) (Niu et al., 2025)。自FOC出版至今的近20年间, 每年仍有许多禾本科植物的新分类群和新记录种被陆续发表(杜诚等, 2021, 2022, 2023, 2024), 同时因人为活动引入的外来物种也不断增加(林秦文等, 2022; Qin et al., 2024)。最新发布的《中国生物物物种名录(2025版)》(以下简称《名录(2025版)》)植物类群数据库共收录中国禾本科植物244属约1,940种, 该名录基本沿用了FOC的分类系统与物种处理方式(Liu et al., 2025)。

当前禾本科植物多样性研究仍面临两大挑战。一方面, 基于分子系统发生的研究强调类群单系性, 推动了禾本科属级分类单元的显著调整。例如, Soreng等(2017, 2022)提出的分类系统增加了28个新属, 恢复了17个旧属, 同时将24个属归并为异名。尽管禾本科系统学研究取得了显著进展, 但这些新分类处理在我国相关志书和物种名录的编撰过程中仍较少被采纳和应用。例如, 近年来发表的新属坚丛草属(*Tenaxia*) (Linder et al., 2010)、绿燕麦属(*Trisetopsis*) (Wölk & Röser, 2013)、茨燕麦属(*Tzveleviochloa*)和高异燕麦属(×*Trisetopsotrichon*) (Wölk & Röser, 2017), 以及属下的新组合名均未被《名录(2025版)》采用(Liu et al., 2025)。另一方面, 大数据时代产生了海量的物种信息、分布记录以及分子数据, 但数据较为分散, 有待进一步整合, 以便开展禾本科植物在大尺度下多维度多样性演化格局的相关研究。

在此背景下, 本研究旨在系统整合中国禾本科植物的多源数据, 推动分类系统的更新与应用。具体目标包括: (1)系统整合物种信息、标本数据与分类系统学研究成果, 依据最新分类系统全面更新物种名录; (2)构建涵盖多级分类单元和物种属性的标准化数据库; (3)解析中国禾本科植物的多样性特点, 总结标本保存和采集覆盖现状; (4)为禾本科植物的分类系统学研究、生物多样性保护和资源可持续利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据收集

(1)物种名称信息。物种数据主要来源于FOC Vol. 22 (Chen et al., 2006)、《名录(2025版)》(Liu et al., 2025)等志书文献, 以及密苏里植物园植物资料库(Tropicos, https://tropicos.org/home)、世界植物在线(Plants of the World Online, POWO, https://powo.science.kew.org/)和国际植物名称索引(International Plant Names Index, IPNI, https://www.ipni.org/)等网络数据库(截至2025年6月11日)的中国禾本科物种数据, 以此构建初步物种名录。(2)物种标本采集记录信息。标本采集记录主要来源于中国数字植物标本馆(Chinese Virtual Herbarium, CVH, https://www.cvh.ac.cn/)和全球生物多样性信息网络(Global Biodiversity Information Facility, GBIF, https://www.gbif.org/), 以及本研究组近20年野外调查采集的标本记录(截至2025年2月24日)。对于标本记录缺失的物种, 通过查阅FOC和原始发表文献等资料补充其省级分布信息。对于香港和澳门地区, 通过查阅当地植物志书收集和补充物种的分布信息(于慧等, 2007; 夏念和等, 2011)。

其他物种信息包括保护等级、受威胁物种和外来物种等: 国家级保护物种信息参考国家林业和草原局和农业农村部2021年发布的《国家重点保护野生植物名录》(https://www.forestry.gov.cn/c/www/gkml/11057.jhtml); 省级保护物种信息来自各省份发布的省级重点保护植物名录, 其中只有8个省份的名录涉及禾本科植物; 受威胁物种及其受威胁等级信息来自《中国高等植物受威胁物种名录》(覃海宁等, 2017), 以及生态环境部和中国科学院2023年发布的《中国生物多样性红色名录——高等植物卷(2020)》(https://www.mee.gov.cn/xxgk2018/xxgk/xxgk01/202305/t20230522_1030745.html); 中国外来禾本科物种数据来自最新研究文献(马金双, 2020; 林秦文等, 2022; Hao & Ma, 2023; Qin et al., 2024), 并将其分为外来栽培(cultivated)、外来归化(naturalized)和外来入侵(invasive) 3类。外来栽培物种是指仅能在人为条件下生存并繁衍的外来植物; 外来归化物种是指能够在自然条件下繁殖并独立生存的外来植物; 外来入侵物种是指不仅能够适应新的环境, 而且能对当地社会经济和生态系统造成破坏的外来植物(马金双, 2020; 林秦文等, 2021, 2022; Qin et al., 2024)。

1.2 数据处理

使用植物智(iPlant, https://www.iplant.cn/pnc)中的名称规范处理物种名称, 利用Taxonomic Name Resolution Service V.5.3.1 (TNRS, https://tnrs.biendata.org/)进行初步校对, 以排查异名及错误名并进行改正。在FOC Vol. 22 (Chen et al., 2006)的基础上, 对于其后(2006年至今)部分名称发生变动的物种, 则通过查阅Tropicos和世界在线植物志(World Flora Online, WFO, http://www.worldfloraonline.org/)网站上提供的接受名信息并系统收集和梳理相关文献, 逐一核查物种名称调整的核心证据以选定名称。对于疑难或有争议的类群, 则通过咨询类群专家以综合选定接受名。本研究对于2022年及之前发表的属级调整, 统一采用Soreng等(2022)禾本科分类系统的处理, 并进行各分类等级的排列, 而对于其之后发表的属级调整, 则采用最新发表同时证据充分的研究成果。其中, 各分类群的中文名主要依据FOC Vol. 22 (Chen et al., 2006)和原始文献, 少数使用多识植物百科(https://duocet.ibiodiversity.net/)的版本(涉及1个超族、6个族及33个属的中文名), 以及本文新拟的中文名称(涉及1个亚科、7个属和46个物种), 其中本文新拟的物种中文名主要是针对藏南分布而暂无中文名的物种, 而外来物种的中文名称主要参考林秦文等(2022)整理得到的外来物种数据集中的名称。

标本采集记录和分布数据按以下原则处理: (1)增补分布信息: 通过中国早期标本采集地名考(https://www.cvh.ac.cn/topics/counties.php)以及高德地图坐标拾取系统(https://lbs.amap.com/tools/picker)等网站, 尽可能查找和补全采集地点模糊的记录。(2)处理异常记录: 剔除物种名称和采集地点完全缺失的记录, 剔除采集地点经纬度标准化后分布于国外的记录, 对于坐标落海的记录, 则回溯采集地点重新转换坐标以供判断。(3)校对分布信息: 基于FOC等文献记载, 并结合相关类群的生态适应性, 剔除与自然分布区严重偏离的记录。(4)删除重复数据: 为避免标本数据冗余, 同一采集人、采集号以及采集时间、采集地点的复份标本, 只保留其中一条记录。最终, 整理得到来自国内外181家标本馆的142,332条记录用于后续分析。其中, 中国数字植物标本馆数据占比86.4%, 全球生物多样性信息网络数据占比11.9%, 研究组自主野外调查采集数据占比1.7%。

通过Excel进行数据的整理和统计, 并通过OriginPro 10.1.0绘制柱状图与饼图。禾本科植物在中国的分布图使用ArcGIS pro 3.0.1绘制。

2 结果

2.1 中国禾本科植物多样性

中国禾本科物种多样性十分丰富, 根据本文统计, 自FOC完成至今的近20年时间里, 发表的禾本科新种(不包括种下等级和新组合)超过100种。本名录共收录中国禾本科植物10亚科7超族37族283属2,304种, 其中本土物种10亚科34族232属1,978种, 外来物种8亚科20族109属326种(表1, 附录1, 附录2)(物种名录已上传ScienceDB, DOI: https://doi.org/10.57760/sciencedb.38297)。

2.2 中国本土禾本科植物多样性组成和分布

本土禾本科植物共计10亚科7超族34族232属1,978种(表1), 其中特有属12个, 都属于竹亚科, 分

别为: 短穗竹属(*Brachystachyum*)、肿节竹属、贡山竹属(*Gaoligongshania*)、短枝竹属(*Gelidocalamus*)、纪如竹属(*Hsuehochloa*)、以礼竹属(*Kengiochloa*)、少穗竹属(*Oligostachyum*)、雷文竹属(*Ravenochloa*)、鹅毛竹属(*Shibataea*)、华赤竹属(*Sinosasa*)、头梨竹属(*Stapletonia*)和棉花竹属(*Tongpeia*)。FOC Vol. 22 (Chen et al., 2006)记载了2个中国特有的禾本科单种属, 其中刺毛头黍属(*Setiacis*)已被归并处理(Soreng et al., 2022), 而三蕊草属(*Sinochasea*)新增了国外分布记录(Kellogg et al., 2020)。目前, 中国禾本科特有种共计1,028个, 占本土物种总数的52%。

在亚科水平上, 早熟禾亚科物种丰富度最高, 共包含74属746种(表1, 附录2), 其中早熟禾超族和小麦超族是该亚科最大的两个超族, 分别包含367种和240种。竹亚科位居其次, 包含46属712种(表1), 其中我国特有种达到647种, 本土属、种数量分别占全球竹亚科的34%和42% (Soreng et al., 2022)。上述两大亚科合计占本土禾本科植物属数的52%和种数的74%。物种数量较多的亚科还有黍亚科, 含68属351种, 其中高粱超族有238种; 虎尾草亚科含26属111种。其余6个亚科物种数较少, 每个亚科均不超过25种(表1)。

在本土禾本科植物中, 物种数排名前十位的族合计1,806种, 占本土物种总数的91% (表2)。其中, 有5个族的物种数超过150种, 北美箭竹族物种数最多, 达511种, 占本土物种数的26%, 早熟禾族次之,

表1 中国禾本科植物的多样性组成

Table 1 The diversity composition of Poaceae in China

主要支系 Major clades	亚科 Subfamilies	族 Tribes		属 Genera		物种 Species	
		N	A	N	A	N	A
Basal Clade	原禾亚科 Pharoideae	1 (1)	0	1 (3)	0	1 (12)	0
BOP	稻亚科 Oryzoideae	1 (4)	2	5 (19)	3	12 (117)	5
BOP	竹亚科 Bambusoideae	2 (3)	2	46 (136)	23	712 (1,698)	66
BOP	早熟禾亚科 Pooideae	12 (15)	6	74 (219)	37	746 (4,126)	123
PACMAD	三芒草亚科 Aristidoideae	1 (1)	0	2 (3)	0	12 (367)	0
PACMAD	黍亚科 Panicoideae	7 (14)	4	68 (242)	30	351 (3,325)	93
PACMAD	芦竹亚科 Arundinoideae	3 (3)	1	4 (14)	2	7 (36)	2
PACMAD	澳禾亚科 Micraioideae	2 (3)	1	4 (9)	1	22 (192)	1
PACMAD	扁芒草亚科 Danthonioideae	1 (1)	1	2 (19)	2	4 (292)	2
PACMAD	虎尾草亚科 Chloridoideae	4 (5)	3	26 (121)	11	111 (1,603)	34
合计 Total		34 (54)	20	232 (789)	109	1,978 (11,783)	326
去重统计 Unique count	10	37		283		2,304	

N: 本土物种; A: 外来物种; 括号内数目为全球总数(Soreng et al., 2022)。

N, Native species; A, Alien species; numbers in parentheses represent the global totals (Soreng et al., 2022).

表2 中国本土禾本科植物物种数排名前十位的族和属

Table 2 Top 10 tribes and genera by number of native Poaceae species in China

族 Tribes	物种数 No. of species	%	属 Genera	物种数 No. of species	%
1. 北美箭竹族 Arundinarieae	511	25.8	1. 箭竹属 *Bambusa*	99	5.0
2. 早熟禾族 Poeae	367	18.6	2. 披碱草属 *Elymus*	96	4.9
3. 高粱族 Andropogoneae	201	10.2	3. 箭竹属 *Fargesia*	94	4.8
4. 箭竹族 Bambuseae	201	10.2	4. 玉山竹属 *Yushania*	91	4.6
5. 小麦族 Triticeae	185	9.4	5. 早熟禾属 *Poa*	82	4.1
6. 黍族 Paniceae	109	5.5	6. 刚竹属 *Phyllostachys*	63	3.2
7. 针茅族 Stipeae	88	4.4	7. 碱茅属 *Puccinellia*	55	2.8
8. 狗牙根族 Cynodonteae	57	2.9	8. 羊茅属 *Festuca*	55	2.8
9. 雀麦族 Bromeae	51	2.6	9. 雀麦属 *Bromus*	51	2.6
10. 画眉草族 Eragrostideae	36	1.8	10. 方竹属 *Chimonobambusa*	48	2.4
合计 Total	1,806	91.4	合计 Total	734	37.2

%表示各族/属的物种数占本土总物数的比值。% represent ratios of the number of species in each tribe/genus to total native species.

为367种(表2); 同时21个族(超过半数)的物种数少于20种。在232个本土属中, 有9个属的物种数超过50种(表2), 位居前三位的分别是箭竹属(*Bambusa*, 99种)、披碱草属(*Elymus*, 96种)以及箭竹属(*Fargesia*, 94种)。同时, 有181个属的物种数不足10种, 占本土属数的78%。

中国本土禾本科植物的属、种多样性中心位于西南及华南地区, 这些地方集中分布了全国92%的本土属和76%的本土物种(图1)。在属水平上, 分布超过120属的有云南、四川、西藏、广西、广东、福建, 其中云南的属丰富度最高, 为174属; 宁夏、吉林、天津和澳门分布属数较少, 均不足60属(附录3)。在种水平上, 云南、西藏和四川分布物种均超过500种, 显著高于其他省份, 其中云南物种丰富度最高, 超过800种(图1)。多数省份分布的物种数低于300种, 澳门的物种数最少, 仅74种。云南和四川是特有种的分布中心, 其特有种数均超过了200种, 广东、西藏和青海的特有种数也超过120种(附录3)。此外, 中国本土禾本科物种中也有875个物种仅分布于单一省份, 占本土物种数的44%, 其中628种为中国特有物种。

2.3 中国本土禾本科植物属级变化和新组合

本名录相较于FOC Vol. 22和《名录(2025版)》在属级水平上发生了较大变化(表3)。自FOC出版至今的近20年间, 中国本土禾本科增加了15个新属和4个新记录属, 其中竹亚科增加数目最多, 包括纪如竹属、以礼竹属、雷文竹属、雅竹属(*Temochloa*)等8个属, 其他亚科有新茎茇草属[①](*Neotrinia*)、坚丛草属、茨燕麦属、五须芒属(*Pentapogon*)等11个属。此外, 一些属被恢复或归并(表3), 例如茅针属(*Patis*)和肿节竹属得到了恢复, 又如隐花草属(*Crypsis*)被归并入鼠尾粟属(*Sporobolus*), 狼尾草属(*Pennisetum*)被归并入蒺藜草属(*Cenchrus*)。这些属级变化中只有部分收录到了《名录(2025版)》(表3)。本名录增加收录了头梨竹属、坚丛草属、茨燕麦属、斑茅属[②](*Tripidium*)等7个新属, 以及穗燕麦属(*Acrospelion*)与五须芒属2个新记录属, 还有冷箭竹属(*Sarocalamus*)、华箬竹属(*Sasamorpha*)、短穗竹属等7个恢复属, 归并了狼尾草属、臂形草属(*Brachiaria*)以及中国特有单种属刺毛头黍属(表3)。

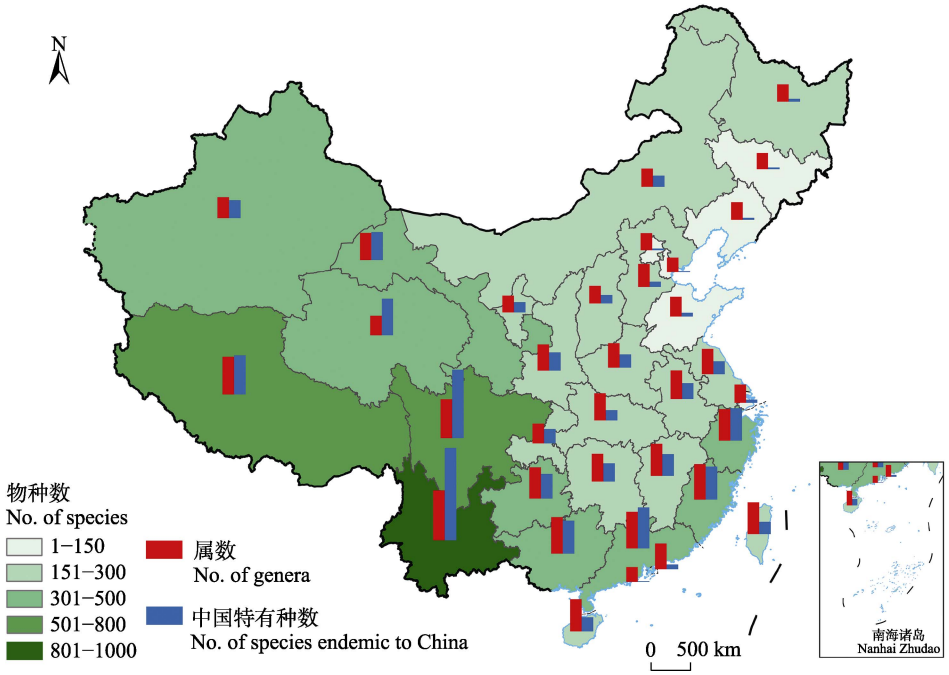


图1 中国本土禾本科植物属和种的多样性格局
Fig. 1 Diversity patterns of native Poaceae genera and species in China

① 为体现*Neotrinia*与茇茇草属(*Achnatherum*)的区别与相关性, 本文建议其中文名使用新茇茇草属.
② 为尽可能少地变动或新拟属中文名, 对于本土属*Tripidium*以及目前仅美洲分布的*Erianthus*, 本文建议分别使用中文名斑茅属和蔗茅属.

表3　本文与*Flora of China* (FOC) Vol. 22 (Chen et al., 2006)以及《中国生物物物种名录(2025版)》植物类群数据库(Liu et al., 2025)本土属级变化的比较

Table 3　Generic-level taxonomic changes in different native genera of Poaceae in China compared with *Flora of China* (FOC) Vol. 22 (Chen et al., 2006) and China Checklist of Higher Plants in the Catalogue of Life China 2025 Annual Checklist (Liu et al., 2025)

本文 This study	FOC Vol. 22	参考文献 References
新属 New genera		
1. 异燕麦属 **Helictochloa***	隶属于山燕麦属 Genus previously included in **Helictotrichon**	Romero-Zarco, 2011
2. 痕花黍属 **Hildaea**	隶属于距花黍属 Genus previously included in **Ichnanthus**	Silva et al., 2015
3. 纪如竹属 **Hsuehochloa***	隶属于悬竹属 Genus previously included in **Ampelocalamus**	Zhang et al., 2018
4. 以礼竹属 **Kengiochloa***	隶属于矢竹属 Genus previously included in **Pseudosasa**	Tong et al., 2023
5. 新芨芨草属(新拟) **Neotrinia***	隶属于芨芨草属 Genus previously included in **Achnatherum**	Nobis et al., 2019
6. 雷文竹属 **Ravenochloa***	隶属于箬竹属 Genus previously included in **Indocalamus**	Zhang et al., 2020
7. 三毛草属 **Sibirotrisetum***	隶属于穗三毛草属 Genus previously included in **Trisetum**	Barberá et al., 2020
8. 华赤竹属 **Sinosasa***	隶属于赤竹属 Genus previously included in **Sasa**	Qin et al., 2021
9. 头梨竹属 **Stapletonia**	新属 New genus	Dash et al., 2009
10. 坚丛草属(新拟) **Tenaxia**	隶属于扁芒草属 Genus previously included in **Danthonia**	Linder et al., 2010
11. 棉花竹属 **Tongpeia***	隶属于箭竹属 Genus previously included in **Fargesia**	Stapleton, 2021
12. 斑茅属(新拟) **Tripidium**	隶属于甘蔗属 Genus previously included in **Saccharum**	Valdés & Scholz, 2006
13. 绿燕麦属(新拟) **Trisetopsis**	隶属于山燕麦属 Genus previously included in **Helictotrichon**	Wölk & Röser, 2013
14. 茨燕麦属(新拟) **Tzveleviochloa**	隶属于山燕麦属 Genus previously included in **Helictotrichon**	Wölk & Röser, 2017
15. 高异燕麦属 **×Trisetopsotrichon**	隶属于山燕麦属 Genus previously included in **Helictotrichon**	Wölk & Röser, 2017
恢复属 Resurrected genera		
1. 类早熟禾属 **Arctopoa***	隶属于早熟禾属 Genus previously included in **Poa**	Soreng et al., 2015
2. 曲芒发草属 **Avenella**	隶属于发草属 Genus previously included in **Deschampsia**	Soreng et al., 2015
3. 巴山木竹属 **Bashania***	隶属于北美箭竹属 Genus previously included in **Arundinaria**	Vorontsova et al., 2016
4. 短穗竹属 **Brachystachyum**	隶属于业平竹属 Genus previously included in **Semiarundinaria**	Zhang et al., 2020
5. 小沿沟草属 **Catabrosella**	隶属于拟沿沟草属 Genus previously included in **Colpodium**	Soreng et al., 2015
6. 肿节竹属 **Clavinodum**	隶属于少穗竹属 Genus previously included in **Oligostachyum**	Niu et al., 2025
7. 假拟沿沟草 **Paracolpodium**	隶属于拟沿沟草属 Genus previously included in **Colpodium**	Soreng et al., 2015
8. 茅针属 **Patis***	隶属于芨芨草属 Genus previously included in **Achnatherum**	Romaschenko et al., 2011
9. 冷箭竹属 **Sarocalamus**	隶属于北美箭竹属 Genus previously included in **Arundinaria**	Vorontsova et al., 2016
10. 华箬竹属 **Sasamorpha**	隶属于箬竹属 Genus previously included in **Indocalamus**	Vorontsova et al., 2016
归并属 Merged genera		
1. 风头黍属 **Acroceras** (=*Setiacis**)	刺毛头黍属 *Setiacis*	Soreng et al., 2022
2. 蒺藜草属 **Cenchrus*** (=*Pennisetum**)	狼尾草属 *Pennisetum*	Chemisquy et al., 2010
3. 鼠尾粟属 **Sporobolus*** (=*Crypsis*)	隐花草属 *Crypsis*	Peterson et al., 2014
4. 尾稃草属 **Urochloa*** (=*Brachiaria**)	臂形草属 *Brachiaria*	Soreng et al., 2015
新记录属 Newly recorded genera		
1. 穗燕麦属(新拟) **Acrospelion**	新组合 New combination	Barberá et al., 2025
2. 多枝竹属 **Holttumochloa***	新物种 New species	Zhou et al., 2017
3. 五须芒属 **Pentapogon**	新组合 New combination	Peterson et al., 2022
4. 雅竹属 **Temochloa***	新物种 New species	Cai et al. 2024

* 《中国生物物物种名录(2025版)》收录的属 Genera included in the Catalogue of Life China 2025 Annual Checklist

此外，在整理名录的过程中，本文发现2个本土物种的名称需要进行新组合处理。

Chemisquy等(2010)的分子系统学研究支持将狼尾草属归并入蒺藜草属，并给出了64个新组合，但是他们遗漏了模式标本产于海南的海南狼尾草(新拟) (*Pennisetum obovatum* Masam. & Syozi)。此

外，在FOC中，Xia等(2006)已经将绿竹属(*Dendrocalamopsis*)处理为簕竹属的1个亚属。但易同培等(2015)仍将模式标本产于四川的线耳绿竹(*D. lineariaurita* T. P. Yi & Lin Yang)作为绿竹属物种发表。本文对上述物种名称进行如下处理:

(1)海南狼尾草(新拟)

Cenchrus obovatus (Masam. & Syozi) Hao Liu & W. L. Chen, **comb. nov.**

基原异名(Basionym): *Pennisetum obovatum* Masam. & Syozi, Acta Phytotax. Geobot. 14(3): 87 (1951).

模式标本(Type): China, Hainan (海南), Masamune & Fukuyama (正宗严敬和福山伯明) 334 (holotype: TAI).

分布(Distribution): 海南。

(2)线耳绿竹

Bambusa lineariaurita (T. P. Yi & Lin Yang) Hao Liu & W. L. Chen, **comb. nov.**

基原异名(Basionym): *Dendrocalamopsis lineariaurita* T. P. Yi & Lin Yang, J. Sichuan Forest. Sci. Technol. 36(3): 1 (2015).

模式标本(Type): China, Sichuan (四川), T. P. Yi (易同培) 15001 (holotype: SIFS).

分布(Distribution): 四川。

2.4 保护和受威胁物种

《国家重点保护野生植物名录(2021)》共收录本土禾本科植物21属29种，其中小麦族物种最多，共计12种。国家重点保护禾本科植物分布数量前五位的省份依次为: 云南(12种)、青海(9种)、甘肃(8种)、四川(7种)和西藏(7种)。本文查阅了各省份已经发布的最新保护名录，其中只有8个省份的名录涉及本土禾本科植物，分别为安徽、北京、海南、青海、山东、四川、新疆和云南，共计16种(附录1)。此外，中国本土禾本科植物中的受威胁物种共有31属54种，其中极危(CR) 6种，濒危(EN) 13种，易危(VU) 35种。香竹属(*Chimonocalamus*)受威胁物种最多，共7种，方竹属(*Chimonobambusa*)次之，共5种。受威胁物种以竹亚科为主，有33种，其余亚科共有21种。受威胁物种分布数量前五位的省份为云南(18种)、广西(14种)、广东(10种)、四川(10种)和西藏(9种)。

2.5 外来物种多样性组成和分布

中国外来禾本科物种共8亚科20族109属326种(表1, 附录2)，其中47%的属中国不产，而有96种被FOC收录，118种被《名录(2025版)》收录。根据统计，39%的外来物种来自亚洲，多为亚洲热带地区，该区域是我国外来禾本科物种的主要来源地之一，其他来源地依次为北美洲、欧洲、非洲和南美洲，来自大洋洲的外来物种数最少，仅4%。江苏是外来物种数最多的省份，共计87种，台湾、云南、北京、广东、浙江和福建的外来物种数也较多，都在50种以上。在3类外来物种中，外来栽培物种共计92属226种，种数占外来物种总种数的69%，主要作为观赏植物、牧草和草坪草引入栽培，外来栽培物种较多的属有丘竹属(*Chusquea*, 15种)、山羊草属(*Aegilops*, 13种)、羊茅属(*Festuca*, 12种)和早熟禾属(*Poa*, 12种)，均在10种以上。外来归化物种共计31属56种，其中作为牧草引入而归化的物种较多，主要是雀麦属(*Bromus*)和雀稗属(*Paspalum*)，均有6种，台湾是归化物种数量最多的省份，共计29种。外来入侵物种共计26属44种，物种数仅次于菊科和豆科，位列第三(Hao & Ma, 2023; Qin et al., 2024)，物种数较多的属为黑麦草属(*Lolium*)、雀稗属和蒺藜草属，均为5种，入侵物种数前五位的省份分别为福建(20种)、广东(19种)、云南(19种)、香港(17种)、台湾(16种)。

2.6 标本馆藏和采集

据统计，在禾本科植物标本的馆藏方面，排名前15位的标本馆所藏标本总量占全国总量的73%。其中，有9家标本馆隶属于中国科学院下属各机构(附录4)。中国科学院植物研究所标本馆(PE)收藏的禾本科植物标本数量达37,463号，占全国禾本科标本总数的26%，位居首位(图2A)。其次为中国科学院西北高原生物研究所标本馆(HNWP)，馆藏量为9,816号；华南植物园标本馆(IBSC)馆藏量为9,266号；而中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)馆藏量为8,082号(图2A)。在国外标本馆中，只有美国自然历史博物馆植物标本馆(US)和英国邱园植物标本馆(K)馆藏较丰富，分别为3,344号(图2A)和1,574号，而其余多数国外标本馆的馆藏量不足300号。在属级水平上，早熟禾属的标本采集数量最多，共计8,004号。采集数量超过5,000号的属还包括披

碱草属、狗尾草属(*Setaria*)以及画眉草属(*Eragrostis*)。在标本数据覆盖的222属中，多数属的标本采集数量不足1,000号，具体来看，39%的属采集数量为101–1,000号，27%的属为11–100号，另有15%的属采集数量不足11号(图2B)。在物种水平上，狗尾草(*Setaria viridis*)、稗(*Echinochloa crus-galli*)、芦苇(*Phragmites australis*)等广布种的标本数量较为丰富，均超过1,500号。然而，也存在近半数(46%)的物种采集数量不足11号(图2C)，其中超过150个物种仅存有1号标本。统计结果显示，中国禾本科植物标本采集的高峰时期为1950–1970年，而1949年以前及1990–2010年为低谷时期，这一结果与其他类群的统计较为一致(刘慧圆等, 2022; He et al., 2025; Xie et al., 2025)。此外，在采集地区方面，采集量前三位的省份分别为四川(15,661号)、云南(11,155号)和青海(8,186号)；在采集人员方面，陈文俐研究组和中国科学院青藏高原综合科学考察队的采集贡献最大，采集数均约为2,400号；而在鉴定人员中，刘亮(L. Liu)鉴定的标本数量最多，达11,446号，其次是陈文俐研究组。

3 讨论

本研究基于全面的数据收集与整理，依据Soreng等(2022)的分类系统完成了中国禾本科植物

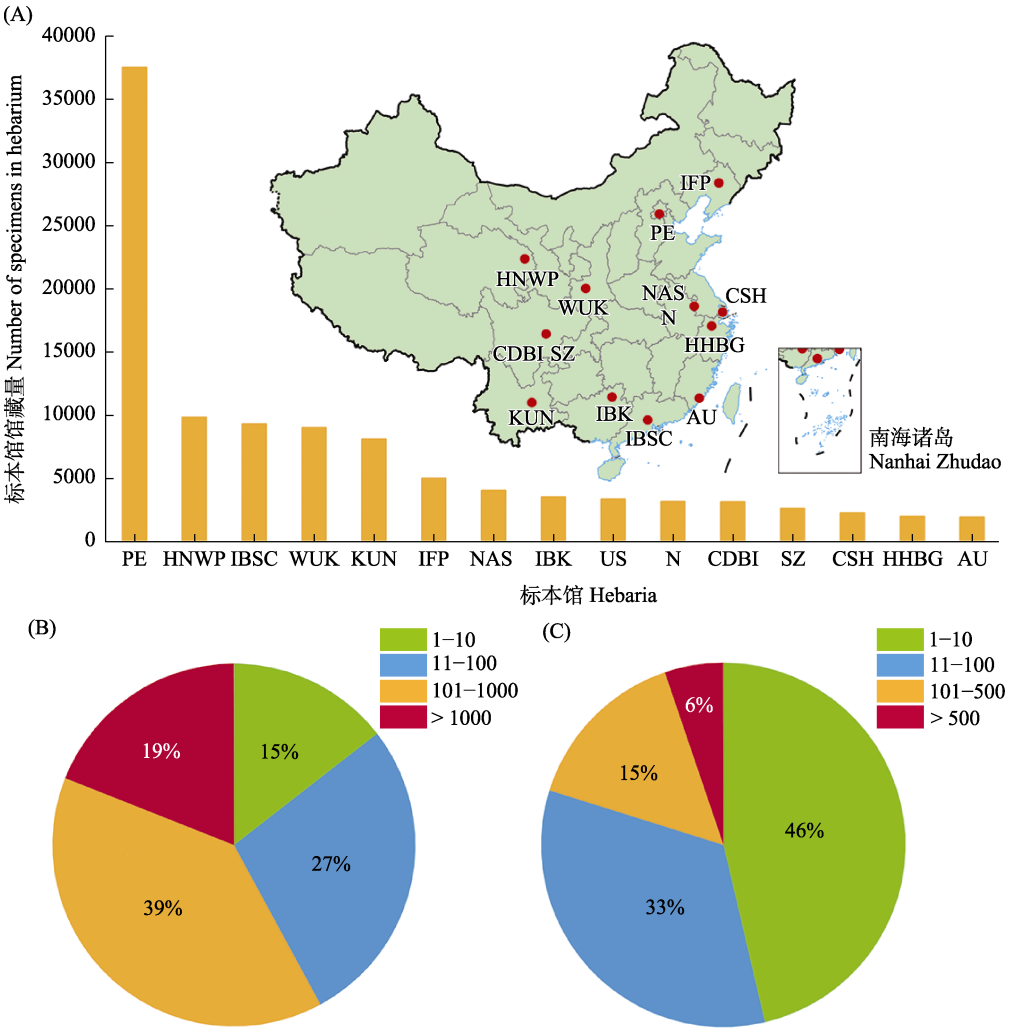


图2　中国禾本科植物馆藏和采集标本数据统计。(A)标本数前15位的标本馆馆藏量(标本馆信息见附录4); (B)属级标本采集数; (C)物种级标本采集数。

Fig. 2　Statistics of herbarium holdings and specimen collection for Poaceae in China. (A) Holdings of the top 15 herbaria by specimen count (herbarium information is listed in Appendix 4); (B) Collection numbers at the generic level; (C) Collection numbers at the species level.

物种名录的更新。以此为基础, 从多样性组成、地理分布、属级分类变动、保护物种状况、外来种组成以及标本资源等多个方面对中国禾本科植物多样性进行了系统评估。丰富的分类阶元多样性和大量的特有物种, 凸显了中国作为全球禾本科植物重要多样性中心的地位。

3.1 物种多样性

在亚科组成方面, 中国拥有全球禾本科12个亚科中的10个, 仅缺失分布于南美洲的类禾亚科和非洲的始禾亚科(附录2)。早熟禾亚科、竹亚科和黍亚科在中国禾本科植物中占据主导地位, 其属种数量最为丰富, 与Soreng等(2022)对全球禾本科各亚科物种丰富度的统计结果基本一致。其中, 中国本土竹亚科的属、种数量分别占全球的34%和42%, 特有种达647种, 进一步印证了中国是全球竹亚科物种多样性最为丰富的地区。世界范围内物种数超过300种的5个超大属中, 早熟禾亚科的羊茅属和早熟禾属, 以及虎尾草亚科的画眉草属, 在中国也具有较高的物种多样性; 而黍亚科的雀稗属与三芒草亚科的三芒草属(*Aristida*)在中国的本土物种相对较少。在物种数为100–300的大属中, 剪股颖属(*Agrostis*)、箭竹属、马唐属(*Digitaria*)等在中国分布广泛, 物种丰富; 而须芒草属(*Andropogon*)、鼠尾粟属等类群在中国分布的物种数量较少。这些结果表明, 温带性质的大属在中国区域得到了更加充分的演化。另一方面, 中国本土禾本科植物中约80%的属物种数少于10个, 其中75属仅有1种, 这些寡种属与单种属主要分布在西南和华南地区。根据Lu等(2018)有关中国被子植物区系演化历史的研究, 中国西部为许多草本植物的分化中心, 即“摇篮”, 而东部地区则对草本植物起着“博物馆”式的保存效应。大量寡种属和特有物种在西南及华南地区分布, 在一定程度上表明东部地区可能在中国禾本科植物的演化过程中同样发挥了“博物馆”的功能。然而, 关于中国禾本科这一独特区系形成机制的系统性研究仍较缺乏, 有待未来深入探讨。

目前, 禾本科植物12亚科的分类框架基本稳定, 分子系统学的研究重点逐渐转向族和属一级。在族一级, 涉及中国本土禾本科植物的新进展包括Soreng等(2017)提出两个新的超族: 沼垫草超族(Nardodae)和臭草超族(Melicodae); Zhang等(2020)基于简化基因组测序和形态学数据, 建立了北美箭竹族新分类系统, 族下包含5个亚族。在属一级, 主要的变化发生在早熟禾族、针茅族和北美箭竹族等类群。例如, 早熟禾族中相继确立了三毛草属(*Sibirotrisetum*)、绿燕麦属和茨燕麦属等新属; 针茅族中恢复了茅针属, 提出了新的单种属新芨芨草属; 竹亚科中也陆续发表了纪如竹属、雷文竹属、华赤竹属等新属。当前研究更多关注具有经济和生态价值的类群, 对于大量的禾本科属种, 我们仅仅了解其物种名称和基本的形态性状, 在未来的研究工作中, 应加强对这一部分属种的各方面研究。

禾本科作为经济和生态价值最大的类群, 尚未得到充分关注与有效保护。我国国家重点保护野生植物共计1,069种(包含种下等级) (金效华等, 2023), 其中禾本科仅有21属29种, 收录比例远低于兰科或豆科等大科。在已收录的禾本科保护物种中, 野生作物近缘类群如小麦族和稻族收录物种较多, 合计15种, 其余多为狭域分布种类。中国高等植物受威胁物种有3,879种, 占中国高等植物总数的11% (覃海宁等, 2017), 其中禾本科有31属54种, 仅占中国本土禾本科物种数的3%。值得注意的是, 竹类植物在禾本科受威胁物种中占比高达61%, 而占本土物种数64%的禾草类植物收录比例明显偏低。吴欣静等(2023)建议, 未来应更多将受威胁物种纳入国家级保护名录的讨论范围, 各省也需结合物种分布情况开展重点调查与评估, 考虑将其纳入省级保护名录。因此, 在今后的名录更新与调整工作中, 应加强野外调查与实验研究, 为禾本科野生植物资源的科学保护与可持续利用提供充分依据。

中国禾本科的入侵植物主要源自亚洲和非洲, 集中分布于福建、广东等东南沿海地区, 这一分布在省级尺度上与中国外来入侵植物的整体格局相似, 但后者主要源自北美洲和南美洲(林秦文等, 2022; Hao & Ma, 2023; Li et al., 2025), 显示出禾本科入侵物种在来源地上具有其独特性。禾本科入侵植物对我国生态环境和农牧业生产造成了显著影响。例如, 据报道, 我国互花米草(*Sporobolus alterniflorus*)面积已达61,565 km^2, 对滨海湿地生态系统造成了严重破坏(江灿等, 2024); 而长刺蒺藜草(*Cenchrus longispinus*)在入侵草地后, 不但能抑制其他草种的生长, 降低草地的生物多样性, 而且

还会对农牧民和牛羊造成机械损伤(韩雨轩等, 2024)。此外, 中国的生物入侵风险一直在加剧, 有研究显示, 自1978年以来中国平均每年新增5–6种入侵物种(Ju et al., 2025), 并且入侵植物对本地植物多样性的负面影响会随滞留时间延长而持续加剧且几乎不可逆(Thakur et al., 2025)。因此, 尽管禾本科入侵植物仅占中国禾本科植物总数的2%, 但外来禾本科植物多达326种, 其中作为观赏植物、牧草和草坪草引入栽培的比例高达69%, 这部分物种大多未经过系统的风险评估, 而雀麦属、雀稗属等已有多个有意引入的物种实现归化, 并显示出极高的入侵潜力。因此, 亟需建立引种前风险评估机制和引种后的动态监测预警体系。

3.2 标本馆藏和采集

中国禾本科植物的标本采集存在明显的空间与类群不均衡性。采集热点集中于生物多样性丰富的西南及华南地区。东北三省的采集则相对薄弱, 值得注意的是, 邻近东北的远东地区已有学者报道了多个禾本科新类群, 如Tzvelev (1971)发表的*Festuca kolesnikovii*, 以及Tkach等(2020)建立的新属发沟草属(*Arctohyalopoa*)。这些类群是否分布于中国境内尚待未来通过系统采集与分类研究予以确认。类似情况亦见于新疆地区。周边国家如哈萨克斯坦已记录有*Stipa zaissanica*、*S. karakabinica*等针茅属新种(Kotukhov, 1991, 1994), 它们是否因地理隔离而不分布于中国, 或因采集不足、鉴定偏差而未见于记录, 仍需进一步研究。在类群层面, 标本采集明显偏重于物种丰富的大属及广布种, 而物种数较少的寡种属、狭域特有种则标本稀缺, 该格局与许祖昌等(2021)对竹类植物标本的分析结果一致。例如, 华南地区的单枝竹属(*Bonia*)仅存32号标本, 零星分布的莎禾属(*Coleanthus*)更仅有8号标本。此外, 本文未获取到10个本土属(如藏南的头梨竹属、分布于台湾的五须茅属(*Pentapogon*))的标本记录, 同时也有28%的本土物种缺乏标本支持, 部分原因可能在于标本馆数字化与数据共享程度不足。未来应加强对采集空白区域与薄弱类群的系统采集, 推动标本资源的数字化与共享, 为中国禾本科植物的深入研究奠定扎实的材料基础。

致谢: 感谢张树仁、刘慧圆、金效华、胡海花、姚轶锋、薛纳新、李邦泽、叶超、杨繁婧、余雍雁、曹淑媛、林秦文和Robert J. Soreng给与的讨论和前期数据支持。

ORCID

刘昊 https://orcid.org/0009-0005-2136-9493
张玉霄 https://orcid.org/0000-0003-0602-3118
刘冰 https://orcid.org/0000-0002-6086-253X
李飞飞 https://orcid.org/0000-0003-4733-6268
马洪峥 https://orcid.org/0009-0001-4590-6899
李德铢 https://orcid.org/0000-0002-4990-724X
陈文俐 https://orcid.org/0000-0002-5519-811X

参考文献

Barberá P, Soreng RJ, Peterson PM, Romaschenko K, Quintanar A, Aedo C (2020) Molecular phylogenetic analysis resolves *Trisetum* (Poaceae: Pooideae: Koeleriinae) polyphyletic: Evidence for a new genus, *Sibirotrisetum* and resurrection of *Acrospelion*. Journal of Systematics and Evolution, 58, 517–526.

Barberá P, Soreng RJ, Peterson PM, Garcia-Porta J Romaschenko K, Aedo C, Quintanar A (2025) Phylogenetics and reticulation among koelerioid clades, part I: Contraction of *Trisetum*, expansion of *Acrospelion*, *Graphephorum*, and *Tzveleviochloa*; *Graciliotrisetum* gen. nov. and resurrection of *Aegialina* (Poaceae, Pooideae, Poeae, Aveninae). Journal of Systematics and Evolution, 63, 629–655.

Bouchenak-Khelladi Y, Verboom GA, Savolainen V, Hodkinson TR (2010) Biogeography of the grasses (Poaceae): A phylogenetic approach to reveal evolutionary history in geographical space and geological time. Botanical Journal of the Linnean Society, 162, 543–557.

Cai ZY, Zhang YY, Tong YH, Vu TC, Xia NH (2024) *Temochloa* (Poaceae, Bambusoideae), a newly-recorded bamboo genus for China and Vietnam, with new taxa and a re-interpretation of flowering structures. PhytoKeys, 246, 229–236.

Chemisquy MA, Giussani LM, Scataglini MA, Kellogg EA, Morrone O (2010) Phylogenetic studies favour the unification of *Pennisetum*, *Cenchrus* and *Odontelytrum* (Poaceae): A combined nuclear, plastid and morphological analysis, and nomenclatural combinations in *Cenchrus*. Annals of Botany, 106, 107–130.

Chen K, Liu YC, Huang Y, Wu XK, Ma HY, Peng H, Li DZ, Ma PF (2025) Reassessing the phylogenetic relationships of *Pseudosorghum* and Saccharinae (Poaceae) using plastome and nuclear ribosomal sequences. Plant Diversity, 47, 382–393.

Chen SL, Li DZ, Zhu GH, Wu ZL, Lu SL, Liu L, Wang ZP, Sun BX, Zhu ZD, Xia NH, Jia LZ, Guo ZH, Chen WL, Chen X, Yang GY, Phillips SM, Stapleton C, Soreng RJ,

Aiken SG, Tzvelev NN, Peterson PM, Renvoize SA, Olonova MV, Ammann KH (2006) Poaceae. In: Flora of China, Vol. 22 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 1–651. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Chen WL, Liu YC, Li DZ, Zhang YX, Liu QX, Li LL, Zhou W, Wu BC, Chu XF (2018) Poaceae. In: A Dictionary of the Families and Genera of Chinese Vascular Plants (eds Li DZ, Chen ZD, Wang H, Lu AM), pp. 4–602. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈文俐, 刘艳春, 李德铢, 张玉霄, 刘启新, 李灵露, 周伟, 吴宝成, 褚晓芳 (2018) 禾本科. 见: 中国维管植物科属词典(李德铢, 陈之端, 王红, 路安民 编著), 4–602页. 科学出版社, 北京.]

Chen WL, Liu YC, Li DZ, Zhang YX, Liu QX, Li LL, Zhou W, Wu BC, Chu XF (2020) Poaceae. In: The Families and Genera of Chinese Vascular Plants., Vol. 1 (eds Li DZ, Chen ZD, Wang H, Lu AM, Luo Y, Yu WB), pp. 584–726. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈文俐, 刘艳春, 李德铢, 张玉霄, 刘启新, 李灵露, 周伟, 吴宝成, 褚晓芳 (2020) 禾本科. 见: 中国维管植物科属志(上卷) (李德铢, 陈之端, 王红, 路安民, 骆洋, 郁文彬 编著), 584–726页. 科学出版社, 北京.]

Dash SS, Kumari P, Singh P (2009) Notes on flowering in *Schizostachyum arunachalensis* H. B. Naithani (Poaceae: Bambusoideae). Nelumbo, 51, 241–244.

Delecti Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae (1959–2004) Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 1–80. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国植物志编辑委员会 (1959–2004) 中国植物志(第1–80卷). 科学出版社, 北京.]

Du C, Liu J, Ye W, Liao S (2022) 2021 annual report on new taxa and nomenclatural changes of Chinese plants. Biodiversity Science, 30, 22207. (in Chinese with English abstract) [杜诚, 刘军, 叶文, 廖帅 (2022) 中国植物新分类群、新名称变化2021年年度报告. 生物多样性, 30, 22207.]

Du C, Liu J, Ye W, Liao S (2023) 2022 annual report on new taxa and nomenclatural changes of Chinese plants. Biodiversity Science, 31, 23244. (in Chinese with English abstract) [杜诚, 刘军, 叶文, 廖帅 (2023) 中国植物新分类群、新名称变化2022年度报告. 生物多样性, 31, 23244.]

Du C, Liu J, Ye W, Liao S (2024) 2023 annual report on new taxa and nomenclatural changes for Chinese plants. Biodiversity Science, 32, 24253. (in Chinese with English abstract) [杜诚, 刘军, 叶文, 廖帅 (2024) 中国植物新分类群、新名称变化2023年度报告. 生物多样性, 32, 24253.]

Du C, Liu J, Ye W, Liao S, Ge BJ, Liu B, Ma JS (2021) Annual report of new taxa and new names for Chinese plants in 2020. Biodiversity Science, 29, 1011–1020. (in Chinese with English abstract) [杜诚, 刘军, 叶文, 廖帅, 葛斌杰, 刘冰, 马金双 (2021) 中国植物新分类群、新名称2020年度报告. 生物多样性, 29, 1011–1020.]

Edwards EJ, Osborne CP, Strömberg CAE, Smith SA, C_4 Grasses Consortium, Bond WJ, Christin PA, Cousins AB, Duvall MR, Fox DL, Freckleton RP, Ghannoum O, Hartwell J, Huang YS, Janis CM, Keeley JE, Kellogg EA, Knapp AK, Leakey ADB, Nelson DM, Saarela JM, Sage RF, Sala OE, Salamin N, Still CJ, Tipple B (2010) The origins of C_4 grasslands: Integrating evolutionary and ecosystem science. Science, 328, 587–591.

Elliott TL, Spalink D, Larridon I, Zuntini AR, Escudero M, Hackel J, Barrett RL, Martín-Bravo S, Márquez-Corro JI, Granados Mendoza C, Mashau AC, Romero-Soler KJ, Zhigila DA, Gehrke B, Andrino CO, Crayn DM, Vorontsova MS, Forest F, Baker WJ, Wilson KL, Simpson DA, Muasya AM (2024) Global analysis of Poales diversification-parallel evolution in space and time into open and closed habitats. New Phytologist, 242, 727–743.

Gallaher TJ, Adams DC, Attigala L, Burke SV, Craine JM, Duvall MR, Klahs PC, Sherratt E, Wysocki WP, Clark LG (2019) Leaf shape and size track habitat transitions across forest–grassland boundaries in the grass family (Poaceae). Evolution, 73, 927–946.

Gallaher TJ, Peterson, PM, Soreng RJ, Zuloaga FO, Li DZ, Clark LG, Tyrrell CD, Welker CAD, Kellogg EA, Teisher JK (2022) Grasses through space and time: An overview of the biogeographical and macroevolutionary history of Poaceae. Journal of Systematics and Evolution, 60, 522–569.

GPWG (Grass Phylogeny Working Group) (2001) Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden, 88, 373–457.

GPWG (Grass Phylogeny Working Group) II (2012) New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C_4 origins. New Phytologist, 193, 304–312.

GPWG (Grass Phylogeny Working Group) III (2025) A nuclear phylogenomic tree of grasses (Poaceae) recovers current classification despite gene tree incongruence. New Phytologist, 245, 818–834.

Haevermans T, Mantuano D, Zhou MY, Lamxay V, Haevermans A, Blanc P, Li DZ (2020) Discovery of the first succulent bamboo (Poaceae, Bambusoideae) in a new genus from Laos' karst areas, with a unique adaptation to seasonal drought. PhytoKeys, 156, 125–137.

Han YX, Wang R, Hao LF, Yuan HB, Lin KJ (2024) The geographic distribution pattern and factors influencing the spread in China of the invasive alien plant *Cenchrus longispinus*. Acta Prataculturae Sinica, 33(12), 34–44. (in Chinese with English abstract) [韩雨轩, 王瑞, 郝丽芬, 袁海滨, 林克剑 (2024) 外来入侵植物长刺蒺藜草在我国的地理分布格局及其影响因素. 草业学报, 33(12), 34–44.]

Hao Q, Ma JS (2023) Invasive alien plants in China: An update. Plant Diversity, 45, 117–121.

He JY, Yang WJ, You QH, Hu QW, Cong MY, Tian C, Ma KP (2025) Impacts of road networks on the geography of floristic collections in China. Plant Diversity, 47, 403–414.

Huang WC, Zhang L, Columbus JT, Hu Y, Zhao YY, Tang L, Guo ZH, Chen WL, McKain M, Bartlett M, Huang CH, Li DZ, Ge S, Ma H (2022) A well-supported nuclear phylogeny of Poaceae and implications for the evolution of C_4 photosynthesis. Molecular Plant, 15, 755–777.

Jiang C, Jia JH, Yang Y, Sheng R, Ren LJ, Ji HH, Ye SF (2024) Forty years of *Spartina alterniflora* in China: Cognitive evolution and governance strategies. Acta Ecologica Sinica, 44, 8944–8956. (in Chinese with English abstract) [江灿, 贾俊鹤, 杨颖, 盛蓉, 任璘婧, 纪焕红, 叶属峰 (2024) 互花米草在中国的40年: 认知演变与治理对策. 生态学报, 44, 8944–8956.]

Jin XH, Zhou ZH, Yuan LC (2023) Nation Key Protected Wild Plants of China, Vols. 1–3. Hubei Science & Technology Press, Wuhan. (in Chinese) [金效华, 周志华, 袁良琛 (2023) 国家重点保护野生植物(第1–3卷). 湖北科学技术出版社, 武汉.]

Ju RT, Gui XT, Measey J, He Q, Xian XQ, Liu JG, Sutherland WJ, Li B, Wu JH (2025) How can China curb biological invasions to meet Kunming-Montreal Target 6? Frontiers in Ecology and the Environment, 23, e2853.

Kellogg EA, Abbott JR, Bawa KS, Gandhi KN, Kailash BR, Ganeshaiah KN, Babu Shrestha U, Raven PH (2020) Checklist of the grasses of India. PhytoKeys, 163, 1–560.

Keng YL (1959) Flora Illustrata Plantarum Primarum Sinicarum Gramineae. Science Press, Beijing. (in Chinese) [耿以礼 (1959) 中国主要植物图说: 禾本科. 科学出版社, 北京.]

Kotukhov JA (1991) The new species of *Stipa* (Poaceae) from the Southern Altai. Botanichnyi Zhurnal (Moscow & Leningrad), 76, 872–874. (in Russian) [Котухов ЮА (1991) Новые виды рода *Stipa* (Poaceae) из Южного Алтая. Ботанический журнал, 76, 872–874.]

Kotukhov JA (1994) The new species of the genus *Stipa* (Poaceae) from South Altai, Saur and Tarbagata. Botanichnyi Zhurnal (Moscow & Leningrad), 79, 101–106. (in Russian) [Котухов ЮА (1994) Новые виды рода *Stipa* (Poaceae) из Южного Алтая, Саура и Тарбагатая. Ботанический журнал, 79, 101–106.]

Li DZ, Hsueh CJ, Xia NH (1995) *Gaoligongshania*, a new bamboo genus from Yunnan, China. Acta Phytotaxonomica Sinica, 33, 597–601. (in Chinese with English abstract) [李德铢, 薛纪如, 夏念和 (1995) 贡山竹属——我国云南竹亚科一新属. 植物分类学报, 33, 597–601.]

Li FF, Hao Q, Cui X, Lin RZ, Luo BS, Ma JS (2025) Global invasive alien plant management lists: Assessing current practices and adapting to new demands. Plant Diversity, 47, 666–680.

Lin QW, Yu SX, Tang SC, Cui X, Gao XF, Wang HC, Liu QR, Ma JS (2021) Current status of naturalized alien species in China and its relative problem. Chinese Journal of Plant Ecology, 45, 1275–1280. (in Chinese with English abstract) [林秦文, 于胜祥, 唐赛春, 崔夏, 高信芬, 王焕冲, 刘全儒, 马金双 (2021) 中国外来归化植物的编目现状及有关问题. 植物生态学报, 45, 1275–1280.]

Lin QW, Xiao C, Ma JS (2022) A dataset on catalogue of alien plants in China. Biodiversity Science, 30, 22127. (in Chinese with English abstract) [林秦文, 肖翠, 马金双 (2022) 中国外来植物数据集. 生物多样性, 30, 22127.]

Linder HP, Baeza M, Barker NP, Galley C, Humphreys AM, Lloyd KM, Orlovich DA, Pirie MD, Simon BK, Walsh N, Verboom GA (2010) A generic classification of the Danthonioideae (Poaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden, 97, 306–364.

Linder HP, Lehmann CER, Archibald S, Osborne CP, Richardson DM (2018) Global grass (Poaceae) success underpinned by traits facilitating colonization, persistence and habitat transformation. Biological Reviews, 93, 1125–1144.

Liu B et al. (2025) China checklist of higher plants. In: Catalogue of Life China: 2025 Annual Checklist (ed. The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences), Beijing.

Liu HY, Qin HN, Bao BJ, Chen TX, Han GX, Liu QR (2022) Analysis of digitized specimens of higher plants in China. Guihaia, 42(Suppl. 1), 29–45. (in Chinese with English abstract) [刘慧圆, 覃海宁, 包伯坚, 陈天翔, 韩国霞, 刘全儒 (2022) 中国高等植物数字化标本分析. 广西植物, 42(增刊1), 29–45.]

Liu L (1980) The characteristics and geographical subdivision of the Gramineae flora in Xizang (Tibet). Acta Phytotaxonomica Sinica, 18, 316–327. (in Chinese with English abstract) [刘亮 (1980) 西藏禾本科植物的区系特点与地理分区. 植物分类学报, 18, 316–327.]

Liu L (1988) Systematics and evolution of subfam. Panicoideae (Gramineae). Acta Phytotaxonomica Sinica, 26, 11–28. (in Chinese with English abstract) [刘亮 (1988) 论禾本科黍亚科的系统分类与演化. 植物分类学报, 26, 11–28.]

Liu L, Yi TP, Yang XL, Guo BZ, Wu ZL, Lu SL, Yang YC (1987) Poaceae. In: Flora Xizangica, Tomus 5 (ed. Wu ZY), pp. 17–344. Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘亮, 易同培, 杨锡麟, 郭本兆, 吴珍兰, 卢生莲, 杨永昌 (1987) 禾本科. 见: 西藏植物志(第五卷) (吴征镒 主编), 17–344页. 科学出版社, 北京.]

Lu LM, Mao LF, Yang T, Ye JF, Liu B, Li HL, Sun M, Miller JT, Mathews S, Hu HH, Niu YT, Peng DX, Chen YH, Smith SA, Chen M, Xiang KL, Le CT, Dang VC, Lu AM, Soltis PS, Soltis DE, Li JH, Chen ZD (2018) Evolutionary history of the angiosperm flora of China. Nature, 554, 234–238.

Ma JS (2020) Alien Invasive Flora of China, Vols. 1–5. Shanghai Jiaotong University Press, Shanghai. (in Chinese) [马金双 (2020) 中国外来入侵植物志(第1–5卷). 上海交通大学出版社, 上海.]

Niu ZY, Zhang ZX, Cai ZY, Tong YH, Zeng SJ, Graham SW, Xia NH (2025) Phylogenomic and morphological evidence supports the reinstatement of the bamboo genus *Clavinodum* from *Oligostachyum* (Poaceae: Bambusoideae). Molecular

Phylogenetics and Evolution, 207, 108327.

Nobis M, Gudkova PD, Nowak A (2019) *Neotrinia* gen. nov. and *Pennatherum* sect. nov. in *Achnatherum* (Poaceae: Stipeae). Turczaninowia, 22, 37–41.

Orton LM, Barberá P, Nissenbaum MP, Peterson PM, Quintanar A, Soreng RJ, Duvall MR (2021) A 313 plastome phylogenomic analysis of Pooideae: Exploring relationships among the largest subfamily of grasses. Molecular Phylogenetics and Evolution, 159, 107110.

Peterson PM, Romaschenko K, Arrieta YH, Saarela JM (2014) A molecular phylogeny and new subgeneric classification of *Sporobolus* (Poaceae: Chloridoideae: Sporobolinae). Taxon, 63, 1212–1243.

Peterson PM, Soreng RJ, Romaschenko K, Barberá P, Quintanar A, Aedo C, Saarela JM (2022) Phylogeny and biogeography of *Calamagrostis* (Poaceae: Pooideae: Poeae: Agrostidinae), description of a new genus, *Condilorachia* (Calothecinae), and expansion of *Greeneochloa* and *Pentapogon* (Echinopogoninae). Journal of Systematics and Evolution, 60, 570–590.

Qin F, Han BC, Bussmann RW, Xue TT, Liang YF, Zhang WD, Liu Q, Chen TX, Yu SX (2024) Present status, future trends, and control strategies of invasive alien plants in China affected by human activities and climate change. Ecography, 2024, e06919.

Qin HN, Yang Y, Dong SY, He Q, Jia Y, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Yan YH, Xiang JY, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017) Threatened species list of China's higher plants. Biodiversity Science, 25, 696–744. (in Chinese and in English) [覃海宁, 杨永, 董仕勇, 何强, 贾渝, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 严岳鸿, 向建英, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新 (2017) 中国高等植物受威胁物种名录. 生物多样性, 25, 696–744.]

Qin QM, Tong YH, Zheng XR, Ni JB, Xia NH (2021) *Sinosasa* (Poaceae: Bambusoideae), a new genus from China. Taxon, 70, 27–47.

Romaschenko K, Peterson PM, Soreng RJ, Futorna O, Susanna A (2011) Phylogenetics of *Piptatherum* s. l. (Poaceae: Stipeae): Evidence for a new genus, *Piptatheropsis*, and resurrection of *Patis*. Taxon, 60, 1703–1716.

Romero-Zarco C (2011) *Helictochloa* Romero Zarco (Poaceae), a new genus of oat grass. Candollea, 66, 87–103.

Schubert M, Marcussen T, Meseguer AS, Fjellheim S (2019) The grass subfamily Pooideae: Cretaceous-Palaeocene origin and climate-driven Cenozoic diversification. Global Ecology and Biogeography, 28, 1168–1182.

Silva C, Snak C, Schnadelbach AS, van den Berg C, Oliveira RP (2015) Phylogenetic relationships of *Echinolaena* and *Ichnanthus* within Panicoideae (Poaceae) reveal two new genera of tropical grasses. Molecular Phylogenetics and Evolution, 93, 212–233.

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.

Soreng RJ, Peterson PM, Romaschenko K, Davidse G, Zuloaga FO, Judziewicz EJ, Filgueiras TS, Davis JI, Morrone O (2015) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). Journal of Systematics and Evolution, 53, 117–137.

Soreng RJ, Peterson PM, Zuloaga FO, Romaschenko K, Clark LG, Teisher JK, Gillespie LJ, Barberá P, Welker CAD, Kellogg EA, Li DZ, Davidse G (2022) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) III: An update. Journal of Systematics and Evolution, 60, 476–521.

Stapleton CMA (2021) We need to talk about *Fargesia*: New combinations and a new genus in the temperate Sino-Himalayan bamboos (Poaceae: Bambusoideae). Journal of American Bamboo Society, 31, 1–16.

Strömberg CAE (2011) Evolution of grasses and grassland ecosystems. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 39, 517–544.

Thakur MP, Gu ZZ, van Kleunen M, Zhou XH (2025) Invasion impacts in terrestrial ecosystems: Global patterns and predictors. Science, 390, 381–385.

Tkach N, Schneider J, Döring E, Wölk A, Hochbach A, Nissen J, Winterfeld G, Meyer S, Gabriel J, Hoffmann MH, Röser M (2020) Phylogenetic lineages and the role of hybridization as driving force of evolution in grass supertribe Poodae. Taxon, 69, 234–277.

Tong YH, Zheng XR, Zhang YY, Qin QM, Ni JB, Vu TC, Xia NH (2020) *Khoonmengia honbaensis*, a new genus and species of temperate bamboo (Poaceae, Bambusoideae) from central-southern Vietnam. PhytoKeys, 138, 163–177.

Tong YH, Niu ZY, Cai ZY, Ni JB, Xia NH (2023) *Kengiochloa*, a new bamboo genus to accommodate the morphologically unique species, *Pseudosasa pubiflora* (Poaceae). PhytoKeys, 221, 131–145.

Tran VT, Nguyen HN, Xia NH (2013) *Annamocalamus* H. N. Nguyen, N.-H. Xia & V. T. Tran, a new genus of bamboo (Poaceae) from Vietnam. Candollea, 68, 159–165.

Tzvelev NN (1971) On the taxonomy and phylogeny of genus *Festuca* L. of the USSR flora. I. The system of the genus and the main trends of evolution. Botanichnyi Zhurnal (Moscow & Leningrad), 56, 1252–1262. (in Russian)

[Цвелев НН (1971) К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР. I. Система рода и основные направления эволюции. Ботанический журнал, 56, 1252–1262.

Valdés B, Scholz H (2006) The Euro+Med treatment of Gramineae—A generic synopsis and some new names. Willdenowia, 36, 657–669.

Vorontsova MS, Clark LG, Dransfield J, Govaerts R, Baker WJ (2016) World Checklist of Bamboos and Rattans. Science Press, Beijing.

Wölk A, Röser M (2013) The new genus *Trisetopsis* and new combinations in oat-like grasses (Poaceae). Schlechtendalia, 25, 57–61.

Wölk A, Röser M (2017) Hybridization and long-distance colonization in oat-like grasses of South and East Asia, including an amended circumscription of *Helictotrichon* and the description of the new genus *Tzveleviochloa* (Poaceae). Taxon, 66, 20–43.

Wu XJ, Chen JF, Cui GF (2023) Proposals for updating the List of National Key Protected Wild Plants—Based on an analysis of existing conservation lists. Biodiversity Science, 31, 22622. (in Chinese with English abstract) [吴欣静, 陈金锋, 崔国发 (2023) 《国家重点保护野生植物名录》更新建议——基于对现有保护名录的分析. 生物多样性, 31, 22622.]

Wu Y, You HL, Li XQ (2018) Dinosaur-associated Poaceae epidermis and phytoliths from the Early Cretaceous of China. National Science Review, 5, 721–727.

Xia NH, Jia LZ, Li DZ, Stapleton C (2006) *Bambusa*. In: Flora of China, Vol. 22 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 9–38. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Xia NH, Yu H, Li J, Zhao NX, Peng H (2011) Poaceae. In: Flora of Hong Kong, Vol. 4 (eds Hu QM, Wu DL, Xia NH, Ye GL, Li CZ), pp. 120–236. Agriculture, Fisheries and Conservation Department, Hong Kong & South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou. (in Chinese) [夏念和, 于慧, 李婧, 赵南先, 彭华 (2011) 禾本科. 见: 香港植物志(第四卷) (胡启明, 吴德邻, 夏念和, 叶国梁, 黎存志 著), 120–236页. 香港特别行政区渔农自然护理署香港植物标本室, 香港 & 中国科学院华南植物园, 广州.]

Xie D, Chen TX, Du H, Wu H, Ran JH (2025) Gymnosperm collecting in China: Past, present, and future. Journal of Systematics and Evolution, 63, 479–491.

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. (in Chinese with English abstract) [许祖昌, 罗亚皇, 秦声远, 朱光福, 李德铢 (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.]

Yi TP (1983) New taxa of Bambusoideae from Xizang, China. Journal of Bamboo Research, 2(1), 28–46. (in Chinese with English abstract) [易同培 (1983) 西藏竹类新植物. 竹子研究汇刊, 2(1), 28–46.]

Yi TP, Yang L, Shi JY, Ma LS (2015) New taxa of *Dendrocalamopsis* (Chia et H. L. Fung) Keng f. and another new forma of Bambusoideae. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 36(3), 1–3. (in Chinese with English abstract) [易同培, 杨林, 史军义, 马丽莎 (2015) 绿竹属新分类群种和另一竹子新变型. 四川林业科技, 36(3), 1–3.]

Yu H, Liu Q, Lin RS, Ye HG, Xing FW, Zeng QW (2007) Poaceae. In: Flora of Macao, Vol. III (eds Xing FW, Pan YH, Ye HG), pp. 95–180. Department of Gardens and Green Areas, Civic and Municipal Affairs Bureau of Macao Special Administrative Region, Macao & South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou. (in Chinese) [于慧, 刘青, 林汝顺, 叶华谷, 邢福武, 曾庆文 (2007) 禾本科. 见: 澳门植物志(第三卷) (邢福武, 潘永华, 叶华谷 著), 95–180页. 澳门特别行政区民政总署园林绿化部, 澳门 & 中国科学院华南植物园, 广州.]

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, Guo C, Li DZ (2020) A new subtribal classification of Arundinarieae (Poaceae, Bambusoideae) with the description of a new genus. Plant Diversity, 42, 127–134.

Zhong JS, Robbett M, Poire A, Preston JC (2018) Successive evolutionary steps drove Pooideae grasses from tropical to temperate regions. New Phytologist, 217, 925–938.

Zhou MY, Liu JX, Liang YW, Li DZ (2017) Distribution of *Holttumochloa* (Poaceae: Bambusoideae) in China with description of a new species revealed by morphological and molecular evidence. Plant Diversity, 39, 135–139.

(责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025438

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 25427, pages 1–10
doi: 10.17520/biods.2025427
cstr: 32101.14.biods.2025427

•数据论文•

贵州省高等植物物种多样性编目及分布数据集

安明态[1,2*], 吴旭[1,2], 余江洪[3], 胡国雄[3], 王琨[4], 刘锋[3], 吴天柔[5], 徐钦[1,6], 张豪[1,2], 徐建[7], 杨焱冰[8], 曹威[3], 严令斌[3], 李鹤[8], 李志[1,2], 余德会[9], 黄郎[8], 陈志萍[8], 李晓芳[7], 邹华凯[1,2], 龙敏[1,2], 顾伟豪[1,2], 马宇航[1,2], 邱剪[1,2]

1. 贵州大学林学院, 贵阳 550025; 2. 贵州大学生物多样性与自然保护研究中心, 贵阳 550025; 3. 贵州大学生命科学学院/农业生物工程研究院山地植物资源保护与种质创新教育部重点实验室, 贵阳 550025; 4. 贵州省国有龙里林场, 贵州龙里 551200; 5. 独山县林业局, 贵州独山 558200; 6. 南京林业大学生态与环境学院, 南京 210037; 7. 贵州省植物园, 贵阳 550025; 8. 贵州省林业科学研究院, 贵阳 550025; 9. 贵州雷公山国家级自然保护区管理局, 贵州雷山 557100

摘要: 贵州省位于中国西南腹地、云贵高原东部, 生态区位独特, 生物多样性丰富, 高等植物物种多样性居全国第四。本文基于《贵州植物志》、相关文献及专项调查, 系统整理了贵州高等植物多样性数据, 涵盖物种名称、分布、濒危与保护等级等信息, 并按行政辖区和全省四大山脉八大水系等自然地理区进行了现状统计。截至2025年4月30日, 全省共记录高等植物11,686种(含种下单元, 下同) (包括9,921种和1,765种下单元), 隶属386科2,396属。其中, 野生高等植物373科2,185属10,967种, 省级特有高等植物547种, 喀斯特专性植物782种, 常见引种栽培植物115科402属719种, 外来入侵高等植物202种。本数据集还记录了贵州省国家重点保护野生高等植物256种和省级保护野生高等植物55种。空间分布上, 黔南布依族苗族自治州(6,792种)和荔波县(3,981种)物种数分别居各市州、县级单元首位; 苗岭山脉(6,340种)和乌江水系(8,732种)分别为山脉和水系物种多样性最高的区域。上述结果为揭示贵州省高等植物物种多样性特征、开展保护利用提供了重要资料, 同时也为《贵州植物志》(再版)、《贵州树木志》等专著的编撰提供了最新的数据支撑。

关键词: 喀斯特专性植物; 重点保护植物; 县市级分布; 四大山脉; 八大水系

数据库(集)基本信息简介

数据库(集)名称	贵州省高等植物物种多样性编目及分布数据集
作者	安明态, 吴旭, 余江洪, 胡国雄, 王琨, 刘锋, 吴天柔, 徐钦, 张豪, 徐建, 杨焱冰, 曹威, 严令斌, 李鹤, 李志, 余德会, 黄郎, 陈志萍, 李晓芳, 邹华凯, 龙敏, 顾伟豪, 马宇航, 邱剪
通讯作者	安明态(gdanmingtai@126.com)
时间范围	1982–2025.4
地理区域	贵州省
空间分辨率	县(区)
文件大小	1.75 MB
数据格式	*.xlsx
数据链接	https://doi.org/10.57760/sciencedb.j00152.00049 https://www.biodiversity-science.net/fileup1005-0094/DATA/2025427.zip/
数据库(集)组成	数据集由1个数据表组成, 共有11,686条记录(行) 20个字段(列)的数据。20个字段分别为: 序号、种及种下单元、种学名、种命名人、高等植物大类、中文科名、科名、中文属名、属名、属命名人、分类等级、喀斯特专性植物、引种栽培/逸生、入侵等级、濒危等级、保护等级、模式产地、省内分布、国内分布、文献凭证。

安明态, 吴旭, 余江洪, 胡国雄, 王琨, 刘锋, 吴天柔, 徐钦, 张豪, 徐建, 杨焱冰, 曹威, 严令斌, 李鹤, 李志, 余德会, 黄郎, 陈志萍, 李晓芳, 邹华凯, 龙敏, 顾伟豪, 马宇航, 邱剪 (2026) 贵州省高等植物物种多样性编目及分布数据集. 生物多样性, 34, 25427. doi: 10.17520/biods.2025427; cstr: 32101.14.biods.2025427.
An MT, Wu X, Yu JH, Hu GX, Wang K, Liu F, Wu TR, Xu Q, Zhang H, Xu J, Yang YB, Cao W, Yan LB, Li H, Li Z, Yu DH, Huang L, Chen ZP, Li XF, Zou HK, Long M, Gu WH, Ma YH, Qiu J (2026) A dataset on inventory and geographical distributions of higher plants in Guizhou, China. Biodiversity Science,

收稿日期 Received: 2025-10-28; 接受日期 Accepted: 2026-03-04
基金项目: 国家自然科学基金(32560328; 32360101; 31960042)、贵州省第二次全国重点保护野生植物资源调查(2013–2018)、贵州省新增国家重点保护野生植物调查评估(2022–2025)、贵州省野生兰科植物调查(2019–2020)和贵州省野生兰科植物监测(2024–2026) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32560328; 32360101; 31960042), the Second National Survey of Key Protected Wild Plant Resources in Guizhou Province (2013–2018), Survey and Assessment of Newly Added National Key Protected Wild Plants in Guizhou Province (2022–2025), Survey of Wild Orchids in Guizhou Province (2019–2020), and Monitoring of Wild Orchids in Guizhou Province (2024–2026)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gdanmingtai@126.com

34, 25427. doi: 10.17520/biods.2025427; cstr: 32101.14.biods.2025427.

A dataset on inventory and geographical distributions of higher plants in Guizhou, China

Mingtai An[1,2*], Xu Wu[1,2], Jianghong Yu[3], Guoxiong Hu[3], Kun Wang[4], Feng Liu[3], Tianrou Wu[5], Qin Xu[1,6], Hao Zhang[1,2], Jian Xu[7], Yanbing Yang[8], Wei Cao[3], Lingbin Yan[3], He Li[8], Zhi Li[1,2], Dehui Yu[9], Lang Huang[8], Zhiping Chen[8], Xiaofang Li[7], Huakai Zou[1,2], Min Long[1,2], Weihao Gu[1,2], Yuhang Ma[1,2], Jian Qiu[1,2]

1 *College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China*
2 *Research Center for Biodiversity and Nature Conservation, Guizhou University, Guiyang 550025, China*
3 *Key Laboratory of Plant Resource Conservation and Germplasm Innovation in Mountainous Region of Ministry of Education, College of Life Sciences/Institute of Agro-bioengineering, Guizhou University, Guiyang 550025, China*
4 *Guizhou State-owned Longli Forest Farm, Longli, Guizhou 551200, China*
5 *Forestry Bureau of Dushan County, Dushan, Guizhou 558200, China*
6 *College of Ecology and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China*
7 *Guizhou Botanical Garden, Guiyang 550025, China*
8 *Guizhou Academy of Forestry, Guiyang 550025, China*
9 *Management Bureau of Leigong Mountain National Nature Reserve, Leishan, Guizhou 557100, China*

ABSTRACT

Guizhou Province is located in the hinterland of southwestern China and the eastern part of the Yunnan-Guizhou Plateau, with a unique ecological position and rich biodiversity. Its higher plant species diversity ranks fourth in China. Based on the *Flora of Guizhou*, related literature, and specialized surveys, this study systematically compiled data on the diversity of higher plants in Guizhou, covering information such as species names, distribution, and conservation status. Statistics were conducted according to administrative divisions and natural geographic regions, including the four major mountain ranges and eight major river systems of the province. As of April 30, 2025, a total of 11,686 species and infraspecific taxa (including 9,921 species and 1,765 infraspecific taxa) of higher plants have been recorded in the province, belonging to 386 families and 2,396 genera. Among these, there are 10,967 species of wild higher plants in 373 families and 2,185 genera, 547 endemic higher plant species in Guizhou, 782 karst-obligate plant species, 719 commonly introduced and cultivated plant species in 115 families and 402 genera, and 202 invasive higher plant species. The dataset also records 256 national key protected wild higher plant species and 55 provincial key protected wild higher plant species in Guizhou. In terms of spatial distribution, Qiannan Buyi and Miao Autonomous Prefecture (6,792 species) and Libo County (3,981 species) have the highest species richness among prefecture-level and county-level units, respectively. The Miaoling Mountains (6,340 species) and the Wujiang River System (8,732 species) are the regions with the highest species diversity among mountain ranges and river systems, respectively. These results provide important data for understanding the characteristics of higher plant diversity in Guizhou and for their conservation and utilization. They also offer a data support for the compilation of specialized works such as the *Flora of Guizhou* (second edition) and the *Dendrology of Guizhou*.

Key words: karst-obligate plants; key protected plants; county/city distribution; four major mountain ranges; eight major river systems

Database/Dataset Profile

Title	A dataset on inventory and geographical distributions of higher plants in Guizhou, China
Authors	Mingtai An, Xu Wu, Jianghong Yu, Guoxiong Hu, Kun Wang, Feng Liu, Tianrou Wu, Qin Xu, Hao Zhang, Jian Xu, Yanbing Yang, Wei Cao, Lingbin Yan, He Li, Zhi Li, Dehui Yu, Lang Huang, Zhiping Chen, Xiaofang Li, Huakai Zou, Min Long, Weihao Gu, Yuhang Ma, Jian Qiu
Corresponding author	Mingtai An (gdanmingtai@126.com)
Time range	1982–2025.4
Geographical scope	Guizhou Province
Spatial resolution	County (District)
File size	1.75 MB
Data format	*.xlsx
Data link	https://doi.org/10.57760/sciencedb.j00152.00049 https://www.biodiversity-science.net/fileup1005-0094/DATA/2025427.zip/
Database/Dataset composition	The dataset comprises one data table, containing 11,686 records (rows) and 20 fields (columns). The 20 fields are as follows: Number, Species and infraspecific taxa, Scientific name, Species author citation, Main categories of higher plants, Family name in Chinese, Family name, Genus name in Chinese, Genus name, Genus author, Taxonomic rank, Karst-obligate plants, Introduced/Cultivated or naturalized, Invasion level, Endangered status, Protection level, Type locality, Distribution within province, Distribution in China, Literature voucher.

生物多样性是地球生命系统的基础, 对维持生态系统稳定至关重要(CBD, 2022)。作为生态系统的核心初级生产者, 植物多样性不仅为人类提供生存必需的物质和能量(Isbell et al., 2011), 更是维系生态系统功能与结构稳定的关键。生物多样性研究与保护利用等工作的成效, 很大程度上依赖于生物多样性编目, 生物多样性编目是保护、利用、研究与管理等工作的基石。《生物多样性公约》和《21世纪议程》将生物多样性编目列为全球核心任务之一, 要求对基因至景观等多尺度实体进行系统调查、分类与空间分析, 以支撑生物地理格局研究、监测与评估(周玉荣等, 2022)。植物多样性编目作为其关键组成部分, 通过名录编制(包括资料收集、野外补充调查、名录整合与修订) (刘冰和覃海宁, 2022), 为生物多样性保护决策、生态系统健康评估及政策制定提供权威基础数据。

贵州省位于中国西南部, 地处云贵高原西部高山向东部低山丘陵过渡的大斜坡地带, 地理区位独特。全省地势西高东低, 自中部向北、东、南三面倾斜, 起伏较大, 沟壑纵横, 形成了以乌蒙山、苗岭、武陵山、大娄山等山脉为主体以及赤水河-綦江、乌江、清水江、牛栏江-横江、都柳江、北盘江、南盘江和红水河为重要水系的“四山八水”自然地理格局。其中, 乌蒙山至苗岭是长江水系和珠江水系上游的重要分水岭。贵州的地貌可大致分为高原山地、丘陵和盆地3种基本类型, 其中山地和丘陵占92.5% (朱惊毅等, 2021), 其森林覆盖率达63.3% (https://www.guizhou.gov.cn/dcgz/stgz/lynj/202509/t20250916_88621575.html)。贵州全省位于中国南方喀斯特中心分布区, 属于典型的喀斯特高原山地省份。贵州的气候也十分独特, 全省位于中国东部常年湿润气候向西部半干旱半湿润气候过渡的重要交汇区, 年平均降水量1,100 mm, 多数地区水热同季, 具有“一山有四季, 十里不同天”的立体气候特征。贵州复杂的地形地貌和独特的喀斯特地质背景为许多植物物种提供了适宜的生境, 孕育了丰富的植物多样性。

贵州省高等植物分类学研究历经两个多世纪的发展, 已形成较为系统和完整的学术体系。18世纪末至20世纪40年代为开创期, 此时欧洲学者开展了大量的贵州植物资源调查工作。1904年, 法国学者首次系统报道了贵州的苔藓植物(Cardot & Theriot, 1904), 而1914年出版的《贵州植物志: 认证副本》(*Flore du Kouy Tcheou*: *Copie Conforme*) (Léveillé, 1914)为贵州植物分类学研究奠定了重要基础。20世纪50–70年代为奠基期, 此时侯学煜等(1952, 1957)发表了贵州植物学研究的论文和专著。1980–1990年代为系统编研期, 《贵州植物志》(第1–10卷) (李永康, 1982–1989; 陈谦海, 2004)等专著全面梳理了贵州植物本底资料, 成为里程碑式成果。同时, 《贵州植被》(黄威廉等, 1988)、《贵州森林》(贵州森林编辑委员会, 1992)等专著从不同角度进一步深化了对贵州植物资源的认识。21世纪以来, 贵州植物学研究呈多元发展, 陆续出版了多部专著(熊源新, 2014; 罗洋和邓伦秀, 2015; 王培善和潘炉台, 2018; 陈东升等, 2019; 袁果和任启飞, 2020; 熊源新等, 2021; 张华海等, 2022), 持续丰富了基础数据。然而, 现有文献多采用传统的植物分类系统, 尚未能依据最新的植物分类体系进行更新和系统整合。为此, 本文在前人研究基础上, 结合文献收集、标本考证及长期野外调查数据, 依据植物分类学界最新分类系统, 对贵州高等植物物种进行了系统、全面地整理与分类修订, 形成了最新的贵州高等植物物种多样性编目及分布数据集, 以期为贵州植物资源的深入研究和科学保护奠定坚实的数据基础。

1 材料与方法

1.1 物种名录来源

本版名录数据主要基于即将出版的《贵州高等植物》(安明态等, 2026), 数据收录截至2025年4月30日。该成果主要参考《贵州植物志》(李永康, 1982–1989; 陈谦海, 2004)、《贵州石松类和蕨类植物志》(王培善和潘炉台, 2018)、《贵州苔藓植物志》(熊源新, 2011, 2014; 熊源新和曹威, 2018)、《中国生物物种名录》(2024版) (Liu et al., 2024)、《贵州省非维管束植物名录》(熊源新等, 2021)、《贵州省维管束植物编目》(罗扬和邓伦秀, 2015)、《贵州种子植物资源及地理分布》(张华海等, 2022)等相关专著。同时还结合了近年新分类群、新记录文献(附录1)及贵州大学林学院树木标本室(GZAC)、中国科学院植物研究所标本馆(PE)、贵州省林业学校树木标

本室(GFS)、贵州省科学院生物研究所植物标本室(HGAS)的植物标本和野外实地调查资料进行补充。针对分布存疑、疑似鉴定错误、异名俗名、同物异名、同名异物等情况进行了系统比对和校正，力求提升数据的准确性和权威性。对省内分布不详的物种，本文根据其来源可靠性和分布合理性进行综合判断后再决定是否予以收录。对于栽培植物的收录，严格遵循“长期性、规模性、成熟性、价值性”四项原则，主要收录那些可在贵州室外环境中存活并正常生长、具有较长引种栽培历史，或已实现大规模栽培、引种技术成熟的种类。

1.2 数据处理

苔藓植物中的苔类主要参考Söderström分类系统(Söderström et al., 2016)，藓类主要参考Frey分类系统(Frey, 2009)，角苔类主要参考Villarreal分类系统(Villarreal et al., 2010)；石松类和蕨类植物主要参考PPG I分类系统(PPG I, 2016)；裸子植物主要参考杨氏裸子植物分类系统(Yang et al., 2022)；被子植物主要参考APG IV分类系统(APG IV, 2016)。分类学处理、中文名、拉丁名及命名人主要参考《中国生物物种名录》(2024版) (Liu et al., 2024)，部分类群参考最新发表的相关分类学研究成果进行补充修订。喀斯特专性植物是指严格依赖喀斯特(岩溶)地貌环境，仅生长在喀斯特石山山体以及由碳酸盐岩形成的薄层土壤，具有石生性、嗜钙性、耐瘠性和耐旱性的植物类群，也称岩溶专性植物。需通过植物标本或可靠的文献记录证实其分布规律，排除偶然分布的广布种或兼性物种。外来入侵高等植物主要参考《中国外来入侵植物名录》(马金双和李惠茹, 2018)和《中国外来入侵植物志》(全五册) (马金双, 2020)。保护等级按照《国家重点保护野生植物名录》(2021) (https://www.forestry.gov.cn/c/www/gkml/11057.jhtml)及《贵州省重点保护野生植物名录》(2023版) (https://www.guizhou.gov.cn/zwgk/zcfg/szfwj/qff/202312/t20231204_83177170.html)。

空间分布上，以行政辖区(全省共计9个市(州)88个县(区/县级市))为单位统计，自然地理区依据《中国自然地理》(上册) (侯学煜, 1986)对全省“四山八水”涉及的自然地理区进行统计(图1)。

对于历史资料有记载但有分类存疑、经查未见采集自贵州的可靠标本(贵州标本未见或标本鉴定错误)或《中国生物物种名录2024版》(Liu et al., 2024)中贵州省没有分布的种类，在正式确认和修订之前暂时全部列入附录2。

2 结果

2.1 贵州高等植物种类组成

贵州高等植物种类丰富，共386科2,396属11,686种(含种下等级，下同)。其中，野生高等植物10,967种，隶属373科2,185属；栽培植物719种，隶属115科402属。按分类群划分，全省野生高等植物包括苔藓植物126科409属1,657种，石松类和蕨类植物37科122属971种，裸子植物9科24属62种，被子植物201科1,630属8,277种。719种栽培植物包括石松类1种、裸子植物56种、被子植物662种。

2.2 贵州省重点保护野生高等植物

2.2.1 国家重点保护野生植物

贵州共有256种(占贵州野生高等植物物种数的2.33%)植物被列入《国家重点保护野生植物名录》(2021)，隶属62科105属，包括国家一级重点保护野生植物25种，国家二级重点保护野生植物231种。其中，苔藓植物3种(占0.03%)，石松类和蕨类植物20种(占0.18%)，裸子植物28种(占0.25%)，被子植物205种(占1.87%) (表1)。

2.2.2 省级重点保护野生植物

贵州共记录55种(占0.50%)省级重点野生高等植物，隶属32科43属。其中苔藓植物3种(占0.03%)，石松类和蕨类植物2种(占0.02%)，裸子植物6种(占0.05%)，被子植物44种(占0.40%) (表1)。

2.3 外来入侵植物

全省共记录外来入侵高等植物40科119属202种。其中，1级(恶意入侵) 25种；2级(严重入侵) 31种；3级(局部入侵) 26种；4级(一般入侵) 46种；有待观察74种。地理分布结果显示，按外来入侵高等植物物种的市(州)级分布数量由高到低依次为贵阳市(119种)、黔南布依族苗族自治州(116种)、黔西南布依族苗族自治州(107种)、遵义市(100种)、黔东南苗族侗族自治州(90种)、铜仁市(84种)、安顺市(68种)、六盘水市(62种)和毕节市(61种)。

2.4 以贵州为模式标本产地的野生高等植物

全省以贵州为模式标本产地的高等植物共约

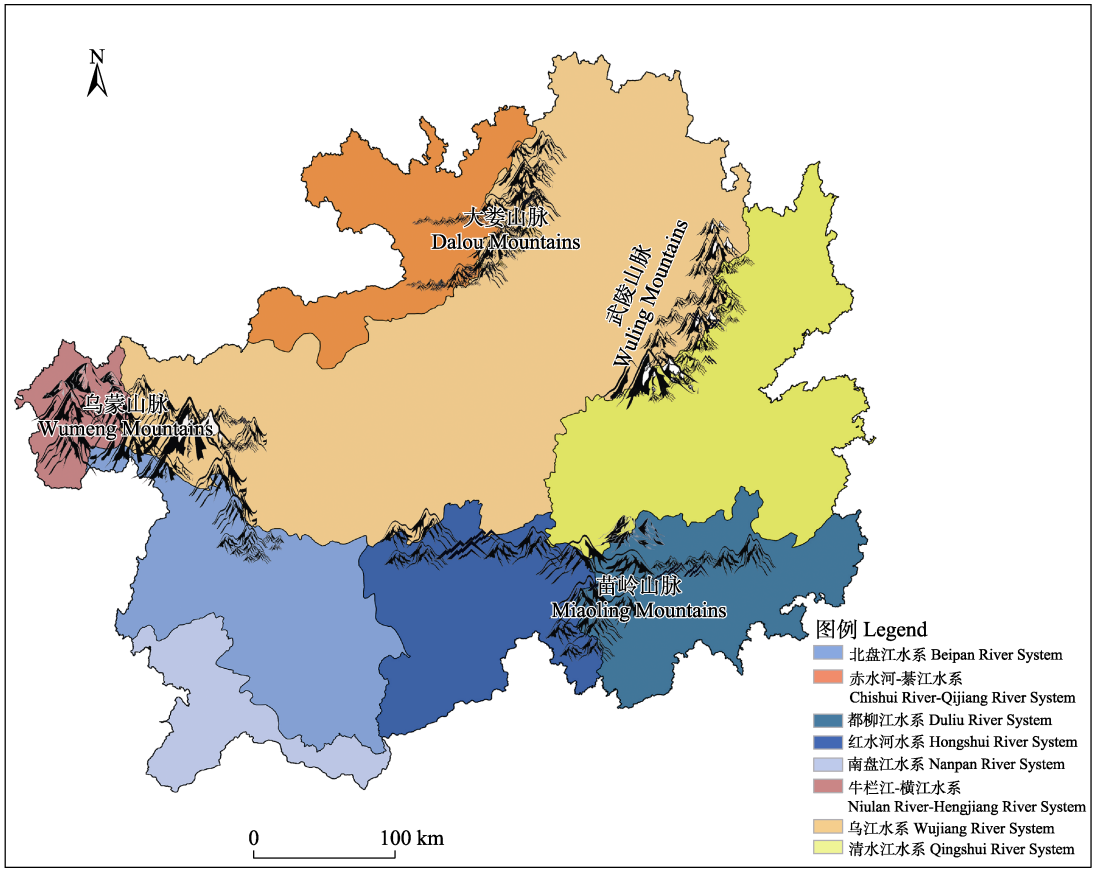


图1　贵州省四大山脉八大水系分布示意图(主要参考朱惊毅等, 2021)

Fig. 1　Schematic diagram of the distribution of four major mountain ranges and eight major water systems in Guizhou Province (Based primarily on Zhu et al., 2021)

表1　贵州省野生高等植物重点保护种类统计

Table 1　Statistics of key protected species of wild higher plants in Guizhou Province

植物类别 Plant category	国家重点保护野生植物 National key protected wild plants		占贵州野生高等植物物种总数的百分比 Percentage of total wild higher plant species in Guizhou (%)	省级重点保护野生高等植物 Provincial key protected wild higher plants	占贵州野生高等植物物种总数的百分比 Percentage of total wild higher plant species in Guizhou (%)
	I	II			
苔藓植物 Bryophytes		3	0.03	3	0.03
石松类和蕨类植物 Lycophytes and ferns	1	19	0.18	2	0.02
裸子植物 Gymnosperms	9	19	0.25	6	0.05
被子植物 Angiosperms	15	190	1.87	44	0.40
总计 Total	25	231	2.33	55	0.50

1,084种, 隶属158科425属, 其中贵州特有高等植物547种。模式物种最多的前10个科分别为苦苣苔科(83种)、鳞毛蕨科(71种)、禾本科(46种)、菊科(45种)、杜鹃花科(43种)、荨麻科(39种)、唇形科(36种)、蔷薇科(35种)、毛茛科(29种)和小檗科(28种)。

2.5　喀斯特专性野生高等植物

全省共记录喀斯特专性野生高等植物135科337属782种。其中, 苔藓植物44种, 细鳞苔科、丛藓科和平藓科物种数最多, 均为4种; 石松类和蕨类植物114种, 鳞毛蕨科(61种)物种数最多, 其次是凤尾蕨科(17种); 裸子植物8种, 物种数最多的为松科(3种); 被子植物612种, 物种数前3的科分别为: 苦苣苔科(113种)、兰科(52种)和荨麻科(33种)。

2.6 贵州野生高等植物分布情况

2.6.1 行政辖区分布

统计结果显示, 黔南布依族苗族自治州分布的贵州省野生高等植物物种数最多, 达6,792种, 其次为遵义市(5,333种)、铜仁市(5,254种)、黔东南苗族侗族自治州(4,985种)、黔西南布依族苗族自治州(4,812种)、毕节市(3,333种)、贵阳市(3,150种)、安顺市(2,497种)和六盘水市(2,448种) (附录3)。苔藓植物以铜仁市分布数量最多, 而石松类和蕨类植物、裸子植物、被子植物均以黔南布依族苗族自治州为首。县级分布中, 荔波县(3,981种)、江口县(3,727种)和印江县(3,679种)等县物种较为丰富, 具体各个县物种分布数据详见附录3。

2.6.2 自然地理区分布

通过对贵州省四大山脉自然分布的野生高等植物物种进行统计发现(表2), 这些地区共涉及物种353科1,909属8,768种(不含分布点不详的种), 高达全省野生高等植物物种数的79.95%。其中, 乌蒙山主要涉及七星关、赫章、威宁、纳雍、织金、黔西、大方、六枝、盘州、水城、钟山11个县(区/县级市), 共记录野生高等植物3,677种(占比33.53%); 苗岭主要涉及锦屏、榕江、剑河、凯里、雷山、丹寨、三都、麻江、都匀、龙里、贵定、独山、花溪、惠水、台江15个县(区/县级市), 共记录野生高等植物6,340种(占比57.81%); 武陵山主要涉及江口、印江、松桃、思南、镇远、施秉、石阡、余庆、岑巩9个县(区/县级市), 共记录野生高等植物5,060种(占比46.14%); 大娄山主要涉及汇川、仁怀、桐梓、绥阳、正安、道真、习水、务川8个县(区/县级市), 共记录野生高等植物4,731种(占比43.14%)。

对贵州省八大水系自然分布的野生高等植物物种进行统计发现(表3), 赤水河-綦江水系共记录野生高等植物4,792种(占比43.69%), 乌江水系8,732种(占比79.62%), 清水江水系7,231种(占比65.93%), 牛栏江-横江水系2,189种(占比19.96%), 都柳江水系6,916种(占比63.06%), 北盘江水系6,080种(占比55.44%), 南盘江水系4,699种(占比42.85%), 红水河水系7,236种(占比65.98%)。

3 讨论

3.1 贵州野生高等植物组成丰富, 具有明显过渡性

贵州省野生高等植物组成丰富, 既包括菊科(453种)、禾本科(426种)等广布性大类群, 也涵盖兰科(427种)、杜鹃花科(247种)、苦苣苔科(182种)、兜兰属(*Paphiopedilum*, 10种)、红豆属(*Ormosia*, 11种)等科研和生态价值突出的专科专属类群。近年来, 贵州省加强了全省珍稀濒危和国家重点保护野生植物、兰科植物、林木种质资源、古树名木大树、中草药资源等专项调查评估, 加上全省自然保护区(地)综合科学考察、生物多样性监测等得到高度重视, 这些持续开展的野外考察和分类修订工作极大促进了物种的发现与厘定, 是推动贵州省高等植物物种数量积累和名录更新的关键动力。贵州高等植物新分类群与新分布记录的发表呈稳定增长趋势, 这进一步印证了深入研究对揭示区域植物多样性本底的重要作用。

表2 贵州四大山脉的野生高等植物(不含分布不详的物种)种类及其占贵州野生高等植物物种总数的百分比(%)

Table 2 Statistics of wild higher plant species (excluding species with unclear distribution) and its percentage of total wild higher plant species in Guizhou (%) in the four major mountain ranges of Guizhou Province

山脉 Mountain	苔藓植物 Bryophytes (%)	石松类和蕨类植物 Lycophytes and ferns (%)	裸子植物 Gymnosperms (%)	被子植物 Angiosperms (%)	总计 Total (%)	贵州境内主峰 Highest peak within Guizhou	参考文献 Reference
乌蒙山脉 Wumeng Mountains	624 (5.69)	446 (4.07)	26 (0.24)	2,581 (24.21)	3,677 (33.53)	韭菜坪 Jiucaiping Mountain, 2,900.6 m	袁淑杰, 2009
苗岭山脉 Miaoling Mountains	1,023 (9.33)	621 (5.66)	43 (0.39)	4,653 (42.43)	6,340 (57.81)	雷公山 Leigong Mountain, 2,178.8 m	丁访军, 2015
武陵山脉 Wuling Mountains	1,164 (10.61)	409 (3.73)	33 (0.31)	3,454 (31.49)	5,060 (46.14)	梵净山 Fanjingshan, 2,572 m	胡萍, 2023
大娄山脉 Dalou Mountains	825 (7.52)	399 (3.64)	28 (0.26)	3,479 (31.72)	4,731 (43.14)	柏枝山 Baizhishan, 2,227 m	徐宁和魏刚, 2007

表3　贵州八大水系的野生高等植物(不含分布不详的物种)种类及其占贵州野生高等植物物种总数的百分比(%)

Table 3　Statistics of wild higher plant species (excluding species with unclear distribution) and its percentage of total wild higher plant species in Guizhou (%) in the eight major river systems of Guizhou Province

水系 River system	苔藓植物 Bryophytes (%)	石松类和蕨类植物 Lycophytes and ferns (%)	裸子植物 Gymnosperms (%)	被子植物 Angiosperms (%)	总计 Total (%)
赤水河-綦江水系 Chishui River-Qijiang River System	877 (8.00)	492 (4.49)	26 (0.24)	3,397 (30.97)	4,792 (43.69)
乌江水系 Wujiang River System	1,498 (13.66)	777 (7.08)	56 (0.51)	6,401 (58.37)	8,732 (79.62)
清水江水系 Qingshui River System	1,354 (12.35)	654 (5.96)	44 (0.40)	5,179 (47.22)	7,231 (65.93)
牛栏江-横江水系 Niulan River-Hengjiang River System	251 (2.29)	318 (2.90)	19 (0.17)	1,601 (14.60)	2,189 (19.96)
都柳江水系 Duliu River System	1,119 (10.20)	650 (5.93)	38 (0.35)	5,109 (46.59)	6,916 (63.06)
北盘江水系 Beipan River System	759 (6.92)	611 (5.57)	41 (0.37)	4,669 (42.57)	6,080 (55.44)
南盘江水系 Nanpan River System	513 (4.68)	363 (3.31)	30 (0.27)	3,793 (34.59)	4,699 (42.85)
红水河水系 Hongshui River System	1,002 (9.14)	722 (6.58)	42 (0.38)	5,470 (49.88)	7,236 (65.98)

值得注意的是, 贵州的喀斯特环境高度异质、严酷且脆弱, 孕育了丰富的专性植物与特有类群。例如, 苦苣苔科作为典型的喀斯特适生类群, 在贵州表现出极高的物种多样性, 该科在贵州分布182种, 其中喀斯特专性植物有113种, 而贵州特有种达65种; 鳞毛蕨科在贵州分布238种, 其中喀斯特专性植物有61种, 而贵州特有种达40种。这些类群对喀斯特生境具有高度适应性, 其多样性格局深刻体现了地质–土壤–物种协同演化的区域特色。

此外, 贵州高等植物区系还表现出明显的过渡性, 成为中国东西、南北区系交汇的关键地带。一方面, 贵州作为中国东部常年湿润气候向西部半干旱半湿润气候过渡的重要交汇区, 形成了典型的“东–西”过渡种, 如“马尾松(*Pinus massoniana*)–云南松(*P. yunnanensis*)” “铁坚油杉(*Keteleeria davidiana*)–云南油杉(*K. evelyniana*)” “湖北锥(*Castanopsis hupehensis*)–元江锥(*C. orthacantha*)”等; 另一方面, 贵州作为中亚热带气候分别向北部温带气候、南部热带气候过渡区, 形成了典型的“南–北”过渡种, 如“江南油杉(*Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis*)–铁坚油杉” “天峨槭(*Acer wangchii*)–飞蛾槭(*A. oblongum*)” “黔桂润楠(*Machilus chienkweiensis*)–川黔润楠(*M. chuanchienensis*)”等。这一过渡特征使得贵州成为研究中国植物区系地理的关键区域之一。

3.2　“四山八水”格局塑造植物多样性分布特征

贵州省特殊的地理位置、“四山八水”的自然地理格局塑造了独特、多样的植物区系分布特征。结果显示, 四大山脉共记录贵州省79.95%的野生高等植物物种, 其中苗岭山脉作为我国“两江” (长江和珠江)上游水系的重要分水岭, 在全省物种丰富度最高(6,340种, 占比57.81%), 这与该区域复杂的地形地貌(尤其是高度异质性的喀斯特环境、起伏明显的山地类型)和相对稳定、湿热的气候条件以及建立了高级别的自然保护地体系(如雷公山、茂兰等国家级自然保护区)密切相关。值得注意的是, 武陵山脉(5,060种, 46.14%)和大娄山脉(4,731种, 43.14%)虽然在全省纬度靠北、水热条件总体上不及苗岭山脉, 但该区域地形地貌十分复杂、生态资源独特, 同时亦是受到重点与严格保护的区域(如梵净山、佛顶山、宽阔水、大沙河等国家级自然保护区), 其物种数量也保持较高水平, 表明这些区域可能存在特殊的生态位分化或物种的历史避难所效应。相比之下, 乌蒙山脉(3,677种, 占33.53%)的物种丰富度相对较低, 可能与其较高海拔和较为严酷的环境条件、密集的人口导致的环境过度干扰等有关。

按水系分布, 乌江水系(8,732种, 79.62%)为全省物种多样性最高的区域, 这与其流域面积广阔、生境类型多样以及连接多个山脉的地理位置并包含了梵净山、佛顶山、大沙河、宽阔水、麻阳河等多个国家级自然保护区密不可分。红水河水系(7,236种)、清水江水系(7,231种)、都柳江水系(6,916种)的物种丰富度相近, 也维持了较高的物种多样性, 反映了相似的水热条件和流域特征。需要关注的是, 清水江水系、都柳江水系是贵州省最重要的杉木(*Cunninghamia lanceolata*)用材林林区, 虽然森林覆盖率较高(69.63%), 居全省各市州之首, 但除自然保护区(地)及部分风水林、偏远天然林区外, 大

多数区域主要为人工杉木林区, 生物多样性十分单一。该水系主要通过自然保护地(如贵州雷公山国家级自然保护区、贵州黔东南从江月亮山州级自然保护区、贵州黔东南榕江月亮山州级自然保护区、贵州剑河百里阔叶林州级自然保护区、贵州黔东南麻江老蛇冲州级自然保护区、贵州黔东南施秉佛顶山县级自然保护区、贵州都柳江源湿地省级自然保护区等自然保护区)、局部天然林区等维持较高的生物多样性。南盘江、北盘江水系均为典型喀斯特地区, 虽然部分区域石漠化现象突出、森林覆盖率较低, 但由于大多数地段是岩山, 地表土壤未受颠覆性影响, 石沟、石缝等小生境丰富复杂, 原生性植物种质资源保存尚好, 加上建立了望谟叉孢苏铁(*Cycas segmentifida*)、贞丰龙头大山水源林、普安龙吟、兴仁清水河、六盘水野钟黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)等自然保护区, 仍维持着较高的物种多样性。赤水河水系属于低热河谷区, 加上赤水桫椤、习水、长江上游珍稀特有鱼类(贵州赤水河段) 3个国家级自然保护区的多年保护, 物种多样性维持良好。位于西北部的牛栏江-横江水系仅记录了2,189种(19.96%), 是八大水系中野生高等植物物种数最少的区域, 但该区域范围较小且环境特殊, 同样维持着较高的物种多样性, 可能存在独特的生物资源, 又因为历史上该区域的调查较为薄弱, 因此需要进一步深入研究。

本研究不仅完成了对贵州省高等植物物种多样性编目及分布数据集的阶段性梳理, 还系统性地从全省各市级、县级行政辖区以及全省“四山八水”自然地理区等多方面对贵州高等植物物种多样性进行了统计分析。然而, 由于全省高等植物物种多样性编目与数据校核的工作量大, 加上部分物种凭证标本花果不全或资料收集、查阅的难度大, 仍涉及259个存疑种(附录2), 有待进一步调查确认和深入研究。贵州作为中国的生物多样性大省之一, 拥有极其丰富的植物资源, 随着近年来国家林业和草原局及省林业主管部门的高度重视, 各类植物资源专项调查、自然保护区(地)综合科学考察、生物多样性调查评估与监测等工作得以多方位推进。贵州植物分类学、植物资源学、保护生物学等领域人才队伍正在不断壮大, 同时, 有望吸引更多的植物工作者与爱好者投身于野生植物研究和生物多样性保护事业。

致谢: 衷心感谢国家林业和草原局、贵州省林业局以及各市州林业局、自然保护区管理局等长期以来的关心、帮助和鼎力支持。本名录的编撰和更新不仅得益于各级林业主管部门的政策保障与资源协调, 更凝聚了一代代植物分类学、林学、保护生物学等工作者的智慧与心血, 尤其得到了张华海研究员、喻理飞教授、熊源新教授、苟光前教授、谢双喜教授、杨成华研究员、杨传东研究员、邹天才研究员、周庆研究员、孙庆文教授、彭涛教授等老师的不吝指导和帮助。在此, 我们谨向所有为贵州植物资源调查、分类学研究及保护工作奉献毕生精力的前辈学者致以崇高敬意, 正是您们的辛勤耕耘与学术积淀, 才使得这份名录得以不断完善, 为贵州生物多样性保护与可持续利用奠定坚实基础。

作者分工: 安明态负责审核整个物种数据、物种名称修订和系统更新及论文初稿的撰写与修改; 吴旭负责审核整个物种名称修订和物种数据录入与整理; 余江洪负责审核整个物种数据和修改论文初稿; 胡国雄负责整理和审核石松类和蕨类植物; 王琨、刘锋、吴天柔、徐钦、张豪、徐建、杨焱冰负责审核部分被子植物; 曹威负责整理和审核苔藓植物; 严令斌、李鹤、李志、余德会、黄郎、陈志萍、李晓芳负责审核拉丁名的拼写和物种分布信息; 邹华凯、龙敏、顾伟豪、马宇航、邱剪负责整理标本数据。

ORCID

安明态 https://orcid.org/0000-0003-3886-0287

参考文献

An MT, Hu GX, Yu JH (2026) Higher Plants of Guizhou Province. Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai. (in press) (in Chinese) [安明态, 胡国雄, 余江洪 (2026) 贵州省高等植物. 上海科学技术出版社, 上海. (印刷中)]

APG IV (Angiosperm Phylogeny Group IV) (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society, 181, 1–20.

Cardot J, Theriot I (1904) Mousses du Kouy-Tsheou (Chine),

recoltes par Em. Bodinier et determined par J. Cardot et I. Theriot. Bulletin of the International Academy of Botanical Geography, 13, 81–84. (in French)

CBD (Convention on Biological Diversity) (2022) The Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Montreal. https://www.cbd.int/meetings/COP-15. (accessed on 2025-12-19)

Chen DS, Zhu JY, Fan YM (2019) A Field Guide to the Wild Orchids of Guizhou. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [陈东升, 朱惊毅, 范云美 (2019) 贵州野生兰科植物鉴别手册. 贵州科技出版社, 贵阳.]

Chen QH (2004) Flora of Guizhou, Vol. 10. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [陈谦海 (2004) 贵州植物志(第十卷). 贵州科技出版社, 贵阳.]

Ding FJ, Pan ZS, Wu P, Cui YC, Zhou FJ (2015) Carbon accumulation and distribution characteristics of the evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in eastern Guizhou. Acta Ecologica Sinica, 35, 1761–1768. (in Chinese with English abstract) [丁访军, 潘忠松, 吴鹏, 崔迎春, 周凤娇 (2015) 贵州东部常绿落叶阔叶混交林碳素积累及其分配特征. 生态学报, 35, 1761–1768.]

Frey W (2009) Syllabus of Plant Families (Vol. 3): Bryophytes and Seedless Vascular Plants. Gebriider Borntraeger Verlag, Stuttgart.

Guizhou Forest Editorial Committee (1992) Forests of Guizhou. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang & China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [贵州森林编辑委员会 (1992) 贵州森林. 贵州科技出版社, 贵阳 & 中国林业出版社, 北京.]

Hou XY (1952) The Plant communities of southern Guizhou Province. Acta Botanica Sinica, 1, 65–106. (in Chinese) [侯学煜 (1952) 贵州省南部的植物群落. 植物学报, 1, 65–116.]

Hou XY (1957) Preliminary Observation on the Ecological Environment of Cryptogams in Guizhou and Adjacent Areas. Science Press, Beijing. (in Chinese) [侯学煜 (1957) 贵州省及其邻近地区的蕨类植物生态环境的初步观察. 科学出版社, 北京.]

Hou XY (1986) Series of China's Physical Geography. Science Press, Beijing. (in Chinese) [侯学煜 (1986) 中国自然地理(上册). 科学出版社, 北京.]

Huang WL, Tu YL, Yang L (1988) Vegetation of Guizhou. Guizhou People's Publishing House, Guiyang. (in Chinese) [黄威廉, 屠玉麟, 杨龙 (1988) 贵州植被. 贵州人民出版社, 贵阳.]

Hu P, Zhang LJ, Ran GJ, Xu DH, Yang EB (2023) Analysis of the causes of the extreme rainstorm in Tongren, Guizhou under the northwest airflow. Mid-Low Latitude Mountain Meteorology, 47, 8–16. (in Chinese with English abstract) [胡萍, 张李娟, 冉光镜, 徐大红, 杨恩波 (2023) 高空西北气流下贵州铜仁特大暴雨的成因分析. 中低纬山地气象, 47, 8–16.]

Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey BJ, Zavaleta ES, Loreau M (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. Nature, 477, 199–202.

Léveillé, H (1914). Flore du Kouy-Tchéou. Le Mans, 1–30.

Li YK (1982–1989) Flora of Guizhou, Vols. 1–9. Guizhou People's Publishing House, Guiyang. (in Chinese) [李永康 (1982–1989) 贵州植物志(第一至九卷). 贵州人民出版社, 贵阳.]

Liu B et al. (2024) China Checklist of Higher Plants. In: Catalogue of Life China: 2024 Annual Checklist (ed. The Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences), Beijing.

Liu B, Qin HN (2022) Recent advances in the national inventory of higher plant species in China. Biodiversity Science, 30, 22397. (in Chinese with English abstract) [刘冰, 覃海宁 (2022) 中国高等植物多样性编目进展. 生物多样性, 30, 22397.]

Luo Y, Deng LX (2015) Guizhou Vascular Plants Catalogue. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [罗扬, 邓伦秀 (2015) 贵州维管束植物编目. 中国林业出版社, 北京.]

Ma JS (2020) The Checklist of the Alien Invasive Plants in China, Vols. 1–5. Shanghai Jiao Tong University Press, Shanghai. (in Chinese) [马金双 (2020) 中国外来入侵植物志(全五册). 上海交通大学出版社, 上海.]

Ma JS, Li HR (2018) Catalogue of Alien Invasive Plants in China. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [马金双, 李惠茹 (2018) 中国外来入侵植物名录. 高等教育出版社, 北京.]

PPG I (2016) A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. Journal of Systematics and Evolution, 54, 563–603.

Söderström L, Hagborg A, von Konrat M, Bartholomew-Began S, Bell D, Briscoe L, Brown E, Cargill DC, da Costa DP, Crandall-Stotler BJ, Cooper E, Dauphin G, Engel J, Feldberg K, Glenny D, Gradstein SR, He XL, Hentschel J, Ilkiu-Borges AL, Katagiri T, Konstantinova NA, Larraín J, Long D, Nebel M, Pócs T, Puche F, Reiner-Drehwald E, Renner M, Sass-Gyarmati A, Schäfer-Verwimp A, Segarra-Moragues J, Stotler RE, Sukkharak P, Thiers B, Uribe J, Váňa J, Villarreal JC, Wigginton M, Zhang L, Zhu RL (2016) World checklist of hornworts and liverworts. PhytoKeys, 59, 1–828.

Villarreal JC, Cargill DC, Hagborg A, Söderström L, Renzaglia KS (2010) A synthesis of hornwort diversity: Patterns, causes and future work. Phytotaxa, 9, 150–166.

Wang PS, Pan LT (2018) Flora of Lycophytes and Ferns of Guizhou. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [王培善, 潘炉台 (2018) 贵州石松类和蕨类植物志. 贵州科技出版社, 贵阳.]

Xiong YX (2011) Illustrated Flora of Bryophytes in Guizhou. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [熊源新 (2011) 贵州苔藓植物图志. 贵州科技

出版社, 贵阳.]

Xiong YX (2014) Flora of Bryophytes in Guizhou, Vols. 1–2. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [熊源新 (2014) 贵州苔藓植物志(第一至二卷). 贵州科技出版社, 贵阳.]

Xiong YX, Cao W (2018) Flora of Bryophytes in Guizhou, Vol. 3. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [熊源新, 曹威 (2018) 贵州苔藓植物志(第三卷). 贵州科技出版社, 贵阳.]

Xiong YX, Yang L, Cao W (2021) Checklist of Non-vascular Plants in Guizhou Province. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [熊源新, 杨林, 曹威 (2021) 贵州省非维管束植物名录. 中国林业出版社, 北京.]

Xu N, Wei G (2007) Amphibian in Karst Platform Forest Nature Reserve of Baiqing in Guizhou. Sichuan Journal of Zoology, 26, 350–353. (in Chinese with English abstract) [徐宁, 魏刚 (2007) 贵州柏箐喀斯特台原森林自然保护区两栖动物研究. 四川动物, 26, 350–353.]

Yang Y, Ferguson DK, Liu B, Mao KS, Gao LM, Zhang SZ, Wan T, Rushforth K, Zhang ZX (2022) Recent advances on phylogenomics of gymnosperms and a new classification. Plant Diversity, 44, 340–350.

Yuan G, Ren QF (2020) Aquatic Plants in Guizhou. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [袁果, 任启飞 (2020) 贵州水生植物. 贵州科技出版社, 贵阳.]

Yuan SJ, Gu XP, Miao QL, Kang WM, Yu F, Qiu XF (2009) Distributed simulation of monthly mean daily maximum temperature over complex terrains on Guizhou Plateau. Acta Geographica Sinica, 64, 888–896. (in Chinese) [袁淑杰, 谷晓平, 缪启龙, 康为民, 于飞, 邱新法 (2009) 贵州高原复杂地形下月平均日最高气温分布式模拟. 地理学报, 64, 888–896.]

Zhang HH, Zhou Q, Li CR (2022) Seed Plant Resources and Geographical Distribution in Guizhou. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [张华海, 周庆, 李从瑞 (2022) 贵州种子植物资源及地理分布. 贵州科技出版社, 贵阳.]

Zhou YR, Li HL, Ma KP (2022) Celebrating *Biodiversity Science* 30th anniversary: A retrospective evaluation. Biodiversity Science, 30, 22618. (in Chinese with English abstract) [周玉荣, 李会丽, 马克平 (2022) 不懈探索, 努力引领中国生物多样性科学发展——《生物多样性》创刊三十周年回顾. 生物多样性, 30, 22618.]

Zhu JY, Chen DS, Ran JC (2021) Research on Conservation Strategies for Rare and Endangered Plants in Guizhou Province. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [朱惊毅, 陈东升, 冉景丞 (2021) 贵州省珍稀濒危植物保护策略研究. 贵州科技出版社, 贵阳.]

(责任编委: 严岳鸿　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025427

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 25409, pages 1–8
doi: 10.17520/biods.2025409
cstr: 32101.14.biods.2025409

•数据论文•

甘肃兴隆山森林节肢动物标本照片与DNA条形码数据集

张德喜[1,2], 周倩[1,2], 裴雪竹[1,2], 张红勇[3], 裴应泰[3], 孙杉[1,2], 刘名信[1,2*], 张立勋[1,2], 赵长明[1,2]

1. 兰州大学生态学院/草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 兰州 730000; 2. 兰州大学榆中山地生态系统野外科学观测研究站, 兰州 730000; 3. 甘肃兴隆山国家级自然保护区管护中心, 甘肃榆中 730117

摘要: 节肢动物在森林生态系统中承担着传粉、分解和群落结构调控等关键生态功能, 是维系生态系统稳定性与生产力的重要生物类群。然而, 相较于植物和脊椎动物, 节肢动物多样性数据的系统积累仍然不足, 区域尺度的基础数据尤为匮乏。本研究以兴隆山国家级自然保护区典型森林生态系统为研究对象, 于2023–2024年的7–8月, 在27个样地采用振击法(beating)、马氏网法(Malaise trap)和地面陷阱法(pitfall trap)相结合的采样方法, 共采集节肢动物20,564头。结合DNA条形码与形态学鉴定, 共鉴定出1,060个物种(其中669种鉴定至物种水平, 391种为属级形态种), 包括昆虫纲882种(14目146科551属), 蛛形纲164种(3目21科68属)及其他纲14种(4目5科8属)。本数据集系统整合了兴隆山节肢动物物种名录、标本照片及DNA条形码信息, 可为物种鉴定、功能性状研究、隐存种识别以及区域生物多样性评估与保护研究提供基础数据支撑。

关键词: 被动式采样; DNA条形码; 物种名录; 隐存种; 森林生态系统; 节肢动物

数据库(集)基本信息简介

数据库(集)名称	甘肃兴隆山森林节肢动物标本照片与DNA条形码数据集
作者	张德喜, 周倩, 裴雪竹, 张红勇, 裴应泰, 孙杉, 刘名信, 张立勋, 赵长明
通讯作者	刘名信(liumingxin@lzu.edu.cn)
时间范围	2023–2024年7–8月
地理区域	兴隆山: 103°50′–104°10′ E, 35°38′–35°58′ N; 海拔: 2,300–2,800 m
文件大小	53.19 MB
数据格式	*.xlsx, *.pdf, *.fasta
数据链接	https://doi.org/10.57760/sciencedb.29873 https://doi.org/10.12283/lzu.mcsos.arthropod.FOREST.001.2025 https://www.biodiversity-science.net/fileup1005-0094/DATA/2025409.zip/
数据库(集)组成	该数据集由5部分组成: (1)包含27个研究样地的森林类型、样地编号、经纬度、海拔及通过不同采样方法所采集的节肢动物目的物种丰富度和个体数量数据(*.xlsx); (2) 1,060种节肢动物名录数据(*.xlsx); (3) 669个物种标本照片(*.pdf); (4) 391个属级形态种标本照片(*.pdf); (5) 931种节肢动物DNA条形码序列信息(1,133条, *.fasta)。

张德喜, 周倩, 裴雪竹, 张红勇, 裴应泰, 孙杉, 刘名信, 张立勋, 赵长明 (2026) 甘肃兴隆山森林节肢动物标本照片与DNA条形码数据集. 生物多样性, 34, 25409. doi: 10.17520/biods.2025409; cstr: 32101.14.biods.2025409.
Zhang DX, Zhou Q, Pei XZ, Zhang HY, Pei YT, Sun S, Liu MX, Zhang LX, Zhao CM (2026) Dataset of arthropod specimen images and DNA barcodes in forest ecosystem of the Xinglong Mountains of Gansu Province. Biodiversity Science, 34, 25409. doi: 10.17520/biods.2025409; cstr: 32101.14.biods.2025409.

收稿日期 Received: 2025-10-15; 接受日期 Accepted: 2026-01-26
基金项目: 国家自然科学基金(32125028)和甘肃省科技重大专项(23ZDKA0006) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32125028) and Major Science and Technology Project of Gansu Province (23ZDKA0006)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liumingxin@lzu.edu.cn

Dataset of arthropod specimen images and DNA barcodes in forest ecosystem of the Xinglong Mountains of Gansu Province

Dexi Zhang[1,2], Qian Zhou[1,2], Xuezhu Pei[1,2], Hongyong Zhang[3], Yingtai Pei[3], Shan Sun[1,2], Mingxin Liu[1,2*], Lixun Zhang[1,2], Changming Zhao[1,2]

1 *State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-Ecosystems/College of Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China*
2 *Yuzhong Mountain Ecosystem Observation and Research Station, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China*
3 *Management Centre of Xinglongshan National Nature Reserve of Gansu, Yuzhong, Gansu 730117, China*

ABSTRACT

Arthropods play crucial ecological roles in forest ecosystems, including pollination, decomposition, and regulation of community structure. They are a key biological group supporting ecosystem stability and productivity. However, compared with plants and vertebrates, the systematic accumulation of arthropod diversity data remains limited, and baseline information at regional scales is particularly scarce. Here, we conducted a comprehensive survey in the typical forest ecosystems of the Gansu Xinglongshan National Nature Reserve during July–August of 2023 and 2024. Across 27 sampling plots, we collected 20,564 arthropod specimens using three complementary methods: beating, Malaise trap, and pitfall trap. Based on DNA sequencing complemented with morphospecies identification, a total of 1,060 arthropod species were identified. Among them, 669 species were identified to the species level, and 391 were classified as genus-level morphospecies, including 882 insect species (14 orders, 146 families, 551 genera), 164 species of arachnid species (3 orders, 21 families, 68 genera), and 14 species from other arthropod classes (4 orders, 5 families, 8 genera). This dataset systematically compiles a checklist of arthropod species, specimen images, and associated DNA barcodes, providing valuable support for rapid species identification, functional trait measurement, detection of cryptic species, biodiversity conservation, and ecological research.

Key words: passive collecting; DNA barcoding; species checklist; cryptic species; forest ecosystem; arthropod

Database/Dataset Profile

Title	Dataset of arthropod specimen images and DNA barcodes in forest ecosystem of the Xinglong Mountains of Gansu Province
Data author(s)	Dexi Zhang, Qian Zhou, Xuezhu Pei, Hongyong Zhang, Yingtai Pei, Shan Sun, Mingxin Liu, Lixun Zhang, Changming Zhao
Data corresponding author	Mingxin Liu (liumingxin@lzu.edu.cn)
Time range	July–August of 2023 and 2024
Geographical scope	Xinglong Mountains: 103°50′–104°10′ E, 35°38′–35°58′ N; Elevation: 2,300–2,800 m
File size	53.19 MB
Data format	*.xlsx, *.pdf, *.fasta
Data link	https://doi.org/10.57760/sciencedb.29873 https://doi.org/10.12283/lzu.mcsos.arthropod.FOREST.001.2025 https://www.biodiversity-science.net/fileup1005-0094/DATA/2025409.zip/
Database/Dataset composition	This dataset consists of five parts: (1) Species richness and number of individuals of arthropod orders by different sampling methods from 27 study plots, including forest types, plot ID, longitude, latitude, and altitude (*.xlsx); (2) A checklist of 1,060 arthropod species (*.xlsx); (3) Specimen images of 669 identified species (*.pdf); (4) Specimen images of 391 genus-level morphospecies (*.pdf); (5) DNA barcode sequence data for 931 arthropod species, comprising 1,133 sequences (*.fasta).

森林生态系统是全球最重要的陆地生态系统之一，具有丰富的生物多样性和复杂的结构功能，在气候调节、碳汇维持以及水土保持等方面发挥着关键作用(Bastin et al., 2019; Hua et al., 2022)。节肢动物是森林生态系统中物种最为丰富的类群，在授粉、凋落物分解和养分循环等生态过程中发挥着重要作用(Eggleton, 2020)，并通过捕食与被捕食关系维系食物网结构与稳定性(Li et al., 2023; Potapov et al., 2024)。由于其世代周期短、生态位范围广且对环境变化高度敏感，节肢动物被广泛用作森林生态系统健康评估的指示类群(Langor & Spence, 2006; Wang et al., 2019)。然而，在气候与土地利用变化的

双重驱动下, 陆地节肢动物多样性正呈现全球性下降趋势(van Klink et al., 2020), 这一趋势可能削弱森林生态系统功能并增加生态风险(Eggleton, 2020)。因此, 系统开展节肢动物多样性数据的采集与整合, 对于理解区域生态格局及支撑生物多样性长期监测具有重要意义。

在过去10年, 我国在植物、鸟类等类群的生物多样性数据共享方面取得了显著进展(王彦平等, 2021; 戴梓潇等, 2022), 但节肢动物相关数据集建设仍相对滞后。目前可公开获取的节肢动物图像数据主要集中于农田、城市和草原等生态系统, 如IP102 (Wu et al., 2019)和Pest24 (Wang et al., 2020), 而针对典型森林生态系统且鉴定至物种水平的数据集仍较为缺乏。现有森林生态系统相关数据集多聚焦于蝶类(尚素琴等, 2020)、甲虫类(韩永金等, 2024)等类群, 跨目及跨营养级的综合数据仍然不足, 这在一定程度上限制了森林节肢动物多样性监测、长期比较研究及其在生态系统功能与健康评估中的应用(Eggleton, 2020)。节肢动物具有较高的表型可塑性, 仅依赖形态特征的鉴定在部分类群中具有挑战(Zenker et al., 2016)。DNA条形码技术通过标准化基因片段(如线粒体*COI*基因)的序列比对, 为形态难辨或发育阶段不完整的标本提供了可靠的补充鉴定手段(Hebert et al., 2003)。随着Barcode of Life Data Systems (BOLD, https://boldsystems.org/)、GenBank (https://ngdc.cncb.ac.cn/)等公共数据库的持续完善, DNA条形码已成为整合形态与分子信息、开展节肢动物多样性研究的标准化和可重复的技术手段(罗小燕等, 2023)。

基于2023–2024年在甘肃兴隆山森林生态系统开展的系统采样工作, 本研究在统一成像规范下, 结合DNA条形码技术, 构建并共享了一个以昆虫纲和蛛形纲为主的森林节肢动物标本照片与分子数据集, 以期为物种鉴定、功能性状研究、隐存种识别、区域生物多样性评估与保护食物网研究及森林生态系统管理提供基础数据支撑。

1 数据采集和处理方法

1.1 研究区域和样地概况

甘肃兴隆山国家级自然保护区(35°38′–35°58′ N, 103°50′–104°10′ E)位于甘肃省兰州市榆中县, 地处青藏高原、黄土高原和内蒙古高原的交汇区域, 隶属祁连山东延余脉, 总面积约33,301 ha (王香亭, 1996)。该保护区的森林覆盖率高达49.6%, 属于典型的陆地岛屿型山地森林生态系统, 野生动植物资源丰富, 植被垂直带谱分异明显, 小气候特征突出(王香亭, 1996; Zhang et al., 2024)。本研究选取保护区内3种典型森林类型为研究对象: (1)华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)人工林; (2)白桦(*Betula platyphylla*)和山杨(*Populus davidiana*)混交次生林; (3)青杆(*Picea wilsonii*)原始林。在每种森林类型中布设9个20 m × 20 m的固定样地, 共27个样地(图1)。研究小组在每个样地内采用振击法对乔木和灌木植物进行主动采样, 以获取以植食性和捕食性为主的树栖节肢动物类群; 同时布设5个地面陷阱, 用于采集以蜘蛛和步甲为代表的地表活动类群。在每种森林类型中随机选取3个样地各布设1个马氏网, 用于被动采集以膜翅目和双翅目为主的飞行性类群(图2)。

1.2 数据采集与样品处理

分别于2023年和2024年的7–8月每年进行一轮振击法采样; 马氏网和地面陷阱于2023年7–8月在各样地连续放置7天, 以表征该研究区域节肢动物活动高峰期的多样性本底状况。所有样品均按照样地编号、采集时间和方法进行编号与分类, 并根据

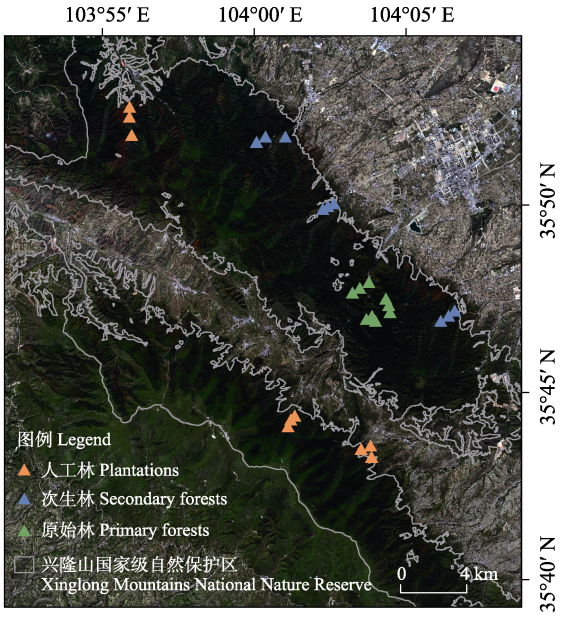


图1 甘肃兴隆山国家级自然保护区节肢动物研究样地分布
Fig. 1 Distribution of arthropod sampling plots in the Gansu Xinglongshan National Nature Reserve

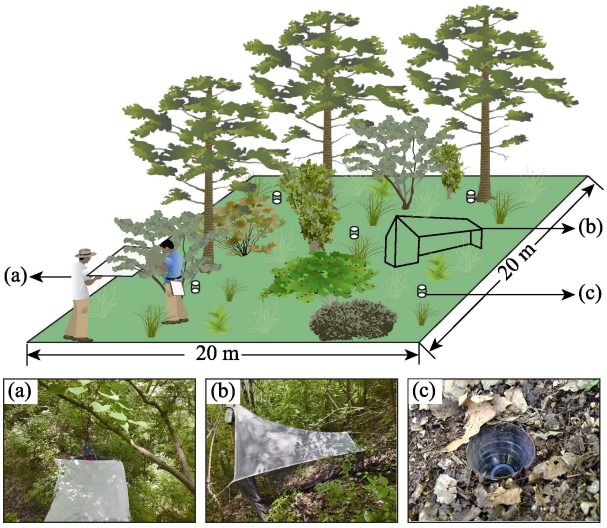


图2　3种节肢动物采集方法。(a)振击法; (b)马氏网法; (c)地面陷阱法。
Fig. 2　The three arthropod sampling methods. (a) Beating; (b) Malaise trap; (c) Pitfall trap.

采集方法分别处理: (1)马氏网法获得的样品重新更换新鲜的95%乙醇, 保存于500 mL采集瓶中; (2)地面陷阱法获得的样品分拣出节肢动物个体后转移至装有95%乙醇的500 mL采集瓶中; (3) 振击法获得的样品直接置于含95%乙醇的2 mL离心管中。所有样品统一按样地编号–20℃冷冻保存, 以确保样品完整性并满足后续分析需求。

1.3　物种拍摄与初步形态划分

采用SZ650连续变倍体式显微镜、透明九格尺(单位: mm)及手机摄像设备对所有标本进行标准化拍摄(图3), 并按目水平对照片进行分类存储。随后基于实体标本及照片外部形态特征对所有样品进行形态种初步划分, 并在目水平为其赋予唯一编号(如第1个半翅目形态种编号为Hem-001)。形态种划分旨在降低大规模样品的DNA测序成本。在划分过程中, 如样本间存在稳定可辨识的形态差异, 即视为独立形态种, 以最小化主观偏差(Zenker et al., 2016)。完成划分后的形态种标本按编号置于装有95%乙醇的50 mL离心管中, –20℃冷冻保存用于后续分子分析。

1.4　DNA提取、PCR扩增、测序及分子分类单元划分

在完成形态种划分与拍摄后, 从每个形态种中选取代表性个体进行DNA提取和PCR扩增。对于成虫或体表较坚硬的个体优先取腿部组织, 对软体个体(如鳞翅目或膜翅目幼虫)取少量腹部或

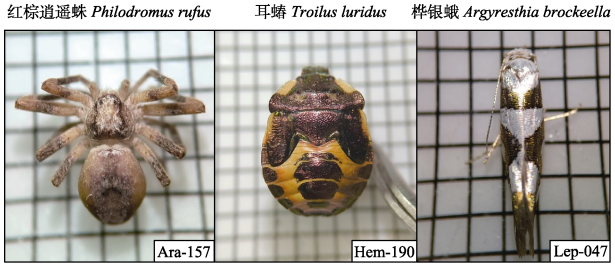


图3　采集的节肢动物标本照片示例
Fig. 3　Exemplar specimen images of collected arthropods

背部肌肉组织。采用DNeasy Blood & Tissue Kit提取全基因组DNA, 并使用通用引物LCO1490和HCO2198扩增线粒体*COI*基因(Folmer et al., 1994)。PCR扩增产物经1%琼脂糖凝胶电泳检测后, 使用ABI 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems)平台进行测序。所有分子实验均由北京擎科生物科技有限公司完成。

序列首先通过Geneious 10.0.9软件结合序列峰图进行质量检验, 剔除存在双峰等信号的低质量序列, 并确保能够正确翻译为氨基酸序列。所获得的高质量序列通过BLAST (basic local alignment search tool)进行比对, 设置为e值为1e–5, 一致性(identity) ≥ 90%, 覆盖度(coverage) ≥ 80%, 提取前5条最佳匹配结果以确定高阶分类信息(纲、目、科、属)。同时, 所有序列上传至BOLD数据库, 并采用默认参数与公共*COI*参考库进行比对(Ratnasingham & Hebert, 2007)。物种鉴定基于序列相似度(≥ 94%, rapid species search mode)及最近邻序列的分类一致性确定。对于BLAST与BOLD在属水平结果一致的形态种, 结合形态特征与序列结果确认最终物种拉丁名。

2　数据描述

27个样地共采集节肢动物20,564头, 鉴定出1,060个物种, 隶属于5纲21目172科627属。本数据集整合了节肢动物物种名录、标本照片及DNA条形码信息, 包括以下5个数据文件: (1) 3种采样方法在各样地采集的节肢动物目水平物种丰富度和个体数量统计表, 同时包含样地森林类型、编号、经纬度和海拔信息。(2) 1,060个节肢动物物种名录数据。(3) 669个物种的标本照片。(4) 391个属级形态种的标本照片。(5) 931种节肢动物的1,133条DNA条形码

序列数据。其中, 图集按昆虫纲、蛛形纲及其他纲依次排列, 并在目录页标注各目对应的页码; 各纲内按目、科的字母顺序排列, 物种拉丁名标注于照片顶部, 黄色边框标识了同一物种的不同生活史照片。

图4展示了不同纲在目水平的物种组成。昆虫纲共882种, 隶属14目146科551属, 其中鳞翅目(202种, 22.9%)、半翅目(192种, 21.8%)、双翅目(158种, 17.9%)和膜翅目(149种, 16.9%)物种数占比较高(图4a)。蛛形纲共164种, 隶属3目21科68属, 以蜘蛛目为主(146种, 89.0%) (图4b)。其他纲共14种, 隶属3纲4目5科8属, 其中长角跳目(9种)占64.3% (图4c)。

图5比较了3种采样方法在目水平的采集差异。振击法在半翅目(173种)、鳞翅目(166种)、蜘蛛目(126种)和鞘翅目(90种)等类群的采集上具有明显的优势。在本研究中, 振击法采集的鳞翅目标本以幼虫阶段为主, 其附着于枝叶且活动能力有限的生态位特征使其更易在振落过程中被采集。尽管长角跳目的物种丰富度较低(6种), 但振击法采集的个体数量(5,590头)仅次于半翅目(10,133头) (图5b)。马氏网法对双翅目(82种)和膜翅目(73种)的采集效果较好(图5a), 而地面陷阱法采集的鞘翅目个体数量最高(582头)。总体上, 不同采样方法在类群采集上具有明显的特异性。

图6展示了目水平的物种丰富度和个体数量在3种森林类型中的占比。原始林中蜘蛛目和鳞翅目等类群有较高的物种丰富度和个体数量, 并在半翅目(1,345头)和长角跳目(481头)个体数量上占优势(图6)。次生林在鞘翅目个体数量(421头)上高于人工林和原始林。相比之下, 半翅目、双翅目和膜翅目在不同森林类型间的物种丰富度与个体数量分布均较为稳定。总体而言, 原始林在多数目类群中贡献了较高比例的物种与个体数量, 而次生林与人工林在不同类群中的优势表现存在分化。

3 数据质量控制和评估

所有采集到的样品均在标准化条件下使用SZ650连续变倍体式显微镜搭载200万像素手机进

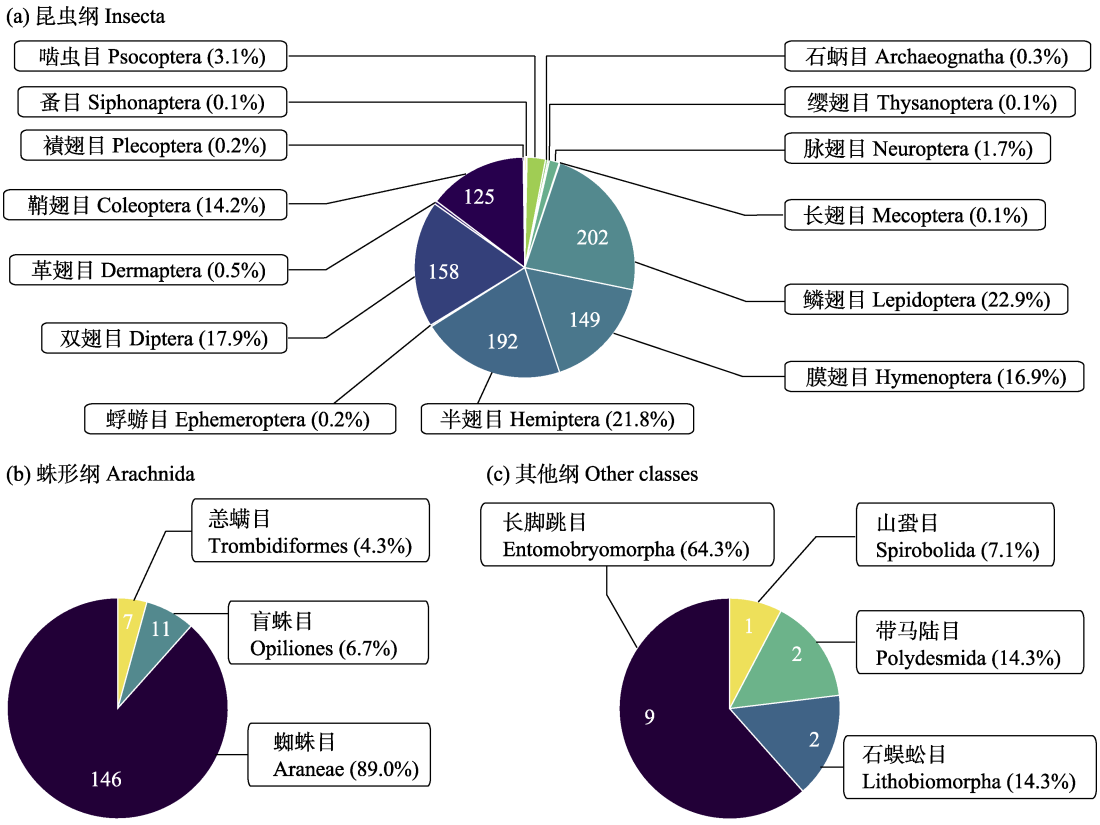


图4 昆虫纲(a)、蛛形纲(b)和其他纲(c)在目水平的物种组成
Fig. 4 Order-level species composition of Insecta (a), Arachnida (b) and other classes (c)

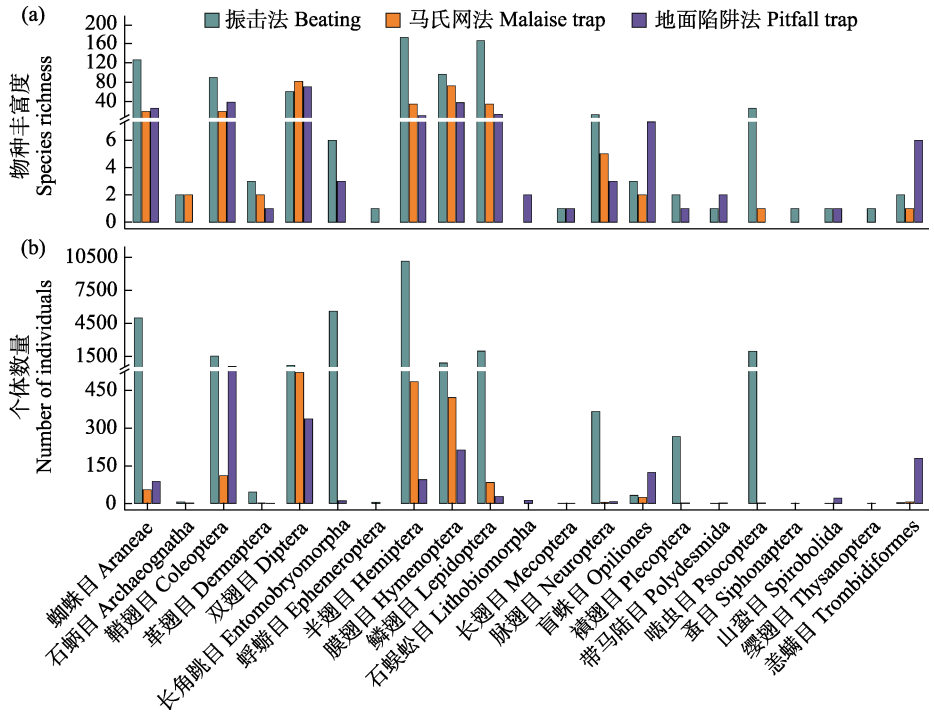


图 5　不同采样方法在目水平的物种丰富度(a)和个体数量(b)比较

Fig. 5　Comparison of species richness (a) and number of individuals (b) at the order level collected by different sampling methods

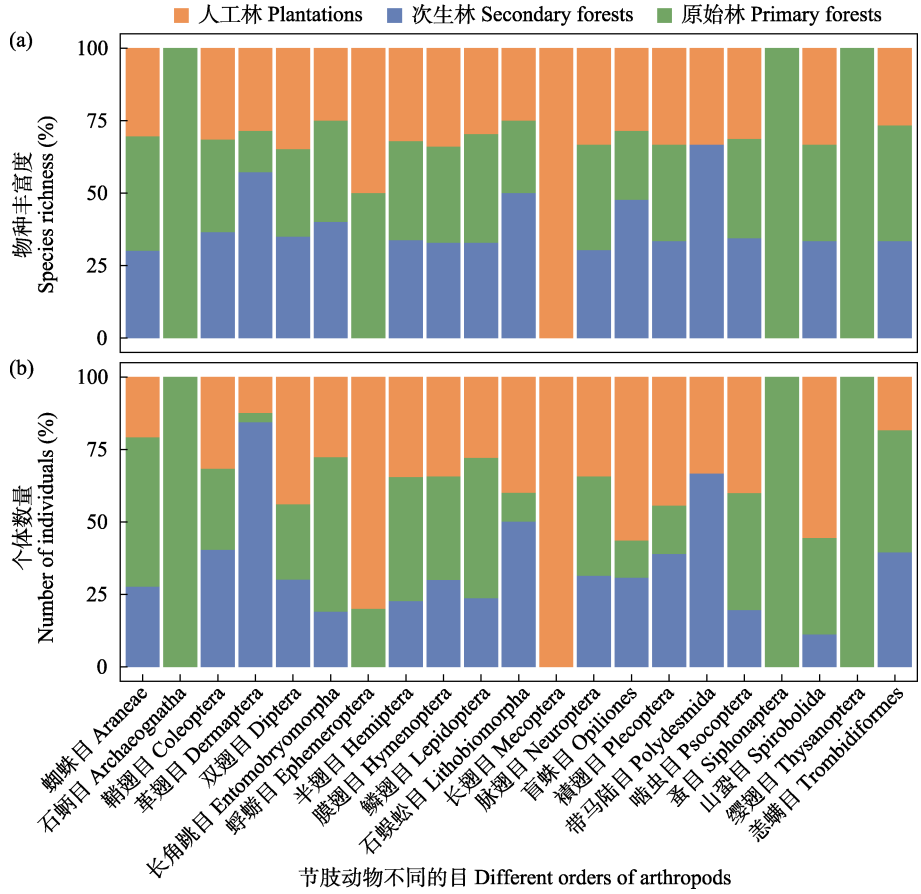


图 6　目水平的物种丰富度(a)和个体数量(b)在不同森林类型中的占比

Fig. 6　Relative proportions of species richness (a) and number of individuals (b) at the order level across different forest types

行微距拍摄。DNA提取和PCR扩增实验均由同一研究人员完成, 以降低操作误差。所有形态种样品均进行了DNA分子测序, 序列比对与形态鉴定分别由两位研究人员独立完成, 以减少人为偏差。最终, 两位研究人员基于标本照片, 结合iNaturalist (https://www.inaturalist.org/)、GBIF (https://www.gbif.org/)和BugGuide (https://bugguide.net/)数据库对分类学信息进行了交叉比对与确认。

4 数据使用方法和建议

本数据集系统整合了甘肃兴隆山国家级自然保护区典型森林生态系统的节肢动物多样性信息, 构建了包含标本照片与DNA条形码的区域节肢动物数据集, 其主要应用价值包括: (1)为兴隆山及半干旱地区森林节肢动物多样性研究提供基础本底数据, 支持长期生态监测与动态评估; (2)基于标准化标本照片与DNA条形码数据, 实现森林节肢动物分类信息的鉴定; (3)该数据集涵盖马氏网法、地面陷阱法和振击法3种采集方法, 可用于比较不同采样方法的类群偏好与采样效率; (4)为比较不同森林类型(人工林、次生林和原始林)节肢动物的多样性及群落结构差异提供数据基础, 可用于评估森林恢复成效; (5)高质量标本照片可支持节肢动物外部形态特征(如体长、体宽、体型比例)的定量分析; (6)为节肢动物自动识别算法提供训练数据; (7)结合不同生活史阶段的标本照片与DNA条形码数据, 可为隐存种识别、进化生态研究及生物多样性保护提供重要依据。

致谢: 感谢甘肃兴隆山国家级自然保护区管护中心在野外样地工作上提供的支持与帮助。感谢中国科学院动物研究所毛锐锐博士研究生、复旦大学王一竹博士研究生及兰州大学杨艺潇和曹鹏鹏硕士研究生在野外采样期间给予的帮助。

作者分工: 张德喜主要承担野外样品采集与处理、数据质控及论文撰写工作; 周倩主要承担野外样品采集与处理工作; 裴雪竹主要承担数据整理与质控工作; 张红勇主要承担野外样品采集工作; 裴应泰主要承担协调管理野外样地的工作; 孙杉主要承担研究设计与审阅工作; 刘名信主要承担数据质控、论文修改与审阅工作; 张立勋主要承担研究设计与数据汇总工作; 赵长明主要承担研究设计与整体安排协调工作。

ORCID

张德喜 https://orcid.org/0000-0003-0760-2170
刘名信 https://orcid.org/0000-0003-0436-4058
张立勋 https://orcid.org/0000-0003-4984-2068

参考文献

Bastin JF, Finegold Y, Garcia C, Mollicone D, Rezende M, Routh D, Zohner CM, Crowther TW (2019) The global tree restoration potential. Science, 365, 76–79.

Dai ZX, Chen GK, Zhang NL, Ma KP (2022) A dataset on the diversity of forest vascular epiphytes in China. Biodiversity Science, 30, 22332. (in Chinese with English abstract) [戴梓潇, 陈国科, 张乃莉, 马克平 (2022) 中国森林附生维管植物多样性数据集. 生物多样性, 30, 22332.]

Eggleton P (2020) The state of the world's insects. Annual Review of Environment and Resources, 45, 61–82.

Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Molecular Marine Biology and Biotechnology, 3, 294–299.

Han YJ, Liang YL, Tong YJ, Ding Q, Tian ZH, Li LL, Li XJ, Shen H, Zhu YC, Liu N, Wang XP, Bai M (2024) Dataset of beetle specimen images based on three passive acquisition methods in Mt. Helanshan, Ningxia. Biodiversity Science, 32, 24054. (in Chinese with English abstract) [韩永金, 梁咏亮, 佟一杰, 丁强, 田哲豪, 李露露, 李晓娟, 申昊, 朱亚超, 刘宁, 王新谱, 白明 (2024) 基于三种被动式采集方法采集的宁夏贺兰山甲虫标本照片数据集. 生物多样性, 32, 24054.]

Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, de Waard JR (2003) Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 270, 313–321.

Hua FY, Bruijnzeel LA, Meli P, Martin PA, Zhang J, Nakagawa S, Miao XR, Wang WY, McEvoy C, Peña-Arancibia JL, Brancalion PHS, Smith P, Edwards DP, Balmford A (2022) The biodiversity and ecosystem service contributions and trade-offs of forest restoration approaches. Science, 376, 839–844.

Langor DW, Spence JR (2006) Arthropods as ecological indicators of sustainability in Canadian forests. The Forestry Chronicle, 82, 344–350.

Li Y, Schmid B, Schuldt A, Li S, Wang MQ, Fornoff F, Staab M, Guo PF, Anttonen P, Chesters D, Bruelheide H, Zhu CD, Ma KP, Liu XJ (2023) Multitrophic arthropod diversity mediates tree diversity effects on primary productivity. Nature Ecology & Evolution, 7, 832–840.

Luo XY, Li Q, Huang XL (2023) DNA barcode reference dataset for flower-visiting insects in Daiyun Mountain National Nature Reserve. Biodiversity Science, 31, 23236. (in Chinese with English abstract) [罗小燕, 李强, 黄晓磊 (2023) 戴云山国家级自然保护区访花昆虫DNA条形码数据集. 生物多样性, 31, 23236]

Potapov AM, Drescher J, Darras K, Wenzel A, Janotta N, Nazarreta R, Kasmiatun, Laurent V, Mawan A, Utari EH, Pollierer MM, Rembold K, Widyastuti R, Buchori D, Hidayat P, Turner E, Grass I, Westphal C, Tscharntke T, Scheu S (2024) Rainforest transformation reallocates energy from green to brown food webs. Nature, 627, 116–122.

Ratnasingham S, Hebert PDN (2007) BOLD: The Barcode of Life Data System (http://www.barcodinglife.org). Molecular Ecology Notes, 7, 355–364.

Shang SQ, Wu XB, Wang ZL, Peng HN, Zhou HL, Zhang HY, Bai YL (2020) Butterfly community structure and species–abundance distribution in different habitats in the Xinglong Mountains National Nature Reserve. Biodiversity Science, 28, 983–992. (in Chinese with English abstract) [尚素琴, 吴兴波, 王召龙, 彭鹤年, 周惠丽, 张红勇, 白映禄 (2020) 兴隆山国家级自然保护区不同生境的蝴蝶群落结构与种–多度分布. 生物多样性, 28, 983–992.]

van Klink R, Bowler DE, Gongalsky KB, Swengel AB, Gentile A, Chase JM (2020) Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. Science, 368, 417–420.

Wang QJ, Zhang SY, Dong SF, Zhang GC, Yang J, Li R, Wang HQ (2020) Pest24: A large-scale very small object data set of agricultural pests for multi-target detection. Computers and Electronics in Agriculture, 175, 105585.

Wang XT (1996) Investigation and Research on the Resource Background of Xinglongshan National Nature Reserve in Gansu Province. Gansu Nationalities Publishing House, Lanzhou. (in Chinese) [王香亭 (1996) 甘肃兴隆山国家级自然保护区资源本底调查研究. 甘肃民族出版社, 兰州.]

Wang XY, Hua FY, Wang L, Wilcove DS, Yu DW (2019) The biodiversity benefit of native forests and mixed-species plantations over monoculture plantations. Diversity and Distributions, 25, 1721–1735.

Wang YP, Song YF, Zhong YX, Chen CW, Zhao YH, Zeng D, Wu YR, Ding P (2021) A dataset on the life-history and ecological traits of Chinese birds. Biodiversity Science, 29, 1149–1153. (in Chinese with English abstract) [王彦平, 宋云枫, 钟雨茜, 陈传武, 赵郁豪, 曾峘, 吴亦如, 丁平 (2021) 中国鸟类的生活史和生态学特征数据集. 生物多样性, 29, 1149–1153.]

Wu XP, Zhan C, Lai YK, Cheng MM, Yang JF (2019) IP102: A large-scale benchmark dataset for insect pest recognition. In: Proceedings of the IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 8779–8788. IEEE, Long Beach, CA.

Zenker MM, Rougerie R, Teston JA, Laguerre M, Pie MR, Freitas AVL (2016) Fast census of moth diversity in the Neotropics: A comparison of field-assigned morphospecies and DNA barcoding in tiger moths. PLoS ONE, 11, e0148423.

Zhang DX, Mao RR, Liu MX, Zhou Q, Wang YZ, Si XF, Zhao CM, Zhang LX (2024) Impacts of forest restoration on multifaceted bird diversity and community assembly in the Loess Plateau of China. Forest Ecology and Management, 573, 122350.

(责任编委: 白明　责任编辑: 黄祥忠)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 25377, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2025377
cstr: 32101.14.biods.2025377

•综述•

土壤线蚓的营养生态学和生态功能研究进展

苏璇[1,2,3], 时雷雷[1,2,3], 陈娟娟[4], 单燕祥[3,5], 张吉[6], 张洪芝[1,2,3*], 傅声雷[1,2,3*]

1. 河南大学地理科学与工程学部, 郑州 450046; 2. 黄河中下游数字地理技术教育部重点实验室(河南大学), 河南开封 475004; 3. 河南大别山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 郑州 450046; 4. 宁波大学土木工程与地理环境学院, 浙江宁波 315211; 5. 信阳市林业科学研究所, 河南信阳 464031; 6. 中国科学院武汉文献情报中心, 武汉 430000

摘要: 线蚓隶属于环节动物门环带纲, 是环带纲的第二大科。线蚓在改良土壤结构、增加孔隙度、提升通气透水性, 促进土壤颗粒混合并形成稳定团聚体等方面扮演重要的调控作用, 被誉为“微型生态系统工程师”。线蚓作为关键的有机物分解者, 参与养分循环, 与土壤微生物、植物根系及其他土壤动物间存在复杂且紧密的相互作用关系, 是土壤食物网的重要一环。本文从营养生态学和生态功能方面梳理了线蚓的研究进展。在营养生态学方面, 明确了线蚓食物来源的多样性, 揭示了其营养物质吸收与转化的生理机制, 初步厘清了其营养生态位特征; 在生态功能方面, 发现了线蚓对土壤结构具有重塑作用, 阐明了其在碳循环(加速有机质矿化、调控微生物活性影响碳释放与固定)和氮循环(促进有机氮矿化、影响无机氮释放与迁移)中的双重调控效应, 以及其与土壤微生物、其他土壤动物及植物根系的复杂关系。当前, 线蚓生态学在基础研究与应用层面仍存在许多不足, 为了深入理解线蚓的生态功能和生态服务潜能, 未来需要从多学科交叉的视野针对线蚓营养生态学的生物机制和多维生态功能开展深入系统的研究, 以期利用线蚓的生物学特性和生态功能服务生产实践和环境可持续发展。

关键词: 线蚓; 营养生态学; 生态功能; 生态系统工程师

苏璇, 时雷雷, 陈娟娟, 单燕祥, 张吉, 张洪芝, 傅声雷 (2026) 土壤线蚓的营养生态学和生态功能研究进展. 生物多样性, 34, 25377. doi: 10.17520/biods.2025377; cstr: 32101.14.biods.2025377.
Su X, Shi LL, Chen JJ, Shan YX, Zhang J, Zhang HZ, Fu SL (2026) Advances of the trophic ecology and ecological functions of soil enchytraeids. Biodiversity Science, 34, 25377. doi: 10.17520/biods.2025377; cstr: 32101.14.biods.2025377.

Advances of the trophic ecology and ecological functions of soil enchytraeids

Xuan Su[1,2,3], Leilei Shi[1,2,3], Juanjuan Chen[4], Yanxiang Shan[3,5], Ji Zhang[6], Hongzhi Zhang[1,2,3*], Shenglei Fu[1,2,3*]

1 *Faculty of Geographical Science and Engineering, Henan University, Zhengzhou 450046, China*
2 *Key Laboratory of Geospatial Technology for Middle and Lower Yellow River Regions (Henan University), Ministry of Education, Kaifeng, Henan 475004, China*
3 *Henan Dabieshan National Field Observation & Research Station of Forest Ecosystem, Zhengzhou 450046, China*
4 *School of Civil & Environmental Engineering and Geography Science, Ningbo University, Ningbo, Zhejiang 315211, China*
5 *Xinyang Institute of Forestry Science, Xinyang, Henan 464031, China*
6 *National Science Library (WuHan), Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430000, China*

ABSTRACT

Background & Aim: Enchytraeidae is the second most species abundant family in the Annelida Clitellata. Recognized as “micro-ecosystem engineers”, soil enchytraeids play crucial regulatory roles in improving soil structure and aggregate stability, enhancing soil porosity, air permeability and water infiltration through burrowing, ingesting and mixing mineral soil particles. In addition, as key decomposers of soil organic matter, soft-bodied enchytraeids are vital drivers of nutrient cycling and forming intimate interactions with soil microorganisms, plant roots, and other soil fauna, making them inevitably involved in the complex soil food webs. This review summarizes the research progress on soil enchytraeids regarding their trophic ecology and ecological functions, and provides future research perspectives to advance the field.

Review Results: In the field of trophic ecology, the most important advances including: (1) clearly clarifying the

收稿日期 Received: 2025-09-25; 接受日期 Accepted: 2026-02-20
基金项目: 国家自然科学基金(32471721; 32471722) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32471721; 32471722)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: hongzhi-0729@163.com; fsl@vip.henu.edu.cn

diverse food sources of the soil enchytraeids; (2) unveiling the biological mechanisms underlying the absorption and transformation of nutritional materials in their guts; and (3) preliminarily figuring out their trophic niches. Regarding the ecological functions of soil enchytraeids, the key findings involving: (1) clearly demonstrating the engineering roles of enchytraeids in improving the soil structures; (2) preliminaryly recognizing their important dual roles in soil carbon (i.e. enhancing organic carbon mineralization, controlling labile carbon releasing and sequestration by their effects on soil microbes) and nitrogen dynamics (i.e. increasing soil organic nitrogen mineralization, controlling inorganic nitrogen releasing and transporting); and (3) basically understanding the multiple interactions of enchytraeids with soil microorganisms, other soil fauna, and plant roots.

Prospects: Although having the abovementioned key progresses in recent years, the ecological studies of the soil enchytraeids are largely overlooked in the fundamental and applied fields. To further understand the ecological functions and potential ecosystem services of the soil enchytraeids, and to apply the soil enchytraeids to practical applications and sustainable development, the interdisciplinary perspectives are needed in the future studies of enchytraeids regarding their trophic ecology and multifunctionality.

Key words: enchytraeids; trophic ecology; ecological function; ecosystem engineers

线蚓(enchytraeids), 又称“蠕虫”或“小蚓”, 隶属于环节动物门环带纲线蚓科, 由Vejdovský于1879年以线蚓属(*Enchytraeus*)为模式属建立。线蚓科是环带纲的第二大科, 目前全球已知线蚓科35属810余种(Dózsa-Farkas, 1976, 1991; Prantoni et al., 2016; Nagy et al., 2023; Chen, 2024)。线蚓分布范围极广, 从亚北极地区到热带地区均有分布, 其主要生境为陆地(约500余种), 在淡水、海洋、河口、冰川也有分布, 甚至在琥珀中也发现了极少数的古线蚓(Martin et al., 1993; Hartzell, 2005; Poinar et al., 2007; Erséus et al., 2010), 展现了强大的适应能力和生态多样性(Didden, 1993)。线蚓分类的复杂性和鉴定的困难性严重制约着其生态学相关研究。线蚓通常体型较小(体长2–30 mm), 体色多为白色或淡黄色, 身体细长呈圆柱形(图1, 图2), 由多个体节构成(Schmelz, 2003; Schmelz & Collado, 2013)。其鉴定特征极为复杂, 分为外部特征(如体色、皮肤腺的形状和颜色、环带、刚毛的形状和排列方式、头孔、背孔等)和内部性状(如生殖、消化、循环、神经、排泄等组织和器官) (陈娟娟, 2024)。不仅如此, 许多重要分类性状如食道附属物(oesophageal appendages)、体腔球(coelomocytes)、排泄肾管(nephridia)等在固定后常易收缩变形而无法观察, 分类鉴定必须借助活体观察(陈娟娟, 2024)。因此, 线蚓相关研究明显滞后于其他土壤动物类群。

陆生线蚓广泛分布于各类土壤中, 主要栖息于土壤表层(主要是枯枝落叶层和草皮层), 某些种类可延伸至地下数米(Dózsa-Farkas, 1991; Pélosi & Römbke, 2016)。线蚓多样性和丰度主要受土壤理化



图1 发现于吉林长白山森林生态系统国家野外科学观测研究站落叶松林土壤层中的线蚓: 在自然生境中的形态及栖息状态。

Fig. 1 Morphology and habitat of an enchytraeid specimen found in the soil layer under a larch forest at the Jilin Changbai Mountain Forest Ecosystem National Field Observation and Research Station.



图2 采集于吉林长白山森林生态系统国家野外科学观测研究站的落叶松林土壤层该线蚓样本

Fig. 2 An enchytraeid specimen collected from the soil layer under the larch forest at the Jilin Changbai Mountain Forest Ecosystem National Field Observation and Research Station

因子(如pH、水分含量及有机质含量)和生物相互作用(如它们更偏好蚯蚓粪团)的影响, 其数量在某些栖息地可达每平方米30万个(Schrader & Seibel, 2001; Prendergast-Miller et al., 2008; Bardgett & van der Putten, 2014)。陆生线蚓的全部生活史都在土壤中完成, 通过自身的生命活动, 如掘穴、摄食和排泄等, 对土壤生态系统的物质流动和能量循环产生着重要影响(Bardgett & van der Putten, 2014)。它们在土壤中占据独特的生态位, 生态功能显著, 有时其作用甚至超过蚯蚓; 蚯蚓属于大型土壤动物, 而线蚓属于中型土壤动物, 虽然二者生态功能相似, 但执行这些功能的空间尺度不同(Didden, 1993; van Vliet et al., 1993; Didden et al., 1994)。

线蚓是一类微小但强大的生态工程师。它们的挖穴活动极大地改善了土壤的通气性和透水性, 对土壤通气和异养呼吸产生实质性影响(Didden, 1990; van Vliet et al., 1993; Tyler et al., 2001; Serbource et al., 2025)。在摄食方面, 线蚓的食物来源广泛, 无论是凋落物、腐殖质, 还是微生物, 都能成为它们的食物(Gajda et al., 2017)。在消化这些物质的过程中, 线蚓参与了土壤养分的转化, 同时促进了土壤碳素和氮素的释放(Didden, 1993; Coyle et al., 2017)。其排泄活动又为土壤增添了丰富的养分, 调节了土壤微生物群落结构, 维持了土壤环境理化性质的平衡(Marinissen & Didden, 1997; Cole et al., 2000; Topoliantz et al., 2000; van Vliet et al., 2004)。线蚓作为土壤动物的一员, 以其独特的生命活动为整个土壤生态系统的稳定和发展贡献着自己的力量。研究线蚓生态学, 有助于我们深入了解土壤生态系统的运作机制, 如同揭开一层神秘的面纱, 清晰地揭示土壤生物之间的相互关系, 为生态系统的保护和管理提供坚实的科学依据。

本综述旨在梳理线蚓生态学方面的研究。首先, 分析了线蚓的营养生态学特征, 包括食物来源、摄食行为、营养物质吸收与转化以及营养生态位, 揭示其独特的营养获取与利用方式。其次, 探讨了线蚓在生态系统中的重要功能, 如土壤结构改良、养分循环及与其他生物的相互关系, 剖析其在生态系统中的关键作用。最后, 基于当前研究现状总结线蚓生态学研究中存在的不足, 并提出未来研究展望, 以推动土壤线蚓生态学研究的深化与拓展。

1 线蚓营养生态学

1.1 食物来源与摄食行为

线蚓作为土壤生态系统中重要的食腐者和食微生物者, 其食物来源丰富多样, 主要涵盖植物残体、各类微生物(如细菌、真菌等)、微藻等(Gajda et al., 2017); 由于其摄食的灵活性, 它们在必要时也能利用更难降解的碳源(Briones & Ineson, 2002)。线蚓对食物具有明显的选择性, 这种选择性摄食行为是其在长期进化过程中形成的适应策略, 与自身的消化生理特征以及营养需求紧密相关(Briones & Ineson, 2002)。

线蚓的摄食方式以主动摄取为主, 并伴有某些被动行为, 整体表现为主动选择适宜的食物颗粒。研究表明, 它们偏好摄取直径小于60 μm的矿物微粒及有机质碎屑(Giere & Hauschildt, 1979)。在主动摄取方面, 线蚓利用口腔与咽部的迅速扩张主动吸入不附着的细小颗粒。它们常将张开的口贴近选定的基质表面, 从中摄取淤泥、粘土颗粒、硅质碎屑、几丁质碎片、硅藻、真菌菌丝以及丝状微生物等(Gelder, 1984)。与此同时, 线蚓在摄食过程中也存在被动成分, 如口腔上皮细胞分泌的酸性糖蛋白可附着在食物团块上, 有助于黏合松散碎片并保护口腔组织(Gelder, 1984)。这种结构与功能的协同作用, 使线蚓的摄食能力受限于口腔最大扩张孔径, 间接反映其对环境中食物颗粒大小和组成的依赖。

在植物残体的选择上, 线蚓通常偏好柔软、湿润且富含氮的植物材料, 这是因为这类植物材料相对更容易被线蚓的消化系统分解和吸收(Dózsa-Farkas, 1976; Latter & Howson, 1978)。研究发现, 线蚓在摄食过程中倾向优先选择叶片表皮和薄壁组织的碎片, 而较少选择富含纤维素和木质素等难以消化成分的叶脉(Toutain et al., 1982; Gajda et al., 2017)。此外, 坚韧的叶脉上往往聚集较多微生物, 这些微生物可能通过改变叶脉的化学组成和物理结构, 进一步降低其可食性(Dózsa-Farkas, 1976; Standen & Latter, 1977)。

在不同分解程度的腐殖质选择上, Briones和Ineson (2002)指出, 线蚓在植物残体选择上, 偏好取食经过5–10年分解过程的有机物质, 且这一偏好在土壤不同深度上保持不变; 然而, 不同物种间存

在明显差异, *Cognettia sphagnetorum*偏好取食“轻度分解” (5–10年)的有机碳, 而*Cemosvitoviella atrata*倾向表层较新鲜(分解时间短于5年)的有机碳, 且升温会使线蚓转向利用分解程度更高(长于10年)的有机碳(Briones & Ineson, 2002)。这与早期肠道内容物分析(O’Connor, 1967; Standen & Latter, 1977)、无菌培养实验(Standen & Latter, 1977)结果契合, 支持其为非专一性分解者(Briones & Ineson, 2002)。

此外, 在叶片类型的选择上, 线蚓更偏好那些降解速率较快且微生物定殖程度较低的叶片(Dózsa-Farkas, 1976)。降解速度快的叶子, 其内部的有机物已部分分解为小分子, 更易于线蚓的消化吸收; 而微生物定殖少则意味着线蚓在摄食过程中面临更少的营养竞争, 从而提高营养获取效率(Standen & Latter, 1977; Gajda et al., 2017)。

1.2 营养物质吸收与转化

线蚓的同化效率较低, 意味着它们把食物转化为自身生物量的效率并不高。尽管线蚓在生态系统中作为消费者的直接作用不是很突出, 但其活动对土壤的健康与肥力有着重要的间接影响(O’Connor, 1967)。比如, Martin和Marinissen (1993)指出, 线蚓通过挖掘和取食活动能够显著提高土壤中微生物活性和营养利用率。以往研究多集中在线蚓的行为和生态作用上, 而对其生理生化机制导致的低同化率探讨较少, 这也是未来研究需要填补的空白。

在消化过程中, 线蚓能够消化某些多糖和蛋白质, 不过具有哪些消化酶及其活性机制尚待深入探索(Dash et al., 1981; Urbášek & Chalupský, 1992)。微生物在线蚓消化中的作用显著。许多无脊椎动物的消化能力部分依赖于肠道微生物群产生的酶驱动, 线蚓也不例外(Šustr & Chalupský, 1996; Šustr et al., 1997)。微生物群落不仅能直接参与纤维素分解, 还能分解复杂植物材料释放中间产物供线蚓利用, 与线蚓形成共生关系, 极大影响了线蚓的消化能力和营养物质吸收(Dash et al., 1981)。

线蚓营养吸收与转化过程因生态位不同而呈现显著差异, 并与土壤食物网的物质循环关联。Korobushkin等(2024)与Gajda等(2024)分别通过稳定同位素分析、转录组学技术揭示了生态位驱动的碳氮转化分异与酶解主导的大分子营养吸收机制两大核心特征。在营养转化上, 不同生态位线蚓的碳氮转化效率差异显著, 且与栖息环境、摄食底物相关(Korobushkin et al., 2024): 表栖型类群(如*Enchytraeus albidus*)生活在枯枝落叶或潮间带藻类残体中, 摄食植物残体及附着微生物, 使植物源碳氮经代谢富集$\Delta^{13}C$为0.6‰–4.8‰、$\Delta^{15}N$为3.0‰–5.5‰; 表-内栖型类群居于上层腐殖质层, 如柯氏蚓属(*Cognettia*), 以腐生微生物及分解物为食, 其$\Delta^{13}C$为3.8‰–6.4‰、$\Delta^{15}N$为6.1‰–8.7‰高于表栖型; 内栖型类群(如*Achaeta pannonica*)生活在深层腐殖质与矿质土层, 依赖高度腐殖化及溶解态有机物, $\Delta^{13}C$ (6.3‰–9.0‰)、$\Delta^{15}N$ (9.0‰–11.5‰)最高(表1), 通过摄食相关微生物或直接吸收溶解态碳氮完成转化。在营养吸收层面, 线蚓靠肠道酶解分解大分子后吸收(Gajda et al., 2024): GH9家族内切β-1,4-葡聚糖酶将纤维素分解为葡萄糖, i型溶菌酶与GH18家族几丁质酶分解微生物细胞壁释放氨基糖; 纤维蛋白溶解丝氨酸蛋白酶等将蛋白质分解为氨基酸与小肽, 经肠道主动转运吸收; 脂肪经胆汁盐刺激脂肪酶与分泌型磷脂酶A2水解为脂肪酸和甘油后吸收。

1.3 营养生态位

线蚓在土壤生态系统中扮演着重要且复杂的营养角色, 其在食物网中的营养生态位长期存在不确定性(Briones, 2014; Potapov et al., 2022; Maraun et al., 2023)。这种不确定性源于三方面: 一是摄食策略的灵活性, 线蚓可根据环境资源调整食物选择, 既取食植物残体也依赖微生物, 无固定摄食模式; 二是生活型的多样性, 不同线蚓种类分别栖息于凋落物层、表层土壤及深层矿质土, 生境差异导致营养来源分化; 三是摄食–消化–吸收环节的不透明性, 传统观测难以追踪营养物质从“摄入”到“转化为生物量”的完整路径, 无法明确其真实营养贡献(Gelder, 1984; Ponge, 1991; Potapov et al., 2022; Maraun et al., 2023)。

针对线蚓营养生态位的研究方法, 经历了从单一阶段观测到多过程解析的演进。早期研究主要依赖肠道内容物分析、整体组织匀浆酶检测、不同营养源培养等传统手段, 但这些方法仅聚焦于摄食或消化过程的某一阶段, 各有局限: 肠道内容物分析仅能识别已摄入的食物颗粒, 无法区分未消化与已吸收成分; 酶活性检测虽能推断消化能力, 却难以

表1　线蚓^{13}C和^{15}N同位素数值汇总。线蚓科、*Fridericia christeri*、*F. galba*、*Enchytraeus buchholzi*的数据为δ^{13}C和δ^{15}N值，反映其相对于国际标准物质的稳定同位素比值。其余物种数据为Δ^{13}C和Δ^{15}N值，计算公式为Δ = δ_sample − δ_baseline (δ_baseline为本地基线食物源δ值)。该校正消除不同区域间因同位素基线导致的波动，更精准地揭示各物种相对于本地基础食物源的同位素富集特征与营养生态位差异。

Table 1　Summary of δ^{13}C (or Δ^{13}C) and δ^{13}N (or Δ^{15}N) values for enchytraeids. δ^{13}C and δ^{15}N values are presented for enchytraeids, *Fridericia christeri*, *F. galba*, and *Enchytraeus buchholzi*, relative to international standards. Δ^{13}C and Δ^{15}N values for other species were calculated as Δ = δ_sample − δ_baseline, where δ_baseline is the local baseline food source. This calculation effectively eliminates fluctuations in isotopic baselines caused by differences in environmental backgrounds across study areas, thereby more accurately revealing the isotopic enrichment characteristics and trophic niche differences of each species relative to local basal food sources in their respective ecosystems.

物种 Species	δ^{13}C (or Δ^{13}C) (‰)	δ^{13}N/ (orΔ^{15}N) (‰)	参考文献 Reference
线蚓 Enchytraeids	–11.5	4.9	Briones & Ineson, 2002
Fridericia christeri	–25.4	13.9	Schmidt et al., 2004
Fridericia galba	–25.6	12.9	Schmidt et al., 2004
巴氏线蚓 *Enchytraeus buchholzi*	–24.4 ± 0.2	7.0 ± 0.8	Schmidt et al., 2004
Achaeta pannonica	6.6 ± 0.2	11.5 ± 0.9	Korobushkin et al., 2024
附支巴氏蚓 *Buchholzia appendiculata*	5.5 ± 0	5.5 ± 0	Korobushkin et al., 2024
Cognettia sphagnetorum	8.3 ± 0.2	8.3 ± 0.3	Korobushkin et al., 2024
Cognettia glandulosa	3.8 ± 0.4	6.5 ± 0.6	Korobushkin et al., 2024
Cognettia lapponica	4.6 ± 0.3	7.8 ± 0.5	Korobushkin et al., 2024
Cognettia sp.	6.1 ± 0.1	6.4 ± 0.1	Korobushkin et al., 2024
Enchytraeus albidus	1.7 ± 0.2	4.0 ± 0.3	Korobushkin et al., 2024
Enchytraeus dichaetus	6.3 ± 0.8	9.0 ± 0	Korobushkin et al., 2024
巴氏线蚓 *Enchytraeus buchholzi*	5.1 ± 0.3	7.7 ± 0.3	Korobushkin et al., 2024
类球白线蚓 *Fridericia bulboides*	3.9 ± 0.5	8.7 ± 0.8	Korobushkin et al., 2024
Fridericia galba	2.1 ± 0.1	5.4 ± 0.3	Korobushkin et al., 2024
Globulidrilus riparius	0.9 ± 0	3.0 ± 0	Korobushkin et al., 2024
Lumbricillus lineatus	1.5 ± 1.2	5.5 ± 0.3	Korobushkin et al., 2024
Lumbricillus pagenstecheri	1.2 ± 0.7	4.0 ± 0.4	Korobushkin et al., 2024
Lumbricillus rivalis	1.7 ± 0.2	3.5 ± 0.2	Korobushkin et al., 2024
Lumbricillus viridis	0.6 ± 0.1	5.0 ± 0.1	Korobushkin et al., 2024

关联具体营养来源; 营养源培养实验则局限于人工控制环境，与自然土壤的复杂微生境存在差异(Potapov et al., 2022; Maraun et al., 2023)。因此，这些方法难以全面展现线蚓摄取、消化、吸收及保留营养成分的具体情况和来源，导致难以准确界定其在食物网中的营养级。

为突破这一局限，稳定同位素分析(如δ^{13}C、δ^{15}N)被引入研究，通过追踪食物与生物体内同位素的富集规律，间接推断营养来源与营养级位置，实现对“营养流动路径”的系统解析。Korobushkin等(2024)进一步整合多技术手段，既通过同位素明确营养来源，又通过基因表达揭示消化酶合成规律，再以生物化学指标量化营养转化效率，形成“多维度验证”的研究框架。

线蚓的营养生态位具有显著分化特征，且其营养偏好与体型及生境密切相关: 大型和中型线蚓(如*Fridericia galba*、*F. christeri*)的δ^{13}C、δ^{15}N值与内栖型蚯蚓接近，提示其依赖土壤有机质分解获取营养，生态功能与蚯蚓存在重叠; 而小型线蚓(如*Enchytraeus buchholzi*)表现出高δ^{13}C、低δ^{15}N的特征，表明其更偏好摄取真菌、溶解有机质等富碳资源，形成与大型线蚓完全不同的营养生态位(Schmidt et al., 2004)。Briones和Ineson (2002)指出线蚓科整体的同位素组成与蚯蚓接近，从类群层面印证了两者在有机质分解功能上的相似性。同时，线蚓并非单一营养角色，Korobushkin等(2024)通过多技术整合，将16种线蚓划分为表栖型、表–内栖型和内栖型3类功能群，首次揭示线蚓营养生态位的“复合性”: 表栖型线蚓以植物碎屑和腐生微生物为食，属于初级分解者; 表–内栖型线蚓选择性取食腐生微生物，兼具次级分解者与微生物消费者特征; 内栖型线蚓偏好矿质土中的分解程度较高的腐殖质与溶解有机物，营养角色偏向腐殖质分解者。这一发现打破了“线蚓为单一营养角色”的传统认知，证实其是由

多个营养生态位组成的功能复合群体。

尽管如此, 学界对线蚓营养级的判定仍存在显著分歧, 基于不同观测角度而得出截然不同的结论: (1)捕食行为角度, Ponge (1991)认为线蚓是“非歧视捕食者”, 对猎物(如微生物)无种类特异性选择, 表现出高度生态灵活性; Jaffee等(1997)则通过特定环境观测, 发现线蚓可主动捕食线虫, 进一步支持其“捕食者”角色。(2)分解功能角度, Didden (1993)强调线蚓依赖已分解的有机质生存, 将其归为“次级分解者”; Crotty等(2011)则发现线蚓可直接取食新鲜植物残体, 主张其为初级分解者。(3)功能复合性角度, Gajda等(2017, 2024)通过消化酶分析, 提出线蚓兼具初级与次级分解者的双重特征; Korobushkin等(2024)则进一步细化功能群划分, 指出不同功能群分别对应初级分解者、次级分解者与微生物捕食者三类营养级。

这些分歧的核心本质上是线蚓的摄食策略、物种功能与环境依赖性的叠加: 同一物种在不同生境中可能调整营养偏好, 不同物种即使处于同一环境也可能因体型、消化能力差异占据不同生态位, 而环境中资源(如有机质类型、微生物丰度)的变化又会进一步重塑其营养角色, 导致单一研究难以覆盖所有变量。要彻底厘清线蚓营养生态位, 未来研究需从技术整合与生态学两方面突破: (1)在技术层面, 需进一步融合稳定同位素示踪、代谢组学、转录组测序等手段, 稳定同位素示踪可追踪营养物质的具体流动路径, 明确“谁被线蚓利用”; 代谢组学能解析线蚓体内营养转化的中间产物, 回答“营养如何被转化”; 转录组测序则可揭示消化酶基因的表达规律, 解释“线蚓为何能利用特定营养”, 三者结合可从“来源–转化–机制”层面完整解析营养过程。(2)在生态学层面, 需充分考虑环境, 一是不同生态系统(如森林、农田、湿地)中线蚓营养生态位存在差异, 避免以单一生境结论推导全局; 二是全球变化背景(如温度升高、氮沉降)下环境胁迫对线蚓摄食策略与营养角色的影响, 需明确其营养生态位的稳定性与适应性。

2 线蚓的生态功能

2.1 线蚓对土壤结构的重塑作用

线蚓作为蚯蚓的近亲, 尽管体型微小, 却因其掘穴、吞食和排泄等活动, 在土壤结构的塑造和性质的改良中发挥着重要作用(Didden, 1993), 被誉为“微型生态系统工程师”。

首先, 线蚓的掘穴行为显著改变了土壤结构。研究表明, 线蚓掘穴活动虽对X射线成像孔隙度影响较小, 但能减少小孔数量、提升大孔占比, 增强孔隙的连通性和均匀性, 从而显著改善土壤通气性和透水性(Didden, 1990; van Vliet et al., 1993; Tyler et al., 2001; Serbource et al., 2025), 特别是在压实或高黏土土壤中, 这种改善效果更为明显。其次, 线蚓的运动行为会推动土壤颗粒发生位移和混合(Didden et al., 1994)。这一过程可使原本紧实的土壤变得更加疏松, 利于植物根系的生长和延伸, 扩大其与土壤的接触面积, 从而增强对养分和水分的吸收效率(Topoliantz et al., 2000)。此外, 线蚓的摄食和排泄活动也深刻影响土壤结构。线蚓以土壤中的有机物质、微生物以及细小的土壤颗粒为食, 在其复杂的消化系统内通过机械和化学方式对食物进行分解和转化, 消化后的产物以粪便的形式排出体外(Gajda et al., 2024)。其粪便会重新填充于土壤孔隙中, 参与土壤团聚体的形成(Lagerlof et al., 1989)。稳定的团聚体不仅提升了土壤的抗侵蚀能力, 也改善了其通气性、透水性和保肥性, 为植物生长创造更有利的环境(Ameloot et al., 2013)。

2.2 线蚓在养分循环方面的调控作用

线蚓在生态系统中不仅是土壤结构的重要塑造者, 也在碳、氮等养分循环过程中发挥着重要的调控作用(图3)。其掘穴、摄食、排泄等活动影响着有机质分解、微生物代谢以及养分的转化, 从而在维持生态系统养分平衡中占据关键地位。

2.2.1 线蚓对土壤碳循环的影响

线蚓通过直接作用于有机质分解以及间接调控微生物群落, 从多个层面参与碳的释放与固定过程。线蚓通过摄食有机物并将其转化为粪便, 加速了土壤中有机质的矿化与分解, 从而推动碳元素的流动。Lagerlof等(1989)在瑞典的田间试验中发现, 线蚓年呼吸量占土壤总异养呼吸的0.5%–1.6%, 消耗的有机质占输入量的3%–12%, 表明其在碳循环中具有不容忽视的作用: 通过取食活动参与土壤有机物质的分解转化, 促进碳流动。稻田土壤实验也显示, 巴氏线蚓(*Enchytraeus buchholzi*)显著促进了

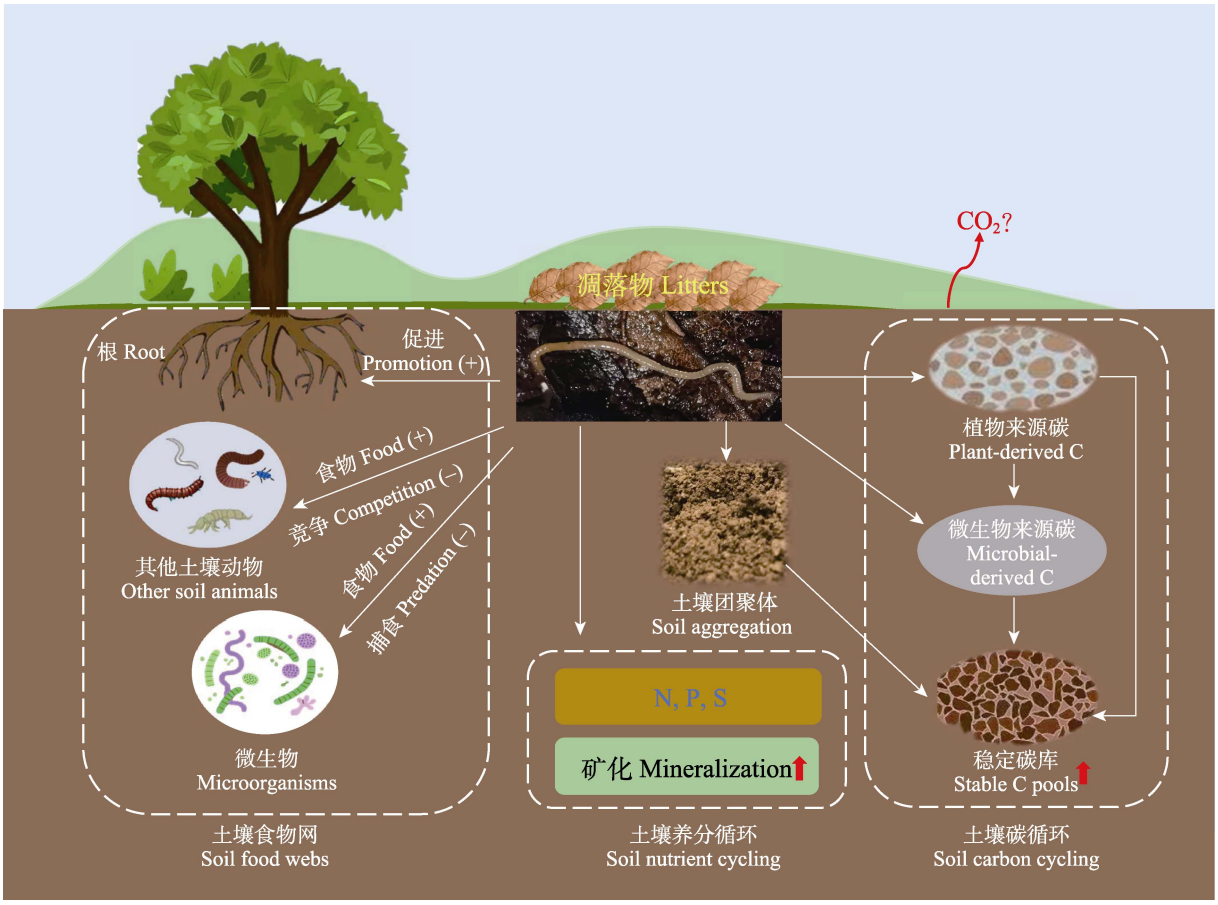


图3　线蚓的生态功能示意图。线蚓在土壤生态系统中的关键作用主要包括三方面：土壤结构改良功能；养分循环和碳循环调控功能；土壤食物网维系功能。

Fig. 3　Ecological functions of enchytraeids. Key roles of enchytraeids in soil ecosystems include three aspects: soil structure improvement; nutrient and carbon cycle regulation; and soil food web maintenance.

稻草的分解，将相对质量损失从无蚓处理的10.2%提升至14.2%，加速了难分解有机物质中碳的释放(John et al., 2019)。

线蚓与微生物之间相互作用，从而间接作用于碳循环。某些种类如*Mesenchytraeus glandulosus*通过增加微生物菌群的接种能力或改变底物物理化学条件促进凋落物分解(Wolters, 1988)。Cole等(2000)研究发现，线蚓对微生物生物量的影响虽不一致，但在泥炭土中能将表层和底层的微生物呼吸提高35%和31%，表明其能激发微生物活性，间接促进分解和养分矿化过程。此外，van Vliet等(2004)指出，线蚓在砂质粘壤土中可能通过调控微生物群落结构，进而影响土壤有机物质分解，对碳循环产生了潜在影响。在与微生物关系方面，线蚓的取食活动可以刺激微生物的生长和代谢，促进微生物对有机碳的分解(Cole et al., 2000)；同时，微生物也为线蚓提供食物来源，二者相互依存。

线蚓对碳循环的调节效应受到环境条件的显著影响。例如，Carrera等(2011)发现，在泥炭地中，温暖湿润条件下线蚓活动增强，促进了溶解有机碳的释放；干旱条件下线蚓种群数量减少，对碳循环的影响减弱。在稻田土壤中，线蚓(巴氏线蚓)显著抑制了CO_2释放，平均减少约35%的排放，表现出碳的净固定效应(John et al., 2019)。线蚓对碳流动既有促进释放的一面，也可能通过调控分解路径和碳稳定机制减少碳损失。

线蚓还可通过改善土壤结构来促进碳的固定与长期储存。Marinissen和Didden (1997)指出，线蚓的活动可促进0.3 mm以上微团聚体的形成。这在短期内有助于加速碳的释放，长期则为有机质提供物理保护，延缓碳的流失。这种微团聚体结构有利于养分缓释和碳储存，提升土壤碳库稳定性。此外，

Briones等(1998)发现, *Cognettia sphagnetorum*的活动能促进土壤表层(0–6 cm)可溶性碳和可溶性氮的滤出, 并降低可溶性C/N比, 有利于植物的吸收利用, 从而促进碳在生态系统中的循环。

与其他土壤动物(如蚯蚓)相比, 线蚓与其在生态位上可能存在分化, 这种分化使得它们在土壤碳流动与转化过程中的作用存在差异。如, Topoliantz等(2000)对不同耕作方式土地的研究发现, 在农业生态系统中, 线蚓对土壤结构的改善作用以及其呼吸作用均高于蚯蚓, 它通过排泄粪便和挖掘孔道增加土壤孔隙度, 从而影响土壤中的养分传输和分布, 促进了养分循环。Pélosi等(2021)研究显示, 在无农药干扰时, 蚯蚓对CO_2排放的促进作用明显高于线蚓; 而在有农药干扰时, 蚯蚓的功能受抑制, 线蚓则表现出更强的功能稳定性。此外, 线蚓与其他土壤动物之间可能存在竞争或协同关系, 从而影响碳循环过程, 但这些还需进一步深入研究(Didden, 1993; Sandor & Schrader, 2012)。

2.2.2 线蚓对土壤氮循环的影响

线蚓广泛参与土壤氮的转化与迁移, 在氮循环中发挥着重要作用。这些作用既包括对有机氮矿化和无机氮释放的直接影响, 也涵盖通过改变微生物群落和土壤结构而产生的间接效应, 其生态功能在不同生态系统与土壤类型中具有显著差异。

线蚓能直接将有机氮转化为无机氮。早期研究表明, 线蚓能够消耗大量有机物, 在其体内将有机氮转化为铵态氮排出体外(Laverack, 1963)。在丹麦石楠(*Alluna vulgaris*)荒原生态系统中, 优势线蚓物种*Cognettia sphagnetorum*每年可排泄产生约0.32 g的铵态氮(Maraldo et al., 2011)。van Vliet等(2004)进一步证实, 线蚓*Enchytraeus minutus*的存在显著提高了土壤中的无机氮含量, 显示出其在有机氮矿化和无机氮释放中的积极作用。Laurén等(2012)发现, 线蚓能刺激氮矿化, 促进铵态氮的释放, 尤其在新鲜凋落物层中表现明显。Kato等(2024)也发现在有机土壤中线蚓可促进绿豆(*Vigna radiata*)残体氮矿化, 这种促进作用存在一定延迟, 且可能受到线蚓死亡及其分解释放氮的影响。

线蚓对微生物群落的影响是其调节氮循环的重要间接机制。一方面, 线蚓取食土壤微生物, 改变微生物的数量和组成, 从而影响微生物对有机物质的分解和氮的转化(van Vliet et al., 1993; Cole et al., 2000; Osler & Sommerkorn, 2007)。另一方面, 线蚓的活动显著提高了土壤孔隙度和通气性, 改善了微生物的生存环境, 进而促进了氮循环(Cole et al., 2000)。另外, 土壤结构的改变还能增加氮的流动性, 影响土壤中的硝化作用(Williams & Griffiths, 1989), 并增加可溶性有机氮的淋溶与迁移, 改变氮在土壤中的赋存形态(Williams & Griffiths, 1989; Briones et al., 1998; van Vliet et al., 2004)。

线蚓对氮循环的影响在不同土壤质地、凋落物分布方式和环境条件下存在差异。van Vliet等(2004)指出, 在砂质黏壤土中, 当凋落物与土壤混合时, 线蚓促进氮矿化的作用更为显著; 而在砂壤土中, 凋落物覆盖于土表时, 线蚓对土壤无机氮释放的影响更大。此外, 温度、湿度等环境因素对线蚓的生物量和铵态氮含量也有显著影响。在丹麦石楠荒原, 线蚓的生物量和铵态氮含量在湿润凉爽的季节较高, 在干旱高温的季节则显著下降(Maraldo et al., 2011)。在Kato等(2024)的研究中发现, 在含绿豆残体的壤质有机土中线蚓种群增加, 并且在夏季有效积温条件下持续12周时显著促进氮矿化(提升23%), 无凋落物时线蚓死亡且无氮矿化促进作用; 而在春季有效积温条件下持续4周也无显著效应, 其促进的氮矿化部分来自自身尸骸分解。

综上所述, 线蚓通过其独特的生物扰动、摄食、排泄等活动, 深刻影响着土壤有机质的分解、碳固定、氮转化及微生物群落功能, 在维系生态系统碳、氮养分循环平衡中扮演着关键角色。然而, 当前对线蚓调控养分循环机制的理解仍存在一定局限。首先, 不同土壤环境、气候条件和生态系统类型下, 线蚓对碳与氮等养分循环的调控机制尚未完全明晰, 尤其在极端气候或特殊土壤条件下的作用机制亟待深入研究。其次, 线蚓与其他土壤生物之间(微生物、土壤动物等)复杂的相互作用关系(协同、竞争或捕食)及其对养分循环过程的调控效应, 目前的认知仍较为有限。此外, 线蚓在磷、硫等其他养分循环中的作用及其机制研究相对匮乏, 其影响程度与途径尚处于初步探索阶段。因此, 未来研究亟需整合先进的实验技术(如稳定性同位素示踪、高通量测序等)与长期定位生态监测, 在更广泛的生境背景下系统评估线蚓的生态功能。

2.3 线蚓与土壤食物网

线蚓与土壤微生物之间存在着复杂且紧密的相互作用关系, 这种关系对土壤生态系统的结构和功能有着深远影响(Setälä, 2002; Maraun et al., 2023)。从线蚓对土壤微生物群落的影响来看, 线蚓的摄食行为影响着微生物群落结构和组成。线蚓以多种土壤微生物为食, 包括细菌、真菌和放线菌等(Gajda et al., 2017)。由于线蚓在摄食时并非随机摄取, 而是对某些微生物种类具有一定的选择性偏好(Standen & Latter, 1977)。这种选择性摄食行为会导致被大量摄食的微生物种群数量减少, 而未被偏好的微生物种群相对得以保留或增长, 进而改变了土壤中微生物的种群分布格局。反过来, 土壤微生物对线蚓的生长和繁殖也有着重要作用。一些土壤微生物能够产生具有抗菌活性的物质, 如抗生素、细菌素等(Dózsa-Farkas, 1976; Krištůfek et al., 1999)。这些物质可以抑制线蚓体内有害微生物的生长和繁殖, 减少病原体对线蚓的侵害, 从而维持线蚓的健康状态(Standen & Latter, 1977)。例如, 某些微生物能够分泌特殊的酶, 帮助线蚓分解食物中难以消化的成分, 如纤维素和木质素等, 提高线蚓对食物的消化和吸收效率, 为线蚓提供更多的营养物质, 促进其生长和繁殖(Larsen et al., 2016)。

线蚓与其他土壤动物之间也存在着复杂的种间关系, 包括竞争和捕食等, 这些关系共同构成了土壤生态系统中复杂的食物网和生态网络。在资源有限的情况下, 线蚓会与其他土壤动物竞争食物和生存空间(Ponge, 2010)。线蚓与一些小型土壤动物, 如线虫、跳虫等, 可能会竞争土壤中的有机碎屑、微生物等食物资源。它们之间的竞争使得各自在获取食物的过程中面临着诸多挑战, 这种竞争不仅仅是简单的资源争夺, 还会对它们的种群动态产生深远影响(Kato et al., 2024)。研究发现, 线蚓与蚯蚓的关系以竞争为主, 二者因均以植物残体、腐殖质及土壤微生物为食, 存在资源竞争, 该研究对比了4种不同耕作、化肥投入及轮作方式的农田系统, 在0–14 cm土层分析蚯蚓、线蚓活动与土壤结构特征。结果表明, 传统深翻农田蚯蚓密度最高, 少耕农田蚯蚓密度最低, 线蚓活动规律与蚯蚓相反; 综合耕作模式下线蚓粪粒富集, 可在蚯蚓数量较低时促进土壤形成稳定结构与孔隙(Topoliantz et al., 2000)。线蚓的存在可能会改变蚯蚓的生存环境; 一方面, 线蚓在取食和活动过程中, 可能会消耗大量蚯蚓原本依赖的食物资源, 使得蚯蚓可获取的食物量减少(Topoliantz et al., 2000); 另一方面, 线蚓的活动还可能改变土壤的微环境(Haukka, 1987)。在这种竞争压力下, 蚯蚓的分布范围可能会缩小, 一些原本适宜蚯蚓生存的区域, 由于线蚓的竞争, 蚯蚓的数量会明显减少(图4)。这些竞争关系所带来的影响远不止于此, 它们会促使不同土壤动物种群数量和分布发生变化, 进而深刻影响着它们的生态位分化(Briones & Ineson, 2002)。这种生态位的分化对于维持土壤生态系统的平衡和稳定至关重要, 它使得不同的土壤动物能够在有限的资源条件下共同生存, 各自发挥独特的生态功能, 共同推动土壤生态系统的物质循环和能量流动。

线蚓与植物根系之间的关系同样密切且相互影响。线蚓的掘穴活动能够显著改善土壤的物理性质, 如增加土壤孔隙度、提高土壤通气性和透水性等(Didden, 1990; Tyler et al., 2001; Serbource et al., 2025)。这些改善为植物根系的生长提供了更为有利的环境条件, 使得根系能够更轻松地在土壤中伸展和扩展, 增强了根系对水分和养分的吸收能力



图4 吉林长白山森林生态系统国家野外科学观测研究站青杨林下井盖表面聚集的线蚓及周边环境中的蚯蚓。井盖表面可见大量线蚓聚集, 周边土壤及凋落物中则有大量蚯蚓活动, 清晰展现两类环带纲动物不同的生境分布特征。

Fig. 4 Enchytraeids aggregating on the surface of a manhole cover and earthworms in the surrounding environment under a *Populus cathayana* forest at the Jilin Changbai Mountain Forest Ecosystem National Field Observation and Research Station. Enchytraeids densely aggregated on the manhole cover surface, while numerous earthworms inhabit the adjacent soil and litter, presenting distinct the habitat preferences of these two clitellate groups.

(Brockmeyer et al., 1990)。此外, 线蚓排泄物中的营养元素也可能会被植物根系吸收利用, 从而促进植物的生长和发育。另一方面, 植物根系的活动与线蚓的分布和行为之间的关系仍不明确。植物根系在生长进程中会向周围土壤分泌包括糖类、氨基酸、有机酸等在内的多种有机物质, 这些有机物质作为土壤微生物重要的营养供给(Darrah, 1991), 从理论上推测, 或许能够吸引线蚓向根系附近聚集, 然而, 由于相关研究的局限性, 目前对于植物根系的这些分泌物究竟在多大程度上以及以何种确切机制影响线蚓的分布和行为, 尚未有明确且系统的结论, 仍有待后续更为深入和细致的研究去揭示。

3 结论与展望

本文系统阐述了线蚓生态学的研究进展。线蚓虽体型微小, 却在各类生态系统中广泛分布, 凭借特殊的生物学特性, 在土壤生态系统中发挥着不可替代的作用。全球已知线蚓科35属810余种, 但其分类体系仍存争议, 其分布涵盖多种生态环境, 不同地区的种类和数量受多种因素影响, 呈多样化格局。

在营养生态学领域, 线蚓具有独特的食物选择偏好和摄食行为, 能依据自身营养需求精准摄取食物, 并有效地吸收和转化营养物质。但受其复杂的摄食行为和消化过程的制约, 线蚓的营养级至今仍不明确。在生态功能层面, 线蚓通过掘穴、吞食和排泄等生命活动, 全方位改良土壤结构: 一方面增加孔隙度、改善通气透水性, 另一方面促进土壤颗粒混合和形成稳定团聚体, 为土壤中生物的生存和植物根系的生长创造了优良条件。同时, 线蚓作为关键的有机物分解者, 对土壤碳循环和氮循环具有重要影响。具体而言, 一方面, 它们通过自身取食、排泄等活动及对微生物群落、土壤结构的影响, 在不同生态系统和环境条件下以直接或间接方式促进土壤有机质分解、碳固定与转化、氮矿化及不同形态氮的迁移转化; 另一方面, 它们与其他土壤生物相互作用共同影响养分循环。此外, 线蚓与土壤微生物、植物根系及其他土壤动物之间存在着复杂多样的相互关系, 这些关系对于维持生态系统结构和功能的稳定意义重大。

尽管线蚓生态学研究已取得阶段性进展, 但由于研究技术局限、生态系统复杂性及线蚓自身生物学特性, 当前学界对线蚓的认知仍存在多维度空白, 未来需在基础研究和应用研究层面进行深入探索。

在基础研究层面: (1)种群生物学与生态学研究不深入。当前对线蚓种群数量变化的监测多集中于短期、局部生境(如农田、森林表层土壤), 缺乏长期定位观测数据, 无法明确线蚓种群年际波动规律、繁殖周期与环境因子(温度、湿度、土壤有机质含量)的定量关系; 同时, 对线蚓种群扩散能力、迁移路径及制约因素的研究不足, 难以解释其在不同生态系统间的分布差异, 例如为何部分线蚓种类可跨越地理屏障实现广泛分布, 而有些种类仅局限于特定生境。(2)群落生态学研究存在局限。线蚓群落的物种组成与结构受地理距离、环境异质性、生物相互作用等多因素影响, 但当前研究多侧重单一因子(如土壤pH、有机质)的相关性分析, 缺乏多因子耦合作用的量化研究, 无法明确不同因子对线蚓群落构建的相对重要性; 同时, 对线蚓群落的物种共存机制(如生态位分化、资源分配)研究不足, 例如同一生境中不同线蚓物种如何通过食物选择、空间利用避免竞争, 尚未有系统性结论。(3)群落功能与物种多样性关联薄弱。现有研究多关注线蚓群落的物种丰富度与多度, 对群落功能多样性的探索极少, 无法建立“物种多样性–功能多样性–生态系统功能”的关联框架; 例如, 线蚓群落物种组成的变化如何影响土壤团聚体形成效率、养分循环速率等关键生态过程, 尚未有明确的量化结果, 制约了对土壤生态系统功能稳定性的理解。(4)适应性进化与环境适应机制研究薄弱。针对线蚓如何适应多变环境、应对气候变化的研究较为匮乏。现有研究未明确线蚓适应极端生境(如干旱、高海拔、重金属污染)的特异性遗传机制, 缺乏遗传变异与环境因子(温度、湿度、土壤理化性质)的关联性分析; 同时, 对线蚓在气候变化背景下的进化潜力评估不足, 例如其种群遗传结构如何响应气候变暖, 能否通过表型可塑性或遗传分化维持种群存续, 尚未有系统性结论。

在应用研究层面: (1)土壤肥力调控相关研究不足。线蚓通过摄食、排泄等活动影响土壤肥力, 但当前研究多停留在定性描述层面, 缺乏定量分析与实际应用探索。一方面, 对线蚓排泄物改善土壤肥力的具体机制以及其对土壤微生物群落结构与功能的调控效应研究不深入, 尚未形成可指导农业生

产的量化参数; 另一方面, 在不同土壤类型(如红壤、黑土、盐碱土)中, 线蚓对土壤肥力的提升效果及适宜投放密度、种类选择等应用关键问题, 缺乏系统性试验数据, 导致线蚓在土壤肥力调控中的实际应用受限。(2)对人类干扰的响应机制研究不系统。人类活动(如农业耕作、城市化、重金属污染、气候变化)对线蚓的影响研究存在碎片化问题, 缺乏系统性与前瞻性。(3)农业干扰响应研究不足。虽已知耕作方式影响线蚓种群数量, 但关于线蚓对不同农业措施的长期响应机制研究缺失, 例如长期施用化肥是否会改变线蚓的营养偏好、农药残留对线蚓生理代谢的影响阈值等, 尚未明确; 同时, 线蚓在农业生态系统中与其他生物(如蚯蚓、作物根系)的相互作用如何响应农业干扰, 也未形成清晰认知。(4)环境胁迫响应研究局限。针对重金属、有机污染物等胁迫因子, 现有研究多关注线蚓的急性毒性效应, 对慢性毒性及抗性机制的研究不足; 而在气候变化背景下, 线蚓对温度升高、降水变化的响应规律, 及其通过改变土壤生态过程对气候变化的反馈作用尚未有系统性探索, 无法评估线蚓在气候变化下的生态风险与适应潜力。

针对上述空白与不足, 未来线蚓生态学研究需围绕以下四大核心方向开展系统性研究与探索: (1)推动分类标准化与遗传多样性研究。结合形态分类与分子生物学技术(如线粒体DNA条形码、基因组测序), 建立线蚓科标准化分类体系; 开展跨区域、多生态位线蚓的遗传多样性调查, 解析其演化历程与适应机制, 填补遗传层面的认知空白。(2)深化营养与生理生态机制研究。利用转录组学、代谢组学等先进技术, 解析线蚓消化酶基因的表达调控机制、不同生态位线蚓的能量分配与物质代谢策略; 开展极端环境下的生理应激试验, 明确线蚓的抗逆机制, 为解释其生态适应性提供生理遗传依据。(3)拓展群落生态学与生态功能研究。通过多因子控制试验与长期定位观测, 量化环境因子与生物相互作用对线蚓群落构建的影响; 深入探索线蚓在磷、硫等非碳氮养分循环中的作用, 完善土壤生态系统物质循环理论。(4)强化应用基础研究与实践转化。开展不同土壤类型、农业场景下的线蚓肥力调控试验, 明确适宜的应用参数; 系统研究线蚓对人类干扰(农业措施、污染、气候变化)的响应机制与抗性阈值, 建立线蚓生态风险评估体系, 推动线蚓在土壤修复、农业可持续发展中的实际应用, 实现理论研究与生产实践的结合。

参考文献

Ameloot N, Graber ER, Verheijen FGA, De Neve S (2013) Interactions between biochar stability and soil organisms: Review and research needs. European Journal of Soil Science, 64, 379–390.

Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. Nature, 515, 505–511.

Briones MJI (2014) Soil fauna and soil functions: A jigsaw puzzle. Frontiers in Environmental Science, 2, 7.

Briones MJI, Carreira J, Ineson P (1998) *Cognettia sphagnetorum* (Enchytraeidae) and nutrient cycling in organic soils: A microcosm experiment. Applied Soil Ecology, 9, 289–294.

Briones MJI, Ineson P (2002) Use of ^{14}C carbon dating to determine feeding behaviour of enchytraeids. Soil Biology and Biochemistry, 34, 881–884.

Brockmeyer V, Schmid R, Westheide W (1990) Quantitative investigations of the food of two terrestrial enchytraeid species (Oligochaeta). Pedobiologia, 34, 151–156.

Carrera N, Barreal ME, Rodeiro J, Briones MJI (2011) Interactive effects of temperature, soil moisture and enchytraeid activities on C losses from a peatland soil. Pedobiologia, 54, 291–299.

Chen JJ (2024) Integrative Taxonomy of Enchytraeidae (Annelida: Clitellata) from China. PhD dissertation, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [陈娟娟 (2024) 中国线蚓科(环节动物门: 环带纲)整合分类研究. 博士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉.]

Cole L, Bardgett RD, Ineson P (2000) Enchytraeid worms (Oligochaeta) enhance mineralization of carbon in organic upland soils. European Journal of Soil Science, 51, 185–192.

Coyle DR, Nagendra UJ, Taylor MK, Campbell JH, Cunard CE, Joslin AH, Mundepi A, Phillips CA, Callaham MA (2017) Soil fauna responses to natural disturbances, invasive species, and global climate change: Current state of the science and a call to action. Soil Biology and Biochemistry, 110, 116–133.

Crotty FV, Blackshaw RP, Murray PJ (2011) Tracking the flow of bacterially derived ^{13}C and ^{15}N through soil faunal feeding channels. Rapid Communications in Mass Spectrometry, 25, 1503–1513.

Darrah PR (1991) Models of the rhizosphere. I. Microbial population dynamics around a root releasing soluble and insoluble carbon. Plant and Soil, 133, 187–199.

Dash MC, Nanda B, Mishra PC (1981) Digestive enzymes in three species of Enchytraeidae (Oligochaeta). Oikos, 36,

316–318.

Didden WAM (1990) Involvement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in soil structure evolution in agricultural fields. Biology and Fertility of Soils, 9, 152–158.

Didden WAM (1993) Ecology of terrestrial Enchytraeidae. Pedobiologia, 37, 2–29.

Didden WAM, Marinissen JCY, Vreeken-Buijs MJ, Burgers SLGE, de Fluiter R, Geurs M, Brussaard L (1994) Soil meso- and macrofauna in two agricultural systems: Factors affecting population dynamics and evaluation of their role in carbon and nitrogen dynamics. Agriculture, Ecosystems & Environment, 51, 171–186.

Dózsa-Farkas K (1976) Über die Nahrungswahl zweier Enchytraeiden-Arten (Oligochaeta: Enchytraeidae). Pedobiologia, 16, 57–69.

Dózsa-Farkas K (1991) Neue EnchytraeidenArt aus tieferen Bodenschichten eines Hainbuchen–Eichenwaldes in Ungarn (Oligochaeta, Enchytraeidae). Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 37, 21–25.

Erséus C, Rota E, Matamoros L, De Wit P (2010) Molecular phylogeny of Enchytraeidae (Annelida, Clitellata). Molecular Phylogenetics and Evolution, 57, 849–858.

Gajda Ł, Daszkowska-Golec A, Świątek P (2024) Discovery and characterization of the α-amylases cDNAs from *Enchytraeus albidus* shed light on the evolution of "*Enchytraeus-Eisenia* type" Amy homologs in Annelida. Biochimie, 221, 38–59.

Gajda Ł, Gorgoń S, Urbisz AZ (2017) Food preferences of enchytraeids. Pedobiologia, 63, 19–36.

Gelder SR (1984) Diet and histophysiology of the alimentary canal of *Lumbricillus lineatus* (Oligochaeta, Enchytraeidae). Hydrobiologia, 115, 71–81.

Giere O, Hauschildt D (1979) Experimental studies on the life cycle and production of the littoral oligochaete *Lumbricillus lineatus*, and its response to oil pollution. In: Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals (eds Naylor E, Hartnall RG), pp. 113–122. Elsevier, Oxford.

Hartzell S (2005) Calculation of broadband time histories of ground motion, Part II: Kinematic and dynamic modeling using theoretical Green's functions and comparison with the 1994 Northridge earthquake. Bulletin of the Seismological Society of America, 95, 614–645.

Haukka JK (1987) Growth and survival of *Eisenia fetida* (Sav.) (Oligochaeta: Lumbricidae) in relation to remperature, moisture and presence of *Enchytraeus albidus* (Henle) (Enchytraeidae). Biology and Fertility of Soils, 3, 99–102.

Jaffee BA, Santos PF, Muldoon AE (1997) Suppression of nematophagous fungi by enchytraeid worms: A field exclosure experiment. Oecologia, 112, 412–423.

John K, Degtyarev M, Gorbunova A, Korobushkin D, Knöss H, Wolters V, Zaitsev AS (2019) Enchytraeids simultaneously stimulate rice straw degradation and mitigate CO_2 release in a paddy soil. Soil Biology and Biochemistry, 131, 191–194.

Kato R, Ritz K, Toyota K (2024) Enchytraeid-stimulation of nitrogen mineralization from green plant residues in an organic soil. Pedobiologia, 104, 150957.

Korobushkin DI, Guseva PA, Gongalsky KB, Saifutdinov RA, Zaitsev AS, Degtyarev MI (2024) Are there different trophic niches of enchytraeids? A stable isotopic ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) evidence. Soil Biology and Biochemistry, 194, 109422.

Krištůfek V, Fischer S, Bührmann J (1999) *In situ* monitoring of chitin degradation by *Streptomyces lividans* pCHIO12 within *Enchytraeus crypticus* (Oligochaeta) feeding on *Aspergillus proliferans*. FEMS Microbiology Ecology, 28, 41–48.

Lagerlof J, Andren O, Paustian K (1989) Dynamics and contribution to carbon flows of Enchytraeidae (Oligochaeta) under four cropping systems. Journal of Applied Ecology, 26, 183–199.

Larsen T, Pollierer MM, Holmstrup M, D'Annibale A, Maraldo K, Andersen N, Eriksen J (2016) Substantial nutritional contribution of bacterial amino acids to earthworms and enchytraeids: A case study from organic grasslands. Soil Biology and Biochemistry, 99, 21–27.

Latter PM, Howson G (1978) Studies on the microfauna of blanket bog with particular reference to Enchytraeidae. Journal of Animal Ecology, 47, 425–448.

Laurén A, Lappalainen M, Saari P, Kukkonen JVK, Koivusalo H, Piirainen S, Setälä H, Sarjala T, Bylund D, Heinonen J, Nieminen M, Palviainen M, Launiainen S, Finér L (2012) Nitrogen and carbon dynamics and the role of enchytraeid worms in decomposition of L, F and H layers of boreal mor. Water, Air, & Soil Pollution, 223, 3701–3719.

Laverack MS (1963) The Physiology of Earthworms. Pergamon, Oxford.

Maraldo K, Christensen B, Holmstrup M (2011) The excretion of ammonium by enchytraeids (*Cognettia sphagnetorum*). Soil Biology and Biochemistry, 43, 991–996.

Maraun M, Thomas T, Fast E, Treibert N, Caruso T, Schaefer I, Lu JZ, Scheu S (2023) New perspectives on soil animal trophic ecology through the lens of C and N stable isotope ratios of oribatid mites. Soil Biology and Biochemistry, 177, 108890.

Marinissen JCY, Didden WAM (1997) Influence of the Enchytraeid worm *Buchholzia appendiculata* on aggregate formation and organic matter decomposition. Soil Biology and Biochemistry, 29, 387–390.

Martin A, Marinissen JCY (1993) Biological and physico-chemical processes in excrements of soil animals. Geoderma, 56, 331–347.

Nagy H, Dózsa-Farkas K, Felföldi T (2023) New insights into the *Enchytraeus albidus* complex (Annelida, Enchytraeidae), with the description of three new species from seashores in Italy and Croatia. European Journal of Taxonomy, 870, 1–24.

O'Connor FB (1967) The Enchytraeidae. In: Soil Biology (eds

Burgess A, Raw F), pp. 213–257. Academic Press, London.
Osler GHR, Sommerkorn M (2007) Toward a complete soil C and N cycle: Incorporating the soil fauna. Ecology, 88, 1611–1621.
Pélosi C, Thiel P, Bart S, Amossé J (2021) The contributions of enchytraeids and earthworms to the soil mineralization process in soils with fungicide. Ecotoxicology, 30, 1910–1921.
Pélosi C, Römbke J (2016) Are Enchytraeidae (Oligochaeta, Annelida) good indicators of agricultural management practices? Soil Biology and Biochemistry, 100, 255–263.
Poinar G Jr, Lambert JB, Wu YY (2007) Araucarian source of fossiliferous Burmese amber: Spectroscopic and anatomical evidence. Journal of the Botanical Research Institute of Texas, 1, 449–455.
Ponge JF (1991) Food resources and diets of soil animals in a small area of Scots pine litter. Geoderma, 49, 33–62.
Ponge, JF (2010) The Soil under the Microscope: The Optical Examination of a Small Area of Scots Pine Litter (*Pinus sylvestris* L.). PhD dissertation, Éditions Universitaires Européennes, Saarbrücken.
Potapov AM, Beaulieu F, Birkhofer K, Bluhm SL, Degtyarev MI, Devetter M, Goncharov AA, Gongalsky KB, Klarner B, Korobushkin DI, Liebke DF, Maraun M, Mc Donnell RJ, Pollierer MM, Schaefer I, Shrubovych J, Semenyuk II, Sendra A, Tuma JR, Tůmová M, Vassilieva AB, Chen TW, Geisen S, Schmidt O, Tiunov AV, Scheu S (2022) Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates. Biological Reviews, 97, 1057–1117.
Prantoni AL, De Wit P, Erséus C (2016) First reports of *Grania* (Clitellata: Enchytraeidae) from Africa and South America: Molecular phylogeny and descriptions of nine new species. Zoological Journal of the Linnean Society, 176, 485–510.
Prendergast-Miller M, Cole L, Standen V, Rees R, Parker J, Leith I, Sheppard L (2008) Are enchytraeid worms (Oligochaeta) sensitive indicators of ammonia-N impacts on an ombrotrophic bog? European Journal of Soil Biology, 44, 101–108.
Sandor M, Schrader S (2012) Interaction of earthworms and enchytraeids in organically amended soil. North-western Journal of Zoology, 8, 46–56
Schmelz RM (2003) Taxonomy of Fridericia (Oligochaeta, Enchytraeidae) Revision of Species with Morphological and Biochemical Methods. Naturwissenschaftlicher Verein in Hamburg, Hamburg.
Schmelz RM, Collado R (2013) Enchytraeidae (Oligochaeta, Annelida) from a field site in Portugal, with the description of five new species and a redescription of *Enchylea heteroducta* Nielsen & Christensen, 1963. Zootaxa, 3647, 307–328.
Schmidt O, Curry JP, Dyckmans J, Rota E, Scrimgeour CM (2004) Dual stable isotope analysis ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) of soil invertebrates and their food sources. Pedobiologia, 48, 171–180.
Schrader S, Seibel C (2001) Impact of cultivation management in an agroecosystem on hot spot effects of earthworm middens. European Journal of Soil Biology, 37, 309–313.
Serbource C, Sammartino S, Cornu S, Papillon J, Adrien J, Pélosi C (2025) Enchytraeids: Small but important ecosystem engineers. Geoderma, 453, 117150.
Setälä H (2002) Sensitivity of ecosystem functioning to changes in trophic structure, functional group composition and species diversity in belowground food webs. Ecological Research, 17, 207–215.
Standen V, Latter PM (1977) Distribution of a population of *Cognettia sphagnetorum* (Enchytraeidae) in relation to microhabitats in a blanket bog. Journal of Animal Ecology, 46, 213–229.
Šustr V, Chalupský J (1996) Activity of digestive enzymes in two species of potworms (Oligochaeta, Enchytraeidae). Pedobiologia, 40, 255–259.
Šustr V, Chalupský J, Krištůfek V (1997) Effects of artificial acidification and liming on the activity of digestive enzymes in *Cognettia sphagnetorum* (Vejdovský, 1878) (Annelida, Enchytraeidae). Biology and Fertility of Soils, 24, 227–230.
Topoliantz S, Ponge JF, Viaux P (2000) Earthworm and enchytraeid activity under different arable farming systems, as exemplified by biogenic structures. Plant and Soil, 225, 39–51.
Toutain F, Villemin G, Albrecht A, Reisinger O (1982) Etude ultrastructurale des *Processus* de biodegradation. II. Modèle Enchytraeicles-Litière de feuillus. Pedobiologia, 23, 145–156.
Tyler AN, Carter S, Davidson DA, Long DJ, Tipping R (2001) The extent and significance of bioturbation on ^{137}Cs distributions in upland soils. Catena, 43, 81–99.
Urbášek F, Chalupský J (1992) Effects of artificial acidification and liming on biomass and on the activity of digestive enzymes in Enchytraeidae (Oligochaeta): Results of an ongoing study. Biology and Fertility of Soils, 14, 67–70.
van Vliet PCJ, Beare MH, Coleman DC, Hendrix PF (2004) Effects of enchytraeids (Annelida: Oligochaeta) on soil carbon and nitrogen dynamics in laboratory incubations. Applied Soil Ecology, 25, 147–160.
van Vliet PCJ, West LT, Hendrix PF, Coleman DC (1993) The influence of Enchytraeidae (Oligochaeta) on the soil porosity of small microcosms. Geoderma, 56, 287–299.
Williams BL, Griffiths BS (1989) Enhanced nutrient mineralization and leaching from decomposing Sitka spruce litter by enchytraeid worms. Soil Biology and Biochemistry, 21, 183–188.
Wolters V (1988) Effects of *Mesenchytraeus glandulosus* (Oligochaeta, Enchytraeidae) on decomposition processes. Pedobiologia, 32, 387–398.

(责任编委: 吴纪华　责任编辑: 周玉荣)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (4): 25334, pages 1–12
doi: 10.17520/biods.2025334
cstr: 32101.14.biods.2025334

•综述•

植物–根际微生物互作及对昆虫胁迫的响应

张晋越[1], 卞宝乐[1], 唐泰然[1], 农文豪[1], 朱书峰[1], 卢新民[1,2,3*]

1. 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070; 2. 湖北洪山实验室, 武汉 430070; 3. 华中农业大学农业微生物资源发掘与利用全国重点实验室, 武汉 430070

摘要: 根际微生物被认为是植物的“第二基因组”, 在塑造物种间互作、维持生物多样性以及生态系统功能等方面均发挥重要作用。过去30年中, 伴随分子生物学技术(如高通量测序)的快速发展, 植物和根际微生物间互作逐渐成为生态学领域的一个研究热点, 并取得了丰硕成果。相关成果深化了人们对生物多样性维持和外来物种入侵等生态过程的理解, 为生态系统功能和服务等提供了新思路。目前, 对于多物种共存及时空动态背景下的植物–根际微生物互作, 以及昆虫胁迫对两者互作的影响, 相关综述与研究严重不足。为提高人们对植物–根际微生物互作如何响应昆虫胁迫的预测能力, 本文综述了植物–根际微生物互作路径、时空变化规律及其环境驱动机制, 以及两者互作从个体到群落尺度对昆虫胁迫的响应机制及其生态效应。在此基础上, 讨论了当下本领域研究的不足和潜在的研究方向, 以期推动本领域的发展。

关键词: 植物–微生物互作; 植物–土壤反馈; 时间动态; 空间异质性; 昆虫取食; 多因子互作

张晋越, 卞宝乐, 唐泰然, 农文豪, 朱书峰, 卢新民 (2026) 植物–根际微生物互作及对昆虫胁迫的响应. 生物多样性, 34, 25334. doi: 10.17520/biods.2025334; cstr: 32101.14.biods.2025334.

Zhang JY, Bian BL, Tang TR, Nong WH, Zhu SF, Lu XM (2026) Plant–rhizosphere microbe interaction and its response to herbivory: A review. Biodiversity Science, 34, 25334. doi: 10.17520/biods.2025334; cstr: 32101.14.biods.2025334.

Plant–rhizosphere microbe interaction and its response to herbivory: A review

Jinyue Zhang[1], Baole Bian[1], Tairan Tang[1], Wenhao Nong[1], Shufeng Zhu[1], Xinmin Lu[1,2,3*]

1 *College of Plant Sciences and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China*
2 *Hubei Hongshan Laboratory, Wuhan 430070, China*
3 *National Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China*

ABSTRACT

Background & Aim: Soil microbes inhabiting plant rhizospheres, known as the “second genome” of plants, play a pivotal role in shaping interspecific interactions, maintaining biodiversity, ecosystem functions, and sustainable agriculture. Owing to the rapid development of molecular techniques such as high-throughput DNA sequencing, plant–rhizosphere microbe interactions have become a hot topic in ecology and have yielded substantial achievements in the past three decades. These achievements profoundly advanced our understandings of alien species invasion and biodiversity maintenance, and provided new avenues to improve agricultural productivity and crop quality. However, current research on plant–rhizosphere microbe interactions, specifically those encompassing multi-species coexistence and spatiotemporal dynamics, remains relatively scarce.

Progress: To improve our ability to predict how plant–rhizosphere microbe interactions respond to insect herbivory, we synthesize current understanding on plant–rhizosphere microbe interaction mechanisms, spatiotemporal variation and the underlying environmental drivers, as well as responses of the mechanisms and their ecological effects of both entities and their interactions to insect herbivory, spanning from the individual to the community level.

Perspectives: We outlined some key limitations in current plant–rhizosphere microbe interaction studies and proposed some future directions, aiming to promote the development of relevant studies.

收稿日期 Received: 2025-08-20; 接受日期 Accepted: 2026-01-26
基金项目: 国家自然科学基金(32371749)和国家级大学生创新创业训练计划项目(202510504001) Support by the National Natural Science Foundation of China (32371749), and the National Innovation and Entrepreneurship Training Program for Undergraduate (202510504001)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lxm3412@mail.hzau.edu.cn

Key words: plant–microbe interaction; plant–soil feedback; temporal dynamics; spatial heterogeneity; insect herbivory; multi-factor interaction

土壤是全球生物多样性最高的生境之一。Anthony等(2023)通过文献检索整合Google Scholar生物多样性数据发现土壤中栖息着全球约59%的生物物种。土壤生物包括细菌、真菌、放线菌、线虫、原生动物、节肢动物等, 它们在地球化学循环(如凋落物分解)、植物物种共存、外来植物入侵、地上动植物多样性维持、缓解气候变化效应等方面均发挥着重要作用, 是生态系统功能维系和农业可持续发展的重要物质基础(Bardgett & van der Putten, 2014; Crowther et al., 2019)。长期以来, 土壤生物(尤其是微生物)被作为“黑箱”开展研究。过去30年中, 分子生物学技术(如高通量测序、宏基因组等)的快速发展极大推动了土壤微生物相关研究(图1)。

大量土壤微生物聚集于植物根际(植物根系与土壤交互作用界面), 与植物形成紧密的互作。一方面, 植物通过光合产物(以根系分泌物形式释放)及凋落物分解向土壤输入化学物质, 从而影响土壤根际微生物(Zhalnina et al., 2018; He et al., 2023)。研究表明, 植物约40%的光合产物以根系分泌物形式释放至土壤, 并以信号和营养双重身份调控根际微生物组(Fan et al., 2025)。不同物种或基因型个体释放到土壤的物质组成和含量存在显著差异, 因此对根际微生物产生不同的选择作用(Martín-Robles et al., 2018; Yue et al., 2023)。另一方面, 根际微生物直接或间接(如改变植物与昆虫互作)影响发生于相同土壤的同种或异种植株个体, 调控植物种间互作及其对生物和非生物环境变化的响应和适应(van der Putten et al., 2013; Gao et al., 2023)。

然而, 目前对于多物种共存及时空动态背景下的植物–根际微生物互作, 以及前者对昆虫胁迫的

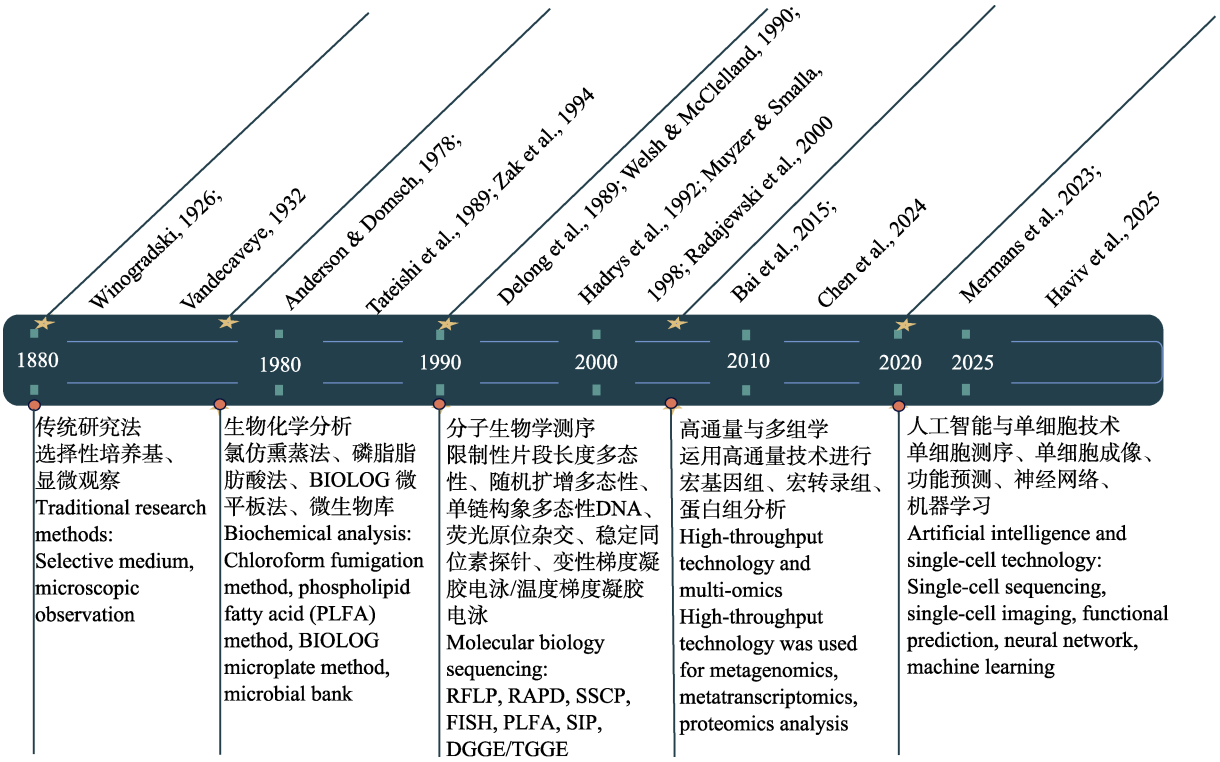


图1　1880–2025年植物–根际微生物研究技术发展历程

Fig. 1　The development course of plant–rhizosphere microbe research technologies from 1880 to 2025. RFLP, Restriction fragment length polymorphism; RAPD, Random amplified polymorphic DNA; SSCP, Single-strand conformation polymorphism; FISH, Fluorescence *in situ* hybridization; SIP, Stable isotope probing; DGGE/TGGE, Denaturing gradient gel electrophoresis/temperature gradient gel electrophoresis.

响应, 相关综述与研究严重缺乏。为提高人们预测植物–根际微生物互作如何响应昆虫胁迫的能力, 以下将从植物–根际微生物互作路径、时空变化规律及其环境驱动机制, 以及两者互作从个体到群落水平对昆虫胁迫的响应机制及其生态效应等几个方面展开论述。

1 植物–根际微生物互作路径和机制

1.1 根际微生物调控植物适应性的路径和机制

根际微生物能够直接抑制或提高植物适应性。根据对植物适应性的影响, 根际微生物可分为3类: 致病微生物(包括植物病原真菌和细菌)、共生微生物(包括丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)、外生菌根真菌(ectomycorrhizal fungi, EMF)和植物促生细菌(plant growth-promoting bacteria, PGPB))以及腐生微生物(Chen L et al., 2019; Tedersoo et al., 2020; Delaux & Schornack, 2021)。

1.1.1 根际微生物对寄主植物适应性的直接调控

一些致病微生物与寄主植物形成高度专一的互作关系(如专一性致病微生物), 而另一些则可侵染来自多个科或属的植物(如广谱致病微生物), 直接降低寄主植物的适合度(如生物量和种子产量)。例如, 尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)含有一种24 kDa蛋白质, 该蛋白能特异性诱导古柯科、伞形科等多种双子叶植物产生乙烯并坏死(Bailey, 1995)。Wang等(2023)整合田间多样性控制实验和温室实验开展研究, 发现单作模式会积累大量专一性致病微生物, 降低植物群落整体生产力; 多物种混作则可稀释病菌, 提高植物群落生产力。

共生微生物能够显著提高植物适应性。如在氮素匮乏条件下, 固氮细菌与豆科植物通过特异性识别(类黄酮-Nod因子信号交换)建立共生关系, 形成特化的根瘤器官(Fisher & Long, 1992)。固氮细菌在植物提供的微氧环境中表达固氮酶基因, 将大气中的氮元素高效转化为植物可利用的氨态氮, 提高豆科植物氮素获取和利用效率, 提升其种子产量与品质(Agron et al., 1993; Jiang et al., 2021)。水稻(*Oryza sativa*)根系微小杆菌属(*Exiguobacterium*)通过产生环二肽cyclo (Leu-Pro)激活水稻独脚金内酯信号通路来抑制水稻分蘖, *Roseateles*则通过抑制该信号通路而促进分蘖(Zhang et al., 2025)。

近年一些研究发现长期环境胁迫(如干旱或低温)下, 植物根际选择性聚集特定类群微生物(如丛枝菌根真菌), 后者显著提高植株对这种胁迫的耐受能力, 为气候变化背景下保护物种多样性提供了新思路(Lau & Lennon, 2012; Allsup et al., 2023)。如Allsup等(2023)开展了野外和温室控制实验, 研究发现接种来自寒冷地区的土壤微生物群落可显著提高木本植物幼苗在寒冷胁迫下的存活率。Lau和Lennon (2012)通过多代控水实验证明, 干旱适应的根际微生物群落能显著增强植物在干旱胁迫下的适合度。

1.1.2 根际微生物对植物适应性的间接调控

根际微生物还能够间接影响植物生长。首先, 一些微生物能够改变土壤中营养元素的存在形态, 提高资源可获得效率。例如苜蓿(*Medicago sativa*)根际微生物肠杆菌属(*Enterobacter*)通过分泌有机酸(如柠檬酸、草酸)和磷酸酶将难溶性无机磷转化为可溶性磷酸盐, 提升植物磷吸收效率(Toro et al., 1998)。假单胞菌(*Pseudomona*)能够分泌铁载体绿脓菌素(pyoverdine)螯合土壤中难溶性三价铁, 提高花生(*Arachis hypogaea*)对铁元素的吸收效率(Wang et al., 2024)。其次, 一些根际微生物能够通过改善土壤微环境, 缓解非生物胁迫对植物的不利影响。例如, 根内球囊霉(*Glomus intraradices*)的外生菌丝通过提高根际土壤pH值, 有效降低了镉的生物有效性和毒性, 缓解了重金属对植物的胁迫(Janoušková & Pavlíková, 2010)。丛枝菌根真菌分泌的球囊霉素能显著改善土壤团聚体稳定性、增强水分和空气的调控能力(Wright & Upadhyaya, 1998)。最后, 一些微生物通过促进或抑制其他微生物或多级营养关系(如植物–昆虫互作)间接影响植物适应性。如假单胞菌属(*Pseudomonas*)通过非核糖体肽合成酶(non-ribosomal peptide synthetase, NRPS)基因簇(thaAB和thaC1C2D)合成氯代脂肽(chlorinated lipopeptide), 直接抑制土传病原真菌*Rhizoctonia solani* (Mendes et al., 2011)。马铃薯(*Solanum tuberosum*)根际微生物组能够调节拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)叶片中的氨基酸和酚类代谢物含量和组成, 从而降低粉斑夜蛾(*Trichoplusia ni*)幼虫对其叶片的危害(Badri et al., 2013)。Guo等(2025)发现高密度种植时, 玉米(*Zea mays*)植株通过

释放芳樟醇, 诱导邻近植株根系分泌苯并噁嗪类化合物(Benzoxazines, BXs)以重塑植株根际微生物群落, 从而显著提高植株的抗虫性。

1.2 寄主植物对根际微生物的调控路径及机制

1.2.1 根际分泌物调控

一方面, 植物根系组成型分泌物(包括糖、氨基酸、有机酸、酚类和次生代谢物等)可以促进部分根际微生物种群增长, 而抑制另一部分根际微生物种群增长, 或者改变微生物种间竞争关系, 从而调控根际微生物群落结构。如禾本科(如玉米)植物根际分泌的BXs一方面为嗜甲基菌科等有益菌群提供碳源、促进其种群增长; 另一方面, BXs及其降解产物可通过调控植物次生代谢物(如类黄酮合成), 间接抑制黄单胞菌科和柱孢斜霉菌(*Slopeiomyces cylindrosporus*)等病原微生物(Cotton et al., 2019)。Yue等(2023)研究发现, 野生小麦(*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*)根际分泌物富含芹菜苷而驯化小麦(*Triticum turgidum* ssp. *dicoccon*)根际分泌物富含苹果酸, 且两者根际微生物组成存在显著差异。进一步分析发现两种植物根际微生物组成与根际分泌物组成显著相关, 表明根际分泌物在这两种植物根际微生物构建过程中可能发挥重要作用。

另一方面, 植物免疫反应介导的诱导型分泌物会定向筛选和清除特定根际微生物。“呼救假说”(cry-for-help hypothesis)认为, 植物遭受病原菌入侵时会激活植物免疫信号通路和代谢重编程, 改变根系分泌物谱, 从而主动“招募”或富集兼具促生与拮抗功能的有益微生物(Rudrappa et al., 2008)。例如, 通过利用致病性较弱或丧失的*Pseudomonas syringae*菌株以不同程度激活模式触发免疫(pattern-triggered immunity, PTI)和效应子触发免疫(effector-triggered immunity, ETI), 植物可改变根分泌物(如降低肉豆蔻酸/肉豆酸等长链有机酸), 富集沃斯氏菌属(*Devosia*)细菌, 后者可显著提高宿主发芽率、生物量、抗病性等(Liu et al., 2024)。这种精准调控根际微生物的能力依赖于植物膜表面的模式识别受体(pattern-recognition receptor, PRR)、细胞内核苷酸结合富亮氨酸重复受体(nucleotide-binding leucine-rich repeat receptor, NLR)介导的效应子触发免疫(ETI)及两者互作, 识别微生物相关分子模式(microbe-associated molecular patterns, MAMPs), 诱导模式触发免疫(Trdá et al., 2014; Ngou et al., 2021; Tian et al., 2021)。例如, 葡萄(*Vitis vinifera*)藤根系的鞭毛蛋白受体VvFLS2 (一种PRR)可差异性识别不同细菌来源的flg22 (一种MAMP): 来自有益内生菌伯克霍尔德菌(*Burkholderia phytofirmans*)的flg22仅引发短暂的弱防御反应, 而来自致病细菌的flg22则触发强烈的免疫响应, 这为植物保留有益菌同时抑制病原菌提供了分子基础(Trdá et al., 2014)。

1.2.2 根系结构与分泌物交互作用于根际微生物空间结构

植物生长过程中, 根系沿着土壤垂直剖面不断向下生长, 且根际分泌物含量和组成随根系深入而改变, 塑造了微生物组多样性的分层特征。如黄土高原刺槐(*Robinia pseudoacacia*)根际土壤性质在垂直方向上表现出明显的分层规律, 在浅层(0–80 cm), 有机质和硝态氮含量随深度增加而显著降低, 至深层(100–300 cm)则趋于稳定; 速效钾含量在浅层递减, 在深层反而增加; pH在浅层随深度增加而升高, 在深层则略有下降。这种养分与酸碱环境的垂直梯度塑造了微生物多样性的分层格局, 细菌和真菌的α多样性在浅层随深度增加而显著降低, 古菌的α多样性则显著升高(Jiao et al., 2018)。此外, 植物根系形态特征变化(比如特征根长)也会影响根际微生物的多样性及分布。如Nunez-Mir和McCary (2024)基于全美632个样方涉及693种本土植物和94种外来植物的调查发现: 相对于本土植物, 外来植物特征根长较大而根密度较小。因此, 外来植物入侵显著改变了入侵植物群落根系的形态特征, 该形态特征的改变可能是导致被入侵植物群落根际微生物组成均质化的一个重要原因。

1.2.3 根系挥发物调控

一方面, 植物释放根系挥发物调控根际微生物生长代谢。例如, 植物根系释放的挥发性茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)能够作为信号分子, 触发根际及更远端微生物代谢重编码, 由浮游状态转变为生物膜状态, 使其具有更强的环境适应性和功能协同性(Kulkarni et al., 2024)。

另一方面, 根际挥发物能将更远端土壤微生物富集至根际。例如, Schulz-Bohm等(2018)利用定制化嗅觉计模拟土壤环境发现, 沙生薹草(*Carex arenaria*)根系释放的挥发性有机化合物能够吸引12 cm外、处

于“本体土壤”中的细菌向根际迁移。当植物遭受秆镰刀菌(*Fusarium culmorum*)侵染后, 其根系挥发性物质(volatile organic compounds, VOCs)组成发生显著改变, 并特异性地吸引诸如胶质菌属(*Collimonas*)等具有抗真菌活性的有益细菌。

2 植物–根际微生物的互作特点

2.1 植物–根际微生物互作具有物种或基因型特异性

植物–根际微生物互作存在以下典型特征。首先, 同一物种不同基因型或不同物种的根际微生物多样性或组成存在显著差异。如Pérez-Jaramillo等(2017)发现野生与驯化菜豆(*Phaseolus vulgaris*)种质间遗传差异导致根际细菌群落组成存在差异。通常, 系统发育距离较近的物种间根际微生物组成相似性高于远缘物种间根际微生物组成相似性。如对30种被子植物(约1.4亿年前开始分化)的根际微生物进行分析表明, 根际微生物群落组成的相似度与植物种间系统发育距离显著正相关(Fitzpatrick et al., 2018)。这可能是不同物种或不同基因型个体的一些生物学特性(如根系表面积和特征根长等)和根系分泌物组成和含量差异导致的(Wilschut et al., 2019; Spitzer et al., 2022)。

其次, 相同根际微生物对不同基因型或不同物种个体适合度的影响存在差异。其原因可能归结于: (1)植物–根际微生物前期互作历史存在差异。通常植物生长过程中逐渐聚集专一性致病微生物(负密度制约效应), 抑制后期发生于相同土壤中同种个体的生长(Janzen, 1970); (2)不同物种或基因型个体对相同致病微生物的抗性或耐受能力存在差异, 或与相同共生微生物的共生效率存在差异。如科罗拉多果松(*Pinus edulis*)有耐旱和非耐旱两种基因型, 耐旱基因型植株可共生外生菌根真菌, 能显著提高相同基因型个体的耐旱性, 而对非耐旱型个体耐旱性无显著影响(Gehring et al., 2017)。

2.2 植物–根际微生物互作随时间动态变化

植物和根际微生物互作是动态变化的。首先, 不同生长发育阶段, 植物根际分泌物组成与根际微生物群落存在显著差异。如Zhalnina等(2018)发现裂稃燕麦(*Avena barbata*)根系分泌物组成随生育期发生显著变化, 在幼苗期主要分泌蔗糖和高丝氨酸。进入营养生长期后, 其根系分泌物中的芳香酸类物质(如肉桂酸、水杨酸)含量显著增加, 并选择性富集了携带有机酸转运蛋白基因的α-变形菌门(α-Proteobacteria)细菌。而在衰老期, 甜菜碱类物质的激增则抑制了放线菌门的生长。这种植物分泌物动态变化与微生物底物摄取偏好促成代谢同步化(metabolic synchronization), 可能是根际微生物群落组装的核心机制。其次, 随个体逐渐增大, 植物对周边微环境的影响逐渐增强。具体表现为: (1)根系分泌物释放量随根际扩张而显著提高(Bardgett et al., 2014); (2)根系分泌物能够持续改变土壤微团聚体的大小、分布、稳定性、吸附性能及亲水性等物理性质, 影响微生物定殖和生长(Young & Crawford, 2004; Galloway et al., 2018)。最后, 随个体生长, 植物个体资源分配策略不断变化。如Ochoa-López等(2020)发现*Turnera velutina*幼苗中氢氰酸(HCN)含量较高, 降低了专食性草食动物危害。在繁殖期, 植物通过物理防御(如提高毛状体密度)和提高花外蜜糖含量协同防御植食性昆虫。但目前植物–土壤互作的研究多数局限于短期实验(如若干个月到1个生长季), 对自然条件下植物–土壤互作如何动态变化尚缺乏了解。近期Chen等(2025)通过沿约1,500 m海拔梯度的18个样点连续监测发现, 随海拔梯度改变, 车前(*Plantago asiatica*)、白车轴草(*Trifolium repens*)和黄毛草莓(*Fragaria nilgerrensis*)的根际细菌丰富度和组成均表现出明显的季节性变化。

2.3 植物–根际微生物互作具有空间异质性

植物和微生物互作存在空间异质性特点。首先, 不同地域土壤植物根际微生物丰富度和组成存在显著差异。如全球范围内土壤真菌多样性随纬度升高呈指数递减, 而土壤细菌多样性在中纬度温带区域最高(Tedersoo et al., 2014; Bahram et al., 2018)。由于根际微生物扩散能力较低, 通常随地理距离增加不同地点间根际微生物组成差异逐渐增大。如Green等(2004)发现在多石高地、沙丘、沙平原和石质丘陵4种不同土地利用类型中, 真菌群落相似性与地理距离都呈显著负相关。大尺度范围, 气候(如温度和湿度)和土壤理化性质(如pH和元素含量等)等非生物因子是调控根际微生物多样性和组成的关键作用因子。因此, 来自不同地域根际微生物对相同物种的影响存在显著差异。Allsup等(2023)发现接种来自寒冷地区的土壤能够提高植株对低温胁

迫的耐受能力, 且低温抗性与接种土壤真菌丰度负相关; 接种干旱地区的土壤能够提高植株对干旱胁迫的耐受能力, 干旱抗性则与土壤中丛枝菌根真菌多样性呈正相关。其次, 在长期协同进化过程中, 同域发生的植物与根际微生物形成紧密的互作关系(即local adaptation)。通常表现为: 与来自其他地域根际微生物比较, 来自同一地域根际微生物能够显著抑制或促进植物生长, 或者提高植物应对环境胁迫的能力。例如相对于原产地土壤, 入侵地土壤对斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)的抑制作用较低(Callaway et al., 2004a, b)。此外, Lu等(2018)发现, 与灭菌土壤比较, 同种个体根际微生物群落显著降低本土植物莲子草(*Alternanthera sessilis*)的适合度(包括生物量与种子产量), 且抑制作用的强度随土壤采样地纬度降低而增强。但同种个体根际微生物对入侵植物喜旱莲子草(*A. philoxeroides*)的生长却无显著抑制作用。

总体而言, 植物–根际微生物互作存在种间或种内差异, 且具有时空变化规律。然而, 现有的土壤反馈作用侧重探讨单一地点、单一时间植物–土壤互作种间差异及其环境驱动机制和生态学效应, 导致植物–根际微生物互作种内差异时空动态变化规律及其生态效应目前尚缺乏探讨。未来研究应突破“单一物种–单一环境–单一时间点”的传统范式, 转向多基因型/物种–环境梯度–长时间序列的研究, 深入阐明植物–根际微生物互作时空变化格局、环境驱动机制和生态效应, 为预测全球变化下的植物–微生物互作提供理论基础。

3 植物–根际微生物互作对昆虫胁迫的响应

植物生长过程中同时与地上节肢动物群落(如昆虫)和根际微生物互作。长期以来, 人们将地上和地下生态系统分开进行研究。过去20多年中大量研究表明, 通过共同的寄主植物, 地上和地下生物群落形成复杂的互作, 共同调控植物生长和生态系统功能(Wardle et al., 2004; Bardgett & van der Putten, 2014)。地上昆虫取食能够通过单株植株或改变植物群落结构, 从而影响根际微生物群落。

3.1 植物个体水平

植食性昆虫取食能够激发植物系统性防御反应, 改变植物根际分泌物组成, 从而影响根际微生物群落。一旦遭受昆虫危害, 植物首先通过表面受体, 包括来自食草动物相关分子模式受体、植物损伤模式受体、效应子受体, 识别昆虫危害相关的信号分子(如细胞外谷氨酸) (Wang et al., 2018; Chen CY et al., 2019; Steinbrenner et al., 2020)。这些信号开启膜上的GLR类离子通道, 引发Ca^{2+}内流, 激活ROS信号, 形成可在植物体内传播的“ROS波/Ca^{2+}波”复合信号(Toyota et al., 2018)。上游的Ca^{2+}/ROS信号被激酶网络(尤其是丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)级联)识别, 调控茉莉酸、水杨酸、乙烯表达, 从而在激素层面实现对局部与系统防御的协同调控(图2) (Petersen et al., 2000)。

之后, 植物叶片和根际合成具有抗虫或趋避植食性昆虫的次生代谢物质。如草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)取食激活玉米茉莉酸信号通路, 植物根BXs积累显著提升, 该物质在土壤中转化为6-甲氧基苯并噁唑啉-2-酮; 后者显著提高了植物根际土壤中子囊菌门和绿弯菌门的丰度(Hu et al., 2018)。生物防治昆虫莲草直胸跳甲(*Agasicles hygrophila*)取食可显著提高入侵植物喜旱莲子草根际病原真菌相对发生量, 进而抑制本土植物莲子草, 从而促进喜旱莲子草入侵(Gao et al., 2023)。

3.2 植物群落尺度

由于宿主植物与邻域植物在群落中持续发生的竞争与互利等交互作用能够影响其根际微生物组成, 因此, 植食性昆虫对宿主植物的取食效应并不仅限于个体层面, 还可能通过改变植物间的互作模式而进一步调控群落尺度下的根际微生物组成。

一方面, 昆虫取食会改变植物间的竞争策略(如功能性状、生长速率等), 进而改变根际微生物组成。例如, 一项黑麦草(*Lolium perenne*)、长叶车前(*Plantago lanceolata*)和白车轴草(*Trifolium repens*)的混种植物群落实验表明, 无昆虫取食组的白车轴草与长叶车前呈现共优势格局; 添加蚜虫组长叶车前相对生物量显著上升, 成为优势物种。这一植物竞争格局的转变伴随着土壤微生物组成的显著变化, 具体表现为土壤中细菌相对于真菌的生物量比例显著提高(Wardle et al., 2005)。

另一方面, 昆虫通过选择性取食改变植物群落结构(如植物丰度、多样性等), 进而影响植物根际微

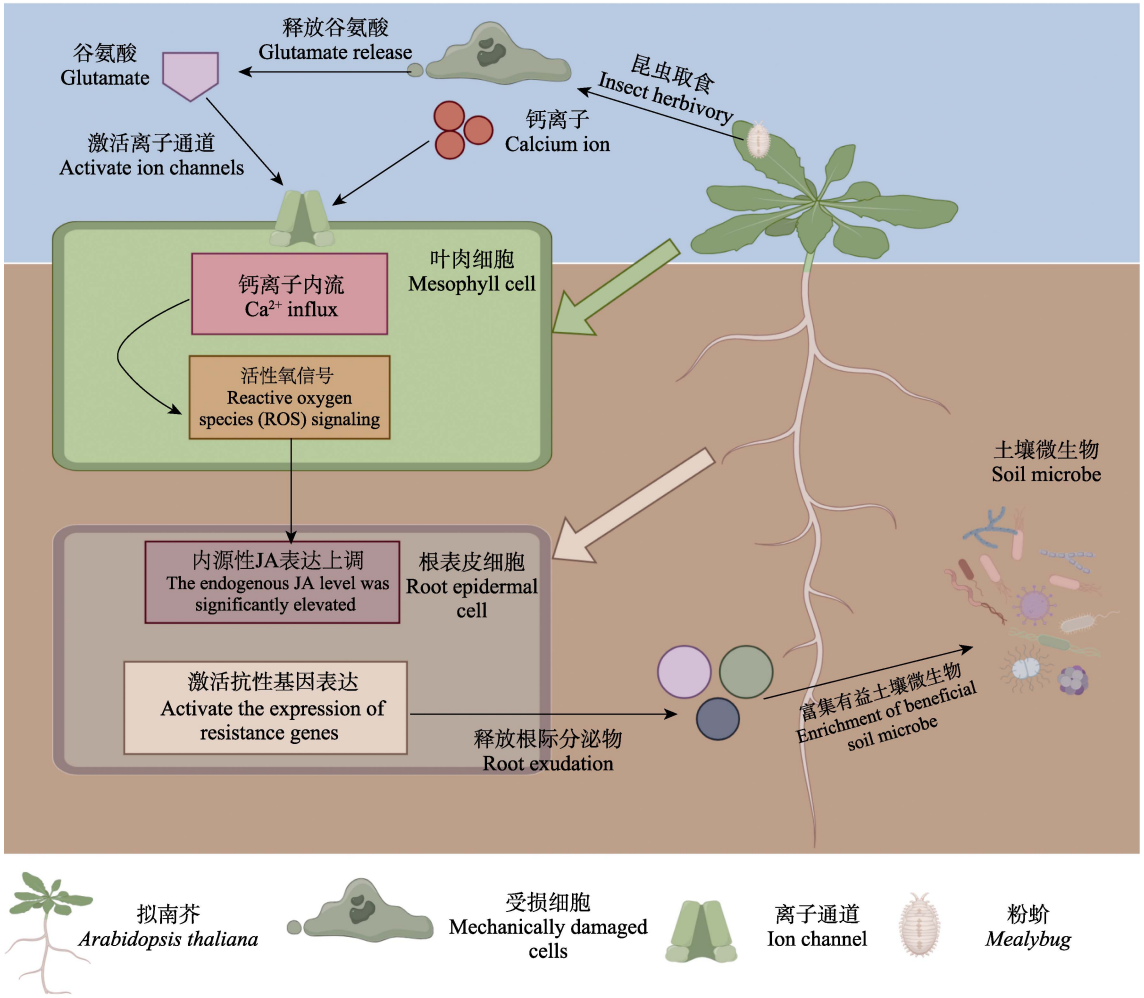


图2　植物–土壤微生物–昆虫互作模式图。植食性昆虫取食植物叶片后，激活茉莉酸(JA)信号通路等诱导性系统防御应答反应，植物根系分泌次生代谢物，富集特异性土壤微生物。本图绘制的图标组件来源于www.figdraw.com。

Fig. 2　Conceptual diagram of plant–soil microbe–herbivore interactions. Upon herbivory of plant foliage by phytophagous insects, the jasmonic acid (JA) signaling pathway and other induced systemic resistance responses are triggered. The plant rhizosphere releases secondary metabolites that selectively recruit specific soil microbe communities. The graphical elements were created using illustration resources from www.figdraw.com.

生物。如Mulder等(1999)在草地生态系统中进行的植物多样性与植食性昆虫控制实验表明，植食性昆虫通过选择性取食显著降低了中等竞争能力植物的相对丰度，同时增强了优势禾草类的竞争优势，从而明显改变了植物群落结构。该研究进一步发现，在昆虫存在的处理组中，由土壤微生物主导的有机质分解速率与昆虫减少组之间存在显著差异，且这一差异无法完全由植物种类组成解释。这反映出植食性昆虫能够通过对地上植物群落的调控，间接影响地下微生物的分解功能。此外，一项野外植食性昆虫控制实验揭示，草食性蚱蜢通过选择性取食行为驱动植物群落结构发生变化(如禾草的丰富度显著降低)，最终显著影响土壤细菌的群落组成(Lucas et al., 2021)。

然而，现有的研究侧重探讨植物–根际微生物两者互作体系，对植食性昆虫如何调控植物–根际微生物互作等多营养级互作研究较为薄弱(图3)。

4　总结与展望

植物–根际微生物互作研究在过去30年间获得了飞速发展，极大推动了生态学和植物学的发展。然而现有研究多数存在以下不足(图4): (1)聚焦单一植物物种–根际微生物互作。自然条件下往往多个植物物种同时发生、共同作用于根际微生物。(2)多局限于单一时间或地点的研究，无法反映自然条件下植物–根际微生物互作的时空动态变化规律，

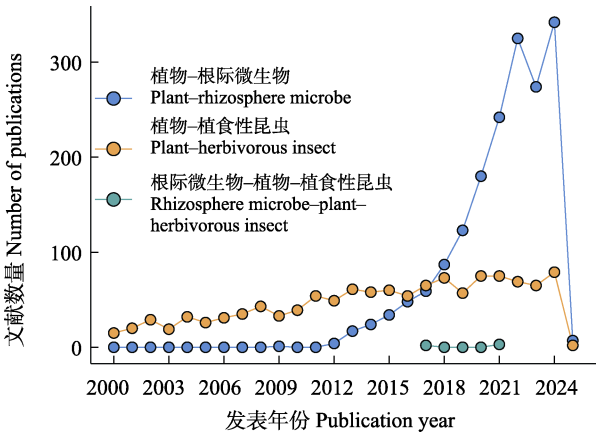


图3　植物–根际微生物–植食性昆虫互作领域文献增长统计。植物–根际微生物互作研究近年发展迅速，但三者互作研究仍明显不足。基于Web of Science检索(关键词: “interaction AND plant AND herbivorous” 、 “interaction AND plant AND rhizosphere microbiome” 及 “interaction AND plant AND rhizosphere microbiome AND herbivorous”; 文献类型: Article; 语言: English; 年限: 2000–2023年)，有效文章共2,991篇。

Fig. 3　Article growth statistics in the field of plant–rhizosphere microbe–herbivorous insect interactions. Research on plant–rhizosphere microbe interactions has developed rapidly in recent years, while studies on tripartite interactions remain limited. Based on a Web of Science search using the keywords “interaction AND plant AND herbivorous”, “interaction AND plant AND rhizosphere microbiome”, and “interaction AND plant AND rhizosphere microbiome AND herbivorous” (document type: Article; language: English; Year: 2000–2023), a total of 2,991 valid articles were retrieved.

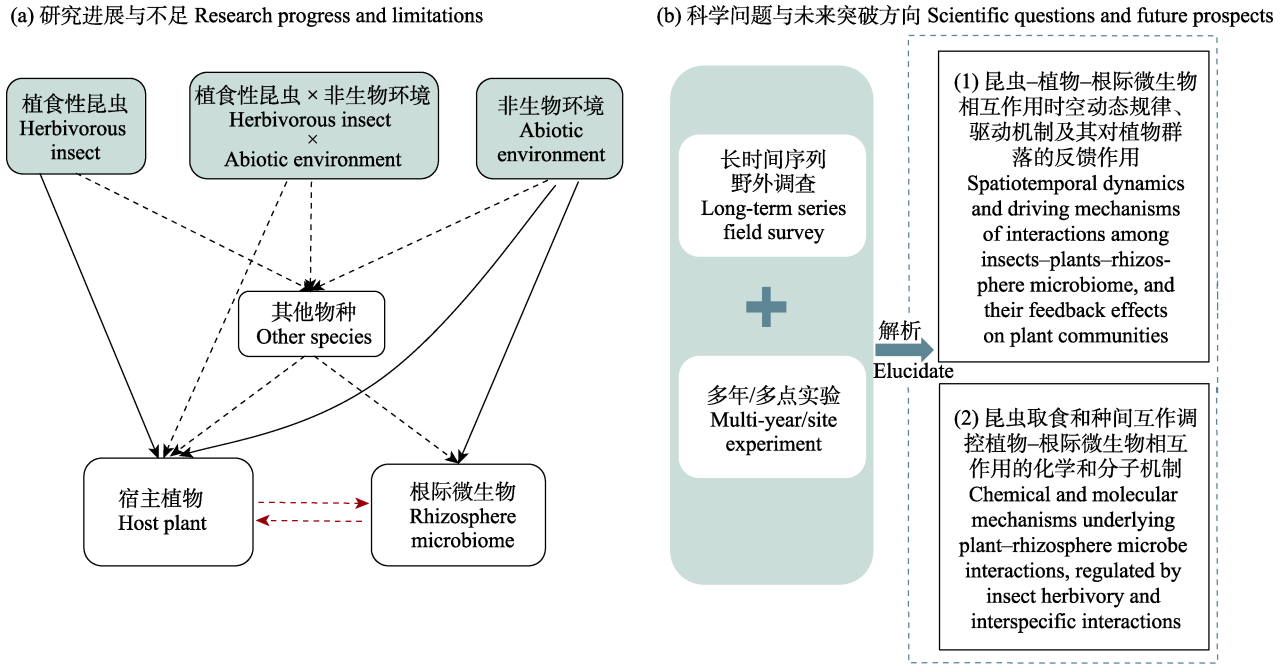


图4　植物–根际微生物互作领域研究进展、不足、关键科学问题及未来研究方向。(a)虚线箭头表示尚待探究的作用过程，×号表示交互作用，红色箭头表示亟待探究的科学问题。(b)需整合长时间序列野外调查、多年多点控制实验，以解析: (1)昆虫–植物–根际微生物互作时空动态规律、驱动机制及其对植物群落的反馈作用; (2)昆虫取食和种间互作调控植物–根际微生物互作的化学和分子机制。

Fig. 4　The progress, limitations, outstanding questions and future research directions in the field of plant–rhizosphere microbe interactions. (a) The dashed arrows represent the interaction processes that are yet to be explored, while “×” mark indicates interactions. The parts marked in red represent the scientific questions that urgently need investigation. (b) Integrating long-term time-series field surveys with multi-year, multi-site controlled experiments aiming to elucidate: (1) the spatiotemporal dynamics and driving mechanisms of interactions among insect–plant–rhizosphere microbe interactions, and their feedback effects on plant communities; (2) the chemical and molecular mechanisms underlying plant–rhizosphere microbe interactions, regulated by insect herbivory and interspecific interactions.

而后者在植物群落建构和生态系统功能稳定等方面发挥着重要作用。(3)仅探讨了单一环境因子对植物–根际微生物互作的影响，忽视了自然条件下多个环境因子的共同影响。

针对以上不足，未来开展以下研究将有助于拓展人们对植物–根际微生物互作的理解，提升人们预测两者互作响应气候变化的能力。首先，研究重点由“植株–根际微生物互作”转移到“植物群落–根

际微生物互作”, 从植物群落水平深入探明种间互作如何塑造根际微生物群落进而反馈植物群落动态, 探明植株水平结果能否以及如何预测群落水平结果。其次, 开展多点和长期的植物–根际土壤互作研究, 明确其动态变化规律和关键环境驱动机制, 构建预测模型。再次, 整合野外调查和控制实验, 探讨同步变化的多个环境因子如何共同影响植物–根际微生物互作和调控机制。最后, 开展多代室内驯化实验(如对植物设置昆虫胁迫处理, 按盆收集每代驯化实验的对应植物种子和根际土壤), 探讨植物–根际微生物如何同步适应昆虫胁迫, 阐明分子生物学机制。

致谢: 感谢责任编委和三位审稿专家的宝贵修改意见!

ORCID

张晋越 https://orcid.org/0009-0003-9088-5286
卞宝乐 https://orcid.org/0009-0000-7957-8398
农文豪 https://orcid.org/0009-0000-2916-9158
卢新民 https://orcid.org/0000-0001-8776-7869

参考文献

Agron PG, Ditta GS, Helinski DR (1993) Oxygen regulation of *nifA* transcription *in vitro*. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 90, 3506–3510.

Allsup CM, George I, Lankau RA (2023) Shifting microbial communities can enhance tree tolerance to changing climates. Science, 380, 835–840.

Anderson JPE, Domsch KH (1978) Physiological method for quantitative measurement of microbial biomass in soils. Soil Biology & Biochemistry, 10, 215–221.

Anthony MA, Bender SF, van der Heijden MGA (2023) Enumerating soil biodiversity. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 120, e2304663120.

Badri DV, Zolla G, Bakker MG, Manter DK, Vivanco JM (2013) Potential impact of soil microbiomes on the leaf metabolome and on herbivore feeding behavior. New Phytologist, 198, 264–273.

Bahram M, Hildebrand F, Forslund SK, Anderson JL, Soudzilovskaia NA, Bodegom PM, Bengtsson-Palme J, Anslan S, Coelho LP, Harend H, Huerta-Cepas J, Medema MH, Maltz MR, Mundra S, Olsson PA, Pent M, Põlme S, Sunagawa S, Ryberg M, Tedersoo L, Bork P (2018) Structure and function of the global topsoil microbiome. Nature, 560, 233–237.

Bai Y, Müller DB, Srinivas G, Garrido-Oter R, Potthoff E, Rott M, Dombrowski N, Münch PC, Spaepen S, Remus-Emsermann M, Hüttel B, McHardy AC, Vorholt JA, Schulze-Lefert P (2015) Functional overlap of the Arabidopsis leaf and root microbiota. Nature, 528, 364–369.

Bailey BA (1995) Purification of a protein from culture filtrates of *Fusarium oxysporum* that induces ethylene and necrosis in leaves of *Erythroxylum coca*. Phytopathology, 85, 1250.

Bardgett RD, Mommer L, De Vries FT (2014) Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution, 29, 692–699.

Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. Nature, 515, 505–511.

Callaway RM, Thelen GC, Barth S, Ramsey PW, Gannon JE (2004a) Soil fungi alter interactions between the invader *Centaurea maculosa* and North American natives. Ecology, 85, 1062–1071.

Callaway RM, Thelen GC, Rodriguez A, Holben WE (2004b) Soil biota and exotic plant invasion. Nature, 427, 731–733.

Chen CY, Liu YQ, Song WM, Chen DY, Chen FY, Chen XY, Chen ZW, Ge SX, Wang CZ, Zhan S, Chen XY, Mao YB (2019) An effector from cotton bollworm oral secretion impairs host plant defense signaling. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 116, 14331–14338.

Chen JW, Jia YY, Sun Y, Liu K, Zhou CH, Liu C, Li DH, Liu GL, Zhang CS, Yang T, Huang L, Zhuang YY, Wang DZ, Xu DY, Zhong QL, Guo Y, Li AD, Seim I, Jiang L, Wang LS, Lee SM Y, Liu YJ, Wang DT, Zhang GQ, Liu SS, Wei XF, Yue Z, Zheng SM, Shen XC, Wang S, Qi C, Chen J, Ye C, Zhao F, Wang J, Fan J, Li BT, Sun JH, Jia XD, Xia ZY, Zhang H, Liu JN, Zheng Y, Liu X, Wang J, Yang HM, Kristiansen K, Xu X, Mock T, Li SY, Zhang WW, Fan GY (2024) Global marine microbial diversity and its potential in bioprospecting. Nature, 633, 371–379

Chen L, Swenson NG, Ji NN, Mi XC, Ren HB, Guo LD, Ma KP (2019) Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. Science, 366, 124–128.

Chen W, Zhu B, Yang CQ, Wei CQ, He YF, Zheng L, Liu XY, Yang JY, Tedersoo L, Lu XM, Wilschut RA (2025) Decoupling responses of phyllosphere and rhizosphere bacterial communities to spatiotemporal environmental changes. Global Change Biology, 31, e70175.

Cotton TEA, Pétriacq P, Al Meselmani M, Schwarzenbacher R, Rolfe SA, Ton J (2019) Metabolic regulation of the maize rhizobiome by benzoxazinoids. The ISME Journal, 13, 1647–1658.

Crowther TW, van den Hoogen J, Wan J, Mayes MA, Keiser AD, Mo L, Averill C, Maynard DS (2019) The global soil community and its influence on biogeochemistry. Science, 365, eaav0550.

Delaux PM, Schornack S (2021) Plant evolution driven by interactions with symbiotic and pathogenic microbes. Science, 371, eaba6605.

Delong EF, Wickham GS, Pace NR (1989) Phylogenetic stains-ribosomal RNA-based probes for the identification of single cells. Science, 243, 1360–1363.

Fan XY, Ge AH, Qi SS, Guan YF, Wang R, Yu N, Wang ET (2025) Root exudates and microbial metabolites: Signals and nutrients in plant–microbe interactions. Science China Life Sciences, 68, 2290–2302.

Fisher RF, Long SR (1992) *Rhizobium*–plant signal exchange. Nature, 357, 655–660.

Fitzpatrick CR, Copeland J, Wang PW, Guttman DS, Kotanen PM, Johnson MTJ (2018) Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 115, E1157–E1165.

Galloway AF, Pedersen MJ, Merry B, Marcus SE, Blacker J, Benning LG, Field KJ, Knox JP (2018) Xyloglucan is released by plants and promotes soil particle aggregation. New Phytologist, 217, 1128–1136.

Gao LL, Wei CQ, He YF, Tang XF, Chen W, Xu H, Wu YQ, Wilschut RA, Lu XM (2023) Aboveground herbivory can promote exotic plant invasion through intra- and interspecific aboveground–belowground interactions. New Phytologist, 237, 2347–2359.

Gehring CA, Sthultz CM, Flores-Rentería L, Whipple AV, Whitham TG (2017) Tree genetics defines fungal partner communities that may confer drought tolerance. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 114, 11169–11174.

Green JL, Holmes AJ, Westoby M, Oliver I, Briscoe D, Dangerfield M, Gillings M, Beattie AJ (2004) Spatial scaling of microbial eukaryote diversity. Nature, 432, 747–750.

Guo DS, Liu ZL, Raaijmakers JM, Xu YC, Yang JH, Erb M, Zhang JB, Zhu YG, Xu JM, Hu LF (2025) Linalool-triggered plant–soil feedback drives defense adaptation in dense maize plantings. Science, 389, eadv6675.

Hadrys H, Balick M, Schierwater B (1992) Applications of random amplified polymorphic DNA (RAPD) in molecular ecology. Molecular Ecology, 1, 55–63.

Haviv D, Remsík J, Gatie M, Snopkowski C, Takizawa M, Pereira N, Bashkin J, Jovanovich S, Nawy T, Chaligne R, Boire A, Hadjantonakis AK, Pe'er D (2025) The covariance environment defines cellular niches for spatial inference. Nature Biotechnology, 43, 269–280.

He YF, Jia BB, Wei CQ, Fan FY, Wilschut RA, Lu XM (2023) Leaf litter presence in the non-growing season prolongs plant legacy effects on soil fungal communities and succeeding plant growth. Journal of Ecology, 111, 1997–2009.

Hu LF, Robert CAM, Cadot S, Zhang X, Ye M, Li BB, Manzo D, Chervet N, Steinger T, van der Heijden MGA, Schlaeppi K, Erb M (2018) Root exudate metabolites drive plant–soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. Nature Communications, 9, 2738.

Janoušková M, Pavlíková D (2010) Cadmium immobilization in the rhizosphere of arbuscular mycorrhizal plants by the fungal extraradical *Mycelium*. Plant and Soil, 332, 511–520.

Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. The American Naturalist, 104, 501–528.

Jiang SY, Jardinaud MF, Gao JP, Pecrix Y, Wen JQ, Mysore K, Xu P, Sanchez-Canizares C, Ruan YT, Li QJ, Zhu MJ, Li FY, Wang ET, Poole PS, Gamas P, Murray JD (2021) *NIN*-like protein transcription factors regulate leghemoglobin genes in legume nodules. Science, 374, 625–628.

Jiao S, Chen WM, Wang JL, Du NN, Li QP, Wei GH (2018) Soil microbiomes with distinct assemblies through vertical soil profiles drive the cycling of multiple nutrients in reforested ecosystems. Microbiome, 6, 146.

Kulkarni OS, Mazumder M, Kini S, Hill ED, Aow JSB, Phua SML, Elejalde U, Kjelleberg S, Swarup S (2024) Volatile methyl jasmonate from roots triggers host-beneficial soil microbiome biofilms. Nature Chemical Biology, 20, 473–483.

Lau JA, Lennon JT (2012) Rapid responses of soil microorganisms improve plant fitness in novel environments. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 109, 14058–14062.

Liu YP, Zhang HH, Wang J, Gao WT, Sun XT, Xiong Q, Shu X, Miao YZ, Shen QR, Xun WB, Zhang RF (2024) Nonpathogenic *Pseudomonas syringae* derivatives and its metabolites trigger the plant "cry for help" response to assemble disease suppressing and growth promoting rhizomicrobiome. Nature Communications, 15, 1907.

Lu XM, He MY, Ding JQ, Siemann E (2018) Latitudinal variation in soil biota: Testing the biotic interaction hypothesis with an invasive plant and a native congener. The ISME Journal, 12, 2811–2822.

Lucas JM, Jonas J, Laws AN, Branson DH, Pennings SC, Prather CM, Strickland MS (2021) Functional and taxonomic diversity of grasshoppers differentially shape above- and below-ground communities and their function. Functional Ecology, 35, 167–180.

Martín-Robles N, Lehmann A, Seco E, Aroca R, Rillig MC, Milla R (2018) Impacts of domestication on the arbuscular mycorrhizal symbiosis of 27 crop species. New Phytologist, 218, 322–334.

Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, Dekkers E, van der Voort M, Schneider JHM, Piceno YM, DeSantis TZ, Andersen GL, Bakker PAHM, Raaijmakers JM (2011) Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. Science, 332, 1097–1100.

Mermans F, Mattelin V, van den Eeckhoudt R, Garcia-Timermans C, Van Landuyt J, Guo YT, Taurino I, Tavernier F, Kraft M, Khan H, Boon N (2023) Opportunities in optical and electrical single-cell technologies to study

microbial ecosystems. Frontiers in Microbiology, 14, 1233705.

Mulder CP, Koricheva J, Huss-Danell K, Högberg P, Joshi J (1999) Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. Ecology Letters, 2, 237–246.

Muyzer G, Smalla K (1998) Application of denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE) and temperature gradient gel electrophoresis (TGGE) in microbial ecology. Antonie van Leeuwenhoek, 73, 127–141.

Ngou BPM, Ahn HK, Ding PT, Jones JDG (2021) Mutual potentiation of plant immunity by cell-surface and intracellular receptors. Nature, 592, 110–115.

Nunez-Mir GC, McCary MA (2024) Invasive plants and their root traits are linked to the homogenization of soil microbial communities across the United States. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 121, e2418632121.

Ochoa-López S, Damián X, Rebollo R, Fornoni J, Domínguez CA, Boege K (2020) Ontogenetic changes in the targets of natural selection in three plant defenses. New Phytologist, 226, 1480–1491.

Pérez-Jaramillo JE, Carrión VJ, Bosse M, de Hollander M, Garcia AAF, Ramírez CA, Mendes R, Raaijmakers JM (2017) Linking rhizosphere microbiome composition of wild and domesticated *Phaseolus vulgaris*to genotypic and root phenotypic traits. The ISME Journal, 11, 2244–2257.

Petersen M, Brodersen P, Naested H, Andreasson E, Lindhart U, Johansen B, Nielsen HB, Lacy M, Austin MJ, Parker JE, Sharma SB, Klessig DF, Martienssen R, Mattsson O, Jensen AB, Mundy J (2000) *Arabidopsis* MAP kinase 4 negatively regulates systemic acquired resistance. Cell, 103, 1111–1120.

Radajewski S, Ineson P, Parekh NR, Murrell JC (2000) Stable-isotope probing as a tool in microbial ecology. Nature, 403, 646–649.

Rudrappa T, Czymmek KJ, Paré PW, Bais HP (2008) Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria. Plant Physiology, 148, 1547–1556.

Schulz-Bohm K, Gerards S, Hundscheid M, Melenhorst J, de Boer W, Garbeva P (2018) Calling from distance: Attraction of soil bacteria by plant root volatiles. The ISME Journal, 12, 1252–1262.

Spitzer CM, Wardle DA, Lindahl BD, Sundqvist MK, Gundale MJ, Fanin N, Kardol P (2022) Root traits and soil micro-organisms as drivers of plant–soil feedbacks within the sub-Arctic tundra meadow. Journal of Ecology, 110, 466–478.

Steinbrenner AD, Muñoz-Amatriaín M, Chaparro AF, Aguilar-Venegas JM, Lo S, Okuda S, Glauser G, Dongiovanni J, Shi D, Hall M, Crubaugh D, Holton N, Zipfel C, Abagyan R, Turlings TCJ, Close TJ, Huffaker A, Schmelz EA (2020) A receptor-like protein mediates plant immune responses to herbivore-associated molecular patterns. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 117, 31510–31518.

Tateishi T, Horikoshi T, Tsubota H, Takahashi F (1989) Application of the chloroform fumigation-incubation method to the estimation of soil microbial biomass in burned and unburned Japanese red pine forests. Fems Microbiology Ecology, 62, 163–172.

Tedersoo L, Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Yorou NS, Wijesundera R, Ruiz LV, Vasco-Palacios AM, Thu PQ, Suija A, Smith ME, Sharp C, Saluveer E, Saitta A, Rosas M, Riit T, Ratkowsky D, Pritsch K, Põldmaa K, Piepenbring M, Phosri C, Peterson M, Parts K, Pärtel K, Otsing E, Nouhra E, Njouonkou AL, Nilsson RH, Morgado LN, Mayor J, May TW, Majuakim L, Lodge DJ, Lee SS, Larsson KH, Kohout P, Hosaka K, Hiiesalu I, Henkel TW, Harend H, Guo LD, Greslebin A, Grelet G, Geml J, Gates G, Dunstan W, Dunk C, Drenkhan R, Dearnaley J, De Kesel A, Dang T, Chen X, Buegger F, Brearley FQ, Bonito G, Anslan S, Abell S, Abarenkov K (2014) Global diversity and geography of soil fungi. Science, 346, 1256688.

Tedersoo L, Bahram M, Zobel M (2020) How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. Science, 367, eaba1223.

Tian HN, Wu ZS, Chen SY, Ao K, Huang WJ, Yaghmaiean H, Sun TJ, Xu F, Zhang YJ, Wang SC, Li X, Zhang YL (2021) Activation of TIR signalling boosts pattern-triggered immunity. Nature, 598, 500–503.

Toro M, Azcón R, Barea JM (1998) The use of isotopic dilution techniques to evaluate the interactive effects of *Rhizobium* genotype, mycorrhizal fungi, phosphate-solubilizing rhizobacteria and rock phosphate on nitrogen and phosphorus acquisition by *Medicago sativa*. New Phytologist, 138, 265–273.

Toyota M, Spencer D, Sawai-Toyota S, Wang JQ, Tong Z, Koo AJ, Howe GA, Gilroy S (2018) Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling. Science, 361, 1112–1115.

Trdá L, Fernandez O, Boutrot F, Héloir MC, Kelloniemi J, Daire X, Adrian M, Clément C, Zipfel C, Dorey S, Poinssot B (2014) The grapevine flagellin receptor VvFLS2 differentially recognizes flagellin-derived epitopes from the endophytic growth-promoting bacterium *Burkholderia phytofirmans* and plant pathogenic bacteria. New Phytologist, 201, 1371–1384.

van der Putten WH, Bardgett RD, Bever JD, Bezemer TM, Casper BB, Fukami T, Kardol P, Klironomos JN, Kulmatiski A, Schweitzer JA, Suding KN, Van de Voorde TFJ, Wardle DA (2013) Plant–soil feedbacks: The past, the present and future challenges. Journal of Ecology, 101, 265–276.

Vandecaveye SC (1932) Effects of stable manure and certain fertilizers on the microbiological activities in virgin peat. Soil Science, 33, 279–299.

Wang GZ, Burrill HM, Podzikowski LY, Eppinga MB, Zhang

FS, Zhang JL, Schultz PA, Bever JD (2023) Dilution of specialist pathogens drives productivity benefits from diversity in plant mixtures. Nature Communications, 14, 8417.

Wang L, Einig E, Almeida-Trapp M, Albert M, Fliegmann J, Mithöfer A, Kalbacher H, Felix G (2018) The systemin receptor SYR1 enhances resistance of tomato against herbivorous insects. Nature Plants, 4, 152–156.

Wang NQ, Wang TQ, Chen Y, Wang M, Lu QF, Wang KG, Dou ZC, Chi ZG, Qiu W, Dai J, Niu L, Cui JY, Wei Z, Zhang FS, Kümmerli R, Zuo YM (2024) Microbiome convergence enables siderophore–secreting–rhizobacteria to improve iron nutrition and yield of peanut intercropped with maize. Nature Communications, 15, 839.

Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. Science, 304, 1629–1633.

Wardle DA, Williamson WM, Yeates GW, Bonner KI (2005) Trickle-down effects of aboveground trophic cascades on the soil food web. Oikos, 111, 348–358.

Welsh J, McClelland M (1990) Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. Nucleic Acids Research, 18, 7213–7218.

Wilschut RA, van der Putten WH, Garbeva P, Harkes P, Konings W, Kulkarni P, Martens H, Geisen S (2019) Root traits and belowground herbivores relate to plant–soil feedback variation among congeners. Nature Communications, 10, 1564.

Winogradski S (1926) The spontaneous cultures of fixative microbes. Comptes Rendus Hebdomadaires Des Seances De L Academie Des Sciences, 182, 999–1001.

Wright SF, Upadhyaya A (1998) A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. Plant and Soil, 198, 97–107.

Young IM, Crawford JW (2004) Interactions and self-organization in the soil–microbe complex. Science, 304, 1634–1637.

Yue H, Yue WJ, Jiao S, Kim H, Lee YH, Wei GH, Song WN, Shu DT (2023) Plant domestication shapes rhizosphere microbiome assembly and metabolic functions. Microbiome, 11, 70.

Zak JC, Willig MR, Moorhead DL, Wildman HG (1994) Functional diversity of microbial communities—A quantitative approach. Soil Biology & Biochemistry, 26, 1101–1108.

Zhalnina K, Louie KB, Hao Z, Mansoori N, da Rocha UN, Shi SJ, Cho H, Karaoz U, Loqué D, Bowen BP, Firestone MK, Northen TR, Brodie EL (2018) Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. Nature Microbiology, 3, 470–480.

Zhang JY, Wang B, Xu HR, Liu WD, Yu JW, Wang QX, Yu H, Wei JW, Dai R, Zhou JH, He YH, Zou D, Yang JH, Ban XW, Hu QL, Meng XB, Liu YX, Wang BL, Hu B, Wang MY, Xin PY, Chu JF, Li CS, Garrido-Oter R, Yu P, van Dijk ADJ, Dong LM, Bouwmeester H, Gao S, Huang AC, Chu CC, Li JY, Bai Y (2025) Root microbiota regulates tiller number in rice. Cell, 188, 3152–3166.

(责任编委: 高程　责任编辑: 李会丽)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 26031, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2026031
cstr: 32101.14.biods.2026031

•生物多样性保护融资与企业参与专题•

生物多样性信用的企业参与途径、市场发展障碍与建议

彭昀月[1], 彭奎[1*], 刘昕然[2], 孙天怡[3], 张小全[1]

1. 大自然保护协会(美国)北京代表处, 北京 100600, 中国; 2. Faculty of Forestry, University of British Columbia, Vancouver V6T 1Z4, Canada; 3. Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Toronto, Toronto M5S 3B2, Canada

摘要: 作为弥补生物多样性保护资金缺口与推动生态价值转化的新兴市场化工具, 生物多样性信用正逐渐成为调动社会资本参与自然保护的重要途径。本文围绕形成市场的核心要素, 系统性分析了生物多样性信用如何衡量、如何定价、企业为何参与以及如何参与的关键问题。研究表明, 生物多样性信用通常通过多维度生物多样性指标聚合计算的方法核算生物多样性净增益; 其定价以保护与恢复行动的直接成本和交易成本为基础; 企业参与的动机综合了合规与风险管理需求、品牌与社会责任诉求, 以及潜在的长期资产回报; 企业可通过购买信用、共同开发项目、产品与信用捆绑以及与碳信用叠加等多元方式介入。然而, 当前市场仍面临将信用误用为抵消、碳市场遗留问题引发的“漂绿”担忧、方法与数据瓶颈、市场基础设施与监管规则不完善以及使用场景和信用声明缺乏规范指导等障碍, 阻碍企业对生物多样性信用的投资。为此, 本文针对未来中国生物多样性信用市场建设提出了汲取碳市场经验教训、链接核算方法与需求、完善市场基础设施和监管规则, 以及建立信用声明共识的建议, 以期为构建规范、透明的高诚信生物多样性信用体系提供战略思路, 使其成为企业参与生物多样性投融资并助力全球生物多样性目标实现的重要路径。

关键词: 生物多样性信用; 企业参与; 生物多样性净增益; 市场机制; 环境、社会与治理(ESG)

彭昀月, 彭奎, 刘昕然, 孙天怡, 张小全 (2026) 生物多样性信用的企业参与途径、市场发展障碍与建议. 生物多样性, 34, 26031. doi: 10.17520/biods.2026031; cstr: 32101.14.biods.2026031.
Peng YY, Peng K, Liu XR, Sun TY, Zhang XQ (2026) Corporate engagement pathways, market development barriers and recommendations for biodiversity credits. Biodiversity Science, 34, 26031. doi: 10.17520/biods.2026031; cstr: 32101.14.biods.2026031.

Corporate engagement pathways, market development barriers and recommendations for biodiversity credits

Yunyue Peng[1], Kui Peng[1*], Xinran Liu[2], Tianyi Sun[3], Xiaoquan Zhang[1]

1 *The Nature Conservancy Beijing Representative Office, Beijing 100600, China*
2 *Faculty of Forestry, University of British Columbia, Vancouver V6T 1Z4, Canada*
3 *Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Toronto, Toronto M5S 3B2, Canada*

ABSTRACT

Background & Aim: As a complementary market tool to address the financing gap in biodiversity conservation and support the ecological value transition, biodiversity credits are emerging as an innovative mechanism that mobilizes corporate capital and participation in conservation and restoration. Biodiversity credit markets are still at an early stage, yet they are increasingly recognized by enterprises as relevant to regulatory expectations, risk management needs, brand value and social responsibility, and long-term investment potential. This paper systematically analyzes the core elements of biodiversity credit markets, including how biodiversity net gain is quantified, how value is priced, why and how enterprises participate, and examines key issues in the development of biodiversity credit markets.

Results: Biodiversity credits usually quantify biodiversity net gain through methodologies that aggregate multiple biodiversity indicators; their pricing is based on the direct and transaction costs of conservation and restoration actions

收稿日期 Received: 2026-01-27; 接受日期 Accepted: 2026-03-13
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kui.peng@tnc.org

rather than ecosystem asset valuation. Corporate participation is driven by regulatory and disclosure requirements, risk mitigation considerations, brand value and social license, and expectations of long-term returns. Participation pathways include direct credit purchases, co-development of conservation and restoration projects, product-credit bundling, and biodiversity-carbon combined instruments. However, challenges persist: concerns about credit misuse and offsetting, greenwashing risks, methodological uncertainty, monitoring and verification difficulties, insufficient market infrastructure, and gaps in regulatory systems and standardized guidelines for credit use and claims. These challenges collectively limit market confidence and hinder corporates' effective participation.

Suggestions & Perspectives: Based on the identified gaps, we propose a set of recommendations for the future development of China's biodiversity credit market, including learning from the carbon market, linking accounting methods with demands, improving market infrastructure and regulatory rules, and establishing consensus on credit claims. These measures are essential for creating a high-integrity biodiversity credit framework that supports enterprise-driven biodiversity investment and financing and contributes to biodiversity conservation outcomes.

Key words: biodiversity credit; corporate engagement; biodiversity net gain; market mechanism; environment, social and governance (ESG)

全球经济高度依赖自然系统，在全球生物多样性加速丧失的严峻形势下，企业参与生物多样性保护，不仅是降低风险与维持竞争力的必然选择，更蕴含着巨大的战略机遇。一方面，自然是社会经济发展的基石，生物多样性保护是降低自然风险、增强经济系统韧性的重要手段。世界经济论坛(World Economic Forum, WEF)指出，全球超过一半的GDP依赖自然与生态系统服务，生态退化已成为系统性商业风险(WEF, 2020)，企业若未能及时采取行动，将在供应链稳定性、原材料成本、生态系统服务可持续性以及取得投资信任上承受巨大压力(Cole & Eis, 2024)。同时，随着可持续发展相关披露的监管政策逐步收紧，例如自然相关财务信息披露(Task Force on Nature-related Financial Disclosures, TNFD)框架正逐步成为国际主流标准，欧盟已将生物多样性纳入强制披露范围(EFRAG, 2022; Senanayake et al., 2024)，生物多样性保护已成为企业应对监管与合规压力的重要方向。因此，企业需将自然因素纳入战略规划和风险管理体系以满足监管要求(Krause et al., 2020)，并通过提升环境、社会与治理(environment, social and governance, ESG)表现来增强融资能力与投资者信任(Hu et al., 2024)。这些监管要求也是国际社会为推进深度参与生物多样性治理，推进《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(《昆蒙框架》)在商业企业中落地实践的重要举措。

另一方面，全球生物多样性保护存在巨大的资金缺口，这是决定《昆蒙框架》目标能否实现的关键因素。促进商业企业投资自然和生物多样性保护，既是扭转全球生物多样性丧失趋势的紧迫需求，也蕴含新的战略机遇。保尔森基金会(Paulson Institute, PI)的研究报告指出，全球生物多样性融资缺口已从2020年的每年7,110亿USD扩大至9,420亿USD (Swanson et al., 2025)。当前严重依赖公共部门投入的模式难以支撑生物多样性保护的雄心目标，建立多元化的投融资机制特别是撬动私营部门资金投入生物多样性保护至关重要。在此背景下，《昆蒙框架》和《中国生物多样性保护战略与行动计划(2020–2030年)》(中国NBSAP)均强调商业与金融机构在生物多样性保护中的责任，加上消费者环境保护意识的提升以及对企业社会形象与品牌责任的关注(UEBT, 2024)，企业践行生物多样性友好的运营方式，以及参与生物多样性金融的落地与创新，如生物多样性债券、生物多样性补偿等，将为企业带来新的商业机遇(徐靖等, 2022)。因此，《昆蒙框架》目标19强调资源动员，激励创新融资渠道，将生物多样性信用首次纳入全球保护工具。自此以来，生物多样性信用的研究、方法学开发和市场应用在全球迅速兴起(Wunder et al., 2025)。作为一种创新的市场化融资工具，生物多样性信用可以为生物多样性保护提供解决方案并缩小资金缺口，有助于《昆蒙框架》的实施。本文即从生物多样性信用的角度，剖析企业参与途径和市场障碍等关键问题，旨在为构建我国规范、透明、高诚信的生物多样性信用体系提供战略思路。

1 生物多样性信用: 企业参与生物多样性保护的新路径

市场机制有效吸引私营部门投资环境保护已有较成熟的先例。例如碳信用与碳市场已成为应对气候变化的重要资金机制, 欧盟每年交易额达数千亿欧元(ESMA, 2025), 中国碳市场配额已累计成交超500亿元(https://www.gov.cn/lianbo/202601/content_7053640.htm)。相应地, 生物多样性信用(部分机构也称为自然信用)是生物多样性保护融资的市场机制, 其运作方式与碳信用相似, 是通过一套标准化的量化评估方法对生物多样性保护项目所产生的净增益进行认证(Wunder et al., 2025)。生物多样性信用联盟(Biodiversity Credit Alliance, BCA)将生物多样性信用定义为“一种证书, 代表经过衡量且以证据为基础并对自然产生积极影响的生物多样性成效单位。该成效具有持久性, 并且是在原本可能发生的基础上额外增加的” (BCA, 2024), 作为生物多样性净增益(biodiversity net gain, BNG)成效的单位, 生物多样性信用可测量、可追踪、可交易, 可用于投资通过生态保护、恢复或管理实现生物多样性积极影响的项目(彭昀月等, 2024)。对企业而言, 采购经过严格验证且可靠的生物多样性信用, 是改善自身的自然足迹, 实现ESG以及自然向好目标的有力举措; 对生物多样性保护项目而言, 生物多样性信用能帮助其获得可持续的资金进行保护、恢复活动(Gray & Khatri, 2022; Antonelli et al., 2024)。因此, 生物多样性信用是企业参与生物多样性保护切实可行的途径之一。

生物多样性信用是生物多样性保护领域近几年新兴的热门话题之一, 自2022年《生物多样性公约》第十五次缔约方大会(CBD COP15)将生物多样性信用写进《昆蒙框架》后, 不少国家都开始了相关探索。2023年6月, 英国和法国共同发布了全球生物多样性信用路线图; 同年12月, 澳大利亚联邦政府《自然修复法案(2023)》(Nature Repair Act 2023)生效, 这是全球第一个由国家立法的自愿生物多样性市场; 2024年2月, 英国宣布强制性生物多样性净增益和法定生物多样性信用要求正式生效, 成为重大开发项目的强制性要求; 2025年7月, 欧盟发布《自然信用路线图》(Roadmap towards Nature Credits), 支持自然信用市场建设。

目前, 自愿性生物多样性市场已逐步活跃起来。据初步统计, 截至2025年底, 全球共成交约1,000万USD生物多样性信用(包含已售出和承诺购买) (Bloomlabs, 2025); 全球众多国家正在开展生物多样性信用试点项目, 包括中国、德国、法国、澳大利亚、哥伦比亚、巴西、肯尼亚、坦桑尼亚等, 试点项目未来5年预期将售出超过10万个生物多样性信用(Pollination, 2024)。已有研究表明, 未来生物多样性信用潜力巨大, 相关条件具备且落实到位, 到2030年, 全球每年生物多样性信用需求可能达20亿USD, 甚至接近70亿USD(WEF, 2023a)。

2 企业参与生物多样性信用的关键问题

形成市场的核心要素包括商品、供给方与需求方, 对于需求方或买方而言, 主要关注商品内容、质量、价格以及销售服务, 其需求匹配度、合理性与可行性直接关系到市场的发展潜力。在全球各地的生物多样性信用市场中, 核心要素包括生物多样性信用(商品)、保护与恢复项目(供给方)、企业或投资机构等买方(需求方), 当前面临着生物多样性信用如何衡量、价格如何制定、需求驱动因素有哪些以及如何参与投资等关键挑战, 这也是作为该市场关键参与主体的企业尤为关注的几项议题。

2.1 生物多样性信用的衡量逻辑与量化方法

开发生物多样性信用的核心在于将保护与恢复行动所产生的生物多样性净增益开发成“信用”商品, 并在市场上进行流通和出售。因此, 生物多样性信用的核算基于生物多样性净增益的产生过程和结果, 在核算过程中, 必须确保其净增益是真实有效的(IAPB, 2024a)。对应于碳信用核算由减排增汇行动带来的碳固定量, 两者本质相似。当前全球已制定或正在制定的方法学已超过50个(Wauchope et al., 2024), 各个方法学在考虑因素、指标选择、数据类型、计算方式等方面都有极大差异, 但同时也存在着共同点(IAPB, 2025a): (1)多数核算方法中采用的生物多样性信用单位是每单位面积的生物多样性价值的提升量或比例。(2)面积是较为普遍的考虑因素, 因为项目面积越大, 能够产生的净增益也越多。除此之外, 通常还会考虑物种、生态系统类型与状态、保护价值与意义、保护或恢复措施等

多方面因素。(3)在指标选择上，大多数方法学都尽可能基于科学，选择具有代表性的指标从多维度较为全面地衡量生物多样性效益。具体来看，通常涉及物种、栖息地和生态系统服务3类指标，如物种丰度、物种多样性指数、归一化植被指数(NDVI)、生态连通性、水质等。

较为常见的核算方法(图1A)是选择一系列指标代表生物多样性的不同维度，采用加和、平均等指标聚合计算方式，分别计算出保护和恢复行动及基准线情景下某监测年对应的生物多样性状态，两者

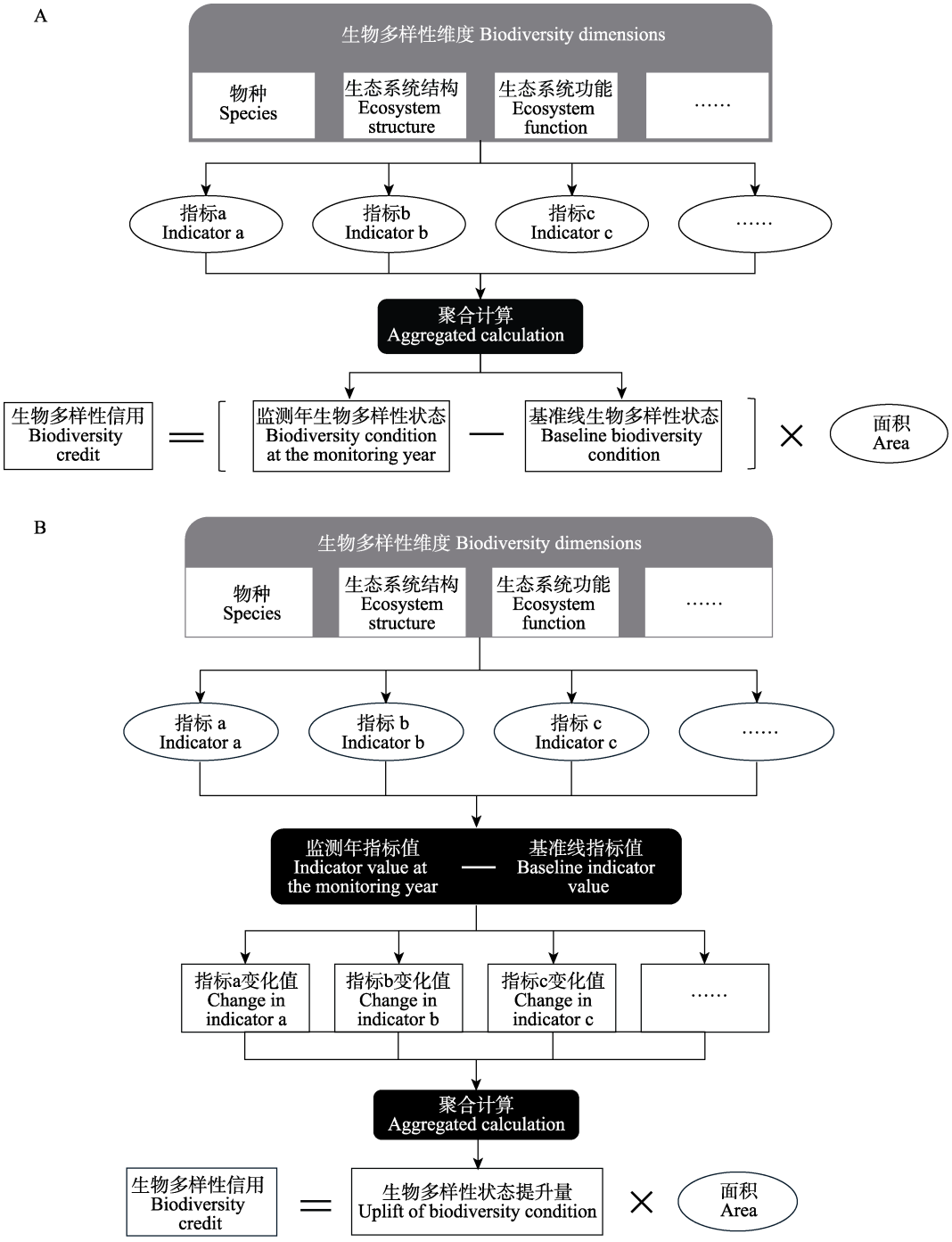


图1　两种常用的生物多样性信用核算方法框架。A: 先聚合再计算变化; B: 先计算变化值再进行聚合计算。
Fig. 1　Two common frameworks for biodiversity credit accounting methodologies. A, Aggregate first, then calculate the change; B, Calculate the change value, then aggregate.

相减计算得出的差值即生物多样性净增益,再与面积相乘，得出监测年的生物多样性信用数量，例如Verra SD VISta自然框架(SDVM002)；或先根据指标在保护和恢复行动及基准线情景下的变化量，再进行聚合计算，最后与面积相乘，得出监测年的信用数量(图1B)，例如Plan Vivo基金会的PV Nature方法学(Pollination & Taskforce on Nature Markets, 2023; Wauchope et al., 2024; WEF, 2024; Wunder et al., 2025)。

2.2 生物多样性信用的定价机制与影响因素

生物多样性信用作为一种可交易的商品，其本质是生物多样性净增益，即相对于基准线上生态系统的整体状况，项目采取的保护与恢复行动所带来的额外生物多样性提升。一个普遍的误解是认为生物多样性信用是对项目范围内生态价值的货币化(“为自然定价”)，然而这种理解是片面的。生物多样性信用的价值应基于保护与恢复行动及其产生的成果(“为行动和成果定价”)，包括行动过程中所投入的人力、技术和资源成本以及产生的生物多样性净增益。

迄今为止，全球已公开的单个生物多样性信用(不包括用于抵消的信用机制)交易价格在5–88万USD之间(表1)，由于公开的价格信息还较为有限，据已知数据换算，当前全球生物多样性信用相当于0.07–1,800 USD·ha^{-1}·yr^{-1}。其中，英国法定生物多样性信用价格较高，单个信用价格均在5万USD以上，其他私营机构单个信用价格为15–400 USD不等，相当于15–700 USD·ha^{-1}·yr^{-1}。

不同信用机制的价格差异极大，主要原因包括:(1)各信用机制采取的核算方法及选择的指标极为不同，导致单个信用代表的生物多样性含义有较大差异，如某信用机制考虑多种生物类群的物种多样性和生态系统完整性，其信用含义将与仅考虑伞护种种群指标及栖息地结构的信用机制差异极大。(2)单个信用所代表的项目活动实施面积和年限不同，例如Ekos的单个信用代表保护100 m^{2}的土地1年，尽管其信用单价仅为7.08 USD，但换算可得其单位面积单位时间的信用价格为708 USD·ha^{-1}·yr^{-1}，而生态系统再生协会(Ecosystem Regeneration Associates，ERA)的单个信用代表保护1 ha面积的伞护种栖息地1年，其信用单价和单位信用价格均为27 USD。(3)各信用机制设定的适用条件不同，包括方法学或标准的适用生态系统类型、地理区域差异较大，均会造成信用的内涵与价格差异。(4)不同信用机制采取的定价策略不同，有成本定价法，也有买方支付意愿定价法。对比中国大陆地区自愿碳市场上生态系统碳汇的价格，生物多样性信用价格普遍更高。

表1 不同生物多样性信用机制下单个信用的价格

Table 1 Prices of individual credits under different biodiversity credit schemes

信用机制(项目) Credit scheme (project)	信用单价 Price per credit (USD)	数据来源 Data source
Ekos	7.08	OPIS, 2025
华莱士信托 Wallacea Trust	5–10	OPIS, 2025
Seatrees	15	Bloomlabs, 2025
生态系统再生协会 Ecosystem Regeneration Associates, ERA	27	OPIS, 2025
Savimbo	30	Bloomlabs, 2025
Terrasos	34.28	OPIS, 2025
Wilderland	35.10	Bloomlabs, 2025
气候行动公司(莫华) Climate Action Company (Mohua)	118	Bloomlabs, 2025
气候行动公司(东怀奥) Climate Action Company (Eastern Whio)	118	Bloomlabs, 2025
Niue Ocean Wide	147.50	Bloomlabs, 2025
Earthly (伊福德庄园造林) Earthly (Iford Estate Woodland Creation)	297	OPIS, 2025
Earthly (廷斯伯里生境修复与土地还湿) Earthly (Timsbury Habitat Restoration and Land Rewetting)	357.75	OPIS, 2025
气候行动公司(南湖保护区) Climate Action Company (Southern Lakes Sanctuary)	413	Bloomlabs, 2025
英国环境、食品与乡村事务部 Department for Environment, Food and Rural Affairs, DEFRA	56,700–877,500	DEFRA, 2023
国际植物园保护联盟 Botanic Gardens Conservation International, BGCI	500,000	Bloomlabs, 2025

生物多样性信用的价格需平衡其公共物品属性与商品属性，当前的生物多样性信用市场为买方市场，多数开发方采用成本加成定价法，其价格取决于项目保护与恢复的直接成本、信用开发、监测、认证等交易成本以及项目利润，而非根据生物多样性的实际价值定价，也有部分机制会根据成本和买家支付意愿定价(Pollination, 2024; Vaquié & Gradeckas, 2025)。例如，ERA为促进定价的一致性与准确性，规定按其标准开发的项目需采用项目开发固定成本与比例费用相加的定价方法，比例费用包括信用等级费、平台登记费、缓冲资金池、销售佣金和利润率(ERA, 2025)。对于部分涉及原住民和当地社区的项目，信用价格还会包含溢价，溢价范围为15%–300% (Pollination, 2024)。但是，当前生物多样性信用定价标准的巨大差异也会影响其可比性和在市场的交易。

2.3 驱动企业投资生物多样性信用的核心价值

企业投资的驱动因素是生物多样性信用最热议的话题之一，买方的需求与驱动力更是市场发展与扩大的基础。总体来看，企业投资价值可从企业自身、社会责任及经济收益3个方面理解。

在企业自身层面，驱动因素主要包括抵消、合规、风控及品牌形象: (1)抵消。这是企业投资生物多样性信用最强的需求，用于补偿其进行土地开发、基础设施建设等开发活动造成的生物多样性影响，以满足政策合规和社会责任要求，但这也是最具争议的一项驱动力(WEF, 2023b; Gradeckas, 2024)。由于生物多样性的价值具有不可替代性，例如在某个地方开发造成的鸟类物种损失，无法通过在另外一个地方开展的植被恢复来完全补偿，因此目前国际主流观点认为生物多样性信用不可以用于抵消生物多样性损失。(2)合规。自然和生物多样性战略正逐渐成为企业与金融机构的重要任务，生物多样性信用可用于可持续发展和ESG披露，以满足新兴披露框架的要求，响应监管，也有助于ESG评级。例如，针对欧盟《企业可持续报告指令》(Corporate Sustainability Reporting Directive, CSRD)对披露生物多样性影响的强制要求，企业可采购信用降低声誉风险。长远来看，未来强制监管可能更多且更严格，提前购买信用可规避监管冲击和信用成本上升(BCA, 2023; Pollination, 2023; Barisa et al., 2024)。同时，通过信用采购体现对生物多样性保护的贡献也有助于ESG评级，从而获得更高的评级，提升品牌信任度。(3)风控。不少企业的运营都依赖于生态系统服务，如天然原材料(如粮食、矿产、木材等)的供给、水源涵养、传粉服务等，若购买或开发其供应链相关的特定区域的生物多样性信用，可以针对性地缓解区域与自然相关的财务风险，维护或提升供应链稳定性和韧性(BCA, 2023; Pollination, 2024)。(4)品牌形象。企业投资生物多样性信用不仅有利于推进其ESG目标，更能切实增强市场竞争力(Pollination, 2024)。类似于一些企业自愿捐赠产品利润投资基于自然的碳信用，或航空公司为乘客提供购票时额外抵消碳信用的选项。企业将生物多样性信用和产品捆绑，通过产品销售传递公益价值，这种做法不仅可以更生动地讲好产品故事，让品牌营销更有温度、产品叙事更有说服力，还能提升品牌溢价和社会认可度(WEF, 2023b)。同时，积极的企业形象也有利于吸引和留住人才，为企业长期发展筑牢基础。

在社会责任贡献层面，投资生物多样性信用可以帮助企业对齐《昆蒙框架》目标，通过量化的贡献支持国家层面的生物多样性目标和履约工作，使企业社会责任与全球和国家目标一致(IAPB, 2024b)。此外，部分企业难以明确其价值链上的直接生物多样性影响，那么生物多样性信用机制能为这类企业提供一个无需通过补偿参与生物多样性保护的途径(BCA, 2023)，展示其贡献和影响力。

在经济收益层面，从长期效益来看，企业投资生物多样性信用不一定是单纯的支出，还可能带来持续的长期资产收益。随着全球生态保护需求不断升级，以及高质量信用短期供给紧缺，这类信用大概率会因稀缺性形成溢价，从而带来经济收益(Gradeckas, 2024)。

2.4 企业投资生物多样性信用的参与路径

在企业明确投资动机之后，可以通过不同方式参与生物多样性信用市场，参与生物多样性治理。不同企业因规模、资源禀赋及核心诉求(如ESG目标、风险规避、品牌营销)存在差异，可选择适配自身需求的参与路径，常见且易行的方式包括: (1)购买信用，即企业通过正规交易平台或项目方直接采购已核证的生物多样性信用。此方式较为直

接, 适用于需要快速响应披露要求、短期或临时支持自然保护项目及开展社会责任活动的企业(https://carboncredits.com/biodiversity-credits-a-new-way-of-funding-nature-protection/)。购买信用能够使企业的自然保护相关贡献实现量化、有据可依, 并可在ESG信息披露、可持续发展报告和品牌传播中展示该企业对生物多样性保护的支持。(2)共同参与项目开发, 即企业联合生态保护机构、生物多样性项目运营方, 从项目选择与设计、资金投入到后期监测全程参与, 并依据利益分配协议获取项目产生的生物多样性信用。此方式适用于拥有长期规划、已制定自然保护战略或需要对其供应链特定区域进行风险管理的企业。企业与项目方的深度合作可提高自然保护项目的透明度, 增强企业对项目成效、社会影响和资金使用的可控性, 也更利于企业讲述其参与自然保护的故事。(3)产品 + 生物多样性信用, 即将生物多样性信用与产品销售绑定, 如每售出1件产品, 即捐赠部分资金购买信用支持1 m^2的热带雨林恢复, 或在产品宣传中明确标注相关的信用贡献(WEF, 2023b; Cole & Eis, 2024)。此方式更聚焦消费者端, 通过赋予产品自然友好属性, 有助于提升消费者认同、增强品牌粘性, 以及提高企业社会认可度, 并促进公众对于自然保护活动的直接参与。(4)碳信用 + 生物多样性信用, 即企业购买或开发兼具生物多样性保护功能的碳汇项目信用, 或通过叠加或捆绑的方式同时采购两类信用, 实现气候减缓与生物多样性保护的双重目标(WEF, 2023b; Tedersoo et al., 2024)。此方法适用于已开展碳中和实践或已开发基于自然的碳汇项目的企业, 可在原有碳项目的基础上进一步提升多维自然价值, 将生物多样性信用与碳信用叠加, 使企业对自然保护的投入从单一的碳汇信用转向更为综合的生态系统保护, 有助于企业建立更全面的自然保护与气候战略。

相较其他投资路径, 生物多样性信用具有一定优势。碳汇项目往往更多关注生态系统减排增汇能力, 即便能够提升部分其他生态系统服务, 如水源涵养、气候调节等, 也很难有针对性地帮助企业减缓运营实体或供应链相关区域的生态风险。相比而言, 生物多样性信用能够通过所实施的保护行动增强生态系统韧性、减缓生态风险, 还能够投资淡水、海洋等生态系统保护与恢复项目, 适用的生态系统类型更广。直接投资生态保护与恢复项目也是企业参与生物多样性保护的路径之一, 企业直接参与保护与恢复项目, 可以对项目的实施与资金使用进行管控, 但直接投资往往需要覆盖项目较大比例的资金需求, 需具备较高的专业和资金门槛。对比来说, 生物多样性信用的投资门槛较低, 支持投资者购买单个项目的部分信用, 中小企业甚至个人也能参与, 无需大量资金投入或专业门槛。依托信用机制, 项目经核查与认证, 并基于科学量化保护与恢复成果, 让复杂的生物多样性保护成效更明确、真实、可验证、可追溯(Pollination & Taskforce on Nature Markets, 2023)。量化的生物多样性成果可帮助企业清晰阐述其支持产生的积极影响, 贡献国家生物多样性保护目标。此外, 信用还具备交易属性, 参考自愿碳市场, 从长期的发展来看, 经认证后可通过平台出售获得收益, 或利用优质信用的溢价实现额外经济回报。

3 企业参与生物多样性信用面临的市场发展核心障碍

基于前文对生物多样性信用市场核心要素和关键问题的分析, 市场的未来走向和发展是破解企业参与的关键, 因此本章节以企业参与生物多样性信用为切入点, 阐述生物多样性信用市场发展的5项核心障碍(表2)。

3.1 缺乏禁止将生物多样性信用用于抵消的保障

企业天然就存在将所有生物多样性相关的投资视为抵消的动机, 这很难克服, 若缺乏高质量核算方法与数据标准、核查机构资质审定、交易规则与监管机制、政策与法规等刚性保障措施, 易导致企业重视信用购买而非优先考虑减缓影响的本末倒置现象。更有部分机构更换用语, 使用“平衡”或“为未减缓的影响承担责任”代替“抵消”一词, 以规避争议(Gradeckas, 2024), 但实际并未改善生态损害。这些争议导致很多潜在市场参与者处于观望状态, 限制了信用市场的进一步发展。

3.2 碳市场连锁反应导致“漂绿”恐惧

碳市场过往的负面事件, 如虚假信用、额外性与持久性问题等, 使公众对“信用”的信任度下降, 引发对生物多样性信用市场的担忧(Gradeckas, 2024)。因为如果生物多样性市场设计不完善, 就有

表2　生物多样性信用市场发展障碍与相应建议

Table 2　Development barriers and corresponding recommendations on biodiversity credit markets

障碍 Barriers	建议 Recommendations
缺乏禁止将生物多样性信用用于抵消的保障; 碳市场连锁反应导致“漂绿”恐惧 Lack of safeguards to prohibit the use of biodiversity credits for offsetting; Carbon market spillover effects triggering “greenwashing” concerns	借鉴碳信用市场建设经验, 探索建立生物多样性信用市场。具体建议: (1)在发展初期汲取自愿碳市场经验教训; (2)探索将生物多样性与碳信用相结合。Drawing on the experience of carbon market to explore and establish biodiversity credit markets. Detailed recommendations: (1) Learn from the voluntary carbon market in early development phases; (2) Explore the integration of biodiversity and carbon credits.
技术与数据瓶颈导致核算体系不完善 Technical and data bottlenecks lead to an imperfect accounting system	链接核算方法、需求和生物多样性保护目标。具体建议: (1)链接核算方法、指标与买方需求; (2)衔接指标与生物多样性保护目标、信息披露框架; (3)将资金收益用于保护与恢复行动。Linking the accounting methods, demand, and biodiversity conservation goals. Detailed recommendations: (1) Link accounting methods, indicators, and buyers' demand; (2) Align indicators with biodiversity conservation goals and disclosure frameworks; (3) Direct financial returns to conservation and restoration actions.
市场基础设施与监管规则不完善 Incomplete market infrastructure and regulatory rules	制定监管规则, 完善市场基础设施。监管规则层面的具体建议: (1)建立跨部门的监管协调机制; (2)建立当地社区与居民的权益保障机制; (3)明确问责制; (4)设立严格保障措施确保不被用于抵消。市场基础设施层面的具体建议: (1)出台生物多样性信息披露的政策文件或立法; (2)建立由政府主导或监管的市场及信用交易平台; (3)建立自愿性市场及针对特定行业的强制性市场; (4)结合生态补偿政策与生态产品价值实现体系; (5)鼓励发展生物多样性混合融资渠道。Formulating regulatory rules and improving market infrastructure. Detailed recommendations at the regulatory level: (1) Establish cross-sectoral regulatory coordination mechanisms; (2) Set up mechanisms to safeguard the rights and interests of local communities and residents; (3) Clarify accountability systems; (4) Set strict safeguards to ensure credits are not used for offsetting. Detailed recommendations at the market infrastructure level: (1) Issue policy documents or legislation on biodiversity disclosure; (2) Establish government-led or regulated markets and credit trading platforms; (3) Develop voluntary markets and mandatory markets for specific sectors; (4) Integrate with ecological compensation policies and the ecological product value realization system; (5) Encourage the development of blended finance channels for biodiversity.
使用场景不明, 信用声明缺乏共识 Unclear use cases and lack of consensus on credit claims	建立信用声明共识。具体建议: (1)将信用作为“贡献”进行披露; (2)声明应基于“提供支持”而非“实现成果”; (3)建立政府与企业协作声明机制。Establishing consensus on credit claims. Detailed recommendations: (1) Disclose credits as a “contribution”; (2) Claims should be based on “providing support” rather than “achieving outcomes”; (3) Establish government-business collaborative claim mechanisms.

可能沦为“漂绿”的工具, 通过虚假或夸大宣传, 打着促进生物多样性保护的旗号, 营造其运营环节或产品对生态友好的虚假形象, 而实际上并未采取实质性的保护行动, 甚至持续破坏生物多样性并将其破坏行为合法化, 以获取经济利益(Vardon & Lindenmayer, 2023)。企业在决定是否参与生物多样性信用交易时, 可能因担心购买信用会被质疑是“漂绿”反而增加声誉风险, 而选择观望。2024年, 国际生物多样性信用咨询委员会(International Advisory Panel on Biodiversity Credits, IAPB)发布了《高诚信生物多样性信用市场框架》(Framework for High Integrity Biodiversity Credit Markets), 为高诚信的生物多样性信用市场制定了关于信用核算与核查、公平公正、市场治理等一系列的国际准则, 但其落地细则尚未完善, 也缺乏高诚信信用的实践案例(IAPB, 2024c)。

3.3　技术与数据瓶颈导致核算体系不完善

生物多样性信用的核心在于量化的生物多样性净增益, 但目前没有统一的量化标准, 方法学差异极大, 导致不同信用代表的单位和价值不同, 难以进行比较(Wauchope et al., 2024)。在量化数据方面, 基础数据较为缺乏, 例如部分物种的分布与数量、生态系统服务的基线数据等, 缺乏长期的数据采集和监测体系(Oliver et al., 2021; Knape, 2023)。同时更为精细的数据收集与监测核查对技术要求很高, 比如需要高分辨率遥感、eDNA等先进技术, 或所需的人力物力投入大(卢晓强等, 2025), 因此, 生物多样性信用的核算面临着量化颗粒度与成本的双重难题, 是制约市场发展的关键技术瓶颈。同时, 量化核算方法如何匹配全球、国家和企业的生物多样性保护目标, 如何响应买方需求, 以及如何与自然相关财务信息披露、科学自然目标网络(Science Based Targets Network, SBTN)等框架进行衔接, 这些目标与核算之间的链接尚不清晰, 进一步制约信用的规模化应用(IAPB, 2024b)。

3.4　市场基础设施与监管规则不完善

目前市场尚处早期, 关键制度与规则体系尚未成型(Antonelli et al., 2024): (1)无统一市场规则, 不同国家、机构的信用开发与认定标准差异显著(IAPB, 2025b); (2)交易平台分散, 部分国际生物多

样性信用交易平台依托碳信用交易平台设立，在项目准入、信用核证、信息披露等环节差异极大，缺乏第三方监管制度，导致买方难以判断平台资质背景和可靠性，因而信用流通效率低；(3)利益分配机制不明，缺乏依据明确划分项目方、投资方、当地社区等主体的收益，降低市场参与热情；(4)价格差异极大，不同机构开发的信用价差可达数十倍，且缺乏透明公开的定价机制，增加买方决策成本和监管难度；(5)政策指导缺失，市场缺乏例如针对信用核查与审定的指导、有效的激励机制、保障制度等，降低参与意愿。

3.5 使用场景不明，信用声明缺乏共识

企业在购买生物多样性信用后，如何在ESG报告中披露、进行产品宣传等使用场景的界定和使用规范不清晰(BCA, 2023)。当前市场处于早期发展阶段，信用的长期生态与商业价值尚不明确，缺少实践反馈。此外，社会各界对生物多样性信用的使用声明尚未建立统一共识，缺乏对高诚信原则的考虑，将导致买方对信用使用条件的认识不足，以及对购买信用、投资信用和支持信用开发等不同类型参与途径的混淆(Antonelli et al., 2024)。

4 针对未来中国生物多样性信用市场建设的讨论与建议

依据生物多样性信用市场的核心要素解析与市场发展障碍剖析，基于中国生物多样性保护和市场经济规律及特点，本研究为未来中国生物多样性信用市场建设提出4点建议(表2)。

4.1 借鉴碳信用市场建设经验，探索建立生物多样性信用市场

中国NBSAP中提出“探索建立市场化生物多样性保护恢复补偿机制”，生物多样性信用市场发展不能因噎废食。若生物多样性信用市场设计得当，并结合高质量碳信用或生态系统服务付费(payment for ecosystem services, PES)等其他经验，生物多样性信用有望成为落实《昆蒙框架》的最重要资金来源之一(Antonelli et al., 2024)。碳市场失灵的教训表明，应当在市场早期发展阶段就专注于规则制定(Romm et al., 2025)。因此，建议: (1)在发展初期即秉持高诚信信用原则，建立健全市场基础设施并制定完善的市场规则，包括充分利用人工智能建立注册登记系统和交易系统的上线运行规则、审定与核查机构的准入标准、人员管理等，推动其健康发展；(2)尝试将生物多样性与碳信用相结合，直接借用中国相对成熟的碳市场机制稳健推进上市，例如在自愿减排机制下选择具有生物多样性协同效益的项目，核算并认证其生物多样性净增益，提高碳信用质量，同时出售两种信用。

4.2 链接核算方法、需求和生物多样性保护目标

作为市场长期发展的核心因素，需求端的投资动机与驱动力将直接影响交易决策，产品对受众群体的需求满足程度是买方重点评估的因素之一。生物多样性信用能否满足买方的需求也是交易决策的重点，而其衡量单位与代表的含义取决于核算方法，理想情况下，生物多样性信用项目的保护与恢复行动、生物多样性净增益、核算方法、资金收益再到资金流向保护恢复行动，应形成一个相互关联的闭环，从而促进生物多样性效益的有效提升与资金的合理使用(图2)。因此，建议在考虑生物多样性净增益外与买方需求建立清晰的连接；将信用相关的保护、恢复或管理活动与全球或国家目标的贡献连接；并通过资金等回馈当地社区开展保护与恢复等(Porras & Steele, 2020; Antonelli et al., 2024)。

4.3 制定监管规则，完善市场基础设施

碳信用市场带来的一个核心经验是政府应制定并执行清晰的规则(Romm et al., 2025)。生物多样性信用市场同样需出台明确的信用交易规则、核算标准、核查机构资质要求等，统一市场准入与退出机制，从而避免买方只竞争价格而不是质量的“劣币驱逐良币”的现象(Romm et al., 2025)。建议包括: (1)建立一个生态环境、林业草原、金融等跨部门的生物多样性信用监管协调机制，指导制定方法学和标准、开发程序、核证和交易规则等，确保生物多样性信用的真实性和有效性，以及确保开发和市场的有序开展和稳健发展；(2)建立当地社区与居民权益的保障机制作为信用开发的必要条件，让当地社区充分参与项目设计、方案执行、信用开发等阶段，明确项目风险及规避机制，并共同制定利益共享方案；(3)明确问责制，划定项目开发方、交易平台、第三方核查机构等主体的权责边界，对损害社区权益、数据造假等行为制定追责流程与惩罚措施；(4)借鉴IAPB高诚信原则(IAPB, 2024c)，设立严格措

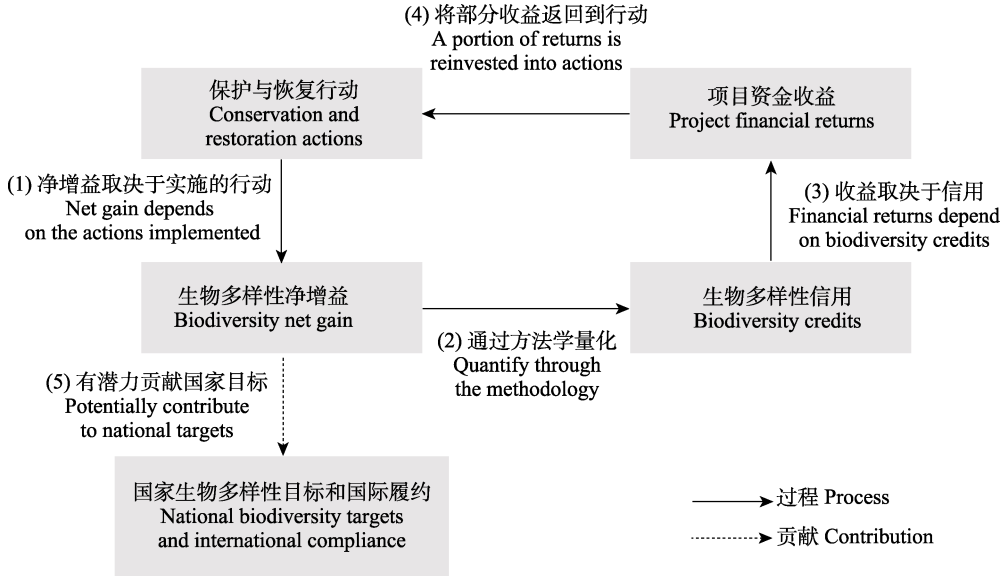


图2　生物多样性信用项目从行动到收益回馈的逻辑框架
Fig. 2　The logical framework of a biodiversity credit project from actions to financial returns

施确保生物多样性信用不被用于抵消生物多样性影响，严格规定企业需遵循“避免–最小化–恢复–补偿”的减缓层级(mitigation hierarchy)以降低对抵消和信用购买的依赖，建立全流程、长期信息披露机制。

在市场层面，信用机制发展初期应更多将其视作项目融资的工具，短期可能会先发展出多个本地市场，而长期可能衍生出二级市场。若能形成一套一致且具备高诚信的核算方法，信用的二级交易可能发展为流动性更强、成本效益更高的市场。在中国，可持续发展披露框架也缺乏强制性的生物多样性披露要求，加上信用风险考虑，企业对生物多样性信用的需求有限，交易谨慎，市场规模难以提升。因此，建议: (1)出台政策文件或立法，推进生物多样性信息披露的强制化，比如对自然资源高度依赖的央企或国企开展试点，要求其评估、披露并应对生物多样性影响，并强制披露生物多样性信用的购买、使用及产生的生物多样性成果，激发对信用的需求; (2)建立由政府主导或监管的生物多样性信用市场及信用交易平台，开发一套国内统一、通用的认证框架并制定价格参考标准，提升信用的流通性与交易属性; 发布政策指南、制定规则来影响资金导向、技术创新并提供市场运行条件，避免因缺乏有效监管而导致资金的低效使用; (3)建立适用性广的自愿性市场，同时也可针对特定自然资源依赖型行业建设强制性市场，扩大对生物多样性信用的强制性需求; (4)与中国生态补偿政策和生态产品价值实现体系相结合，包括与生态系统生产总值(gross ecosystem product, GEP)的量化方法进行衔接以提高一致性，将生物多样性信用纳入生态产品价值实现的新路径进行激励，结合多种绿色金融产品促进企业参与等; (5)鼓励发展生物多样性混合融资渠道，而非将生物多样性信用视为其他生物多样性保护资金的替代品(Fiore & Grabbe, 2025)，导致公共投资的削减，否则弥补保护资金缺口的目标难以实现，且很难再吸引更大规模的私人投资。

4.4　建立符合中国市场的信用声明共识

企业在购买信用后，通常会对信用投资制定相关声明。为此，需要就企业的规范声明内容与信用权属达成共识，避免对公众和社会产生误导。建议在中国市场对信用的使用制定清晰的指导原则，明确信用在ESG报告、品牌宣传等场景的使用规范，包括: (1)禁止通过购买信用来抵消自身生物多样性影响，仅允许将信用作为“对生物多样性保护的积极贡献”进行披露; (2)声明内容应基于“为生物多样性成果提供支持”这一事实而非最终成果; (3)建立政府与企业协作声明机制，企业提供资金支持生物多样性成果，宣传对国家《昆蒙框架》目标的贡献，政府将其纳入国家《昆蒙框架》履约进展，并出具官方文件认可企业在这一进展上的支持，避免成果

归属权争议, 可参考自愿碳市场在《巴黎协定》(Paris Agreement)第6条下的“相应调整”与“贡献声明” (Pollination, 2023)。

5 结论

生物多样性信用市场的特点使其通常无法自行发展壮大, 迈出第一步才能催生规模化发展路径和解决方案。在市场发展初期, 也没有任何主体能开发出完美的方法学、理想的监测体系或完善的核查认证机制, 只能在探索高诚信信用开发与交易的过程中, 逐步寻找到问题的应对方法。随着企业生物多样性保护从被动合规应对风险向主动布局战略机遇的转变, 生物多样性信用对于价值链较长、对自然资源依赖程度较高的企业, 例如食品、零售、采矿、能源等行业, 以及涉足国际市场的企业来说, 是一个降低企业长期风险、保障获取稳定收益、参与生物多样性保护与治理的战略新途径。在《昆蒙框架》目标下, 企业可以通过信用投资基于自然的解决方案(nature-based solutions, NbS), 实现可验证、可追溯的生态成果, 将贡献转变为能看得见的生态资产, 提升企业韧性和长期竞争力。未来, 随着生物多样性信用市场在交易平台、市场规则、监管机制、权益保障等基础设施方面的完善, 这一工具将成为企业参与生物多样性治理、实现“自然向好”与“商业向善”的有力抓手, 同时将与碳市场逐渐产生交集, 筑牢企业长期可持续发展的根基。

ORCID

彭昀月 https://orcid.org/0009-0006-5572-4518

参考文献

Antonelli A, Rueda X, Calcagno R, Nantongo Kalunda P (2024) How biodiversity credits could help to conserve and restore nature. Nature, 634, 1045–1049.

Barisa K, Drake MM, Shah T, Susarla R, Rodewald N (2024) Credit Where Credit’s Due: Identifying the Core Principles for a High Integrity Biodiversity Credit Market. https://www.bluemarinefoundation.com/wp-content/uploads/2025/06/Credit-where-credits-due1.pdf. (accessed on 2025-12-10)

BCA (Biodiversity Credit Alliance) (2023) Demand-side Sources and Motivation for Biodiversity Credits. https://www.biodiversitycreditalliance.org/wp-content/uploads/2024/05/BCAIssuePaper_DemandOverview06122023-final.pdf. (accessed on 2025-12-10)

BCA (Biodiversity Credit Alliance) (2024) Definition of A Biodiversity Credit. https://www.biodiversitycreditalliance.org/wp-content/uploads/2024/05/Definition-of-a-Biodiversity-Credit-Rev-220524.pdf. (accessed on 2025-12-10)

Bloomlabs (2025) Market Intelligence for Biodiversity Credits. https://app.bloomlabs.earth/. (accessed on 2026-02-23)

Cole M, Eis J (2024) Biodiversity Credits: Lessons for Leaders. https://www.mckinsey.com/capabilities/sustainability/our-insights/sustainability-blog/biodiversity-credits-lessons-for-leaders. (accessed on 2025-10-22)

DEFRA (Department for Environment, Food & Rural Affairs) (2023) Statutory Biodiversity Credit Prices. https://www.gov.uk/guidance/statutory-biodiversity-credit-prices. (accessed on 2025-12-10)

EFRAG (European Financial Reporting Advisory Group) (2022) ESRS E4: Biodiversity and Ecosystems. https://www.efrag.org/sites/default/files/sites/webpublishing/SiteAssets/11%20Draft%20ESRS%20E4%20Biodiversity%20and%20ecosystems%20November%202022.pdf. (accessed on 2026-03-04)

ERA (Ecosystem Regeneration Associates) (2025) Umbrella Species Stewardship: Biodiversity Crediting Protocol (Version 2.2). https://cdn.prod.website-files.com/65ae9262fbf418e225c9e4f0/68e7ef162522f00e6830ebc9_ERA_Biodiversity%20Crediting%20Protocol%20Umbrella%20Species%20Stewardship___clean__Aug2025.pdf. (accessed on 2026-02-23)

ESMA (European Securities and Markets Authority) (2025) EU Carbon Markets 2025. https://www.esma.europa.eu/sites/default/files/2025-10/ESMA50-481369926-30552_Carbon_Markets_Report_2025.pdf. (accessed on 2026-01-26)

Fiore A, Grabbe H (2025) Nature Markets: How Can Credits and Shares Provide Durable, Additional Finance? https://www.bruegel.org/policy-brief/nature-markets-how-can-credits-and-shares-provide-durable-additional-finance. (accessed on 2025-12-10)

Gradeckas S (2024) Deep Dive: Biodiversity Credit Demand. https://newsletter.bloomlabs.earth/p/deep-dive-biodiversity-credit-demand. (accessed on 2025-12-10)

Gray C, Khatri A (2022) How Biodiversity Credits Can Deliver Benefits for Business, Nature and Local Communities. https://www.weforum.org/agenda/2022/12/biodiversity-credits-nature-cop15. (accessed on 2025-12-10)

Hu H, Lazar E, Pan J, Wang S (2024) Environmental performance and credit ratings: A transatlantic study. International Review of Financial Analysis, 96, 103635.

IAPB (International Advisory Panel on Biodiversity Credits) (2024a) Design Criteria for High Integrity Measurement of Biodiversity Credits. https://drive.google.com/file/d/1s61LfEs9tGaN3FspDpJLz0DyxhUQQ7cV/view. (accessed on 2025-12-10)

IAPB (International Advisory Panel on Biodiversity Credits) (2024b) Recommendations for High Integrity Demand for Biodiversity Credits. https://drive.google.com/file/d/1uKUdgXHMga1MtBQ4o3y8uIzJTfwnfmBF/view. (accessed on

2025-12-10)

IAPB (International Advisory Panel on Biodiversity Credits) (2024c) Framework for High Integrity Biodiversity Credit Markets. https://www.iapbiocredits.org/framework. (accessed on 2026-02-23)

IAPB (International Advisory Panel on Biodiversity Credits) (2025a) IAPB Community of Practice, One Year On: Learning from Practical Implementation. https://drive.google.com/file/d/1KSwLZhGTGSwgMK5qbJVvcfMed9cUAnei/view. (accessed on 2025-12-10)

IAPB (International Advisory Panel on Biodiversity Credits) (2025b) Learnings from Government-Led Approaches to Nature Credit Markets. https://drive.google.com/file/d/1M-uwu9xctD6RNEo6Cqai32jbQWFIz9Ad/view. (accessed on 2025-12-10)

Knape J (2023) Effects of choice of baseline on the uncertainty of population and biodiversity indices. Environmental and Ecological Statistics, 30, 1–16.

Krause MS, Matzdorf B, Droste N (2020) Survey data on voluntary nature conservation commitments of German businesses and their perceptions towards conservation credits. Data in Brief, 33, 106625.

Lu XQ, Dong SS, Ma Y, Xu X, Qiu F, Zang MY, Wan YQ, Li LX, Yu CG, Liu Y (2025) Current status, challenges, and prospects of frontier technologies in biodiversity conservation applications. Biodiversity Science, 33, 24440. (in Chinese with English abstract) [卢晓强, 董姗姗, 马月, 徐徐, 邱凤, 臧明月, 万雅琼, 李孪鑫, 于赐刚, 刘燕 (2025) 前沿技术在生物多样性研究中的应用现状、挑战与展望. 生物多样性, 33, 24440.]

Oliver RY, Meyer C, Ranipeta A, Winner K, Jetz W (2021) Global and national trends, gaps, and opportunities in documenting and monitoring species distributions. PLoS Biology, 19, e3001336.

OPIS (Oil Price Information Service) (2025) Biodiversity Market Report. https://www.opis.com/product/pricing/spot/biodiversity-market-report/. (accessed on 2025-12-10)

Peng YY, Jin T, Zhang XQ (2024) Biodiversity credits: Concepts, principles, transactions and challenges. Biodiversity Science, 32, 23300. (in Chinese with English abstract) [彭昀月, 靳彤, 张小全 (2024) 生物多样性信用的概念、原则、交易和挑战. 生物多样性, 32, 23300.]

Pollination (2023) State of Voluntary Biodiversity Credit Markets: A global Review of Biodiversity Credit Schemes. https://pollinationgroup.com/wp-content/uploads/2023/10/Global-Review-of-Biodiversity-Credit-Schemes-Pollination-October-2023.pdf. (accessed on 2025-12-10)

Pollination (2024) State of Voluntary Biodiversity Credit Markets: Current supply & Demand Dynamics. https://pollinationgroup.com/wp-content/uploads/2024/09/BiodiversityCreditMarkets_2024-FINAL.pdf. (accessed on 2025-12-10)

Pollination, Taskforce on Nature Markets (2023) Biodiversity Credit Markets: The Role of Law, Regulation and Policy. https://assets-global.website-files.com/623a362e6b1a3e2eb749839c/6452340b9bcbb3ef3f82e6b6_BiodiversityCreditMarkets.pdf. (accessed on 2025-12-10)

Porras I, Steele P (2020) Making the Market Work for Nature: How Biocredits can Protect Biodiversity and Reduce Poverty. https://www.iied.org/sites/default/files/pdfs/migrate/16664IIED.pdf. (accessed on 2025-12-10)

Romm J, Lezak S, Alshamsi A (2025) Are carbon offsets fixable? Annual Review of Environment and Resources, 50, 649–680.

Senanayake M, Harymawan I, Dorfleitner G, Lee S, Rhee JH, Ok YS (2024) Toward more nature-positive outcomes: A review of corporate disclosure and decision making on biodiversity. Sustainability, 16, 8110.

Swanson E, Heal G, Zhu L, Niu R, Townshend T, Song JS. (2025) Financing Nature: The Unabated Biodiversity Finance Crisis. https://www.paulsoninstitute.org/wp-content/uploads/2025/09/Financing-Nature_Interim-Update_2025.pdf. (accessed on 2025-12-10)

Tedersoo L, Sepping J, Morgunov AS, Kiik M, Esop K, Rosenvald R, Hardwick K, Breman E, Purdon R, Groom B, Venmans F, Kiers ET, Antonelli A (2024) Towards a co-crediting system for carbon and biodiversity. Plants, People, Planet, 6, 18–28.

UEBT (Union for Ethical BioTrade) (2024) The Evolution of Biodiversity in the Minds of Consumers Since 2009: 2024 Summary. https://static1.squarespace.com/static/577e0feae4fcb502316dc547/t/67bf1aafb8b1c467400f2b38/1740577461089/UEBT+Biodiversity+Barometer+2024+Report+Summary.pdf. (accessed on 2026-02-23)

Vaquié M, Gradeckas S (2025) Voluntary biodiversity market projects. https://newsletter.bloomlabs.earth/p/voluntary-biodiversity-market-projects. (accessed on 2026-02-23)

Vardon MJ, Lindenmayer DB (2023) Biodiversity market doublespeak. Science, 382, 491.

Wauchope HS, Zu Ermgassen SOSE, Jones JPG, Carter H, Schulte To Bühne H, Milner-Gulland EJ (2024) What is a unit of nature? Measurement challenges in the emerging biodiversity credit market. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 291, 20242353.

WEF (World Economic Forum) (2020) Nature Risk Rising: Why the Crisis Engulfing Nature Matters for Business and the Economy. https://www.weforum.org/publications/nature-risk-rising-why-the-crisis-engulfing-nature-matters-for-business-and-the-economy. (accessed on 2025-10-22)

WEF (World Economic Forum) (2023a) Biodiversity Credits: Demand Analysis and Market Outlook. https://www3.weforum.org/docs/WEF_2023_Biodiversity_Credits_Demand_Analysis_and_Market_Outlook.pdf. (accessed on 2025-12-10)

WEF (World Economic Forum) (2023b) Biodiversity Credits: A Guide to Support Early Use with High Integrity. https://www3.weforum.org/docs/WEF_Biodiversity_Credits_A_Guide_to_Support_Early_Use_with_High_Integrity_20

23.pdf. (accessed on 2025-12-10)

WEF (World Economic Forum) (2024) Biodiversity Credits: Demystifying Metrics for Nature Markets. https://www3.weforum.org/docs/WEF_Biodiversity_Credits_2024.pdf. (accessed on 2025-12-10)

Wunder S, Fraccaroli C, Bull JW, Dutta T, Eyres A, Evans MC, Thorsen BJ, Jones JPG, Maron M, Muys B, Pacheco A, Olesen AS, Swinfield T, Tegegne YT, White TB, Zhang H, zu Ermgassen SOSE (2025) Biodiversity credits: An overview of the current state, future opportunities, and potential pitfalls. Business Strategy and the Environment, 34, 8470–8499.

Xu J, Wang JZ, Li JS (2022) Progress, pathways and suggestions on business engagement in biodiversity mainstreaming. Biodiversity Science, 30, 22078. (in Chinese with English abstract) [徐靖, 王金洲, 李俊生 (2022) 商业界参与生物多样性主流化的进展、路径与建议. 生物多样性, 30, 22078.]

(责任编委: 徐靖　实习责任编辑: 葛兴芳)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (4): 25448, pages 1–6
doi: 10.17520/biods.2025448
cstr: 32101.14.biods.2025448

•论坛•

珍稀濒危植物有效迁地保护：概念、标准和建议

陈小勇*

华东师范大学生态与环境科学学院，上海 200241

摘要： 迁地保护是保护珍稀濒危植物的重要途径之一，《国家植物园体系布局方案》提出到2035年我国70%以上的珍稀濒危野生植物得到有效迁地保护，然而有效迁地保护的定义及其衡量标准并不明确。本文就相关问题进行探讨。在迁地保护实践中，存活并生长正常、繁殖成功、自我维持以及保持物种原真性可作为不同程度成功的依据，本文将这些成功程度不同的迁地保护归为迁地保存和有效迁地保护两类，并提出采用自我维持、遗传独特性和遗传完整性作为判断有效迁地保护的标准，最后提出了开展有效迁地保护的4个建议。

关键词： 珍稀濒危植物；有效迁地保护；自我维持；遗传独特性；遗传完整性

陈小勇 (2026) 珍稀濒危植物有效迁地保护：概念、标准和建议. 生物多样性, 34, 25448. doi: 10.17520/biods.2025448; cstr: 32101.14.biods.2025448.
Chen X-Y (2026) On the effective *ex situ* conservation of rare or endangered plants: Definition, standards and recommendations. Biodiversity Science, 34, 25448. doi: 10.17520/biods.2025448; cstr: 32101.14.biods.2025448.

On the effective *ex situ* conservation of rare or endangered plants: Definition, standards and recommendations

Xiao-Yong Chen*

School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China

ABSTRACT

Background: *Ex situ* conservation is an important approach to conserving rare or endangered plants. The National Botanical Garden System Layout Plan of China proposed that more than 70% of the rare or endangered plants should be under effective *ex situ* conservation by 2035. However, the criteria that constitute effective *ex situ* conservation and the methods for its implementation remain poorly defined. This paper addresses these critical issues.

Results: Survival and normal growth, successful reproduction, self-sustainability, and species authenticity can serve as indicators for evaluating different extents of success of *ex situ* conservation, which are grouped into *ex situ* preservation and effective *ex situ* conservation. This paper suggests self-sustainability, genetic distinctiveness, and genetic integrity as the standards for effective *ex situ* conservation. Accordingly, four recommendations are proposed for implementing effective *ex situ* conservation.

Perspective: The definition, standards, and recommendations presented in this paper will help to clarify the concept of effective *ex situ* conservation, thereby facilitating the achievement of the goals set forth in the National Botanical Garden System Layout Plan of China.

Key words: rare or endangered plants; effective *ex situ* conservation; self-sustainability; genetic distinctiveness; genetic integrity

我国十分重视生物多样性保护，正加快建设以国家公园为主体的自然保护地体系，逐步建设国家植物园体系，形成就地保护和迁地保护相结合的生物多样性保护格局。为形成国际领先的国家活植物

收稿日期 Received: 2025-11-09；接受日期 Accepted: 2026-03-19
基金项目：教育部学科突破先导项目(JYB2025XDXM907) Supported by Fundamental and Interdisciplinary Disciplines Breakthrough Plan of the Ministry of Education of China (JYB2025XDXM907)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xychen@des.ecnu.edu.cn

迁地保护体系, 《国家植物园体系布局方案》提出: “到2035年, 80%以上的国家重点保护野生植物、70%以上的我国珍稀濒危野生植物得到有效迁地保护” (文世峰等, 2023)。当前, 学界对方案中的迁地保护对象、目标等已展开不少讨论(刘华杰, 2024; 刘夙等, 2024; 任海, 2024; 孙卫邦, 2025), 然而其中的一个关键概念——有效迁地保护——受到的关注不多。什么是有效迁地保护? 如何评判迁地保护有效与否? 怎样开展有效迁地保护? 这些重要问题的答案还比较模糊, 不仅不利于迁地保护实践, 若操作不当, 反而可能加快珍稀濒危植物的衰退和绝灭。

鉴于此, 本文梳理了评估迁地保护成功的依据, 结合保护目标提出对有效迁地保护标准的理解以及开展有效迁地保护的建议, 以期为我国实现珍稀濒危植物迁地保护目标提供参考。

1 衡量珍稀濒危植物迁地保护成功的依据

迁地保护即在目标物种原生境以外进行的保护, 是对就地保护的补充, 具有应对和解决主要威胁成因、抵消威胁影响、争取时间、恢复野生种群4个方面作用(IUCN/SSC, 2014)。珍稀濒危植物迁地保护包括植物园、树木园、种质圃等处的活植株保存, 以及种子、营养繁殖体、组织材料等种质保存。此外, 遗传资源的数字序列信息也是一种特殊的迁地保护形式。

在迁地保护实践中, 由于拟达到的目标不同, 衡量成功的依据也有所不同。例如, 种质保存的核心目标是保存的材料具有活性, 能够培育活植株、提供具活性的花粉或者能提取高质量DNA, 而数字序列信息则体现在数字信息的安全、公平使用等方面。活植株保存是最常见的迁地保护措施, 也因目标不同, 可用如下4个方面依据来判断是否成功。

(1)存活并生长正常。珍稀濒危植物在迁地保护地栽植或者种子萌发后, 个体存活并在较长时期内生长正常。这在迁地保护早期实践中常用于判断迁地保护是否成功, 最近颁布的《珍稀濒危植物保护与恢复技术规程》(GB/T 46339-2025)也采纳苗木存活率衡量短期成功, 将长期能正常生长界定为部分成功。存活和生长正常是迁地保护成功的前提, 但如果停留在正常生长而不能繁殖, 一旦这些植株死亡, 就要重新引入个体, 成为迁入个体的“汇”, 难以发挥迁地保护的作用。

(2)繁殖成功。在迁地保护地, 珍稀濒危植物开花、结实, 产生可育种子, 即实现“从种子到种子”的生命周期。有性繁殖成功(少数专性无性繁殖或无性繁殖为主的物种除外)为迁地种群更新和维持提供了可能, 是有效迁地保护最基本的要求。目前大多数迁地保护实践依据这一标准来判断成功与否, 《珍稀濒危植物保护与恢复技术规程》也将其作为判定珍稀濒危植物迁地保护成功的依据。

(3)自我维持。指无需人类协助, 迁地保护种群可在相当长时间内通过有性繁殖实现种群更新, 维持种群规模的相对稳定, 甚至有所扩大。能自我维持表明在迁地保护地不存在珍稀濒危植物的致危因素, 能在一定程度上应对环境变化。目前在寿命较短的草本植物中, 已有一些迁地保护种群能够天然更新并维持相对稳定(李今等, 1999)。对于长寿命的珍稀濒危植物, 需要很长的时间才能判断迁地保护种群是否能自我维持; 若迁地种群能够通过有性繁殖实现天然更新, 并且幼苗幼树正常生长, 形成良好的种群结构, 也可初步判断为可自我维持。

(4)物种原真性。指迁地种群保持作为一个独立进化单元的完整性, 包括遗传独特性和遗传完整性两个方面。遗传独特性是一个物种具有的独特遗传特征, 即区别于其他物种、保持进化轨迹独立性的进化谱系; 而遗传完整性强调对珍稀濒危植物基因库保护的全面性。遗传独特性和遗传完整性得以保持是珍稀濒危植物有效迁地保护的最高标准, 为珍稀濒危植物受威胁等级降低和除名提供重要依据。保持迁地保护植物的遗传独特性已逐步得到关注, 一些学者明确提出应避免迁地种群的种间杂交(陈进和杨玺, 2024)。然而, 对遗传完整性的关注不多。最近, Xiao等(2026)对全球201例迁地保护案例分析发现, 仅有约17.4%的迁地保护种源涵盖了目标植物的所有遗传类群, 且基本上都是将不同遗传类群收集于相同地点, 而综合考虑遗传独特性和完整性的迁地保护案例几乎没有。

上述4个指标评判的成功程度不同的迁地保护, 可以归为迁地保存(*ex situ* preservation)和有效迁地保护(effective *ex situ* conservation) (图1), 前者包括达到生长正常和有性繁殖标准的迁地保护, 而实现

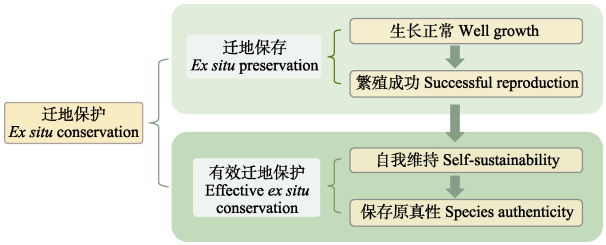


图1　迁地保护类型及其成功的评判依据
Fig. 1　Types of *ex situ* conservation and criteria for assessing success at varying extents

自我维持是有效迁地保护的最低要求, 物种原真性得以保存则是成功程度最高的迁地保护。

2　评判珍稀濒危植物有效迁地保护的标准

保护珍稀濒危植物的最终目标是使它们形成能够自我维持、具备应对变化环境的能力, 从而脱离濒危状态, 从濒危物种保护名录中除名(Liu et al., 2020)。其核心是“自我维持”和“应对变化环境”的能力, 前者的基本要求是无需人类协助即可通过有性繁殖形成可育种子, 实现种群更新; 后者则要求种群具有一定的遗传变异, 能在较长时期内应对环境变化。

有效迁地保护是实现这一目标的重要方式, 指在受威胁物种原生境以外对其进行保护, 使其能自我维持, 并保存物种原真性的措施。考虑到有效迁地保护不仅仅是确保存活、繁殖, 更需要不依赖人类协助即可自我更新、自我维持, 并能应对变化的环境。本文提出判断是否达到有效迁地保护的3个标准。

2.1　标准1: 迁地种群可自我维持

这是衡量有效迁地保护的最低标准, 即无需人类外部干预即可实现天然更新, 种群规模维持相对稳定, 甚至有所扩大。可自我维持意味着所选迁地保护地环境条件适宜, 而且不存在目标物种的致危因素。此外, 对于依靠动物传粉的珍稀濒危植物, 还需存在与原生境相同的传粉动物或有效的替代传粉动物, 从而能通过天然授粉实现结实。

目前不少迁地保护实践中, 栽植的珍稀濒危植物个体数量少, 对遗传变异考虑不足, 甚至所选迁地保护地环境条件不适宜, 从而需要通过人工干预(如播种、授粉、施肥、除草或病虫害防控等)才能实现更新。可自我维持不是简单的个体存活与繁殖, 需要包含一定的个体数量和遗传变异。保护遗传学中的50/500法则为构建可自我维持迁地保护种群提供了参考, 即迁地保护种群个体数不少于50; 如果考虑有效种群规模, 则引入的个体数还需增加(具体增加数量因物种而异)。

可自我维持标准与Volis和Blecher (2010)提出的类就地保护(*Quasi in situ* conservation)目标相似, 只是后者强调提升迁地种群的自我维持能力, 减少或避免人为干扰。许再富和郭辉军(2014)提出近地保护(*near situ* conservation), 以提高珍稀濒危植物迁地保护的成功性, 但他们主要考虑迁地保护地与原生境间的空间相似性, 即水平距离和海拔相近。而冯晨等(2023)提出的并地保护(*parallel situ* conservation)则强调建立迁地种群与野生种群间的基因流, 降低就地保护种群的不确定性, 规避迁地种群遗传多样性衰减以及遗传漂变引起的遗传风险等。

2.2　标准2: 迁地种群保持物种的遗传独特性

物种遗传独特性体现在其遗传组成与其他物种的显著差异, 在进化上为单独的分支, 即构成分类学上“好种”的基本要件。一个物种是否成立取决于其与其他物种是否处于不同的进化谱系, 有效的迁地保护应该保持珍稀濒危植物的遗传独特性。

种间杂交及伴随的基因渐渗是珍稀濒危植物遗传独特性的主要威胁。尽管在自然情况下, 一些植物与其近缘物种间存在一定的杂交频率, 甚至是古杂交形成的(Wang et al., 2025), 但当前杂交频率较低, 物种的遗传独特性得以保持。如果一个物种与近缘种间存在频繁的杂交, 甚至本身就是近期杂交形成的, 这样的物种不是合适的保护对象。美国《濒危物种保护法》(Endangered Species Act)也明确指出, 杂交个体不是保护的实体。

珍稀濒危植物迁地保护时往往与近缘种相邻种植(尤其是在基于分类的专类园中), 增加了种间杂交形成杂交后代的几率。例如, 武汉植物园迁地保存的8株极危植物秤锤树(*Sinojackia xylocarpa*)中有7株与园中种植的近缘种狭果秤锤树(*S. rehderiana*)存在杂交, 采收的种子中平均32.7%是杂交后代(Zhang et al., 2010)。因此, 如果珍稀濒危植物与其近缘种能够形成可育的后代, 那么, 该濒危植物的遗传独特性将随之降低甚至丧失, 从而失

去迁地保护的意义。即使与近缘种不能杂交, 但由于周边同期开花的常见近缘种花粉量较大, 这些花粉落在珍稀濒危植物的柱头上, 干扰其有性繁殖, 减少可育种子的数量, 甚至导致有性繁殖失败(Waser, 1978)。

已有不少学者注意到植物园迁地保护可能存在与近缘物种杂交的风险, 但关于杂交对迁地保护种群的影响存在不同看法。有人认为, 杂交可以提高迁地保护种群的遗传多样性, 利于适应变化的环境。然而, 通过种间杂交提高濒危植物遗传多样性的做法非必要不应采用, 除非存在严重的近交衰退, 导致无法正常生长、繁殖, 甚至引起迁地种群衰减。杂交除通过基因渐渗减弱珍稀濒危植物的遗传独特性外, 还可能引起远交衰退, 降低迁地种群的适合度。

2.3 标准3: 迁地种群保存物种的遗传完整性

遗传完整性指物种基因库的完整性, 即遗传变异不丧失。遗传变异是物种应对变化环境的基础, 反映了一个物种的进化潜力, 有效的迁地保护应该保存目标物种完整的遗传变异。

大多数物种的遗传组成在分布范围内并不是均匀分布, 通常由于空间隔离或生境差异形成明显的遗传结构(Coates et al., 2018), 即存在种群内和种群间遗传变异(类似于物种多样性的α和β多样性), 这种遗传结构反映了基因流障碍或对局地环境的长期适应。珍稀濒危植物尽管分布范围较窄, 往往也存在明显的遗传结构, 可以划分出不同的进化显著单元(evolutionarily significant units)或管理单元(management units) (Coates et al., 2018)。例如, Bradbury等(2023)采用SNPs分析了澳大利亚特有种——山龙眼科天蓝彩烟木(*Conospermum caeruleum*) 29个种群/地点的212个个体, 发现该物种可划分为3个进化显著单元, 其中1个还可进一步划分为3个管理单元。因此, 有效迁地保护需要考虑分布于不同种群的遗传变异, 对所有的进化显著单元、管理单元或遗传类群开展保护。

在迁地保护实践中, 对遗传变异的考虑逐渐增多, 并提出了一些增加遗传多样性的措施, 如尽可能多、尽可能广地采集样本用于迁地保护。然而, 若忽略种群间的遗传分化, 把不同进化显著单元、管理单元或遗传类群的个体引入到同一迁地保护地点, 尽管在短期内可以提高迁地种群的遗传变异, 甚至可能超过野生种群的遗传变异程度(如Xiao et al., 2026), 但随着时间推移, 选择作用将降低迁地保护种群的遗传变异; 即使个体之间不存在适合度差异, 由于迁地种群规模往往不大, 遗传漂变将导致遗传变异急剧下降。此外, 将来自分化较大的种群间的个体栽植在一起, 还可能因远交衰退降低迁地种群的适合度, 影响自我维持能力。

因此, 对于存在明显遗传结构的珍稀濒危植物的遗传完整性保存不应依赖单一迁地保护地, 需要构建由多个迁地保护地组成的迁地保护网络, 在确定珍稀濒危植物的进化显著单元/管理单元基础上, 明确就近的适宜迁地保护地点, 且尽量不将不同进化显著单元/管理单元的个体混合迁地保护。

3 开展珍稀濒危植物有效迁地保护的建议

结合判别有效迁地保护的3个标准, 就开展珍稀濒危植物有效迁地保护提出如下建议。

(1)科学评估, 统筹就地保护和迁地保护。针对每种珍稀濒危植物开展科学评估, 明确导致其濒危的人为和自然因素, 为每种珍稀濒危植物编制恢复计划(recovery plan), 统筹考虑就地保护与迁地保护, 制定迁地保护规划和方案, 确定需优先迁地保护的野生种群。

(2)合理布局珍稀濒危植物迁地保护网络。在国家层面建立珍稀濒危植物迁地保护协同机制, 根据其种群遗传结构合理布局迁地保护网络, 避免一部分遗传类群被过多重复迁地保护, 而另一些遗传类群被遗漏。考虑到用于有效迁地保护的实生个体数量较多(原则上不少于50个), 应避免追求迁地保护的珍稀濒危植物物种数量, 以致每个物种保存的个体过少; 也应避免跨区域迁地保护, 以免因环境条件差异过大, 需要通过投入大量资源营建生境、进行人为干预才能维系迁地保护个体的生存, 最终难以形成可自我维持的迁地保护种群。

(3)避免珍稀濒危植物与其近缘种混合种植。在迁地保护地点, 应避免珍稀濒危植物与其近缘种混杂, 尤其不宜与明确存在种间杂交风险的近缘种混种。许多植物园为资源收集、分类研究、科普展示和管理等, 基于分类学关系建立了不同类型的专类园; 然而, 在这些专类园中, 近缘种混合栽植在一

起, 增加了种间杂交、基因渐渗的机会。因此, 基于分类的专类园不宜用于有效迁地保护。

(4)避免追求高遗传多样性而混种来自分化明显种群的个体。对于存在明显种群遗传结构的珍稀濒危植物, 应在不同地点对不同进化显著单元、管理单元的野生种群开展迁地保护, 避免为提高遗传多样性而将来自不同进化显著单元、管理单元的个体引入到同一迁地保护地点, 以免破坏物种的遗传完整性。

4 结语

迁地保护是一项长期且投入巨大的实践, 短期内不易判断最终成效(尤其是对于长寿命的植物而言)。正因如此, 我们不能等待从失败的保护中汲取教训, 因为这不仅意味着大量资源的浪费, 更严重的是, 需要保护的物种可能因此而加剧衰退, 甚至局域或全域绝灭。基于保护生物学理论, 可以获得一些指导有效迁地保护的原则。本文在梳理判断迁地保护成功依据的基础上, 针对保护的最终目标和保存物种原真性的要求, 提出判断有效迁地保护可采用可自我维持、遗传独特性和遗传完整性3个标准, 并提出开展有效迁地保护实践的4个建议。

由于迁地保护与以往的资源收集存在一些相似之处, 容易将资源收集和保存的有些(好的)做法用于迁地保护, 然而这些方法不能照搬。特别是开展有效迁地保护时, 需在认识和理念上进行转变: 由资源收集转变到科学保护, 由关注个体存活转变到关注种群自我维持, 由单一地点保护转变到网络协同保护。随着对有效迁地保护认识的不断深入, 珍稀濒危植物迁地保护将更明确、有效, 《国家植物园体系布局方案》目标的实现路径也将更加清晰。

致谢: 感谢王嵘、向韦悯以及审稿人的宝贵意见和建议。

ORCID

陈小勇 https://orcid.org/0000-0002-4795-8940

参考文献

Bradbury D, Binks RM, Webb A, Byrne M (2023) Defining conservation units in a species complex with genomic-taxonomic discordance: A case study of *Conospermum caeruleum* (Proteaceae). Biodiversity and Conservation, 32, 1949–1975.

Chen J, Yang X (2024) Discussion on the plant *ex situ* conservation. Biodiversity Science, 32, 24064. (in Chinese with English abstract) [陈进, 杨玺 (2024) 关于植物迁地保护若干问题的讨论. 生物多样性, 32, 24064.]

Coates DJ, Byrne M, Moritz C (2018) Genetic diversity and conservation units: Dealing with the species-population continuum in the age of genomics. Frontiers in Ecology and Evolution, 6, 165.

Feng C, Zhang J, Huang HW (2023) *Parallel situ* conservation: A new plant conservation strategy to integrate *in situ* and *ex situ* conservation of plants. Biodiversity Science, 31, 23184. (in Chinese with English abstract) [冯晨, 张洁, 黄宏文 (2023) 统筹植物就地保护与迁地保护的解决方案: 植物并地保护(*parallel situ* conservation). 生物多样性, 31, 23184.]

IUCN/SSC (2014) Guidelines on the Use of *ex situ* Management for Species Conservation. Version 2.0. IUCN Species Survival Commission, Gland, Switzerland.

Li J, Chen JK, Zhou J, He GQ (1999) Dynamics and evaluation of *Oryza rufipogon* and *Ranalisma rostratum* population in *ex situ* conservation of communities. Acta Phytoecologica Sinica, 23, 275–282. (in Chinese with English abstract) [李今, 陈家宽, 周进, 何国庆 (1999) 迁地保护中普通野生稻和长喙毛茛泽泻种群动态及评价. 植物生态学报, 23, 275–282.]

Liu CN, Li YY, Wang R, Chen XY (2020) Genetic factors are less considered than demographic characters in delisting species. Biological Conservation, 251, 108791.

Liu HJ (2024) Questioning the goal of *ex-situ* conservation about more than 85% native wild plants of China. Biodiversity Science, 32, 24009. (in Chinese with English abstract) [刘华杰 (2024) 质疑关于野生本土植物85%的迁地保护目标. 生物多样性, 32, 24009.]

Liu S, Du C, Hu YH (2024) *Ex situ* conservation should have clear flexibility. Biodiversity Science, 32, 24037. (in Chinese with English abstract) [刘夙, 杜诚, 胡永红 (2024) 迁地保护应当具有明确的灵活性. 生物多样性, 32, 24037.]

Ren H (2024) Reflections on the *ex situ* conservation target of botanical gardens. Biodiversity Science, 32, 24015. (in Chinese with English abstract) [任海 (2024) 关于植物园迁地保护目标的思考. 生物多样性, 32, 24015.]

Sun WB (2025) Thinking about the *ex situ* conservation of plants in China. Guihaia, 45, 406–412. (in Chinese with English abstract) [孙卫邦 (2025) 关于我国植物迁地保护的思考. 广西植物, 45, 406–412.]

Volis S, Blecher M (2010) Quasi in situ: A bridge between *ex situ* and *in situ* conservation of plants. Biodiversity and Conservation, 19, 2441–2454.

Wang ZF, Zhao Z, Liu JQ (2025) Homoploid hybrid

speciation: Advancements and challenges. Plant Ecology & Diversity, 18, 141–158.

Waser NM (1978) Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. Oecologia, 36, 223–236.

Wen SF, Zhou ZH, He T, Dong H, Yuan LC, Lu ZY, Wang YT, Guo L, Shu JP, Li KF (2023) Formulating the National Botanical Garden System Layout Plan of China: Background, procedures, ideas and key considerations. Biodiversity Science, 31, 23193. (in Chinese with English abstract) [文世峰, 周志华, 何拓, 董晖, 袁良琛, 卢泽洋, 王泳腾, 郭琳, 舒江平, 李开凡 (2023) 《国家植物园体系布局方案》编制背景、程序、思路和重点考虑. 生物多样性, 31, 23193.]

Xiao ZQ, Liu H, Huang GY, Wu D, Qiu LW, Wu JH, Wei XZ, Jiang MX (2026) Spatially biased collections and the failure to cover all wild genetic clusters in plant populations under *ex situ* conservation. Plant Diversity, 48, 75–83.

Xu ZF, Guo HJ (2014) *Near situ* conservation for wild plant species with extremely small populations. Plant Diversity and Resources, 36, 533–536. (in Chinese with English abstract) [许再富, 郭辉军 (2014) 极小种群野生植物的近地保护. 植物分类与资源学报, 36, 533–536.]

Zhang JJ, Ye QG, Yao XH, Huang HW (2010) Spontaneous interspecific hybridization and patterns of pollen dispersal in *ex situ* populations of a tree species (*Sinojackia xylocarpa*) that is extinct in the wild. Conservation Biology, 24, 246–255.

(责任编委: 龙春林　责任编辑: 周玉荣)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (4): 26169, pages 1–4
doi: 10.17520/biods.2026169
cstr: 32101.14.biods.2026169

•论坛•

深切缅怀彼得·雷文(Peter Raven)博士对植物科学和生物多样性保护的贡献

马克平*

中国科学院植物研究所，北京 100093

马克平 (2026) 深切缅怀彼得·雷文(Peter Raven)博士对植物科学和生物多样性保护的贡献. 生物多样性, 34, 26169. doi: 10.17520/biods.2026169; cstr: 32101.14.biods.2026169.
Ma KP (2026) In deep remembrance of Dr. Peter H. Raven's contributions to plant science and biodiversity conservation. Biodiversity Science, 34, 26169. doi: 10.17520/biods.2026169; cstr: 32101.14.biods.2026169.

In deep remembrance of Dr. Peter H. Raven's contributions to plant science and biodiversity conservation

Keping Ma*

Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

彼得·汉密尔顿·雷文博士(Dr. Peter Hamilton Raven) 1936年6月13日出生于上海，2026年4月25日逝世。一生致力于植物学、生物多样性保护与跨国科学合作，将被铭记为现代植物学和保护思想史上最具影响力的科学家之一。他一生的工作连接了植物系统学、进化生物学、植物园建设、生物多样性保护、环境教育和国际科学合作。很少有科学家能像雷文这样，将原创研究、机构建设、公共倡导、全球生物多样性保护以及国际科学合作如此有效地结合在一起。他的遗产不仅体现在他研究过的植物、领导过的机构或主编过的著作中，更体现在他帮助人类认识到：植物并不是自然界中缺乏主动作为的背景，而是整个生物圈赖以维系的生命基础(Raven, 2021b)。

雷文作为中国植物学最重要的国际合作伙伴之一，尤其是在*Flora of China*(《中国植物志》英文修订版)项目中发挥了长达数十年的领导作用。作为密苏里植物园近40年的园长，他将这一机构建设成为全球植物科学与保护的重要中心，同时他也成为世界上最持久、最有影响力的生物多样性保护倡导者之一。美国国家科学基金会于2000年授予他“国家科学奖章”，以表彰他在植物系统学与进化、协同进化(coevolution)研究，以及国际生物多样性保护中的重要贡献。

1 以进化思想重塑植物学

雷文的科学声誉，很早就通过他与保罗·埃利希(Paul R. Ehrlich)合作发表的一篇有关蝴蝶和植物之间的协同进化的经典论文而奠定(Ehrlich & Raven, 1964)。该文报道了蝴蝶及其宿主植物之间的相互进化关系，并帮助将“协同进化”这一概念引入现代生物学。雷文和埃利希认为，植物次生代谢物与昆虫适应性之间的相互作用能够推动双方的适应和多样化，从而为理解生态相互作用如何驱动进化提供了强有力的理论框架。这项工作的意义远远超出了蝴蝶和植物研究本身。它促使进化生物学从主要关注单个生物体，转向更加关注生物之间的关系和生态网络。物种并不是孤立进化的；它们是在

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kpma@ibcas.ac.cn

与传粉者、植食者、病原体、竞争者、互利共生者以及环境景观的互动中进化的。从这个意义上说，雷文的贡献为现代植物–昆虫相互作用、化学生态学、群落进化和生物多样性形成机制研究奠定了重要的概念基础。它也使植物在进化理论中处于更加核心的位置，表明植物化学和防御机制并不是边缘问题，而是推动生物多样化的重要力量。

雷文还对植物系统学和生物地理学作出了重要贡献。他与同事合作发表的论文“Angiosperm biogeography and past continental movements” (被子植物生物地理学与过去的大陆运动)，将被子植物分布格局与大陆漂移和地质历史联系起来(Raven & Axelrod, 1974)。该研究把历史地质学、进化生物学和植物地理学纳入同一个理论框架。今天，当重建有年代标定的系统发育树、推断祖先分布区、研究大陆尺度植物区系形成过程时，都在一定程度上延续着雷文曾做出的基础贡献的学术传统。

雷文主编的*Biology of Plants* (植物生物学)是世界上使用最广泛的植物生物学教材之一(Raven, 2004)。几代学生通过这本书学习植物解剖学、生理学、进化、生态和多样性。教材看似不如研究论文耀眼，但它们塑造科学想象力，决定未来科学家第一次如何认识一个学科。

2 将密苏里植物园建设为全球性机构

雷文的科学贡献与他对密苏里植物园的领导密不可分。1971年，他出任密苏里植物园园长(Director and President)，并在此后约四十年间领导这一机构。在他的带领下，密苏里植物园从一个区域性单位，发展成为世界领先的植物分类学、热带植物学、保护生物学、植物信息学、公众教育和国际合作的中心之一。密苏里植物园的纪念文章也强调，雷文近四十年担任园长，推动该机构转型为集科学研究、教育、园艺展示和可持续发展于一体的全球中心(https://www.missouribotanicalgarden.org/peter-raven)。

这一转型之所以重要，是因为植物学需要具备全球行动能力的机构。植物多样性高度集中于一些分类学能力、保护资金和科研基础设施相对不足的地区。雷文深知，植物园不能仅仅是展示植物的场所；它们还必须成为研究中心、培训中心、保护中心、种质资源库、公众课堂和国家之间联系的桥梁。在这种更宏大的愿景中，植物园成为生物多样性科学不可或缺的基础设施(https://news.mongabay.com/2026/04/peter-raven-botanist-and-advocate-for-biodiversity-has-died-aged-89/)。

他的领导模式也具有深刻的合作精神。雷文并没有把密苏里植物园视为一个孤立的美国机构，而是积极推动其与世界各地科学家和机构建立合作伙伴关系。这些合作支持了植物区系调查、分类修订、保护项目、人才培养和数据共享网络。从许多方面看，他都预见了今天的共识：生物多样性保护需要全球合作的科学网络，而不是彼此孤立的国家项目(Raven & Miller, 2020)。

3 使植物保护成为全球关注的议题

雷文的保护理念建立在一个简单而深刻的认识之上：植物支撑着地球生命，却常常在保护政策和公众意识中被忽视。动物，特别是大型哺乳动物和鸟类，更容易吸引社会关注。雷文则反复强调，植物多样性的丧失将影响粮食安全、药物资源、生态系统稳定性、气候调节以及人类文明本身(Raven & Miller, 2020).。

在后期著作中，他继续强调植物科学家在保护野生植物多样性和作物遗传多样性方面的关键作用。他指出，植物保护与人类生存密不可分，因为植物提供食物、纤维、药物、生态系统服务以及可持续发展的生物学基础(Raven, 2019)。

世界正同时面临生物多样性丧失、气候变化、土地退化、粮食危机和生态系统崩溃等全球性问题。雷文早已认识到，这些危机并不是彼此孤立的。森林、湿地、草原和其他植物丰富的生态系统遭到破坏，不仅减少生物多样性，也削弱碳储存能力，影响水循环，威胁原住民和地方社区生计，并影响未来医学、农业和气候适应等诸多方面。

雷文也是国际保护框架，特别是联合国《生物多样性公约》旗下的《全球植物保护战略》(Wyse Jackson & Kennedy, 2009)的坚定支持者。该战略使国际社会更加关注数以万计的受威胁植物可能丧失的风险，并为植物保护建立了以目标为导向的框架。虽然世界尚未遏制植物多样性的丧失，但雷文和同事们的呼吁提升了植物在全球保护政策中的地位(Raven, 2019)。

4 世界植物学与中国植物学之间的桥梁

雷文对中国的贡献尤为重要。他与中国深层次的科学联系，是通过数十年在植物区系、分类学和生物多样性保护方面的合作建立起来的。他是*Flora of China*项目的外方领导者。这一项目是中国科学家与国际植物学界最重要的合作项目之一。密苏里植物园的纪念文章指出，雷文为这一重要的国际合作项目担任共同主编并持续工作了35年(https://www.missouribotanicalgarden.org/peter-raven)。

中国是世界植物多样性和特有性最重要的中心之一。辽阔的国土、复杂的地形、季风气候、漫长的地质历史以及避难所景观，共同孕育了极其丰富的植物区系。根据目前搜集到的可靠信息进行有意义比较，中国的植物物种数目仅次于巴西，位居世界第二(Raven, 2021a)。由吴征镒、雷文、洪德元等共同主编，并由400多位合作者参与完成的*Flora of China*，以极其详尽的方式记录了这种丰富性。全部25卷正文和24卷图版于2013年出版完成，记录了312科3,328属31,362种植物(Zhang & Gilbert, 2015)，一半为中国特有种(Huang et al., 2011)。在此之后密苏里植物园不仅全文上网，而且不断更新(Flora of China @ efloras.org)。

*Flora of China*项目将中国机构、国际植物学家、标本馆资源、分类学专长和出版平台结合在一起。这种合作仍然是21世纪生物多样性科学应有的范式。

雷文帮助在中国植物学家与全球植物学界之间建立起合作的桥梁。他的工作表明，生物多样性科学必须超越行政边界，因为植物区系、生态系统、进化历史和保护挑战并不会整齐地停留在国界之内。通过合作、培训、编辑、机构建设和相互尊重，他帮助中国植物学在世界上获得更大关注和影响力，也帮助全球植物学界更好地理解中国非凡的植物多样性。这对保护至关重要。记录不足的区域很容易被低估；没有名称、分布或清晰分类地位的物种也很难得到保护。雷文一贯主张，生物多样性丰富的国家应当成为科学领导者，而不是仅仅被视为标本来源地(Raven, 2019)。他还专门致信中国科学院时任院长周光召，建议把中国科学院植物研究所标本馆命名为中国国家植物标本馆。他写到: “事实上，它是可以使所有植物学家都受益的世界级机构”，“这样做才可能正确反映该机构的国内和国际地位” (Raven, 1996)。



图1　2008年11月14日，彼得·雷文访问中国科学院植物研究所，为科研人员和研究生介绍EOL国际合作计划。
Fig. 1　On November 14, 2008, Dr. Peter Raven visited the Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, and delivered a presentation on Encyclopedia of Life (EOL).

雷文对中国的帮助是多方面的，不限于植物学领域。他对于中国几乎与国际上同步启动生物多样性研究起到了积极作用，亲自向中国科学院院长介绍国际上生物多样性保护与研究进展，及时将世界自然保护联盟(IUCN)牵头起草的《生物多样性公约》文本的最新版本(Draft Articles Prepared by IUCN for Inclusion in A Proposed Convention on the Conservation of Biodiversity and for Establishment of Fund for That Purpose, Draft 6: June 1989 (Final))带给中国科学院，并向院长建议中国科学院应该尽快开展生物多样性研究(许再富，2015)。2008年11月，雷文访问中国科学院植物研究所并作了题为“Encyclopedia of Life (EOL, 网络生命大百科全书)”的报告，详细介绍了EOL项目的概念、产生背景及实施进展(图1)。2009年7月，雷文再次访问植物研究所，围绕EOL中国项目的组织架构、数据整合、技术对接等议题进行了深入探讨(图2)。这两次访问与研讨，有力地推动了“网络生命大百科全书中国区域中心(EOL-China)项目”在中国的落地。鉴于雷文对中国科学院乃至中国植物学和生物多样性科学发展的贡献，他被授予2009年度“中国科学院国际科技合作奖”和2010年度“中华人民共和国友谊奖”，后者是中国政府授予外国专家的最高荣誉。



图2　2009年7月10日，彼得·雷文再次访问中国科学院植物研究所，围绕EOL中国项目的组织架构、数据整合、技术对接等议题进行了深入探讨。
Fig. 2　On July 10, 2009, Dr. Peter Raven visited the Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences again, and participated in the working meeting of EOL-China project.

5　结语

雷文博士的贡献可以从四个层面来理解。科学上，他通过协同进化理论以及一系列有关植物学、植物分类学、生物地理学、生态学、环境学、生物多样性保护方面的论著重塑了进化生物学，并推进了植物学和相关学科的发展。机构上，他将密苏里植物园转变为全球植物科学与保护中心。全球层面上，他致力于使植物在生物多样性政策和保护伦理中获得更大的声音(Raven et al., 2020)。对中国而言，他帮助建设了有史以来最重要的植物学成果: *Flora of China*，帮助中国的科学家与各国同行广泛交流合作，并促进生物多样性研究在中国的启动。

纪念彼得·雷文，就是要记住植物学和生物多样性科学是关于生命根基的科学。它连接进化、生态、气候、农业、医学、文化和生存。植物承载着地球的历史，也承载着人类的未来。他一生的工作启示我们: 继续认识生命世界，保护生物多样性，并建设一个配得上这个生命星球的文明。

本文英文版请见附录1。

ORCID

马克平 https://orcid.org/0000-0001-9112-5340

参考文献

Ehrlich PR, Raven PH (1964) Butterflies and plants: A study in coevolution. Evolution, 18, 586–608.

Huang JH, Chen JH, Ying JS, Ma KP (2011) Features and distribution patterns of Chinese endemic seed plant species. Journal of Systematics and Evolution, 49, 81–94.

Raven PH (1996) A proposal to name the herbarium of the Institute of Botany the China National Herbarium. Bulletin of the Chinese Academy of Sciences, 11(4), 250. (in Chinese) [Peter H. Raven (1996) 建议将植物所标本馆命名为中国国家植物标本馆. 中国科学院院刊, 11(4), 250.]

Raven PH (2004) Biology of Plants. Macmillan Learning, Stuttgart.

Raven PH (2019) Saving plants, saving ourselves. Plants, People, Planet, 1, 8–13.

Raven PH (2021a) Biodiversity science in China. National Science Review, 8, nwab097.

Raven PH (2021b) Driven by Nature: A Personal Journey from Shanghai to Botany and Global Sustainability. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Raven PH, Axelrod DI (1974) Angiosperm biogeography and past continental movements. Annals of the Missouri Botanical Garden, 61, 539–673.

Raven PH, Miller SE (2020) Here today, gone tomorrow. Science, 370, 149.

Raven PH, Gereau RE, Phillipson PB, Chatelain C, Jenkins CN, Ulloa CU (2020) The distribution of biodiversity richness in the tropics. Science Advances, 6, eabc6228.

Wyse Jackson P, Kennedy K (2009) The *Global Strategy for Plant Conservation*: A challenge and opportunity for the international community. Trends in Plant Science, 14, 578–580.

Xu ZF (2015) Actions in the early stage of research on biodiversity conservation in the Chinese Academy of Sciences: A review. Biodiversity Science, 23, 131–133. (in Chinese) [许再富 (2015) 中国科学院生物多样性保护研究的早期行动回顾. 生物多样性, 23, 131–133.]

Zhang LB, Gilbert MG (2015) Comparison of classifications of vascular plants of China. Taxon, 64, 17–26.

(责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026169

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (4): 26166, pages 1–1
doi: 10.17520/biods.2026166
cstr: 32101.14.biods.2026166

•文章勘误•

关于《水杉发现的历史》等4篇文章的勘误

刘琪璟[1], 钱宏[2], 邵国凡[3]

1. 北京林业大学林学院, 北京 100083, 中国; 2. Research and Collections Center, Illinois State Museum, Springfield IL 62703, USA; 3. Department of Forestry and Natural Resources, Purdue University, West Lafayette IN 47907, USA

The history of discovering *Metasequoia glyptostroboides*

Qijing Liu[1], Hong Qian[2], Guofan Shao[3]

1 *College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*
2 *Research and Collections Center, Illinois State Museum, Springfield IL 62703, USA*
3 *Department of Forestry and Natural Resources, Purdue University, West Lafayette IN 47907, USA*

《生物多样性》期刊2024年32卷第11期(24378, 24379, 24380)及2025年33卷第1期(25045)发表的4篇文章中, 关于吴中伦赴农林部中央林业实验所(简称“中林所”)及其转交水杉标本给郑万钧的时间, 均依据王战录音材料记为1944年。然而, 王战的录音材料及其遗留手稿中相关时间记述不一致, 存在记忆偏差可能。经进一步核实, 吴中伦赴中林所的正确时间应为1945年。据此, 上述文章中提及的“翌年郑万钧到访中林所”的时间亦应相应更正为1946年, 涉及的相关表述需一并调整。具体更正如下:

钱宏, 邵国凡, 刘琪璟 (2024) 水杉发现的历史. 生物多样性, 32, 24378. doi: 10.17520/biods.2024378; cstr: 32101.14.biods.2024378.
Qian H, Shao GF, Liu QJ (2024) The history of discovering *Metasequoia glyptostroboides*. Biodiversity Science, 32, 24378. doi: 10.17520/biods.2024378; cstr: 32101.14.biods.2024378.

第一页中英文摘要中的“1944”均应该修改为“1945”。第二页左栏倒数第1–2行的“1944年春(有文献记载为1945年春, 可能是根据甄士明1984年的文章油印稿, 系笔误)”应该修改为“1945年春”。第二页右栏第5–7行的“1945年春(有文献记载为1946年春, 可能是根据夷士1948年的文章, 系笔误)”应该修改为“1946年春”。

王战, 薛纪如 (2024) 水杉究竟是怎样发现的?——由亲身经历来谈水杉发现的经过. 生物多样性, 32, 24379. doi: 10.17520/biods.2024379; cstr: 32101.14.biods.2024379.
Wang C, Hsueh CJ (2024) How was *Metasequoia glyptostroboides* discovered?—Review of the discovery by first-hand experiences. Biodiversity Science, 32, 24379. doi: 10.17520/biods.2024379; cstr: 32101.14.biods.2024379.

第三页脚注9的内容应该由“根据王战的录音资料, 吴中伦这次去中林所的时间为1944年”修改为“根据甄士明《关于水杉采集与研究的历史真相》一文的附录, 吴中伦这次去中林所的时间为1945年”。

甄士明 (2024) 关于水杉采集与研究的历史真相. 生物多样性, 32, 24380. doi: 10.17520/biods.2024380; cstr: 32101.14.biods.2024380.
Zhen SM (2024) On the fact of the history of initial collection and research of *Metasequoia glyptostroboides*. Biodiversity Science, 32, 24380. doi: 10.17520/biods.2024380; cstr: 32101.14.biods.2024380.

第二页左栏倒数第8行的“1944年春”应该修改为“1945年春”, 同时其脚注4应该删除。第二页右栏第18行的“1945年春”应该修改为“1946年春”, 同时其脚注10应该删除。

王战 (2025) 我是怎样发现水杉的? 生物多样性, 33, 25045. doi: 10.17520/biods.2025045; cstr: 32101.14.biods.2025045.
Wang C (2025) How did I discover *Metasequoia glyptostroboides*? Biodiversity Science, 33, 25045. doi: 10.17520/biods.2025045; cstr: 32101.14.biods.2025045.

第一页脚注2的内容由“日本侵华期间南京沦陷, 中国政府及其所属的一些机构迁往重庆, 中林所就是其中之一”应该修改为“日本侵华期间南京沦陷, 中国政府及其所属的一些机构迁往重庆, 但中林所是1942年在重庆建立的”。第四页脚注7应该由“时间是1944年春, 见: 甄士明(王战) (2024) 关于水杉采集与研究的历史真相. 生物多样性, 32, 24380”修改为“时间是1945年春”。第四页右栏倒数第5行的“1944”应该修改为“1945”; 倒数第4行的“1945”应该修改为“1946”。第四页的脚注18应该删除。