ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

生物多样性

BIODIVERSITY SCIENCE



主　办
中国科学院生物多样性委员会　Biodiversity Committee, CAS
中国植物学会　Botanical Society of China
中国科学院植物研究所　Institute of Botany, CAS
中国科学院动物研究所　Institute of Zoology, CAS
中国科学院微生物研究所　Institute of Microbiology, CAS

第34卷 第6期
2026年6月

Vol. 34 No. 6
June 2026

https://www.biodiversity-science.net

生 物 多 样 性

SHENGWU DUOYANGXING

第34卷 第6期 2026年6月

目 次

研究报告

植物多样性

25478 未来气候变化情景下东亚-北美间断分布属植物潜在分布区比较
蔡莉, 葛丽萍, 彭丹晓, 胡海花, 陈之端, 牛艳婷

26035 堇菜属两个不同倍性物种在不同光周期下的花型变化及形态差异
王杜丽, 贺佳思, 孙坤, 李巧峡

动物多样性

26050 道路干扰对偶蹄类动物的影响: 以湖北大老岭国家级自然保护区为例
张梦, 曹荣军, 王功芳, 邹琼玖, 吴林庭, 付伟昌, 周友兵, 彭刚志

25501 放牧干扰对王朗国家级自然保护区红腹角雉时空分布的影响
郭画, 罗雨甜, 董译莉, 周铝, 姚世贸, 朱旭飞, 田成

25339 泸沽湖鱼类群落结构特征及驱动因子
李开飞, 龚进玲, 胡飞飞, 李学梅, 卢昭远, 罗鸣钟, 朱挺兵

25459 浙江乌岩岭叶蜂多样性分布及影响因素
张海龙, 聂海燕, 刘萌萌, 魏美才, 李泽建

微生物多样性

25441 暖温带森林土壤原生生物功能类群对凋落物与根系资源变化的差异性响应
胡莎莎, 李志鹏, 张卫信, 姚海凤, 马磊, 张晓, 刘晓静, 龚鑫, 孙新, 傅声雷

遗传多样性

26152 第三极特有果树光核桃的起源与扩散历史
孔星, 孙向前, 赵本琴, 龚洵, 蔡杰, 刘杰

生物编目

25452 邓世纬(S. W. Teng) 1930–1936年植物标本采集及其科学价值
顾怀毅, 白新祥, 李美君

25521 黑龙江省鸟类名录更新
李雨声, 邢晓莹

25522 中国软骨鱼类拉-英-汉-日物种名录及各海域多样性比较
张洁, 路昊明, 陈佳杰, 陈江源, 毛宇帆, 胡骏熙, 张保卫

26002 广西两栖动物物种名录修订
陈伟才, 余国华, 莫运明, 贝永建

26159 中国东北大兴安岭山脉寄蝇科昆虫物种名录
李明慧, 侯鹏, 徐畅, 刘旭升, 刘丽, 姚志远, 张春田

26103 江西九连山大型真菌多样性及资源评价
肖银润, 裘源春, 王赟萍, 马吉平, 钟啟萍, 王素贞, 钟国祥, 张诚

综述

25499 头孢藻属的分类学困境与物种多样性: 从形态学、分子系统学到组学
方姣, 覃黎明, 谌嘉丽, 金涵玉, 桂思媛, 吕诗颖, 郑伊可, 胡征宇, 朱欢, 刘国祥

25425 濒危物种鳄蜥的研究进展与保护展望
柯金钊, 曹玉宁, 何南, 吕彬, Mona van Schingen-Khan, Thomas Ziegler, 杜卫国, 华彦, 武正军, 齐银

保护与治理对策

25492 自然保护地和生态保护红线生物多样性与气候变化风险源的协同治理框架
华方圆, 刘双祺, 彭杨靖, 龚善星, 申小莉, 金崑

26086 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》全球目标与执行尺度差异及解决路径
田瑜, 耿宜佳, 李俊生, 李明

26007 中国与周边海域软骨鱼类相似性比较及CITES相关履约技术支持
路昊明, 徐浩, 张利峰, 李延, 胡骏熙, 张保卫, 张洁

26073 人工智能背景下中国履行《生物多样性公约》获取与惠益分享制度的挑战与优化路径
李保平, 张展豪, 魏雅丹

封面: 软骨鱼类拥有超过4亿年的演化历史, 中国海域是其重要栖息地。本期张洁等(25522)和路昊明等(26007)两篇关联研究首次系统厘定了中国海域软骨鱼类物种名录, 并对比了中国与周边海域的物种相似性, 同时就CITES履约信息和技术进行系统探讨。封面展示噬人鲨(*Carcharodon carcharias*)、褐背蝠鳐(*Mobula tarapacana*)、箕作氏兔银鲛(*Hydrolagus mitsukurii*)等近30种中国海域有分布的软骨鱼类物种, 包含鲨鱼、鳐类和银鲛三大类群, 展现这一古老类群脆弱而惊艳的种类多样性。(摄影和封面设计: 陈江源)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 34 No. 6 June 2026

CONTENTS

Original Papers

Plant Diversity

25478 **Comparison of potential distribution of East Asian-North American disjunct distribution genera in response to future climate change**
Li Cai, Liping Ge, Danxiao Peng, Haihua Hu, Zhiduan Chen and Yanting Niu

26035 **Flower type changes and morphological differences of two different ploidy species in *Viola* under different photoperiods**
Duli Wang, Jiasi He, Kun Sun and Qiaoxia Li

Animal Diversity

26050 **Impacts of road disturbance on Artiodactyla: A case study from Hubei Dalaoling National Nature Reserve, China**
Meng Zhang, Rongjun Cao, Gongfang Wang, Qiongjiu Zou, Linting Wu, Weichang Fu, Youbing Zhou and Gangzhi Peng

25501 **Effects of livestock grazing on the spatio-temporal distribution of *Tragopan temminckii* in Wanglang National Nature Reserve**
Hua Guo, Yutian Luo, Yili Dong, Lü Zhou, Shimao Yao, Xufei Zhu and Cheng Tian

25339 **Fish community structure and driving factors in Lugu Lake, Southwest China**
Kaifei Li, Jinling Gong, Feifei Hu, Xuemei Li, Zhaoyuan Lu, Mingzhong Luo and Tingbing Zhu

25459 **Diversity patterns and influencing factors of sawfly communities in Mt. Wuyanling, Zhejiang Province, China**
Hailong Zhang, Haiyan Nie, Mengmeng Liu, Meicai Wei and Zejian Li

Microbial Diversity

25441 **Divergent responses of protist functional groups to litter and root resource changes in a warm-temperate forest**
Shasha Hu, Zhipeng Li, Weixin Zhang, Haifeng Yao, Lei Ma, Xiao Zhang, Xiaojing Liu, Xin Gong, Xin Sun and Shenglei Fu

Genetic Diversity

26152 **Origin and dispersal history of Tibetan peach in the Third Pole**
Xing Kong, Xiangqian Sun, Benqin Zhao, Xun Gong, Jie Cai and Jie Liu

Bioinventories

25452 **S. W. Teng's plant specimen collections in 1930–1936 and their scientific value**
Huaiyi Gu, Xinxiang Bai and Meijun Li

25521 **The updated checklist of birds in Heilongjiang Province**
Yusheng Li and Xiaoying Xing

25522 **Latin-English-Chinese-Japanese checklist of Chinese chondrichthyans and a comparison of diversity among marine regions**
Jie Zhang, Haoming Lu, Jiajie Chen, Jiangyuan Chen, Yufan Mao, Junxi Hu and Baowei Zhang

26002 **Revision of the checklist of amphibian species in Guangxi, China**
Weicai Chen, Guohua Yu, Yunming Mo and Yongjian Bei

26159 **A checklist of Tachinidae (Diptera) in the Greater Khingan Mountains, northeastern China**
Minghui Li, Peng Hou, Chang Xu, Xusheng Liu, Li Liu, Zhiyuan Yao and Chuntian Zhang

26103 **Macrofungal diversity and resource evaluation in Jiulianshan, Jiangxi Province**
Yinrun Xiao, Yuanchun Qiu, Yunping Wang, Jiping Ma, Qiping Zhong, Suzhen Wang, Guoxiang Zhong and Cheng Zhang

Reviews

25499 **Taxonomic challenges and species diversity of the genus *Cephaleuros*: A review from morphology to molecular systematics to omics**
Jiao Fang, Liming Qin, Jiali Shen, Hanyu Jin, Siyuan Gui, Shiying Lü, Yike Zheng, Zhengyu Hu, Huan Zhu and Guoxiang Liu

25425 **Research progress and conservation prospects for the endangered crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*)**
Jinzhao Ke, Yuning Cao, Nan He, Bin Lü, Mona van Schingen-Khan, Thomas Ziegler, Weiguo Du, Yan Hua, Zhengjun Wu and Yin Qi

Conservation and Governance

25492 **A framework for synergistically addressing the risk sources of biodiversity loss and climate change in protected areas and Ecological Conservation Redlines**
Fangyuan Hua, Shuangqi Liu, Yangjing Peng, Shanxing Gong, Xiaoli Shen and Kun Jin

26086 **Scale discrepancies between global goals and implementation of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework and pathways to resolution**
Yu Tian, Yijia Geng, Junsheng Li and Ming Li

26007 **Similarity comparison of chondrichthyan fishes in China and surrounding waters and technical support for CITES compliance**
Haoming Lu, Hao Xu, Lifeng Zhang, Yan Li, Junxi Hu, Baowei Zhang and Jie Zhang

26073 **Challenges and optimization paths for China in implementing the access and benefit-sharing system of the Convention on Biological Diversity in the context of artificial intelligence**
Baoping Li, Zhanhao Zhang and Yadan Wei

Cover Illustration: Chondrichthyans (Chondrichthyes) are ancient aquatic vertebrates with over 400 million years of evolutionary history. China's marine waters are crucial habitats for this group. In this issue, two associated studies by Zhang et al. (25522) and Lu et al. (26007) present the first updated checklist of chondrichthyans in Chinese waters and provide the first similarity comparison between China and adjacent waters, along with a focused discussion on CITES implementation. The cover showcases nearly 30 species collected from Chinese waters including the great white shark (*Carcharodon carcharias*), the Chilean devil ray (*Mobula tarapacana*), and the Mitsukuri's Chimaera (*Hydrolagus mitsukurii*)—representing all three lineages—sharks, rays, and chimaeras, revealing the stunning yet fragile diversity of this ancient group. (Photography and Cover design by Jiangyuan Chen)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 25478, pages 1–15
doi: 10.17520/biods.2025478
cstr: 32101.14.biods.2025478

•研究报告•

未来气候变化情景下东亚-北美间断分布属植物潜在分布区比较

蔡莉[1,2#], 葛丽萍[1#*], 彭丹晓[2,3], 胡海花[2,3], 陈之端[2,3], 牛艳婷[2*]

1. 山西农业大学林学院, 山西晋中 030801; 2. 国家植物园, 北京 100093; 3. 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

摘要: 预测未来气候变化下植物分布区的改变, 是评估物种生存潜力和生物多样性风险的重要依据。东亚-北美间断分布属因其跨大陆的亲缘关系与生态位保守性, 成为揭示气候变化响应区域差异的理想研究对象。本研究选取15个东亚-北美间断分布属(洲际物种分布范围相当)的71种植物, 利用MaxEnt模型模拟了其当前及未来的潜在分布区, 从适生区面积变化、纬度迁移及生境破碎化程度3个方面, 对比分析了东亚与北美区域物种及不同生活型植物对未来气候变化的响应差异。结果表明, 东亚-北美间断分布属整体呈现出相似的响应模式, 但也存在差异: (1)北美的物种相较于东亚的物种对全球气候变化的响应更敏感, 表现在面积显著变化的物种比例更高、分布区北移趋势更普遍且生境破碎化程度加剧更明显。(2)乔木和藤本植物在北美表现出更强烈的响应, 具体为分布区变化幅度更大、迁移趋势更显著、生境破碎化更剧烈; 灌木在两地表现出相当的迁移趋势; 草本在两地表现各异, 在东亚受地形限制, 表现为更强的破碎化, 而在北美则表现为扩张与连通性增强。本研究量化了东亚-北美间断分布类群对未来气候变化的响应差异, 揭示宏观地形格局与生活型特性共同驱动该差异, 并凸显地形在决定物种气候韧性中的重要作用, 为识别保护优先区、制定生活型特异性保护策略及实施适应性管理提供了关键科学依据。

关键词: 东亚-北美间断分布; 生活型; 气候变化; MaxEnt模型; 分布区变化; 生物多样性

蔡莉, 葛丽萍, 彭丹晓, 胡海花, 陈之端, 牛艳婷 (2026) 未来气候变化情景下东亚-北美间断分布属植物潜在分布区比较. 生物多样性, 34, 25478. doi: 10.17520/biods.2025478; cstr: 32101.14.biods.2025478.
Cai L, Ge LP, Peng DX, Hu HH, Chen ZD, Niu YT (2026) Comparison of potential distribution of East Asian-North American disjunct distribution genera in response to future climate change. Biodiversity Science, 34, 25478. doi: 10.17520/biods.2025478; cstr: 32101.14.biods.2025478.

Comparison of potential distribution of East Asian-North American disjunct distribution genera in response to future climate change

Li Cai[1,2#], Liping Ge[1#*], Danxiao Peng[2,3], Haihua Hu[2,3], Zhiduan Chen[2,3], Yanting Niu[2*]

1 *College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong, Shanxi 030801, China*
2 *China National Botanical Garden, Beijing 100093, China*
3 *State Key Laboratory of Plant Diversity and Specialty Crops, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*

ABSTRACT

Aims: This study aims to predict changes in plant distribution ranges under future climate change scenarios and to provide critical insights for assessing species survival potential and biodiversity risks, clarify plant response mechanisms to climate change, and offer a scientific basis for targeted conservation strategies. The East Asian-North American (EA-NA) disjunct distribution genera, with intercontinental phylogenetic relationships and niche conservatism, are ideal for exploring regional differences in plant responses to climate change. This study compares

收稿日期 Received: 2025-11-25; 接受日期 Accepted: 2026-02-05
基金项目: 国家重点研发计划(2023YFF0805800)和国家自然科学基金(32200177; 32470239; 32200190) Supported by the National Key Research and Development Program of China (2023YFF0805800) and National Natural Science Foundation of China (32200177; 32470239; 32200190)
共同第一作者 Co-first authors
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: 2052631809@qq.com; niuyanting@ibcas.ac.cn

their responses across the two continents and examines the role of life forms (trees, shrubs, lianas, and herbs).
Methods: Fifteen EA-NA disjunct distribution genera with comparable intercontinental distributional ranges, comprising 71 species in total, were selected. The maximum entropy (MaxEnt) model was utilized to simulate their potential distributions under both current and future climate scenarios. Based on the modeling results, responses to future climate change were compared between regions (East Asia vs. North America) and among different life forms, focusing on three aspects: changes in suitable habitat area, latitudinal shift trends, and the degree of habitat fragmentation.
Results: (1) North American species exhibited greater sensitivity to climate change than East Asian species, evidenced by a higher proportion of species experiencing significant changes in distribution area, more prevalent northward migration trends, and more pronounced habitat fragmentation. (2) The response of life forms to climate change showed regional differences: trees and lianas demonstrated stronger responses and more drastic distributional changes in North America; shrubs showed similar migration trends in both regions; herbs in East Asia displayed stronger fragmentation, while those in North America showed trends of expansion and enhanced connectivity.
Conclusion: This study reveals regional differences and life-form dependencies in the responses of EA-NA disjunct distribution taxa to climate change. It indicates that macro-topographic patterns and life-form characteristics jointly drive these disparities, highlighting the key role of topography in determining species' climatic resilience. The findings provide important scientific support for identifying cross-regional conservation priorities and formulating life-form-specific adaptation strategies.
Key words: East Asian-North American disjunct distribution; life form; climate change; MaxEnt model; distribution shift; biodiversity

植物作为地球生命系统的基石, 维系着生态系统的物质循环与能量流动, 并为人类提供重要资源(Raven, 2021)。然而, 植物多样性正面临严峻危机。据评估, 全球约22%的维管植物受到威胁(Brummitt et al., 2015), Pitman和Jørgensen (2002)使用多种计算方法得到的结果均显示受威胁维管植物的比例甚至可能高达50%。气候变化和人类活动是导致植物多样性丧失的主要因素, 其中气候变化的规模与速度前所未有, 已成为生物多样性锐减的核心驱动因子, 深刻重塑物种分布区的大小、位置及连通性(Parmesan & Yohe, 2003; Chen et al., 2011; Pecl et al., 2017)。气候持续变暖迫使喜冷类群向高纬度或高海拔迁移, 致使栖息地面积或位置发生改变; 对于生境敏感或分布狭窄的物种, 若无合适的潜在生境, 将面临极高的灭绝风险(Niu et al., 2018; Lian et al., 2021; 高江波等, 2022; Wagner et al., 2023)。尤为关键的是, 这种动态变化对基于历史条件或当前分布信息构建的生物多样性保护体系构成了根本性挑战(Pecl et al., 2017)。现有保护区网络在全球变暖背景下, 其保护有效性正遭受严重影响: 目标物种未来的适宜生境可能分布于现有保护区之外或缺乏生态连接的区域(Hannah et al., 2007; Lawler et al., 2010; Pecl et al., 2017)。因此, 预测未来气候变化情景下植物分布区的变化, 是揭示物种生存潜力、评估生物多样性风险、优化保护区网络设计和制定管理策略不可或缺的科学基础。深入理解物种分布对气候变化的动态响应, 是在气候变化背景下有效维持生物多样性的关键。

在全球气候持续变暖的背景下, 植物分布区的改变主要呈现纬度和海拔迁移、面积变化以及生境破碎化等特征(Kelly & Goulden, 2008; Niu et al., 2018)。研究人员利用物种分布模型分别模拟了不同地区的植物类群在未来气候变化情景下分布区的响应。其中, 北美与欧洲作为温带大陆的代表, 植物普遍呈现出北扩南缩的趋势: 北美东部的落叶树种与经济植物(如巴婆果*Asimina triloba*)向东北方向扩张, 而南部边界则因热量胁迫而收缩(Hay et al., 2023; Tulowiecki & LaDuke, 2024; Naughtin et al., 2025); 垂枝桦(*Betula pendula*)、欧洲云杉(*Picea abies*)等北方树种往东北方向扩张, 而南部地区的本地树种(如欧洲赤松*Pinus sylvestris*、欧梣*Fraxinus excelsior*等)则因高温干旱而衰退(Tóth & Végvári, 2016; Puchałka et al., 2021; Dyderski et al., 2025)。全球温度上升是驱动植物分布区随纬度迁移的核心动力, 然而, 不同大陆的植物对未来气候变化的实际响应格局同时还受到区域因素的影响: 在北美与欧洲, 高度城市化和集约化农业构成主要迁移障碍, 导致分布区更易碎片化(Hay et al., 2023; Xie et al.,

2023; Dyderski et al., 2025); 而在亚洲, 复杂多变的地形环境则可能为植物提供缓冲区与避难所, 形成高度异质的分布区响应模式。在中国西南横断山区等生物多样性热点区域, 气候变化与人类活动造成大量原生生境丧失, 使部分物种(如极危藤本植物藤枣*Eleutharrhena macrocarpa*)面临极高灭绝风险, 分布区普遍呈现收缩与碎片化, 被迫向避难所转移(Niu et al., 2018; Lian et al., 2021; Alipour & Walas, 2023; Wang et al., 2024)。非洲的生态系统更为脆弱, 植物分布区的变化以大规模收缩和碎片化为核心特征, 而降水减少和干旱化是其主要驱动因素, 导致东西部生境同时收缩与破碎, 特有种因迁移无路而濒临灭绝(Wanga et al., 2024; Chukwuma & Mankga, 2025)。与此同时, 在山地生态系统中, 许多植物的分布也表现出明显的海拔迁移趋势。例如, 多项研究指出, 温带及高山地区的植物为追踪适宜气候, 正逐渐向更高海拔收缩或迁移, 导致高海拔物种的生境被压缩(Kelly & Goulden, 2008; Lenoir et al., 2008)。上述地区的植物类群对未来气候变化响应的情况各异, 但造成不同地区差异化响应的关键影响因素与机制尚待验证, 而亲缘关系相近却在地理上分隔的间断分布类群为此提供了天然对照实验。

东亚-北美间断分布属因其跨大陆的亲缘关系与生态位保守性, 成为揭示气候变化响应区域差异的理想研究对象。该分布格局是北温带最典型的生物地理现象之一, 呈现该分布格局的植物类群约有100个被子植物属(Wu, 1983; Wen, 1999; Guo & Ricklefs, 2000), 其中包含许多高经济价值、高特有性以及高濒危等级的珍稀植物(如人参属*Panax*、鹅掌楸属*Liriodendron*等), 并且涵盖了草本、灌木、乔木和藤本等多种生活型。地理分布上, 该类群在东亚多集中于中国中部至南部、日本和朝鲜半岛, 在北美则主要分布于美国东部和加拿大东南部(Wen, 1999)。东亚-北美间断分布格局的形成与白垩纪晚期至新近纪的古地理变迁和全球气候波动密切相关, 这些变化使得同一祖先的不同类群在东西半球各自经历了长达数百万年的独立演化(Wen, 1999)。当前对该间断分布类群的研究多集中于系统发育关系和历史生物地理学重建(Ye et al., 2022), 对其生态位变化动态及未来命运的系统性比较研究相对较少。近年来不断有研究人员开始关注这一维度, 例如, Song等(2021)以52个东亚-北美东部间断分布植物属为研究对象, 通过物种分布模型评估了其在2070s的灭绝风险, 系统揭示了两大陆间断分布属在灭绝风险上存在显著的区域差异, 并指出气候和人类活动为其重要影响因素; Melton等(2022)以31个东亚-北美东部间断分布植物属为研究对象, 对比了两地物种的气候生态位特征, 发现有2/3的属内种对表现为生态位等效或相似性, 证实生态位保守性普遍存在, 但东亚物种的生态位空间显著大于北美近缘种, 且差异与地形异质性相关。尽管上述研究从整体上揭示了间断分布类群对气候变化响应的区域分异及外在驱动因素, 但一个深层次的问题尚未被系统解答: 在相似的气候变化胁迫下, 类群自身的生物学特性, 尤其是综合体现其生理生态策略、扩散能力与生境需求的生活型是否会主导其响应的差异? 生活型从草本、灌木、藤本到乔木的变化, 通常伴随着生长周期、繁殖体大小、种子传播距离及微生境依赖度的显著不同(Díaz et al., 2016), 可能导致不同生活型类群在面对相似气候胁迫时表现出不同的分布区变化轨迹与脆弱性。这种由生活型介导的响应差异, 对于理解生物地理格局的塑造机制以及预测类群的未来命运至关重要。然而, 目前尚未有研究在洲际间断分布的框架下, 系统比较不同生活型植物对未来气候变化的响应模式与脆弱性。本研究将不同生活型纳入分析框架, 拟探究该洲际间断分布类群未来的分布变化是否会因植物本身特性(生理生态策略、扩散能力与生境需求等)的不同, 在面对相似的气候变化胁迫时展现出不同的响应模式与脆弱性。

为了更好地对比东亚-北美间断分布类群在两个大陆的分布区从当前到未来的变化趋势, 本研究筛选出同属在东亚和北美当前分布范围大致相当的间断分布属, 最终选取15个典型的东亚-北美间断分布属为研究对象(Wen, 1999), 全面涵盖了草本、灌木、乔木和藤本4种生活型, 其中包含39种珍稀濒危植物。利用MaxEnt模型模拟这些物种在当前(1960–1990年)与未来气候(2070s)情景下的潜在分布区, 从以下3个维度对比分析东亚与北美间断分布类群及不同生活型植物对气候变化的响应差异: (1)适生区面积动态变化: 量化高适生区与中高适

生区的扩张或收缩趋势; (2)适生区北界纬度迁移: 通过质心迁移模型解析物种向高纬度迁移的幅度; (3)分布区破碎化程度: 评估高适生区斑块变化。

1 材料与方法

1.1 类群选择

本研究主要关注物种分布区的变化, 因此为弱化同属植物自身在东亚和北美地区分布范围差异大的影响, 在选取类群时根据Plants of the World Online (POWO, https://powo.science.kew.org/)筛除了在东亚和北美地区分布范围相差较大的间断分布属, 最终共选取了15属71种植物, 其中东亚35种, 北美36种(表1)。按照属内物种数在东亚和北美的比值可以分为3种类型: 属内两地物种各1种的1 : 1型、东亚物种多的n : 1型以及北美物种多的1 : n型, 每个类型分别有5个代表属, 且均包含了乔木、灌木、草本和藤本4种生活型。其中1 : 1型共选择乔木、灌木、藤本各1属和草本2属共10种; n : 1型共选择乔木、灌木、藤本各1属和草本2属共30种; 1 : n型共选择灌木、草本、藤本各1属和乔木2属共31种。在1 : 1型中, 乔木为鹅掌楸属, 灌木为檀梨属(*Pyrularia*), 藤本为凌霄属(*Campsis*), 草本为扯根菜属(*Penthorum*)和荷包藤属(*Adlumia*); 在n : 1型中, 乔木为崖柏属(*Thuja*), 灌木为刺人参属(*Oplopanax*), 藤本为地锦属(*Parthenocissus*), 草本为金刚大属(*Croomia*)和土圞儿属(*Apios*); 在1 : n型中, 乔木为山核桃属(*Carya*)和梓属(*Catalpa*), 灌木为夏蜡梅属(*Calycanthus*), 藤本为钩吻属(*Gelsemium*), 草本为红毛七属(*Caulophyllum*)。

结合POWO所显示的分布范围与当前时期生态位模拟的中高适生区面积, 我们将面积按由低到高排序, 并将排名在前30%的物种(共21种)界定为狭域物种, 结果见表1。

1.2 分布数据的获取与清洗

分布数据从全球生物多样性信息网络(Global Biodiversity Information Facility, GBIF, http://www.gbif.org/)、Integrated Digitized Biocollections (iDigBio, https://www.idigbio.org/)以及中国数字植物标本馆(CVH, http://www.cvh.ac.cn/)中下载获取, 随后进一步清洗数据。首先, 根据POWO网站提供的物种原生地信息, 筛选、过滤非原生地数据; 然后, 利用ENMtools (Warren et al., 2008)去除重复的物种分布数据, 再通过ArcGIS 10.8剔除未在陆地上的错位分布数据; 最后, 手动去除其他有明显错误(非分布范围内、经纬度数值异常等)的物种分布数据。清洗后共获取125,476条分布数据, 其中包含草本27,114条、乔木70,616条、灌木17,908条和藤本9,838条。

1.3 MaxEnt分析

从WorldClim v1.4 (https://www.worldclim.org/)下载空间分辨率为2.5′的19个气候因子图层(附录1), 包括当前(1960–1990年)和未来(2070s)两个时期的气候因子数据, 其中未来气候数据选择CCSM4模式下具代表性的CO_2浓度途径(RCP4.5)。模拟过程中所使用的气候因子之间的高度相关性会对模拟结果的准确性产生影响, 因此需先对其进行筛选: 首先利用ArcGIS获取所模拟物种的分布点的19个气候图层的当前气候数据, 利用IBM SPSS Statistics 27.0.1 (https://www.ibm.com/spss/)分析不同物种19个气候因子间的相关性; 利用MaxEnt 3.3.3评估19个气候因子对所模拟物种的贡献率(percent contribution); 最后, 对于相关系数$|r| \geq 0.8$的气候因子保留模型贡献率高的因子, 作为所模拟物种最终用于MaxEnt模型运算的气候因子。

基于清洗后的分布数据和最终选取的气候因子图层, 使用MaxEnt分别模拟71种植物的适生区, 设置75%的物种分布数据作为训练数据集, 剩余25%作为测试数据集, 计算模型的曲线下面积(area under curve, AUC)和遗漏率。正则化乘数设置为2, 重复运行数为10, 重复运行类型选择Bootstrap, 输出格式选择Logistic, 其他值为默认值。

利用遗漏率和AUC衡量模型整体的模拟精度(Liu et al., 2005)。AUC越接近1表明模拟效果越好: $AUC \geq 0.9$表明模拟效果为优, $0.9 > AUC \geq 0.8$表明模拟结果良好, $0.8 > AUC \geq 0.7$说明模拟结果一般(Song et al., 2013)。

选择MaxEnt模拟结果文件中的贡献率评估对该模型影响最为重要的气候因子。贡献率是MaxEnt模型基于最大熵原理和特征选择算法计算的相对贡献指标, 反映了单个气候因子在模型构建过程中对提升模型预测能力的贡献占比。在训练模型时, MaxEnt算法的每一步都会通过修改单个特征的系数来提高模型的增益, 并将增益分配给该特征依赖

表1　基于MaxEnt模拟的东亚(EA)-北美(NA)间断分布属71种植物潜在适生区的变化程度

Table 1　Potential suitable habitat change of 71 plant species in East Asian (EA)-North American (NA) disjunct distribution genera based on MaxEnt modeling

物种比 Species ratio (EA : NA)	属 Genus	物种 Species	生活型 Life form	地区 Region	中高适生区面积变化率 Rate of change in mid-to-high suitable habitat area (%)	高适生区面积变化率 Rate of change in high suitable habitat area (%)	质心迁移纬度 Latitudinal shift of the centroid
1 : 1	鹅掌楸属 *Liriodendron*	鹅掌楸 *L. chinense*	乔木 Trees	东亚 EA	–0.14	22.17	–0.063
	鹅掌楸属 *Liriodendron*	北美鹅掌楸 *L. tulipifera*	乔木 Trees	北美 NA	4.83	–11.08	3.860*
	檀梨属 *Pyrularia*	檀梨 *P. edulis*	灌木 Shurbs	东亚 EA	19.94	34.03	1.580*
	檀梨属 *Pyrularia*	美洲檀梨 *P. pubera*#	灌木 Shurbs	北美 NA	6.31	–2.32	2.173*
	扯根菜属 *Penthorum*	扯根菜 *P. chinense*	草本 Herbs	东亚 EA	25.16	–2.86	2.654*
	扯根菜属 *Penthorum*	北美扯根菜 *P. sedoides*	草本 Herbs	北美 NA	27.47	41.15	2.849*
	凌霄属 *Campsis*	凌霄 *C. grandiflora*	藤本 Lianas	东亚 EA	25.74	59.79	0.862
	凌霄属 *Campsis*	厚萼凌霄 *C. radicans*	藤本 Lianas	北美 NA	23.09	–9.32	1.375*
	荷包藤属 *Adlumia*	荷包藤 *A. asiatica*	草本 Herbs	东亚 EA	40.11	59.98	3.422*
	荷包藤属 *Adlumia*	北美荷包藤 *A. fungosa*	草本 Herbs	北美 NA	–39.79	–51.96	3.671*
n : 1	崖柏属 *Thuja*	朝鲜崖柏 *T. koraiensis*#	乔木 Trees	东亚 EA	–4.66	–36.16	1.210*
	崖柏属 *Thuja*	日本香柏 *T. standishii*#	乔木 Trees	东亚 EA	–35.46	–3.07	0.002
	崖柏属 *Thuja*	崖柏 *T. sutchuenensis*#	乔木 Trees	东亚 EA	4.80	9.12	–0.023
	崖柏属 *Thuja*	北美香柏 *T. occidentalis*	乔木 Trees	北美 NA	–2.43	–2.25	0.872
	崖柏属 *Thuja*	北美乔柏 *T. plicata*	乔木 Trees	北美 NA	7.99	12.99	1.590*
	刺人参属 *Oplopanax*	刺参 *O. elatus*#	灌木 Shurbs	东亚 EA	9.88	69.55	1.851*
	刺人参属 *Oplopanax*	日本刺参 *O. japonicus* #	灌木 Shurbs	东亚 EA	–7.63	–9.86	0.741
	刺人参属 *Oplopanax*	美洲刺参 *O. horridus*	灌木 Shurbs	北美 NA	3.29	17.98	1.474*
	金刚大属 *Croomia*	异被金刚大 *C. heterosepala*#	草本 Herbs	东亚 EA	–24.04	–32.30	0.749
	金刚大属 *Croomia*	紫心金刚大 *C. hyugaensis*#	草本 Herbs	东亚 EA	8.76	3.93	1.251*
	金刚大属 *Croomia*	金刚大 *C. japonica*#	草本 Herbs	东亚 EA	1.90	47.34	0.784
	金刚大属 *Croomia*	北美金刚大 *C. pauciflora*#	草本 Herbs	北美 NA	125.74	195.72	0.765
	土圞儿属 *Apios*	肉色土圞儿 *A. carnea*	草本 Herbs	东亚 EA	–7.32	–0.27	0.281
	土圞儿属 *Apios*	云南土圞儿 *A. delavayi*	草本 Herbs	东亚 EA	–12.35	–15.33	0.452
	土圞儿属 *Apios*	土圞儿 *A. fortunei*	草本 Herbs	东亚 EA	–17.21	–8.52	0.010
	土圞儿属 *Apios*	大花土圞儿 *A. macrantha*	草本 Herbs	东亚 EA	–9.69	–17.67	0.633
	土圞儿属 *Apios*	长延土圞儿 *A. priceana*#	草本 Herbs	北美 NA	185.31	378.89	1.070*
	土圞儿属 *Apios*	北美土圞儿 *A. americana*	草本 Herbs	北美 NA	15.49	–19.34	2.855*
	地锦属 *Parthenocissus*	三叶地锦 *P. semicordata*	藤本 Lianas	东亚 EA	–2.44	2.46	0.380
	地锦属 *Parthenocissus*	小叶地锦 *P. chinensis*	藤本 Lianas	东亚 EA	3.84	–2.24	0.000
	地锦属 *Parthenocissus*	长柄地锦 *P. feddei*	藤本 Lianas	东亚 EA	–13.00	–28.98	0.167
	地锦属 *Parthenocissus*	三叉虎 *P. heterophylla*	藤本 Lianas	东亚 EA	–19.07	–19.39	0.097
	地锦属 *Parthenocissus*	栓翅地锦 *P. suberosa*	藤本 Lianas	东亚 EA	34.40	47.02	0.224
	地锦属 *Parthenocissus*	异叶地锦 *P. dalzielii*	藤本 Lianas	东亚 EA	7.34	25.58	1.868*
	地锦属 *Parthenocissus*	地锦 *P. tricuspidata*	藤本 Lianas	东亚 EA	–6.95	70.11	–0.350
	地锦属 *Parthenocissus*	绿叶地锦 *P. laetevirens*	藤本 Lianas	东亚 EA	–0.16	1.99	0.320
	地锦属 *Parthenocissus*	花叶地锦 *P. henryan*	藤本 Lianas	东亚 EA	20.73	14.61	0.628
	地锦属 *Parthenocissus*	七叶地锦 *P. heptaphylla*	藤本 Lianas	北美 NA	56.69	63.62	0.755
	地锦属 *Parthenocissus*	五叶地锦 *P. quinquefolia*	藤本 Lianas	北美 NA	89.95	265.02	1.351*
	地锦属 *Parthenocissus*	葡萄地锦 *P. vitacea*	藤本 Lianas	北美 NA	–6.91	1.78	2.620*

表1 (续) Table 1 (continued)

物种比 Species ratio (EA : NA)	属 Genus	物种 Species	生活型 Life form	地区 Region	中高适生区面积变化率 Rate of change in mid-to-high suitable habitat area (%)	高适生区面积变化率 Rate of change in high suitable habitat area (%)	质心迁移纬度 Latitudinal shift of the centroid
1 : n	山核桃属 *Carya*	山核桃 *C. cathayensis*	乔木 Trees	东亚 EA	39.19	59.77	1.338*
	山核桃属 *Carya*	湖南山核桃 *C. hunanensis*	乔木 Trees	东亚 EA	13.58	36.23	0.317
	山核桃属 *Carya*	贵州山核桃 *C. kweichowensis*#	乔木 Trees	东亚 EA	34.51	51.33	0.000
	山核桃属 *Carya*	越南山核桃 *C. tonkinensis*#	乔木 Trees	东亚 EA	14.93	17.44	–0.593
	山核桃属 *Carya*	水山核桃 *C. aquatica*	乔木 Trees	北美 NA	41.16	38.65	1.160*
	山核桃属 *Carya*	苦味山核桃 *C. cordiformis*	乔木 Trees	北美 NA	32.15	30.56	2.712
	山核桃属 *Carya*	佛罗里达山核桃 *C. floridana*#	乔木 Trees	北美 NA	44.07	–16.72	0.034
	山核桃属 *Carya*	沼泽山核桃 *C. glabra*	乔木 Trees	北美 NA	34.75	–4.25	4.774*
	山核桃属 *Carya*	美国山核桃 *C. illinoinensis*	乔木 Trees	北美 NA	11.94	15.38	1.251*
	山核桃属 *Carya*	条裂山核桃 *C. laciniosa*	乔木 Trees	北美 NA	23.97	10.70	1.813*
	山核桃属 *Carya*	肉豆蔻山核桃 *C. myristiciformis*#	乔木 Trees	北美 NA	56.80	62.36	1.186*
	山核桃属 *Carya*	粗皮山核桃 *C. ovata*	乔木 Trees	北美 NA	12.51	11.00	1.321*
	山核桃属 *Carya*	苍白山核桃 *C. pallida*	乔木 Trees	北美 NA	22.61	–41.09	1.700
	山核桃属 *Carya*	墨西哥山核桃 *C. palmeri*#	乔木 Trees	北美 NA	–28.64	–18.59	0.000
	山核桃属 *Carya*	得州山核桃 *C. texana*	乔木 Trees	北美 NA	31.42	31.42	1.374*
	山核桃属 *Carya*	硬壳山核桃 *C. tomentosa*	乔木 Trees	北美 NA	28.87	23.06	1.710*
	夏蜡梅属 *Calycanthus*	夏蜡梅 *C. chinensis*#	灌木 Shurbs	东亚 EA	22.07	25.25	1.012*
	夏蜡梅属 *Calycanthus*	美国蜡梅 *C. floridus*	灌木 Shurbs	北美 NA	17.03	10.74	1.242*
	夏蜡梅属 *Calycanthus*	加州夏蜡梅 *C. occidentalis*#	灌木 Shurbs	北美 NA	–0.68	–8.87	0.375
	红毛七属 *Caulophyllum*	红毛七 *C. robustum*	草本 Herbs	东亚 EA	1.54	9.35	5.709*
	红毛七属 *Caulophyllum*	大红毛七 *C. giganteum*	草本 Herbs	北美 NA	13.43	7.06	2.831*
	红毛七属 *Caulophyllum*	唐松草状红毛七 *C. thalictroides*	草本 Herbs	北美 NA	1.51	–11.44	3.860*
	梓属 *Catalpa*	楸 *C. bungei*	乔木 Trees	东亚 EA	6.72	13.65	0.181
	梓属 *Catalpa*	梓 *C. ovata*	乔木 Trees	东亚 EA	9.76	–7.58	0.328
	梓属 *Catalpa*	美国梓树 *C. bignonioides*	乔木 Trees	北美 NA	23.20	12.63	1.868*
	梓属 *Catalpa*	短柄梓 *C. brevipes*#	乔木 Trees	北美 NA	1.05	39.25	–1.837*
	梓属 *Catalpa*	大果梓 *C. macrocarpa*#	乔木 Trees	北美 NA	125.91	187.02	1.111*
	梓属 *Catalpa*	黄金树 *C. speciosa*	乔木 Trees	北美 NA	–15.38	–1.92	1.473*
	钩吻属 *Gelsemium*	钩吻 *G. elegans*	藤本 Lianas	东亚 EA	19.12	4.59	1.326*
	钩吻属 *Gelsemium*	沼生钩吻 *G. rankinii*#	藤本 Lianas	北美 NA	32.36	55.98	0.114
	钩吻属 *Gelsemium*	常绿钩吻藤 *G. sempervirens*	藤本 Lianas	北美 NA	18.32	24.07	1.308*

#表示结合POWO和当前中高适生区面积由低到高排序在前30%的狭域物种; *表示物种纬度迁移趋势显著(物种质心迁移纬度超过1°); 适生区面积变化率中“+” (全部省略)表示未来适生区面积呈扩张趋势, “–”表示未来适生区面积呈收缩趋势; 质心迁移纬度中“+” (全部省略)表示未来适生区呈向北迁移趋势, “–”表示未来适生区呈现向南迁移趋势。

Narrow-ranged species with top 30% from low to high based on POWO data and current medium-high suitable habitat area; * Trend of species latitudinal shift is significant (Species with latitudinal shift of the centroid exceeding 1°); for the rate of change in suitable habitat area, “+” (omitted in table) denotes expansion, and “–” denotes contraction; for the latitudinal shift of the centroid, “+” (omitted in table) denotes a northward shift, and “–” denotes a southward shift.

的气候变量。在训练过程结束时, 将所有气候变量的增益转换为百分比, 就得到每个气候因子的贡献率。

1.4 适生区变化

在MaxEnt模拟完成后, 基于模拟结果平均值对适生区3个方面的变化趋势进行统计分析:

(1)面积变化。使用ArcGIS对物种分布模型进行重分类, 将物种适生区按适宜值(0–1)进行划分: 不适生(适宜值 < 0.2)、低适生(0.2 ≤ 适宜值 < 0.5)、

中适生(0.5 ≤ 适宜值 < 0.7)和高适生(适宜值 ≥ 0.7), 将适宜值 ≥ 0.5的适生区称为中高适生区。然后根据像元大小计算中高适生区面积, 将变化率((未来中高适生区面积 – 当前中高适生区面积)/当前中高适生区面积)大于10%或小于–10%作为面积显著变化的依据。因本研究不同生活型物种取样数不同, 采用均值来比较不同生活型物种在未来气候变化情景下适生区面积的变化程度。

(2)纬度迁移趋势。根据各物种当前和未来高适生区质心纬度的变化表示。首先使用ArcGIS软件将物种分布模型按照适宜值 ≥ 0.7重分类获得高适生区图层, 然后使用空间统计工具绘制两个时期高适生区的质心, 根据其纬度变化判断物种在未来的迁移趋势, 当两个时期高适生区的质心迁移纬度超过1°界定为显著迁移。

(3)破碎化程度。根据上面获得的高适生区图层, 在软件Fragstats 4.3支持下选择斑块数量(number of patch, NP)、斑块密度(patch density, PD)、景观分割指数(landscape division index, DIVISION)和最大斑块指数(largest patch index, LPI) 4个常用指标衡量物种分布区的破碎化程度(Bhattacharya et al., 2024)(附录2)。NP可直接反映景观被分割的斑块总数, 其值越大, 通常表明景观破碎化程度越高。PD指特定类型的斑块在研究区域内每100 ha中出现的个数, 它消除了景观规模的影响, 便于不同景观间的比较, 其值越高, 代表景观越破碎。DIVISION表征景观在空间上被分割的程度, 计算公式如下:

$$\mathrm{DIVISION} = 1 - \sum_{j=1}^{n}\left(\frac{a_{ij}}{\mathrm{A}}\right)^2 \quad (1)$$

其中, a_{ij}指第i类景观中第j个斑块的面积, A表示总景观面积。DIVISION的取值范围为0–1, 该值越接近1, 说明景观被分割得越彻底, 破碎化程度越高。LPI = 对应斑块类型中最大斑块的面积/景观总面积 × 100, 反映了最大斑块在景观中的面积优势。该值越低, 表明优势斑块越小, 景观趋于由多个小斑块组成, 破碎化程度越高; 反之, 则景观完整性较好。

2 结果

2.1 模型准确性

物种模拟结果显示, 87%的物种其AUC值均在0.95以上(附录3)。测试样本的遗漏率和理论遗漏率基本吻合, 说明模拟效果良好(附录4)。

2.2 影响东亚-北美地区植物分布的关键气候因子

气候因子贡献率结果显示, 在当前气候下, 北美物种主要受到最干季降水量(bio17)、气温年较差(bio7)和年降水量(bio12)的影响。东亚物种主要受到最暖季降水量(bio18)、温度季节性(bio4)和等温性(bio3)影响(图1, 附录3)。

最暖季降水量是影响东亚与北美所有生活型植物生长的关键共同因子, 但两地的主导气候因子存在明显差异。东亚地区各类植物更多受温度相关因子(如温度季节性、等温性)的影响; 而北美地区则更依赖于降水条件, 特别是最干季降水量与年降水量。此外, 北美的藤本还受年均温调控, 而灌木则主要受降水季节性和最湿季平均温的影响(图1, 附录3)。

2.3 东亚-北美地区植物物种对未来气候变化的响应

71种植物的适生区面积变化及迁移趋势结果见表1、图2、附录5。其中, 58种(占植物总数的81.70%)的未来中高适生区面积呈显著变化趋势: 45种(63.40%)显著扩大, 13种(18.30%)显著缩小; 其他13种(18.30%)的未来中高适生区面积变化不显著。63种(88.73%)的未来高适生区有向北迁移趋势, 其中39种北移趋势显著; 5种(7.04%)呈向南迁移的趋势, 其中1种迁移趋势显著; 3种(4.23%)较稳定, 几乎没有迁移(附录5B)。未来气候变化情景下, 大多数植物呈分布区破碎化程度加剧的趋势(图2C, 附录5C, 附录6): 34种(47.88%)的NP趋于增加, 35种(49.30%)的NP趋于减少, 2种(2.82%)的NP不变; 35种(49.30%)的PD趋于增大, 34种(47.88%)的PD趋于减小, 2种的PD不变(2.82%); 49种的DIVISION趋于变大(69.00%), 21种(29.60%)的DIVISION趋于变小, 1种的DIVISION不变(1.40%); 49种(69.00%)的LPI趋于减小, 22种(31.00%)的LPI趋于增大。

东亚-北美间断分布属植物未来中高适生区变化整体表现为北美物种更为显著。在面积变化上, 北美的面积平均变化率为33.70%, 东亚为22.90%。在纬度迁移趋势上, 北美有29种(占植物总数的80.56%)显著迁移, 东亚有11种(31.43%)显著迁移。

在破碎化程度上，东亚、北美物种LPI呈减小趋势的数量相当(东亚25种，北美24种)；DIVISION呈增大趋势的数量相当(东亚25种，北美24种)；北美NP (东亚12种，北美22种)和PD (东亚13种，北美22种)呈增加趋势的物种数均显著多于东亚(图2，附录5，附录6)。

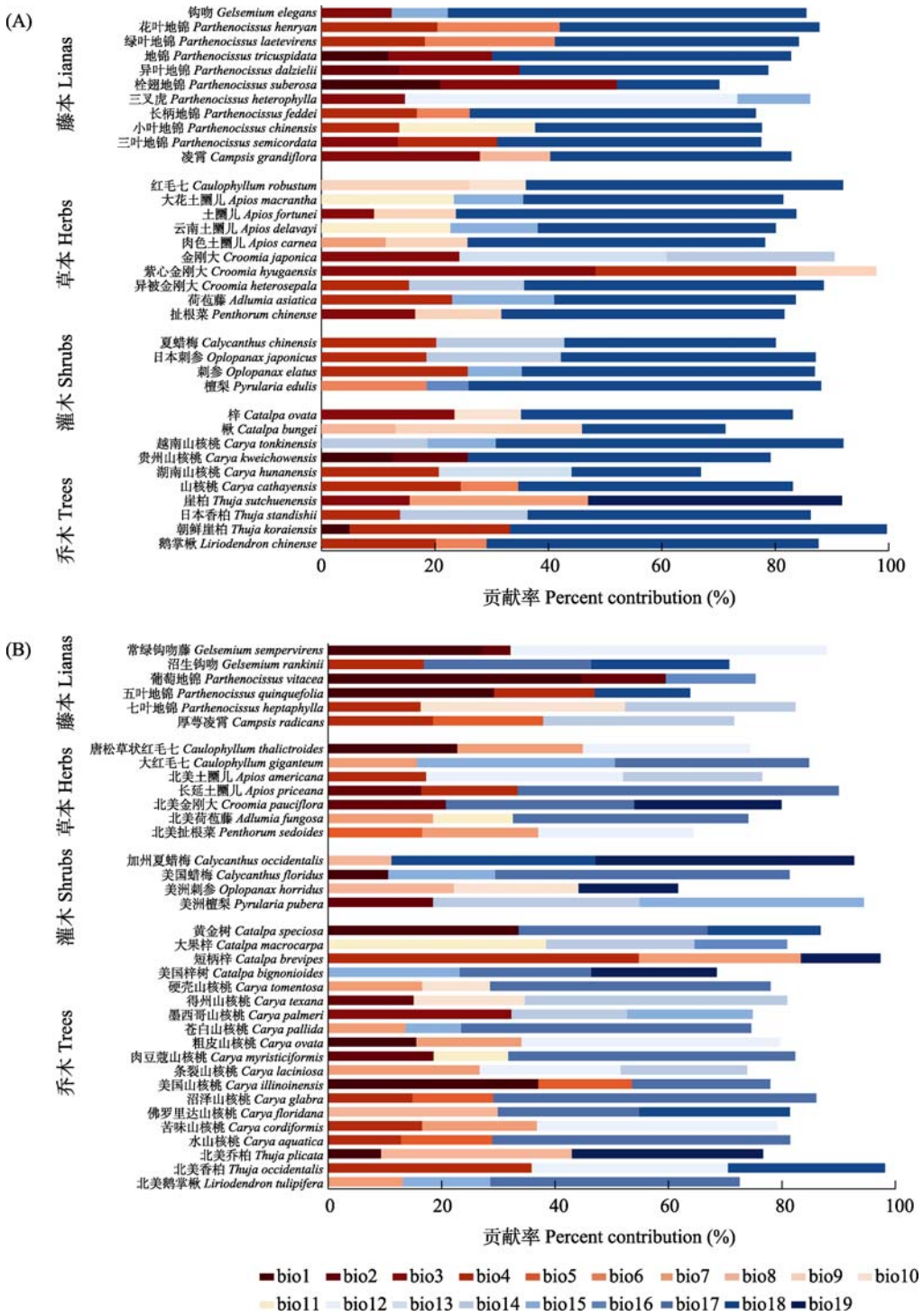


图1　影响东亚(A)和北美(B)不同生活型植物分布的关键气候因子。各气候因子(bio1–bio19)定义详见附录1。

Fig. 1　Key climate factors affecting the distribution of plants with different life forms in East Asia (A) and North America (B). Definitions of climate factors (bio1–bio19) are provided in Appendix 1.

2.4 东亚-北美地区不同生活型植物对未来气候变化的响应

不同生活型植物在中高适生区面积变化、纬度迁移趋势以及破碎化程度方面显示出不同的敏感程度: 中高适生区面积变化程度从大到小依次为乔木(21.75%)、藤本(19.33%)、草本(18.67%)和灌木(10.85%); 纬度迁移趋势响应程度从大到小依次为灌木(75.00%)、乔木(62.00%)、草本(59.00%)和藤本(35.00%); 4种景观格局指数的综合结果表明, 藤本破碎化程度最严重, 乔木次之, 灌木、草本破碎化最小(表1, 图3, 附录7)。

从两地植物的响应趋势来看, 北美各类生活型的物种都普遍比东亚物种对未来气候变化的敏感度更高。在面积变化上, 除灌木外(北美平均变化率为6.83%, 东亚为14.88%), 其他3种生活型在北美对未来气候变化的响应都更强烈, 其中北美乔木的平均变化率为24.86% (东亚16.37%), 草本为27.58% (东亚14.80%), 藤本高达37.89% (东亚13.89%)。在纬度迁移趋势上, 除灌木的迁移趋势两地相当, 其余生活型均表现为北美物种较东亚物种的迁移更显著, 如北美乔木有15种显著北移(东亚仅2种), 草本有6种(东亚4种), 藤本有4种(东亚2种)。在破碎化程度上, 除草本(北美物种的DIVISION变化率为–5.53%, 东亚为5.7%)外, 北美物种的其他3种生活型破碎化程度较东亚物种都更剧烈, 体现在NP、PD和DIVISION的变化率普遍高于东亚(表1, 图3)。

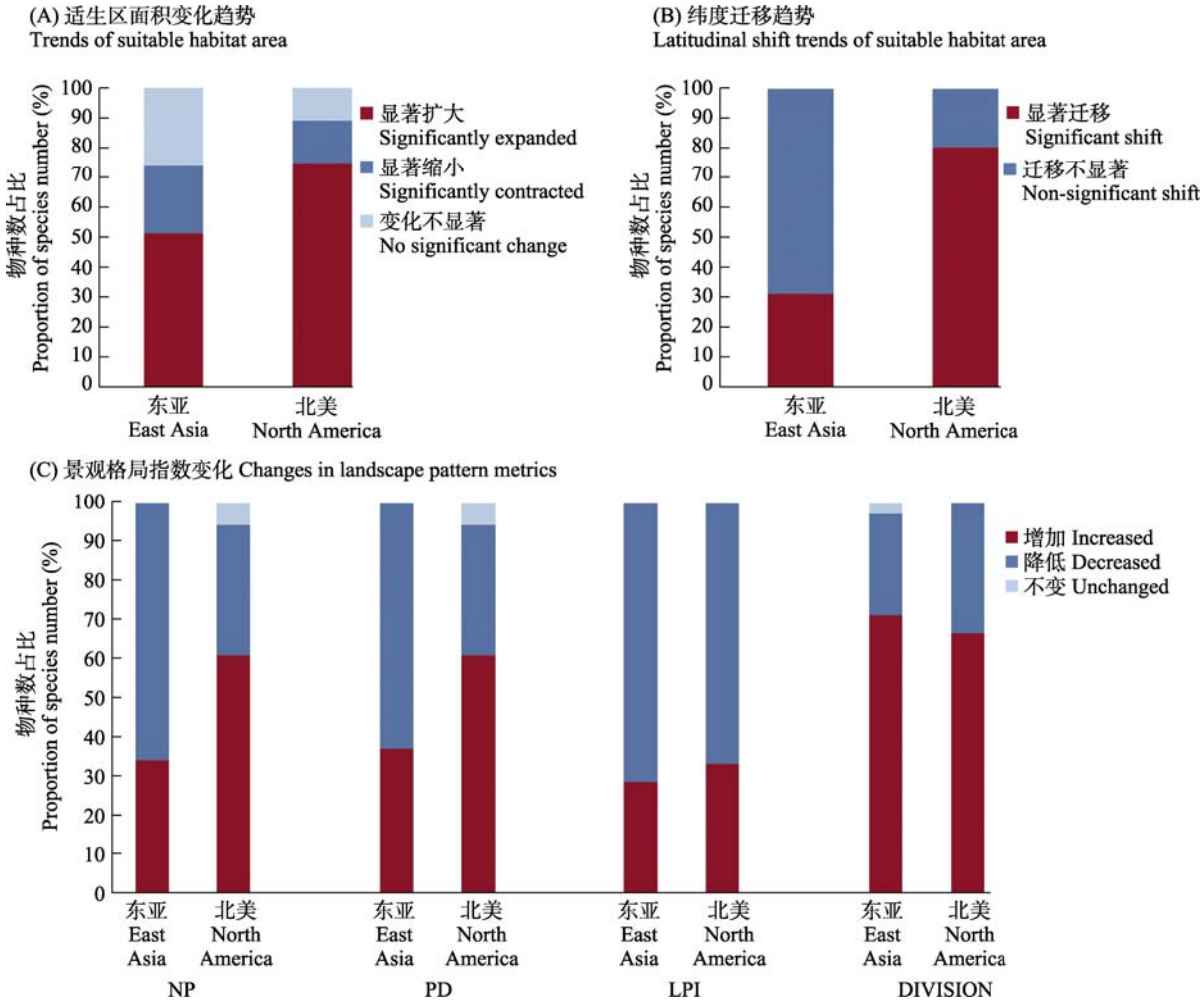


图2 东亚-北美间断分布属植物未来适生区变化趋势。NP: 斑块数量; PD: 斑块密度; LPI: 最大斑块指数; DIVISION: 景观分割指数。

Fig. 2 Future trends in suitable habitat for East Asian-North American disjunct distribution genera. NP, Number of patches; PD, Patch density; LPI, Largest patch index; DIVISION, Landscape division index.

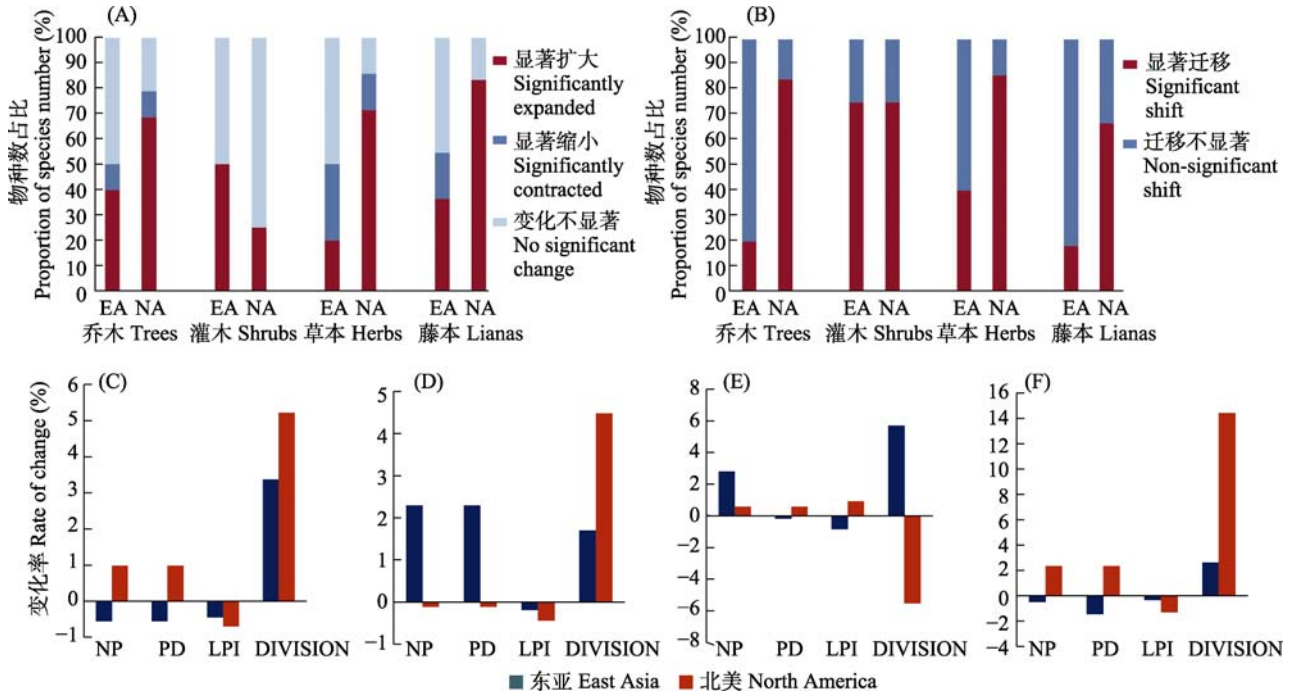


图3　东亚-北美间断分布属植物地区间不同生活型未来适生区变化趋势。(A)未来中高适生区面积变化趋势；(B)未来高适生区纬度迁移趋势；(C)乔木景观格局指数变化；(D)灌木景观格局指数变化；(E)草本景观格局指数变化；(F)藤本景观格局指数变化。EA：东亚；NA：北美；NP：斑块数量；PD：斑块密度；LPI：最大斑块指数；DIVISION：景观分割指数。

Fig. 3　Future trends in suitable habitats for East Asian-North American disjunct distribution genera across regions and life forms. (A) Future trends in mid-to-high suitable habitat area; (B) Future latitudinal shift trend of high suitable habitat area; (C) Changes in trees landscape pattern metrics; (D) Changes in shrubs landscape pattern metrics; (E) Changes in herbs landscape pattern metrics; (F) Changes in lianas landscape pattern metrics. EA, East Asia; NA, North America; NP, Number of patches; PD, Patch density; LPI, Largest patch index; DIVISION, Landscape division index.

3　讨论

3.1　北美地区植物类群对全球变化的敏感度更高

MaxEnt模型模拟结果表明，东亚-北美间断分布属植物在面对未来气候变化时所表现出的响应存在显著的区域性差异，北美的物种整体上表现出更高的敏感性(图2，附录5，附录8)。

两个地区的多数物种均表现出向北迁移趋势，但北美物种表现出显著向北迁移趋势的比例(77.78%)远高于东亚物种(31.43%) (表1，图2)。在未来气候持续变暖的情况下，适生区向北迁移与物种追踪温度需求的预期一致(Feeley & Freeman, 2023)。地形坡度与温度变化引起的纬度迁移幅度之间存在极强相关性，在较平坦地区需要更大的迁移幅度来适应温度变化，而在坡度较大的地区则只需小幅度迁移便可适应温度变化(Loarie et al., 2009)。北美西部虽存在落基山脉等高山系统，但中东部主体地形平坦，这种地形特征有利于物种进行长距离迁移以适应气候变化，但也意味着在面对剧烈的气候变化时，来不及迁移的物种没有适宜的微生境作为避难所；相比之下，东亚复杂多变的地形及多样的微气候(Favre et al., 2015; Lu et al., 2023)可以形成多样微生境作为避难所，对长距离迁移的需求相对较小。此外，研究显示北美西部和中部平原未来将更加干燥，有干旱加剧趋势(Cook et al., 2015)，因而北美物种为追踪适宜气候而被迫进行长距离迁移的需求更为迫切和普遍。

无论东亚还是北美地区，大多数物种未来中高适生区面积均呈扩张趋势，北美约有75.00%的物种未来中高适生区面积显著扩张，东亚有51.43%的物种中高适生区面积显著扩张(表1，图2，附录5)。这一总体扩张趋势与关于气候变化可能导致高纬度地区绿化或物种适宜生境扩大的研究结论一致(Sykes & Prentice, 1995；王晓春等, 2021)。研究表明地形异质性高的地区其气候变化速度较同质性高的地区慢，也更便于物种在气候变化中保留现有适

宜生境和获得新适宜生境(Rota et al., 2022)。北美中东部地势平坦, 气候变化速度较快, 使得其物种呈现较大迁移趋势(Sandel et al., 2011), 而东亚丰富多样的地形地貌形成的微生境为其物种在未来气候变化下提供了避难所, 使物种栖息地稳定, 适生区面积变化幅度相对北美物种较小。值得注意的是, 有少部分物种未来中高适生区呈现显著收缩趋势(表1, 图2, 附录5)。初步分析表明, 这些适生区收缩的物种在生态习性上可能对环境变化更为敏感(附录9)。例如, 其中部分物种依赖于潮湿山谷(如唐松草状红毛七*Caulophyllum thalictroides*)、半岛性或高海拔生境(如日本香柏*Thuja standishii*、云南土圞儿*Apios delavayi*), 这些生境在气候变暖背景下可能显著缩减。此外, 部分适生区收缩的物种是藤本植物, 其分布区变化可能与其宿主植物的适生区动态密切相关(Leicht-Young et al., 2010; 陆芳等, 2025)。

本研究结果支持东亚和北美地区的物种未来适生区均面临破碎化加剧的风险, 但北美物种未来适生区的破碎化程度可能更为严重(图2, 附录6)。在未来气候变化情景下, 北美物种的栖息地可能会更加分散。面积大、地形异质性高的地区可能比面积小、平坦的地区能够维持更多物种, 使得物种可通过微生境、坡度、海拔短距离迁移来适应气候变化(Aitken et al., 2008)。北美中东部相对平坦的地形有利于栖息地的连通, 在当前气候下可能更有利于形成较大面积的、连片的单一栖息地。然而, 这种相对连续、单一的格局在面对剧烈且方向性明显的气候变化时, 缺乏地形复杂性带来的缓冲。未来气候的快速变化可能导致适宜生境跃迁至北部, 与南部现有栖息地断开连接, 形成新的、更分散的斑块(Loarie et al., 2009; McIntyre et al., 2014)。本研究结果显示影响北美物种分布的主导因子主要为最干季降水量、气温年较差和年降水量。未来气候变化情景下, 北美呈现西南部和中部干旱程度加大且气温年较差降低以及强降水增加等特征(Peterson et al., 2008; Cook et al., 2015; Almazroui et al., 2021), 这些均可能导致当地植物分布区破碎化。反观东亚, 其广袤的连续地带(如东北平原、华北平原)以及多条大河河谷(如长江、黄河河谷)可能在未来气候条件下依然能够维持较大面积的连续适宜生境。尽管东西走向的山脉阻碍了迁移, 但它们也可能在纬度带上提供一些相对连续的气候庇护所(Favre et al., 2015; Lu et al., 2023), 从而使得高适生区斑块得以更好地整合, 而非进一步分裂。因此, 东亚景观的破碎化趋势相对缓和, 体现了复杂地形在气候变化下对生物栖息地稳定性的双重作用: 既是迁移的障碍, 也可能是维持连续栖息地的基石。

3.2 东亚-北美地区间不同生活型植物对气候变化响应的共性与特性

本研究结果表明, 不同生活型植物对未来气候变化的响应在两地区间存在显著差异, 在北美地区的藤本、乔木表现出更高的敏感度, 而草本和灌木的响应则更为复杂(表1, 图3)。这些模式是两地主导气候因子与植物生活型功能特性共同作用的结果。

乔木和藤本植物类群在北美地区普遍表现出更剧烈的敏感度, 包括更显著的分布区变迁、更严重的栖息地破碎化以及连通性下降(表1, 图3)。作为长寿命生物, 乔木的更新阶段对水分条件极为敏感(Carón et al., 2015; 廖慧璇和薛亚林, 2024)。北美乔木分布强烈依赖于最干季降水量和年降水量(图1, 附录3), 未来降水的变化, 特别是季节性干旱的加剧(Sung et al., 2024), 将影响其种群更新, 导致其分布区发生大规模变迁。在藤本植物群落中, 除少数特化耐旱类群外, 占群落优势的类群, 其分布和生存与生长季的水分可利用性高度关联(Schnitzer, 2014)。在北美, 其分布同时受年均温和最干季降水量调控。因此, 当未来气候同时发生升温与降水格局改变时, 它们必须快速迁移以追踪适宜的生境, 导致其适生区发生剧烈位移与破碎。相比之下, 东亚藤本更多受温度因子影响, 而较为稳定的气候则可能为其提供了更大的缓冲空间。

草本与灌木的响应模式在不同指标上呈现出复杂性。草本植物在破碎化程度上与其他生活型不同, 其在东亚表现出更强的破碎化(核心适生区变小、分散、连通性下降), 而在北美则表现为分布区扩大、迁移显著且连通性增加(图3E)。这一独特模式凸显了草本植物生活史策略与区域环境特征的强烈交互作用。草本植物通常生命周期短、繁殖速度快、种子传播能力强, 使其能更快地追踪和适应变化的气候(Franks et al., 2007; Van Daele et al., 2024)。在相对开阔的北美景观中, 草本植物可能更容易利用气候变化产生的新生境, 实现快速迁移和

种群扩张, 从而导致模型预测的积极结果(扩张、迁移、连通性增加)。然而, 在东亚, 尽管草本植物具备高迁移潜力, 但其响应却被强烈的破碎化所主导。这很可能是因为东亚高度复杂的地形本身限制了连续分布区的形成。因此, 即使气候变得适宜, 草本植物的迁移和扩散也受到物理障碍的严重制约, 最终表现为适生区斑块化、核心区域丧失。灌木的面积变化率在东亚反而高于北美(表1)。这可能与主导气候因子不同有关, 北美灌木主要受降水季节性和最湿季平均温影响(图1, 附录3), 其对干旱胁迫的内在抗性可能缓冲了部分气候变化压力(Parra et al., 2023)。相反, 东亚灌木与其他生活型一样, 更多受温度因子驱动。未来气候变暖, 特别是高纬度地区的显著增温, 可能为其创造了向北扩张的机遇, 从而表现出更高的面积变化率。其迁移趋势在两地相当, 可能源于灌木物种普遍能够产生大量小而轻的种子, 并通过风或动物进行长距离传播, 同时灌木往往具有较强的营养繁殖能力, 可以通过根茎或匍匐茎快速占据新生境(Götmark et al., 2016; Martínez-López et al., 2020; 王家辉等, 2023)。

4 结论

本研究通过对比东亚和北美物种对气候变化响应的共性与差异, 揭示了地形差异与不同生活型特性在两地植物应对气候变化时的影响。整体上, 北美物种表现出更显著、更大幅度北迁和更高的栖息地破碎化风险, 而东亚物种的响应相对不那么敏感, 其未来栖息地的碎片化程度也较低, 这一差异主要受两地地形特征影响, 北美的地形相对平缓, 东亚的地形比较复杂, 共同造成了物种迁移响应强度的差异。

乔木和藤本植物在北美较东亚地区响应更为强烈, 表现为分布区面积剧变、迁移显著及生境严重破碎化。草本植物在北美利用开放地形实现扩张与连通性增加, 在东亚受复杂地形限制而表现出更强的分布区破碎化。灌木因其结合有性和无性繁殖的策略在追踪适宜气候条件方面具有优势, 在两地表现出相当的迁移趋势。

综上, 生活型与地理特征共同塑造了间断分布植物对未来气候变化的响应格局。未来保护规划中, 北美迁移能力极弱或未来适生区与当前分布区完全断裂的物种, 需评估并试点实施人工辅助迁移, 帮助其在未来的气候庇护所中建立种群。东亚可以利用更精细尺度模型识别出潜在的微气候避难所, 并将其纳入保护地体系或实施特殊管理措施。本研究支持高地形异质性有助于缓冲气候变化影响的观点, 表明东亚的复杂地形可能是其生物多样性在未来变化中得以维持的重要基础; 此外, 洲际差异和生活型特异性启示全球生物多样性保护不能采用“一刀切”的策略。

致谢: 感谢中山大学叶建飞副教授在论文修改阶段提出的建设性修改意见! 感谢中国科学院植物研究所刘冰副研究员帮助核实物种学名和中文名称及尤奕晨博士研究生在生活型适生区面积比较分析中提供的建议与帮助!

ORCID

蔡莉 https://orcid.org/0009-0000-2381-4996
葛丽萍 https://orcid.org/0009-0001-1212-9587
彭丹晓 https://orcid.org/0000-0003-4572-8022
胡海花 https://orcid.org/0000-0002-9551-7330
陈之端 https://orcid.org/0000-0002-7716-4834
牛艳婷 https://orcid.org/0000-0001-8548-4742

参考文献

Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang TL, Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations. Evolutionary Applications, 1, 95–111.

Alipour S, Walas Ł (2023) The influence of climate and population density on *Buxus hyrcana* potential distribution and habitat connectivity. Journal of Plant Research, 136, 501–514.

Almazroui M, Islam MN, Saeed F, Saeed S, Ismail M, Ehsan MA, Diallo I, O'Brien E, Ashfaq M, Martínez-Castro D, Cavazos T, Cerezo-Mota R, Tippett MK, Gutowski WJ, Alfaro EJ, Hidalgo HG, Vichot-Llano A, Campbell JD, Kamil S, Rashid IU, Sylla MB, Stephenson T, Taylor M, Barlow M (2021) Projected changes in temperature and precipitation over the United States, central America, and the Caribbean in CMIP6 GCMs. Earth Systems and Environment, 5, 1–24.

Bhattacharya RK, Das Chatterjee N, Das K (2024) Modelling of soil erosion susceptibility incorporating sediment connectivity and export at landscape scale using integrated machine learning, InVEST-SDR and Fragstats. Journal of Environmental Management, 353, 120164.

Brummitt NA, Bachman SP, Griffiths-Lee J, Lutz M, Moat JF, Farjon A, Donaldson JS, Hilton-Taylor C, Meagher TR, Albuquerque S, Aletrari E, Andrews AK, Atchison G, Baloch E, Barlozzini B, Brunazzi A, Carretero J, Celesti M, Chadburn H, Cianfoni E, Cockel C, Coldwell V, Concetti B, Contu S, Crook V, Dyson P, Gardiner L, Ghanim N, Greene H, Groom A, Harker R, Hopkins D, Khela S, Lakeman-Fraser P, Lindon H, Lockwood H, Loftus C, Lombrici D, Lopez-Poveda L, Lyon J, Malcolm-Tompkins P, McGregor K, Moreno L, Murray L, Nazar K, Power E, Quiton Tuijtelaars M, Salter R, Segrott R, Thacker H, Thomas LJ, Tingvoll S, Watkinson G, Wojtaszekova K, Nic Lughadha EM (2015) Green plants in the red: A baseline global assessment for the IUCN sampled red list index for Plants. PLoS ONE, 10, e0135152.

Carón MM, De Frenne P, Brunet J, Chabrerie O, Cousins SAO, De Backer L, Decocq G, Diekmann M, Heinken T, Kolb A, Naaf T, Plue J, Selvi F, Strimbeck GR, Wulf M, Verheyen K (2015) Interacting effects of warming and drought on regeneration and early growth of *Acer pseudoplatanus* and *A. platanoides*. Plant Biology, 17, 52–62.

Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. Science, 333, 1024–1026.

Chukwuma EC, Mankga LT (2025) A MaxEnt model for estimating suitable habitats for some important *Pelargonium* species in South Africa. Journal for Nature Conservation, 84, 126845.

Cook BI, Ault TR, Smerdon JE (2015) Unprecedented 21st century drought risk in the American Southwest and Central Plains. Science Advances, 1, e1400082.

Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice IC, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich PB, Moles AT, Dickie J, Gillison AN, Zanne AE, Chave J, Wright SJ, Sheremet'ev SN, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig JS, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha MD, Gorné LD (2016) The global spectrum of plant form and function. Nature, 529, 167–171.

Dyderski MK, Paź-Dyderska S, Jagodziński AM, Puchałka R (2025) Shifts in native tree species distributions in Europe under climate change. Journal of Environmental Management, 373, 123504.

Favre A, Päckert M, Pauls SU, Jähnig SC, Uhl D, Michalak I, Muellner-Riehl AN (2015) The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 90, 236–253.

Feeley KJ, Freeman BG (2023) Global warming: Plants and animals on the move. Frontiers for Young Minds, 11, 999231.

Franks SJ, Sim S, Weis AE (2007) Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 104, 1278–1282.

Gao JB, Liu LL, Guo LH, Sun DQ, Liu WL, Hou WJ, Wu SH (2022) Synergic effects of climate change and phenological variation on agricultural production and its risk pattern in black soil region of Northeast China. Acta Geographica Sinica, 77, 1681–1700. (in Chinese with English abstract) [高江波, 刘路路, 郭灵辉, 孙东琪, 刘婉露, 侯文娟, 吴绍洪 (2022) 气候变化和物候变动对东北黑土区农业生产的协同作用及未来粮食生产风险. 地理学报, 77, 1681–1700.]

Götmark F, Götmark E, Jensen AM (2016) Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form. Frontiers in Plant Science, 7, 1095.

Guo QF, Ricklefs RE (2000) Species richness in plant genera disjunct between temperate eastern Asia and North America. Botanical Journal of the Linnean Society, 134, 401–423.

Hannah L, Midgley G, Andelman S, Araújo M, Hughes G, Martinez-Meyer E, Pearson R, Williams P (2007) Protected area needs in a changing climate. Frontiers in Ecology and the Environment, 5, 131–138.

Hay NM, Akinwuntan JV, Cai V, Windham MD, Pryer KM (2023) Exploring past and future distributions of the rare Appalachian oak fern using MaxEnt modeling. American Fern Journal, 113, 109–125.

Kelly AE, Goulden ML (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 105, 11823–11826.

Lawler JJ, Shafer SL, Bancroft BA, Blaustein AR (2010) Projected climate impacts for the amphibians of the western hemisphere. Conservation Biology, 24, 38–50.

Leicht-Young SA, Pavlovic NB, Frohnapple KJ, Grundel R (2010) Liana habitat and host preferences in northern temperate forests. Forest Ecology and Management, 260, 1467–1477.

Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science, 320, 1768–1771.

Lian L, Shen JY, Ortiz RDC, Yu SX, Chen ZD, Wang W (2021) Phylogenetic analyses and modelling distributions guide conservation of a critically endangered liana species, *Eleutharrhena macrocarpa* (Menispermaceae). Taxon, 70, 931–945.

Liao HX, Xue YL (2024) A meta analysis of the association between functional trait and tree regeneration capacity under drought. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 63(6), 122–131. (in Chinese with English abstract) [廖慧璇, 薛亚林 (2024) 功能性状与干旱下树木自然更新能力关系的meta分析. 中山大学学报(自然科学版中英文), 63(6), 122–131.]

Liu CR, Berry PM, Dawson TP, Pearson RG (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species

distributions. Ecography, 28, 385–393.

Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD (2009) The velocity of climate change. Nature, 462, 1052–1055.

Lu F, Li JX, Wang B, Li DX, Guo YL, Wen SJ, Liu SY, Lu SH, Huang FZ, Chen T, Wang DH, Xiang WS, Li XK (2025) Selectivity of lianas to wood climbing with different supports in karst seasonal rain forest. Acta Ecologica Sinica, 45, 10277–10290. (in Chinese with English abstract) [陆芳, 李健星, 王斌, 李冬兴, 郭屹立, 文淑均, 刘晟源, 陆树华, 黄甫昭, 陈婷, 王登惠, 向悟生, 李先琨 (2025) 喀斯特季节性雨林中木质藤本对不同支持木的攀附选择性. 生态学报, 45, 10277–10290.]

Lu HY, Feng H, Lyu HZ, Wang HL, Zhang XJ, Zhang HZ, Wang XY, Li YX (2023) Formation and evolution of the Asian landscape during the Cenozoic. The Innovation Geoscience, 1, 100020.

Martínez-López V, García C, Zapata V, Robledano F, De la Rúa P (2020) Intercontinental long-distance seed dispersal across the Mediterranean Basin explains population genetic structure of a bird-dispersed shrub. Molecular Ecology, 29, 1408–1420.

McIntyre NE, Wright CK, Swain S, Hayhoe K, Liu GM, Schwartz FW, Henebry GM (2014) Climate forcing of wetland landscape connectivity in the Great Plains. Frontiers in Ecology and the Environment, 12, 59–64.

Melton AE, Clinton MH, Wasoff DN, Lu LM, Hu HH, Chen ZD, Ma KP, Soltis DE, Soltis PS (2022) Climatic niche comparisons of eastern North American and eastern Asian disjunct plant genera. Global Ecology and Biogeography, 31, 1290–1302.

Naughtin SR, Castilla AR, Smith AB, Strand AE, Dawson A, Hoban S, Abhainn EA, Romero-Severson J, Robinson JD (2025) Integrating genomic data and simulations to evaluate alternative species distribution models and improve predictions of glacial refugia and future responses to climate change. Ecography, 2025, e07196.

Niu YT, Ye JF, Zhang JL, Wan JZ, Yang T, Wei XX, Lu LM, Li JH, Chen ZD (2018) Long-distance dispersal or postglacial contraction? Insights into disjunction between Himalaya-Hengduan Mountains and Taiwan in a cold-adapted herbaceous genus, *Triplostegia*. Ecology and Evolution, 8, 1131–1146.

Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature, 421, 37–42.

Parra A, Pratt RB, Jacobsen AL, Chamorro D, Torres I, Moreno JM (2023) Functional response and resistance to drought in seedlings of six shrub species with contrasting leaf traits from the Mediterranean Basin and California. Tree Physiology, 43, 1758–1771.

Pecl GT, Araújo MB, Bell JD, Blanchard J, Bonebrake TC, Chen IC, Clark TD, Colwell RK, Danielsen F, Evengård B, Falconi L, Ferrier S, Frusher S, Garcia RA, Griffis RB, Hobday AJ, Janion-Scheepers C, Jarzyna MA, Jennings S, Lenoir J, Linnetved HI, Martin VY, McCormack PC, McDonald J, Mitchell NJ, Mustonen T, Pandolfi JM, Pettorelli N, Popova E, Robinson SA, Scheffers BR, Shaw JD, Sorte CJB, Strugnell JM, Sunday JM, Tuanmu MN, Vergés A, Villanueva C, Wernberg T, Wapstra E, Williams SE (2017) Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. Science, 355, eaai9214.

Peterson TC, Zhang XB, Brunet-India M, Vázquez-Aguirre JL (2008) Changes in North American extremes derived from daily weather data. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 113, D07113.

Pitman NCA, Jørgensen PM (2002) Estimating the size of the world's threatened flora. Science, 298, 989.

Puchałka R, Dyderski MK, Vítková M, Sádlo J, Klisz M, Netsvetov M, Prokopuk Y, Matisons R, Mionskowski M, Wojda T, Koprowski M, Jagodziński AM (2021) Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) range contraction and expansion in Europe under changing climate. Global Change Biology, 27, 1587–1600.

Raven PH (2021) Plants make our existence possible. Plants, People, Planet, 3, 2–6.

Rota F, Casazza G, Genova G, Midolo G, Prosser F, Bertolli A, Wilhalm T, Nascimbene J, Wellstein C (2022) Topography of the Dolomites modulates range dynamics of narrow endemic plants under climate change. Scientific Reports, 12, 1398.

Sandel B, Arge L, Dalsgaard B, Davies RG, Gaston KJ, Sutherland WJ, Svenning JC (2011) The influence of Late Quaternary climate-change velocity on species endemism. Science, 334, 660–664.

Schnitzer SA (2014) A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. The American Naturalist, 166, 262–276.

Song CY, Huang C, Liu HM (2013) Predictive vegetation mapping approach based on spectral data, DEM and generalized additive models. Chinese Geographical Science, 23, 331–343.

Song HJ, Ordonez A, Svenning JC, Qian H, Yin X, Mao LF, Deng T, Zhang J (2021) Regional disparity in extinction risk: Comparison of disjunct plant genera between eastern Asia and eastern North America. Global Change Biology, 27, 1904–1914.

Sung K, Bohrer G, Stagge JH (2024) Centennial-scale intensification of wet and dry extremes in North America. Geophysical Research Letters, 51, e2023GL107400.

Sykes MT, Prentice IC (1995) Boreal forest futures: Modelling the controls on tree species range limits and transient responses to climate change. Water, Air and Soil Pollution, 82, 415–428.

Tóth JP, Végvári Z (2016) Future of winegrape growing

regions in Europe. Australian Journal of Grape and Wine Research, 22, 64–72.

Tulowiecki SJ, LaDuke N (2024) Models reveal shifting distribution of climatic suitability for pawpaw (*Asimina triloba* [L.] Dunal) cultivation under future climate change scenarios. Scientia Horticulturae, 338, 113837.

Van Daele F, Honnay O, Janssens S, De Kort H (2024) Habitat fragmentation affects climate adaptation in a forest herb. Journal of Ecology, 112, 246–264.

Wagner T, Schliep EM, North JS, Kundel H, Custer CA, Ruzich JK, Hansen GJA (2023) Predicting climate change impacts on poikilotherms using physiologically guided species abundance models. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 120, e2214199120.

Wang JH, Qu WJ, Qu JJ, Yang XG, Wang L, Yang Y, Qin WC, Zhang B, Niu JS (2023) The process and influencing factors of wind retransmission of *Caragana korshinskii* seeds in the southeast edge of Tengger Desert. Journal of Desert Research, 43(5), 108–115. (in Chinese with English abstract) [王家辉, 曲文杰, 屈建军, 杨新国, 王磊, 杨悦, 秦伟春, 张波, 牛金帅 (2023) 腾格里沙漠东南缘柠条(*Caragana korshinskii*)种子风力再传播过程及其影响因素. 中国沙漠, 43(5), 108–115.]

Wang XC, Yang JW, Zhang QL (2021) Response of global alpine treeline dynamics and shrub expansion to climate change. Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition), 49(6), 1–10, 133. (in Chinese with English abstract) [王晓春, 杨婧雯, 张秋良 (2021) 全球林线动态和灌木扩张对气候变化响应的研究进展. 河南师范大学学报(自然科学版), 49(6), 1–10, 133.]

Wang Z, Luo MM, Ye LX, Peng J, Luo X, Gao L, Huang Q, Chen QH, Zhang L (2024) Prediction of the potentially suitable areas of *Actinidia latifolia* in China based on climate change using the optimized MaxEnt model. Sustainability, 16, 5975.

Wanga VO, Ngarega BK, Oulo MA, Mkala EM, Ngumbau VM, Onjalalaina GE, Odago WO, Nanjala C, Ochieng CO, Gichua MK, Gituru RW, Hu GW (2024) Projected impacts of climate change on the habitat of *Xerophyta* species in Africa. Plant Diversity, 46, 91–100.

Warren DL, Glor RE, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. Evolution, 62, 2868–2883.

Wen J (1999) Evolution of eastern Asian and eastern North American disjunct distributions in flowering plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 30, 421–455.

Wu ZY (1983) On the significance of Pacific intercontinental discontinuity. Annals of the Missouri Botanical Garden, 70, 557–590.

Xie YH, Hunter M, Sorensen A, Nogeire-McRae T, Murphy R, Suraci JP, Lischka S, Lark TJ (2023) U.S. farmland under threat of urbanization: Future development scenarios to 2040. Land, 12, 574.

Ye WQ, Zhu SS, Comes HP, Yang T, Lian L, Wang W, Qiu YX (2022) Phylogenomics and diversification drivers of the Eastern Asian-Eastern North American disjunct Podophylloideae. Molecular Phylogenetics and Evolution, 169, 107427.

(责任编委: 乔慧捷　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025478

蔡莉, 葛丽萍, 彭丹晓, 胡海花, 陈之端, 牛艳婷 (2026) 未来气候变化情景下东亚-北美间断分布属植物潜在分布区比较. 生物多样性, 34, 25478. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025478

附录1　19个气候图层信息表

Appendix 1　Information table of the 19 climate layers

符号 Symbol	变量 Variables
bio1	年均温度 Annual mean temperature
bio2	平均温度日较差(每月平均值(最高温度 – 最低温度)) Mean diurnal range (mean of monthly (max temp – min temp))
bio3	等温性(bio2/bio7 × 100) Isothermality (bio2/bio7 × 100)
bio4	温度季节性变化(标准差 ×100) Temperature seasonality (SD × 100)
bio5	最暖月最高温 Max temperature of warmest month
bio6	最冷月最低温 Min temperature of coldest month
bio7	气温年较差(bio5 – bio6) Temperature annual range (bio5 – bio6)
bio8	最湿季平均温 Mean temperature of wettest quarter
bio9	最干季平均温 Mean temperature of driest quarter
bio10	最暖季平均温 Mean temperature of warmest quarter
bio11	最冷季平均温 Mean temperature of coldest quarter
bio12	年降水量 Annual precipitation
bio13	最湿月降水量 Precipitation of wettest month
bio14	最干月降水量 Precipitation of driest month
bio15	降水季节性(变异系数) Precipitation seasonality (coefficient of variation)
bio16	最湿季降水量 Precipitation of wettest quarter
bio17	最干季降水量 Precipitation of driest quarter
bio18	最暖季降水量 Precipitation of warmest quarter
bio19	最冷季降水量 Precipitation of coldest quarter

蔡莉, 葛丽萍, 彭丹晓, 胡海花, 陈之端, 牛艳婷 (2026) 未来气候变化情景下东亚-北美间断分布属植物潜在分布区比较. 生物多样性, 34, 25478. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025478

附录2 景观格局指数

Appendix 2 Landscape pattern metrics

景观指数 Metric	缩写 Abbreviation	单位 Unit	范围 Range	描述 Description
斑块数量 Number of patches	NP	num	(1, +∞)	类型或景观中斑块数量
斑块密度 Patch density	PD	num/100 ha	(0, +∞)	单位面积(100 ha)上斑块数
最大斑块指数 Largest patch index	LPI	%	(0%, 100%)	景观中最大斑块面积占景观总面积的比例
景观分割指数 Landscape division index)	DIVISION	–	(0, 1)	1 减去斑块面积除以总景观面积的平方和。

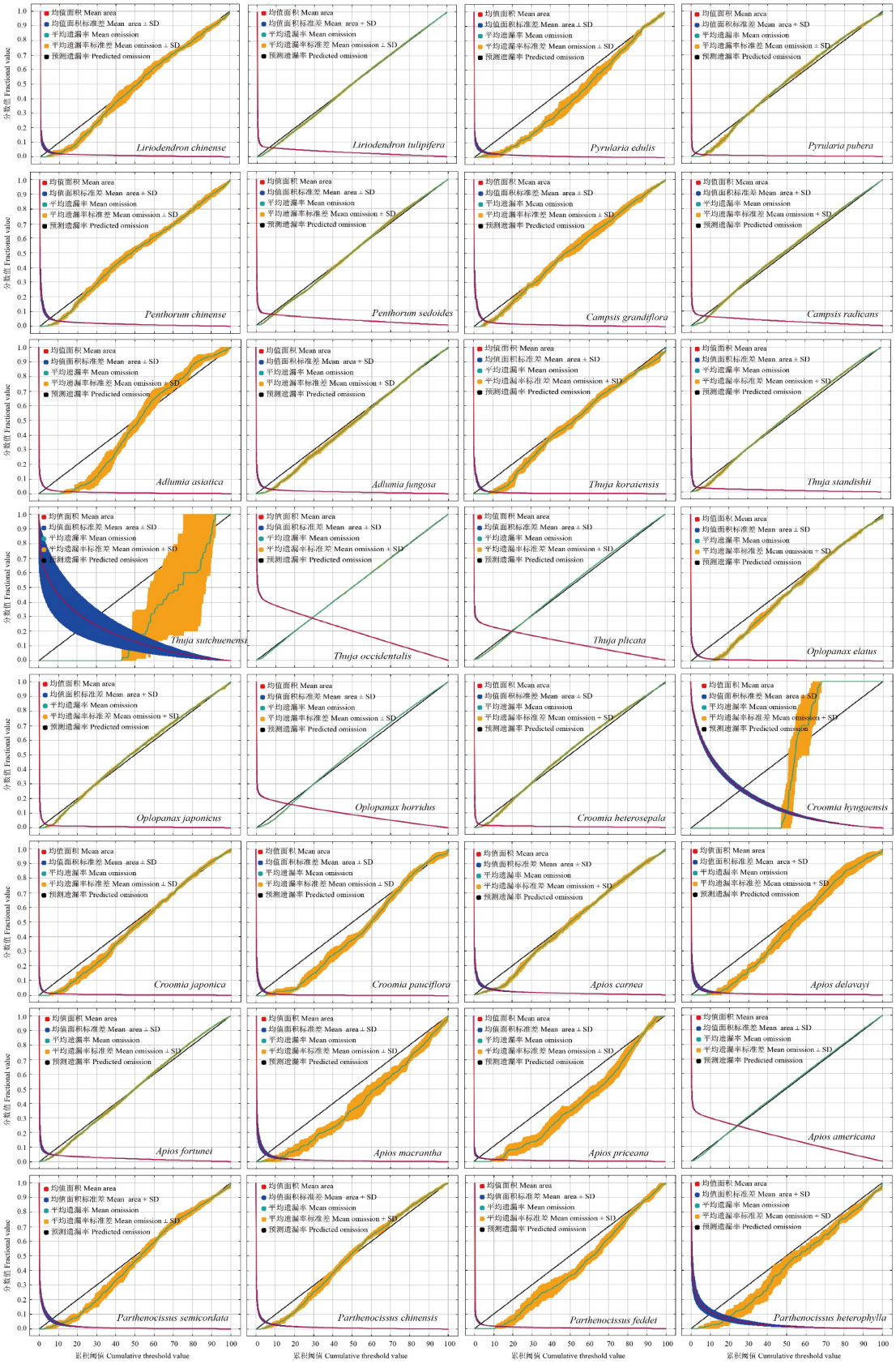
附录3 本研究物种基本信息及数据来源与气候因子统计表

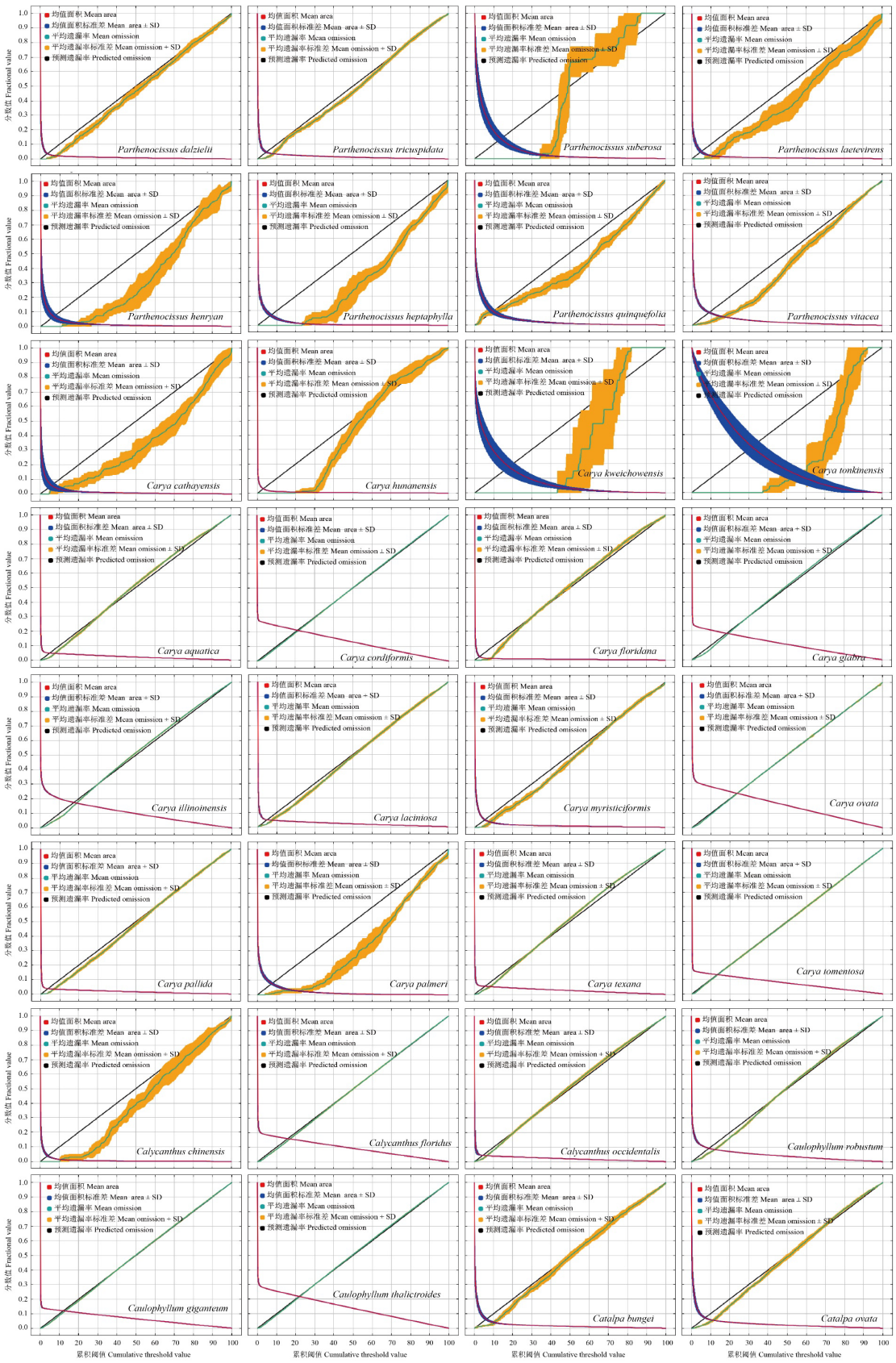
Appendix 3 Statistical table of basic information, data sources and climatic factors of the studied species

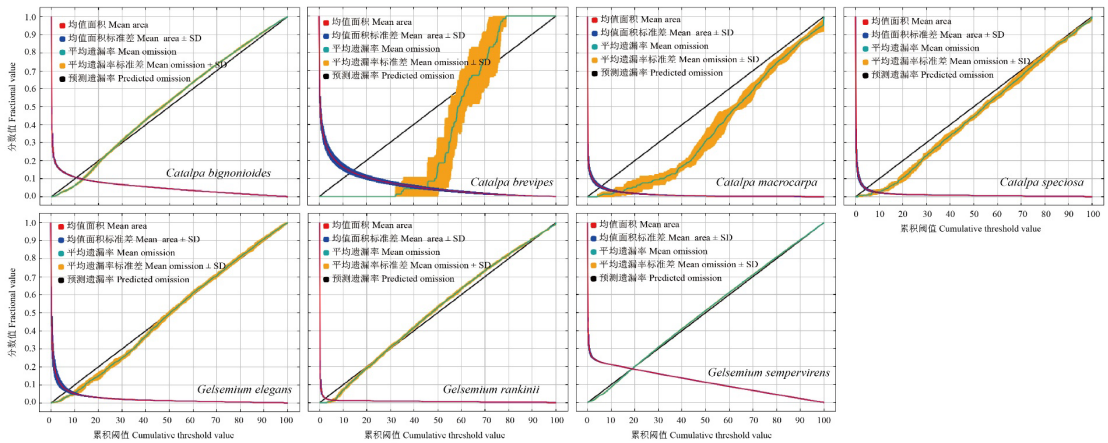
物种 Species	生活型 Life form	地区 Region	AUC	显著气候因子(按贡献率从高到低排序) Significant climatic factors (ranked by contribution)	数据来源 Data source	原始记录 Raw records	终数据 Clean occurrence records	IUCN	资源植物类型 Utility type
鹅掌楸 *Liriodendron chinense*	乔木	东亚	0.992	bio18, bio4, bio6, bio2, bio19, bio5, bio12, bio8	GBIF, iDigBio	187	85	NT	药用植物, 用材树木
北美鹅掌楸 *L. tulipifera*	乔木	北美	0.971	bio17, bio15, bio7, bio5, bio18, bio13, bio2, bio3, bio8, bio9	GBIF, iDigBio	956	809	LC	药用植物, 用材树木
檀梨 *Pyrularia edulis*	灌木	东亚	0.993	bio18, bio16, bio14, bio6, bio7, bio10	GBIF, iDigBio, CVH	510	249	LC	食用(淀粉), 药用, 油脂
美洲檀梨 *P. pubera*	灌木	北美	0.993	bio15, bio14, bio2, bio6, bio9, bio8, bio10	GBIF, iDigBio	154	73		药用, 油脂
扯根菜 *Penthorum chinense*	草本	东亚	0.985	bio18, bio9, bio8, bio2, bio15, bio12, bio10, bio19, bio3	GBIF, iDigBio, CVH	201	163	LC	食用, 药用
北美扯根菜 *P. sedoides*	草本	北美	0.963	bio12, bio5, bio18, bio2, bio7, bio15, bio13, bio3, bio8, bio9	GBIF, iDigBio	969	878	LC	食用, 药用
凌霄 *Campsis grandiflora*	藤本	东亚	0.99	bio18, bio3, bio10, bio8, bio9, bio15, bio14, bio2	GBIF, iDigBio, CVH	188	138		绿化观赏, 药用
厚萼凌霄 *C. radicans*	藤本	北美	0.968	bio14, bio5, bio4, bio13, bio2, bio12, bio8, bio9	GBIF, iDigBio	944	831		绿化观赏, 药用
荷苞藤 *Adlumia asiatica*	草本	东亚	0.995	bio18, bio15, bio4, bio1, bio13, bio2, bio9, bio8	GBIF, iDigBio, CVH	85	50		
北美荷苞藤 *A. fungosa*	草本	北美	0.988	bio17, bio7, bio5, bio18, bio2, bio9, bio11	GBIF, iDigBio	1241	645		
朝鲜崖柏 *Thuja koraiensis*	乔木	东亚	0.998	bio18, bio4, bio1, bio5, bio3	GBIF, iDigBio, CVH	128	76	VU	用材, 油脂
日本香柏 *T. standishii*	乔木	东亚	0.987	bio18, bio14, bio4, bio3, bio9, bio15, bio7, bio8	GBIF, iDigBio, CVH	590	401	NT	
崖柏 *T. sutchuenensis*	乔木	东亚	0.94	bio19, bio3, bio7, bio11, bio9, bio17	GBIF, iDigBio, CVH	7	7	EN	
北美香柏 *T. occidentalis*	乔木	北美	0.795	bio12, bio18, bio4, bio9	GBIF, iDigBio	24,403	22,541	LC	用材
北美乔柏 *T. plicata*	乔木	北美	0.877	bio19, bio8, bio1, bio3, bio4, bio10, bio9, bio15, bio18, bio2	GBIF, iDigBio	23,302	5,301	LC	用材
刺参 *Oplopanax elatus*	灌木	东亚	0.996	bio18, bio9, bio4, bio15, bio5, bio8, bio10	GBIF, iDigBio, CVH	198	128		药用
日本刺参 *O. japonicus*	灌木	东亚	0.994	bio18, bio4, bio14, bio7, bio1, bio3, bio15, bio8	GBIF, iDigBio	252	189		
美洲刺参 *O. horridus*	灌木	北美	0.905	bio8, bio10, bio19, bio14, bio9, bio3, bio15, bio2, bio4	GBIF, iDigBio	10,445	9,336		
异被金刚大 *Croomia heterosepala*	草本	东亚	0.993	bio18, bio14, bio4, bio9, bio15, bio3, bio8	GBIF	488	488		
紫心金刚大 *C. hyugaensis*	草本	东亚	0.913	bio3, bio15, bio9, bio4	GBIF	7	7		
金刚大 *C. japonica*	草本	东亚	0.997	bio14, bio3, bio13, bio10, bio8, bio2, bio9	GBIF, CVH	141	69		药用
北美金刚大 *C. pauciflora*	草本	北美	0.997	bio17, bio19, bio2, bio4, bio10, bio9, bio13, bio14	GBIF, iDigBio	157	73		
肉色土圞儿 *Apios carnea*	草本	东亚	0.986	bio18, bio3, bio15, bio9, bio7, bio19, bio8	GBIF, iDigBio, CVH	613	231		
云南土圞儿 *A. delavayi*	草本	东亚	0.996	bio18, bio11, bio15, bio3, bio7, bio19, bio2, bio5	GBIF, iDigBio, CVH	233	62		
土圞儿 *A. fortunei*	草本	东亚	0.979	bio18, bio9, bio3, bio4, bio14, bio10, bio15, bio8, bio2	GBIF, iDigBio, CVH	1,178	552		
大花土圞儿 *A. macrantha*	草本	东亚	0.995	bio18, bio11, bio15, bio7, bio19, bio2, bio10, bio12	GBIF, iDigBio, CVH	86	54		
长延土圞儿 *A. priceana*	草本	北美	0.997	bio17, bio2, bio4, bio10, bio15	GBIF, iDigBio	53	39		
北美土圞儿 *A. americana*	草本	北美	0.839	bio12, bio4, bio18, bio14, bio15, bio2, bio5, bio8, bio9	GBIF, iDigBio	9,800	9,793		食用、饲料
三叶地锦 *Parthenocissus semicordata*	藤本	东亚	0.992	bio18, bio4, bio3, bio15, bio11, bio14, bio2	GBIF, CVH	183	79		
小叶地锦 *P. chinensis*	藤本	东亚	0.989	bio18, bio9, bio15, bio4, bio11, bio19, bio12	GBIF	403	163		
长柄地锦 *P. feddei*	藤本	东亚	0.996	bio18, bio4, bio2, bio6, bio15, bio14, bio19, bio12	GBIF, CVH	116	51		
三叉虎 *P. heterophylla*	藤本	东亚	0.976	bio12, bio3, bio15, bio17, bio7, bio18, bio5, bio2	GBIF	63	46		
栓翅地锦 *P. suberosa*	藤本	东亚	0.992	bio3, bio1, bio18, bio2, bio10, bio12, bio9, bio7	GBIF	28	7		
异叶地锦 *P. dalzielii*	藤本	东亚	0.992	bio2, bio3, bio12, bio18, bio17, bio15, bio6, bio10, bio8	GBIF, CVH	261	111		
地锦 *P. tricuspidata*	藤本	东亚	0.986	bio18, bio3, bio1, bio4, bio2, bio15, bio8, bio14, bio12, bio10	GBIF, CVH	491	276		药用, 绿化观赏
绿叶地锦 *P. laetevirens*	藤本	东亚	0.996	bio18, bio4, bio6, bio15, bio2, bio19, bio8, bio10	GBIF	87	34		

物种 Species	生活型 Life form	地区 Region	AUC	显著气候因子(按贡献率从高到低排序) Significant climatic factors (ranked by contribution)	数据来源 Data source	原始记录 Raw records	终数据 Clean occurrence records	IUCN	资源植物类型 Utility type
花叶地锦 *P. henryan*	藤本	东亚	0.995	bio18, bio4, bio6, bio15, bio12, bio19, bio10, bio17, bio7	GBIF, CVH	93	31		
七叶地锦 *P. heptaphylla*	藤本	北美	0.998	bio14, bio4, bio10, bio18, bio8	GBIF	29	26		
五叶地锦 *P. quinquefolia*	藤本	北美	0.973	bio4, bio14, bio1, bio18, bio2, bio5, bio8,	GBIF	1,228	79	LC	绿化观赏
葡萄地锦 *P. vitacea*	藤本	北美	0.98	bio1, bio5, bio16, bio3, bio19, bio2, bio17, bio18, bio8, bio7	GBIF	281	234		
山核桃 *Carya cathayensis*	乔木	东亚	0.994	bio18, bio4, bio14, bio13, bio6, bio8, bio10, bio9	GBIF, CVH	124	32		食用, 用材, 油脂
湖南山核桃 *C. hunanensis*	乔木	东亚	0.997	bio18, bio4, bio13, bio14, bio1, bio6, bio2, bio10, bio8	GBIF, CVH	85	34		食用, 油脂
贵州山核桃 *C. kweichowensis*	乔木	东亚	0.987	bio18, bio1, bio2, bio9, bio11, bio10	GBIF, CVH	5	5		
越南山核桃 *C. tonkinensis*	乔木	东亚	0.951	bio18, bio6, bio15, bio2, bio14, bio5	GBIF, CVH	28	13		食用, 油脂
水山核桃 *C. aquatica*	乔木	北美	0.977	bio17, bio10, bio5, bio4, bio2, bio12, bio16, bio8, bio9	GBIF, iDigBio	1,239	752	LC	薪材产品
苦味山核桃 *C. cordiformis*	乔木	北美	0.867	bio12, bio14, bio7, bio10, bio13, bio18, bio2, bio8, bio3, bio9	GBIF, iDigBio	10,681	8,372	LC	用材、食用
佛罗里达山核桃 *C. floridana*	乔木	北美	0.995	bio18, bio8, bio17, bio4, bio9, bio13, bio7, bio3, bio10	GBIF, iDigBio	566	342	LC	
沼泽山核桃 *C. glabra*	乔木	北美	0.89	bio17, bio4, bio12, bio5, bio2, bio15, bio8, bio9	GBIF, iDigBio	7,762	5,056	LC	用材
美国山核桃 *C. illinoinensis*	乔木	北美	0.896	bio1, bio5, bio17, bio16, bio2, bio3, bio7, bio18, bio8, bio9	GBIF, iDigBio	9124	7,585	LC	食用, 油脂
条裂山核桃 *C. laciniosa*	乔木	北美	0.978	bio12, bio7, bio14, bio1, bio15, bio18, bio3, bio9, bio8	GBIF, iDigBio	1,214	644	LC	用材
肉豆蔻山核桃 *C. myristiciformis*	乔木	北美	0.99	bio17, bio2, bio11, bio5, bio13, bio18, bio8	GBIF, iDigBio	466	227	LC	用材
粗皮山核桃 *C. ovata*	乔木	北美	0.845	bio12, bio1, bio7, bio16, bio18, bio3, bio2, bio9, bio15	GBIF, iDigBio	13,848	11,332	LC	用材
苍白山核桃 *C. pallida*	乔木	北美	0.984	bio17, bio15, bio7, bio18, bio10, bio2, bio19, bio9, bio13, bio8, bio3	GBIF, iDigBio	877	419	LC	
墨西哥山核桃 *C. palmeri*	乔木	北美	0.994	bio3, bio15, bio14, bio11, bio2, bio7, bio5	GBIF, iDigBio	141	69	VU	
得州山核桃 *C. texana*	乔木	北美	0.973	bio14, bio10, bio2, bio13, bio18, bio7, bio8, bio9, bio3	GBIF, iDigBio	1,551	917	LC	
硬壳山核桃 *C. tomentosa*	乔木	北美	0.925	bio17, bio7, bio12, bio15, bio10, bio18, bio3, bio9, bio8	GBIF, iDigBio	4,579	3,186	LC	用材
夏蜡梅 *Calycanthus chinensis*	灌木	东亚	0.998	bio18, bio4, bio14, bio15, bio1, bio8, bio2, bio9	GBIF, CVH	55	35		
美国蜡梅 *C. floridus*	灌木	北美	0.907	bio17, bio15, bio7, bio1, bio18, bio13, bio3, bio9, bio8	GBIF, iDigBio	6,878	6,080		绿化观赏
加州夏蜡梅 *C. occidentalis*	灌木	北美	0.979	bio19, bio18, bio8, bio3, bio15, bio7, bio2, bio9	GBIF, iDigBio	2,361	1,818		
红毛七 *Caulophyllum robustum*	草本	东亚	0.958	bio18, bio9, bio10, bio15, bio2, bio3, bio8	GBIF, iDigBio, CVH	1,819	1,160		药用
大红毛七 C. giganteum	草本	北美	0.934	bio15, bio17, bio7, bio1, bio3, bio9, bio16, bio8	GBIF, iDigBio	4,390	3,970		
唐松草状红毛七 *C. thalictroides*	草本	北美	0.861	bio12, bio18, bio7, bio1, bio2, bio5, bio9, bio8	GBIF, iDigBio	10,627	8,880	LC	药用
楸 *Catalpa bungei*	乔木	东亚	0.984	bio18, bio9, bio8, bio10, bio15, bio3, bio2, bio19, bio4	GBIF, iDigBio, CVH	405	212	LC	用材, 绿化观赏, 食用, 药用
梓 *C. ovata*	乔木	东亚	0.976	bio18, bio9, bio10, bio3, bio4, bio15, bio19, bio2, bio8	GBIF, iDigBio, CVH	1,103	429	LC	用材, 食用, 药用, 油脂
美国梓树 *C. bignonioides*	乔木	北美	0.949	bio19, bio17, bio5, bio11, bio7, bio2, bio9, bio18, bio8, bio3	GBIF, iDigBio	2,618	1,566		药用
短柄梓 *C. brevipes*	乔木	北美	0.973	bio4, bio7, bio19, bio15, bio2	GBIF	9	9	VU	
大果梓 *C. macrocarpa*	乔木	北美	0.996	bio11, bio14, bio16, bio2, bio10, bio9, bio5	GBIF, iDigBio	86	43		
黄金树 *C. speciosa*	乔木	北美	0.993	bio17, bio7, bio1, bio18, bio2, bio9, bio8	GBIF, iDigBio	156	152	LC	用材
钩吻 *Gelsemium elegans*	藤本	东亚	0.981	bio18, bio3, bio8, bio2, bio15, bio5	GBIF, iDigBio	789	300		有毒, 药用
沼生钩吻 *G. rankinii*	藤本	北美	0.994	bio17, bio18, bio5, bio4, bio7, bio14, bio10, bio15, bio8	GBIF, iDigBio	227	210		
常绿钩吻藤 *G. sempervirens*	藤本	北美	0.884	bio1, bio12, bio2, bio10, bio18, bio3	GBIF, iDigBio	7,667	7,222		

蔡莉，葛丽萍，彭丹晓，胡海花，陈之端，牛艳婷 (2026) 未来气候变化情景下东亚-北美间断分布属植物潜在分布区比较. 生物多样性, 34, 25478. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025478

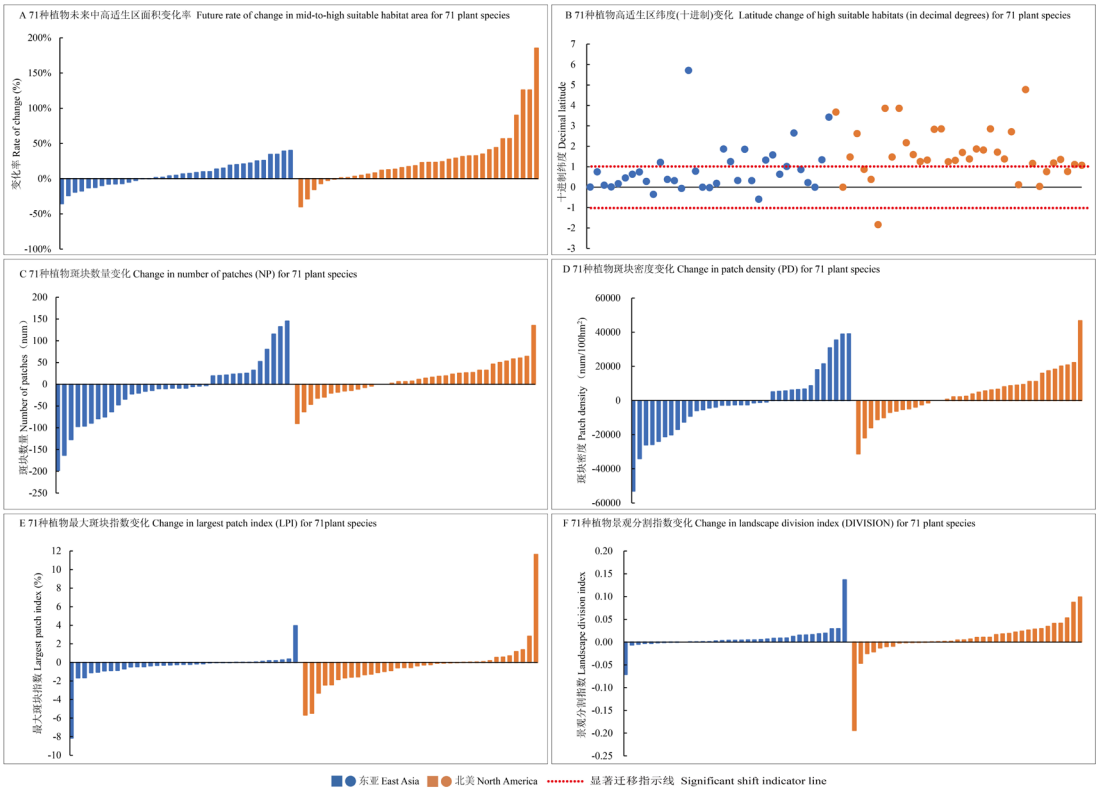



均值面积 Mean area
均值面积标准差 Mean area ± SD
平均遗漏率 Mean omission
平均遗漏率标准差 Mean omission ± SD
预测遗漏率 Predicted omission
分数位 Fractional value
累积阈值 Cumulative threshold value
Parthenocissus dalzielii
Parthenocissus tricuspidata
Parthenocissus suberosa
Parthenocissus laetevirens
Parthenocissus henryan
Parthenocissus heptaphylla
Parthenocissus quinquefolia
Parthenocissus vitacea
Carya cathayensis
Carya hunanensis
Carya kweichowensis
Carya tonkinensis
Carya aquatica
Carya cordiformis
Carya floridana
Carya glabra
Carya illinoinensis
Carya lacinosa
Carya myristiciformis
Carya ovata
Carya pallida
Carya palmeri
Carya texana
Carya tomentosa
Calycanthus chinensis
Calycanthus floridus
Calycanthus occidentalis
Caulophyllum robustum
Caulophyllum giganteum
Caulophyllum thalictroides
Catalpa bungei
Catalpa ovata



附录4　东亚-北美间断分布属71种植物的MaxEnt模型遗漏率

Appendix 4　Omission rate of the MaxEnt model for the 71 plant species in East Asian-North American disjunct distribution genera



附录5　东亚-北美间断分布属71种植物的未来适生区变化。正数表示增加或北移，负数表示减少或南移。

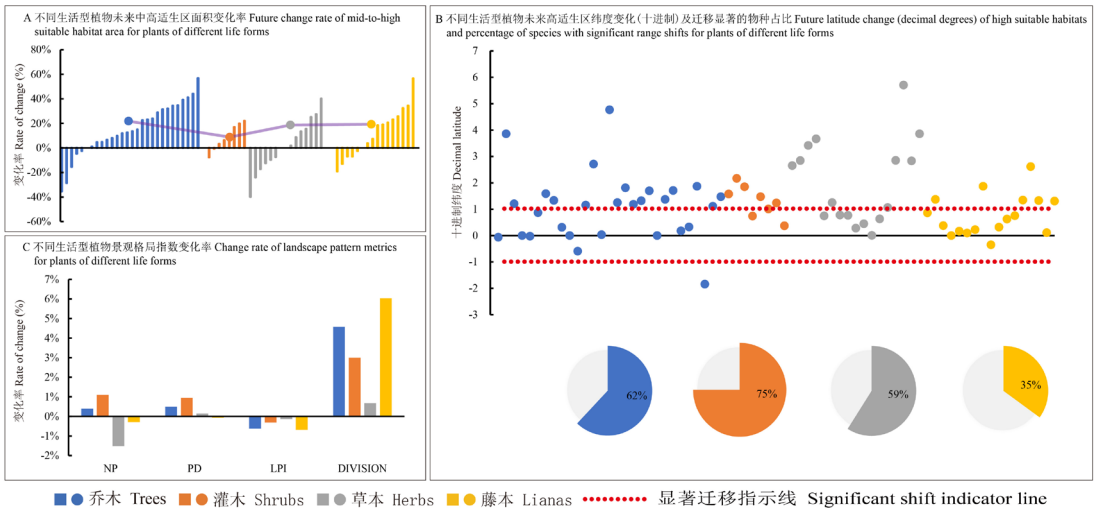
Appendix 5　Future changes in suitable habitats for 71 plant species in East Asian-North American disjunct distribution genera . Positive values indicate an increase or northward shift, while negative values indicate a decrease or southward shift.

附录6 东亚-北美间断属71种植物当前和未来景观格局指数

Appendix 6 Current and future landscape pattern metrics for 71 plant genera in East Asian-North American disjunct distribution genera

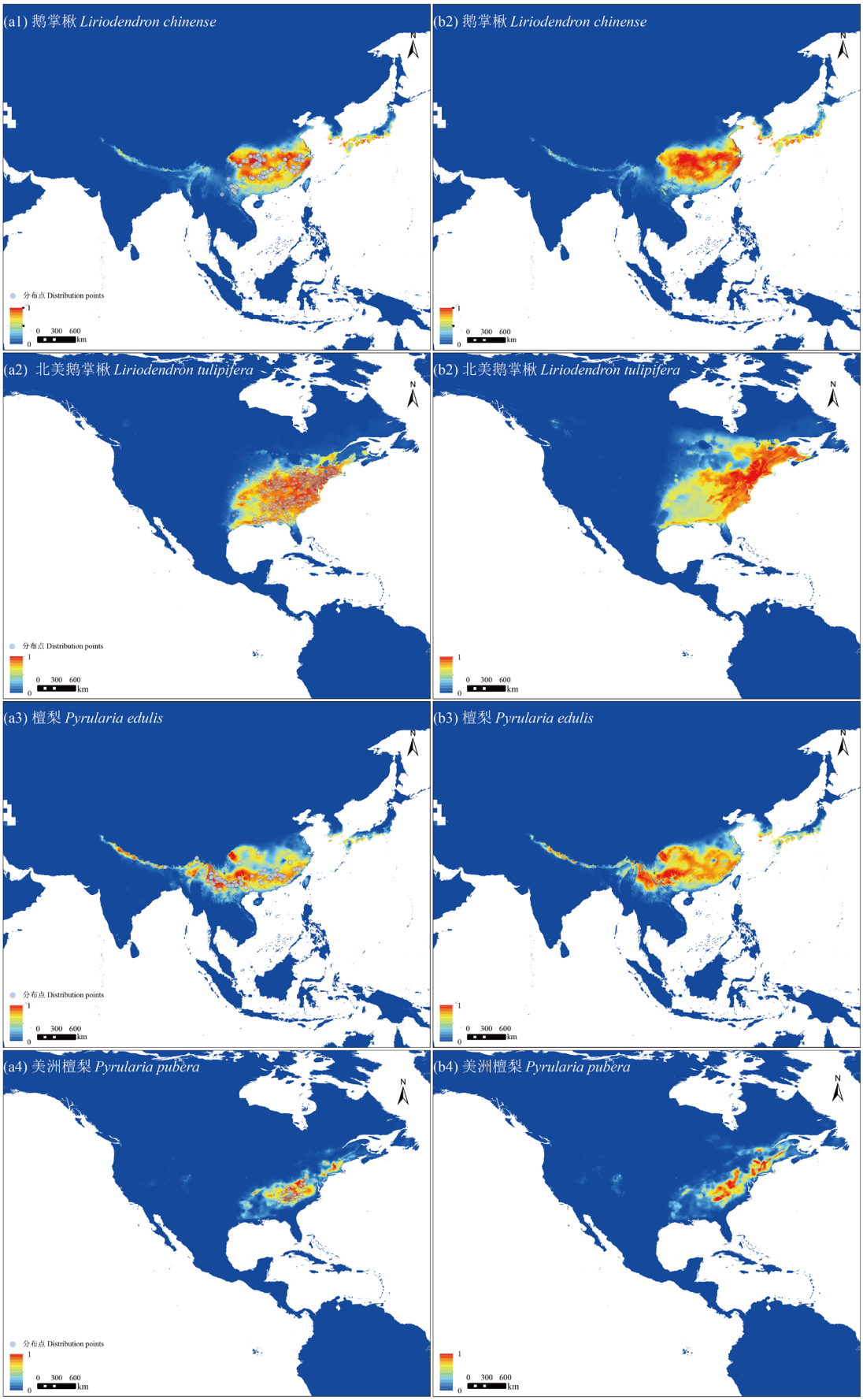
物种	生活型	地区	当前景观格局指数 Current landscape pattern metrics				未来景观格局指数 Future landscape pattern metrics			
Species	Life form	Region	NP (num)	PD (num/100 ha)	LPI (%)	DIVISION	NP (num)	PD (num/100 ha)	LPI (%)	DIVISION
鹅掌楸 *Liriodendron chinense*	乔木	东亚	1206	322837.2767	89.0587	0.2061	1127	301689.5612	87.4115	0.2352
北美鹅掌楸 *Liriodendron tulipifera*	乔木	北美	1113	385262.6706	85.3098	0.2717	1099	380416.5993	85.8772	0.2621
檀梨 *Pyrularia edulis*	灌木	东亚	1233	330064.9769	89.3767	0.2004	1313	351480.385	88.8875	0.2091
美洲檀梨 *Pyrularia pubera*	灌木	北美	1006	348224.8398	94.3465	0.1095	1031	356878.5386	94.3571	0.1093
扯根菜 *Penthorum chinense*	草本	东亚	1302	348535.7664	85.5929	0.2666	1434	383871.1897	85.6943	0.2649
北美扯根菜 *Penthorum sedoides*	草本	北美	1215	420569.7617	86.2141	0.2562	1152	398762.4408	83.8091	0.2972
凌霄 *Campsis grandiflora*	藤本	东亚	1479	395917.3568	88.4015	0.2177	1383	370218.8671	87.3032	0.2371
厚萼凌霄 *Campsis radicans*	藤本	北美	1077	372801.3444	88.1599	0.2224	1093	378339.7116	88.8631	0.2099
荷苞藤 *Adlumia asiatica*	草本	东亚	1149	307578.7985	89.582	0.1967	1174	314271.1135	88.6757	0.2129
北美荷苞藤 *Adlumia fungosa*	草本	北美	1082	374532.0841	92.4121	0.1456	1050	363455.3497	93.5629	0.1242
朝鲜崖柏 *Thuja koraiensis*	乔木	东亚	1098	293926.4758	90.9017	0.1729	1093	292588.0128	90.9524	0.172
日本香柏 *Thuja standishii*	乔木	东亚	1112	297674.1722	91.0436	0.1704	1103	295264.9388	91.0442	0.1703
崖柏 *Thuja sutchuenensis*	乔木	东亚	1158	309988.0319	89.2431	0.2028	1181	316144.9617	89.1034	0.2053
北美香柏 *Thuja occidentalis*	乔木	北美	1125	389416.4461	75.206	0.4327	1114	385608.8186	75.373	0.4307
北美乔柏 *Thuja plicata*	乔木	北美	1403	485645.5767	91.5571	0.1613	1374	475607.2861	91.3181	0.1657
刺参 *Oplopanax elatus*	灌木	东亚	1132	303028.0242	90.7173	0.1762	1118	299280.3278	90.5592	0.1791
日本刺参 *Oplopanax japonicus*	灌木	东亚	1113	297941.8648	91.0441	0.1703	1132	303028.0242	91.016	0.1709
美洲刺参 *Oplopanax horridus*	灌木	北美	1540	533067.8462	90.3913	0.1825	1450	501914.5305	89.8176	0.1929
异被金刚大 *Croomia heterosepala*	草本	东亚	1117	299012.6352	91.0269	0.1706	1107	296335.7092	91.0433	0.1703
紫心金刚大 *Croomia hyugaensis*	草本	东亚	1513	405018.9052	84.3849	0.2871	1315	352015.7702	84.0939	0.292
金刚大 *Croomia japonica*	草本	东亚	1074	287501.8534	91.0207	0.1707	1058	283218.7718	91.0259	0.1707
北美金刚大 *Croomia pauciflora*	草本	北美	1000	346147.9521	93.9589	0.1168	1006	348224.8398	92.1165	0.1511
肉色土圞儿 *Apios carnea*	草本	东亚	1221	326852.6657	89.6042	0.1963	1158	309988.0319	87.9468	0.2258
云南土圞儿 *Apios delavayi*	草本	东亚	1231	329529.5917	88.7499	0.2116	1222	327120.3583	88.434	0.2171
土圞儿 *Apios fortunei*	草本	东亚	1217	325781.8953	88.617	0.2139	1054	364839.9415	92.5558	0.143
大花土圞儿 *Apios macrantha*	草本	东亚	1056	365532.2374	87.7455	0.2296	1108	383531.9309	79.5995	0.366
长延土圞儿 *Apios priceana*	草本	北美	1011	349955.5795	77.5393	0.3984	1043	361032.314	89.1597	0.2046
北美土圞儿 *Apios americana*	草本	北美	1077	372801.3444	81.5684	0.3342	1100	380762.7473	84.3762	0.2877
三叶地锦 *Parthenocissus semicordata*	藤本	东亚	1176	314806.4987	90.0892	0.1876	1200	321231.1211	90.0557	0.1882
小叶地锦 *Parthenocissus chinensis*	藤本	东亚	1313	351480.385	89.1235	0.2049	1293	346126.533	89.2939	0.2019
长柄地锦 *Parthenocissus feddei*	藤本	东亚	1135	303831.102	90.42	0.1816	1132	303028.0242	90.5923	0.1785
三叉虎 *Parthenocissus heterophylla*	藤本	东亚	1061	284021.8496	89.8056	0.1927	1052	281612.6162	90.0578	0.1882
栓翅地锦 *Parthenocissus suberosa*	藤本	东亚	1220	326584.9731	87.4282	0.2348	1210	323908.0471	86.3957	0.2528
异叶地锦 *Parthenocissus dalzielii*	藤本	东亚	1303	348803.459	88.7999	0.2107	1214	324978.8175	88.3274	0.2191
地锦 *Parthenocissus tricuspidata*	藤本	东亚	1262	337828.0624	90.2276	0.1852	1258	336757.292	89.3689	0.2006
绿叶地锦 *Parthenocissus laetevirens*	藤本	东亚	1309	350409.6146	88.7974	0.2107	1234	330332.6695	88.7914	0.2108
花叶地锦 *Parthenocissus henryan*	藤本	东亚	1197	320428.0433	88.9307	0.2083	1163	311326.4949	88.7255	0.212
七叶地锦 *Parthenocissus heptaphylla*	藤本	北美	984	340609.5848	94.0241	0.1156	990	342686.4725	93.4792	0.1258
五叶地锦 *Parthenocissus quinquefolia*	藤本	北美	1036	358609.2783	92.8388	0.1377	1171	405339.2519	87.3638	0.2364
葡萄地锦 *Parthenocissus vitacea*	藤本	北美	1126	389762.594	92.555	0.143	1106	382839.635	92.5134	0.1437
山核桃 *Carya cathayensis*	乔木	东亚	1205	322569.5841	89.3905	0.2002	1183	316680.3469	88.6872	0.2127
湖南山核桃 *Carya hunanensis*	乔木	东亚	1188	318018.8099	89.7014	0.1946	1220	326584.9731	89.4699	0.1987
贵州山核桃 *Carya kweichowensis*	乔木	东亚	1345	360046.5482	85.4409	0.2692	1218	326049.5879	84.5693	0.2843
越南山核桃 *Carya tonkinensis*	乔木	东亚	1164	311594.1875	88.5861	0.2145	1117	299012.6352	88.211	0.2211
水山核桃 *Carya aquatica*	乔木	北美	1015	351340.1713	91.118	0.1694	1061	367262.9771	89.5668	0.1974
苦味山核桃 *Carya cordiformis*	乔木	北美	1098	380070.4514	81.5476	0.3345	1117	386647.2624	78.2526	0.3873
佛罗里达山核桃 *Carya floridana*	乔木	北美	995	344417.2123	94.5724	0.1052	980	339224.993	94.6021	0.1047
沼泽山核桃 *Carya glabra*	乔木	北美	1061	367262.9771	84.5168	0.2852	1121	388031.8543	85.0498	0.2762
美国山核桃 *Carya illinoinensis*	乔木	北美	1036	358609.2783	86.8318	0.2456	1086	375916.6759	85.5754	0.2673
条裂山核桃 *Carya laciniosa*	乔木	北美	1090	377301.2677	89.1574	0.2047	1122	388378.0022	87.4872	0.2341
肉豆蔻山核桃 *Carya myristiciformis*	乔木	北美	998	345455.6561	93.4601	0.1261	1016	351686.3193	92.5897	0.1423
粗皮山核桃 *Carya ovata*	乔木	北美	1066	368993.7169	83.8607	0.2963	1124	389070.2981	82.2828	0.3226
苍白山核桃 *Carya pallida*	乔木	北美	1043	361032.314	91.0225	0.1711	1043	361032.314	92.3823	0.1461
墨西哥山核桃 *Carya palmeri*	乔木	北美	1009	349263.2836	94.4959	0.1067	1009	349263.2836	94.5677	0.1053
得州山核桃 *Carya texana*	乔木	北美	1048	362763.0538	91.4427	0.1634	1041	360340.0181	90.4656	0.1812
硬壳山核桃 *Carya tomentosa*	乔木	北美	1032	357224.6865	86.1149	0.258	1059	366570.6812	83.6888	0.2992
夏蜡梅 *Calycanthus chinensis*	灌木	东亚	1107	296335.7092	90.7314	0.176	1127	301689.5612	90.7234	0.1761
美国蜡梅 *Calycanthus floridus*	灌木	北美	992	343378.7684	87.7612	0.2294	1045	361724.6099	86.674	0.2483
加州夏蜡梅 *Calycanthus occidentalis*	灌木	北美	1006	348224.8398	94.3383	0.1096	1013	350647.8754	94.3818	0.1088
红毛七 *Caulophyllum robustum*	草本	东亚	1499	401271.2088	87.1512	0.2397	1402	375305.0265	86.8776	0.2445
大红毛七 *Caulophyllum giganteum*	草本	北美	1073	371416.7526	88.1613	0.2223	1087	376262.8239	88.0886	0.2237
唐松草状红毛七 *Caulophyllum thalictroides*	草本	北美	1118	386993.4104	83.9716	0.2945	1182	409146.8793	78.3083	0.3818
楸 *Catalpa bungei*	乔木	东亚	1403	375572.7191	86.9699	0.2428	1424	381194.2637	86.511	0.2508
梓 *Catalpa ovata*	乔木	东亚	1315	352015.7702	88.1366	0.2225	1460	390831.1973	88.4875	0.2163
美国梓树 *Catalpa bignonioides*	乔木	北美	1137	393570.2215	87.3053	0.2374	1091	377647.4157	87.0421	0.242
短柄梓 *Catalpa brevipes*	乔木	北美	916	317071.5241	94.816	0.1006	918	317763.82	94.7279	0.1023
大果梓 *Catalpa macrocarpa*	乔木	北美	859	297341.0908	94.7855	0.1012	855	295956.499	94.4243	0.108
黄金树 *Catalpa speciosa*	乔木	北美	1024	354455.5029	93.4728	0.1259	1035	358263.1304	93.4693	0.126
钩吻 *Gelsemium elegans*	藤本	东亚	1225	327923.4361	89.1587	0.2043	1340	358708.0852	88.9529	0.208
沼生钩吻 *Gelsemium rankinii*	藤本	北美	994	344071.0643	94.4289	0.1079	976	337840.4012	93.8776	0.1183
常绿钩吻藤 *Gelsemium sempervirens*	藤本	北美	1012	350301.7275	90.4215	0.182	1038	359301.5742	89.1017	0.2057

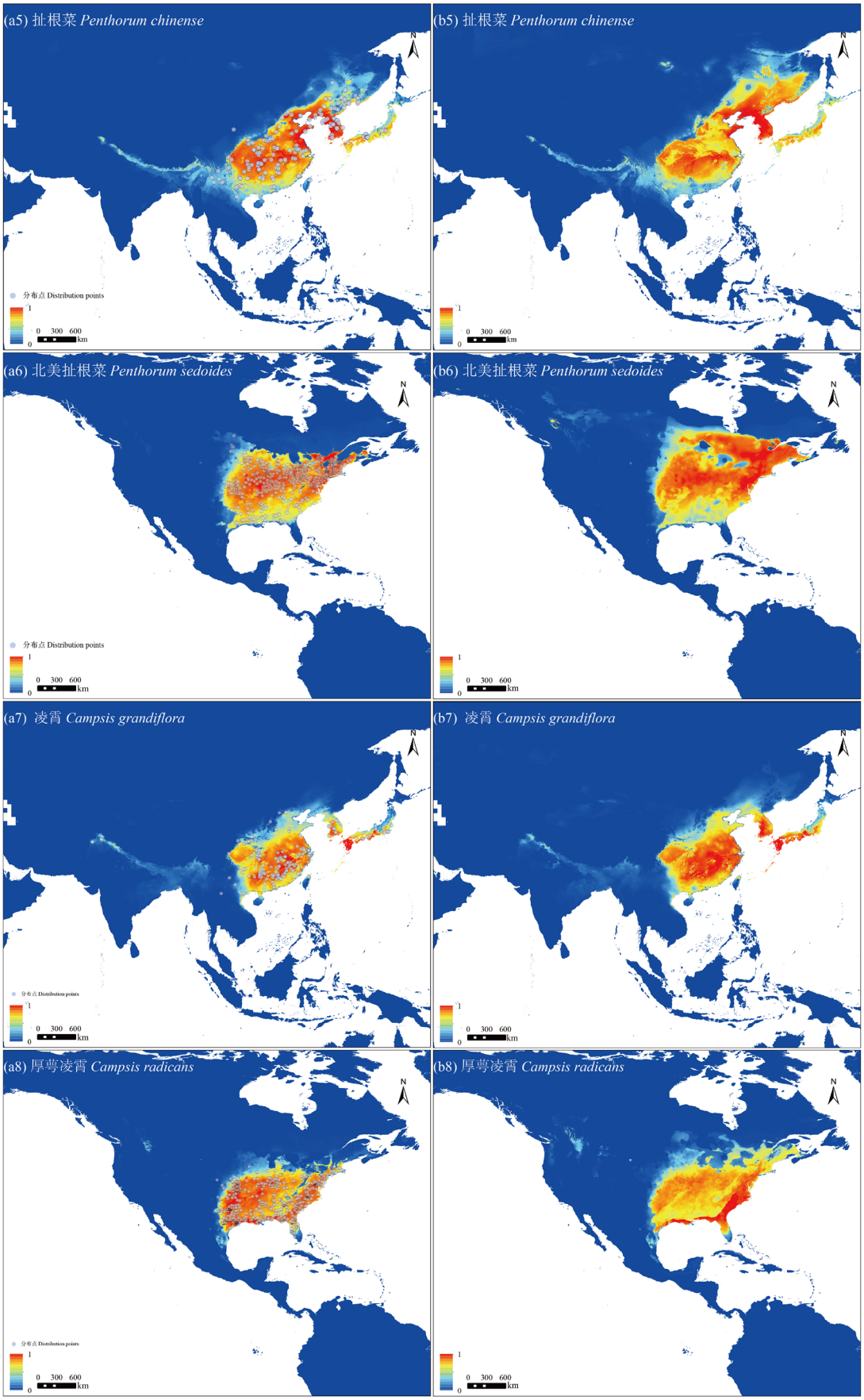
蔡莉, 葛丽萍, 彭丹晓, 胡海花, 陈之端, 牛艳婷 (2026) 未来气候变化情景下东亚-北美间断分布属植物潜在分布区比较. 生物多样性, 34, 25478. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025478

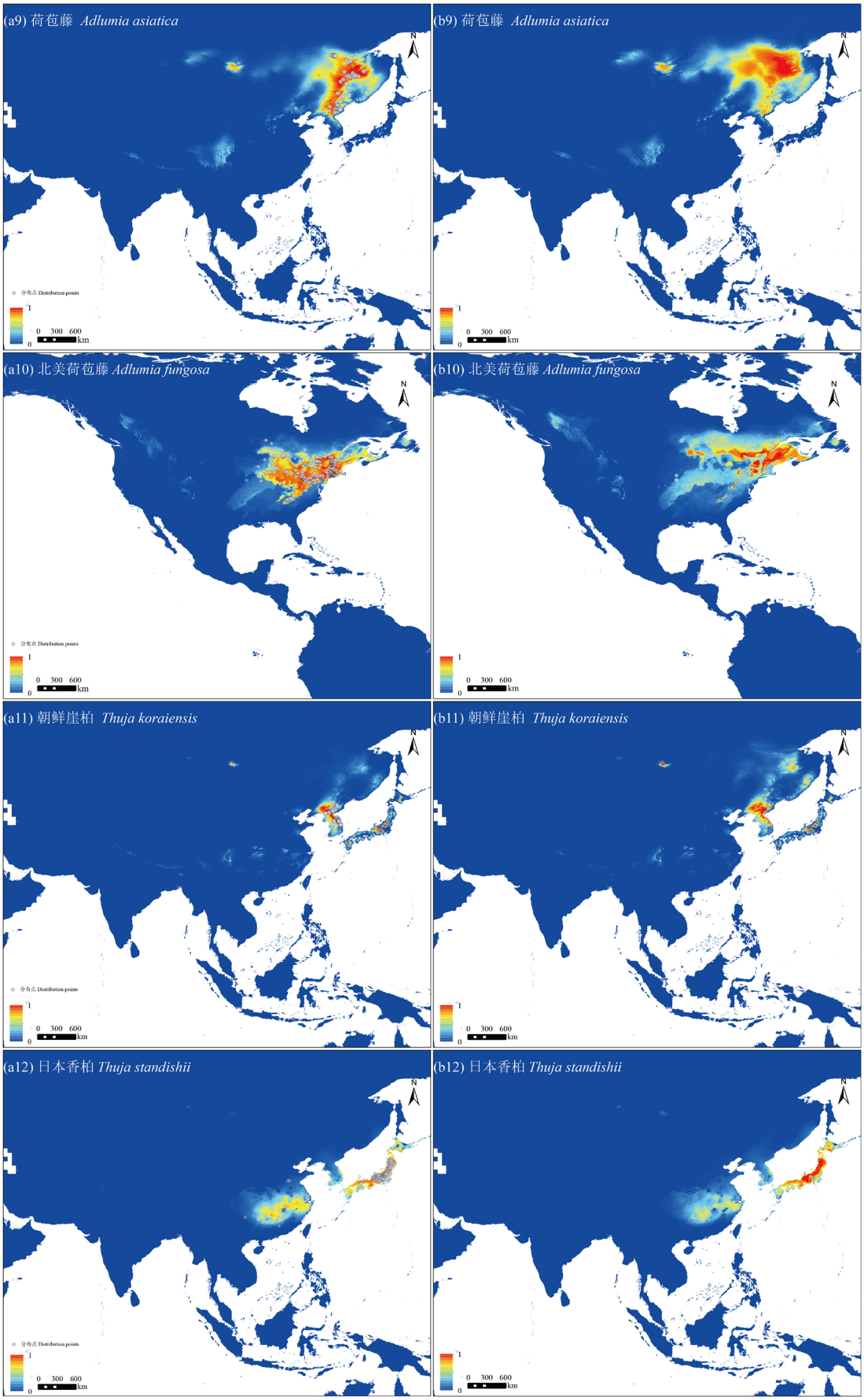


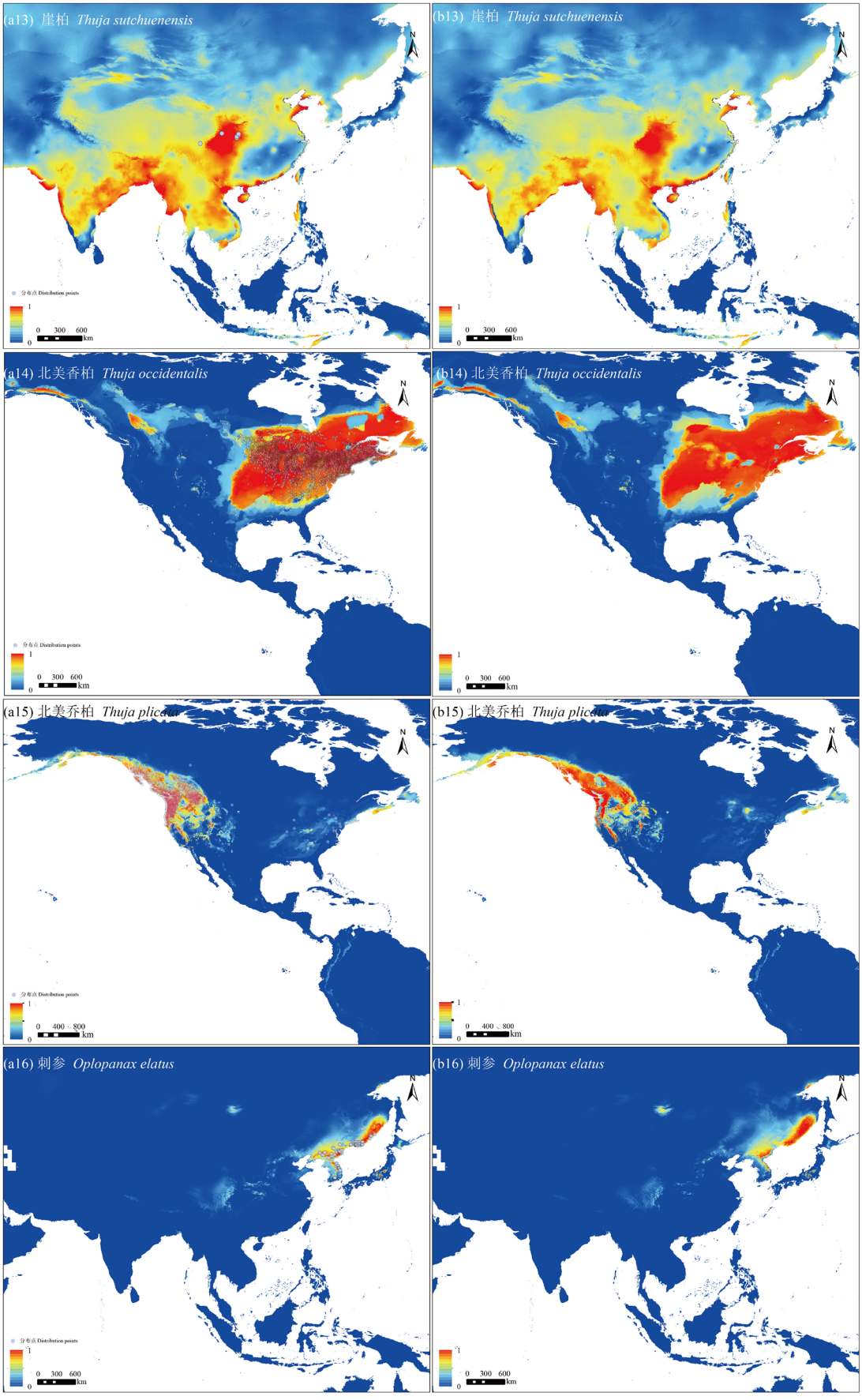
附录7　不同生活型植物未来适生区变化。正数表示增加或北移，负数表示减少或南移。折线点表示不同生活型未来适生区面积变化率的平均值。饼状图中有颜色部分表示迁移显著的物种占比。NP：斑块数量；PD：斑块密度；LPI：最大斑块指数；DIVISION：景观分割指数。

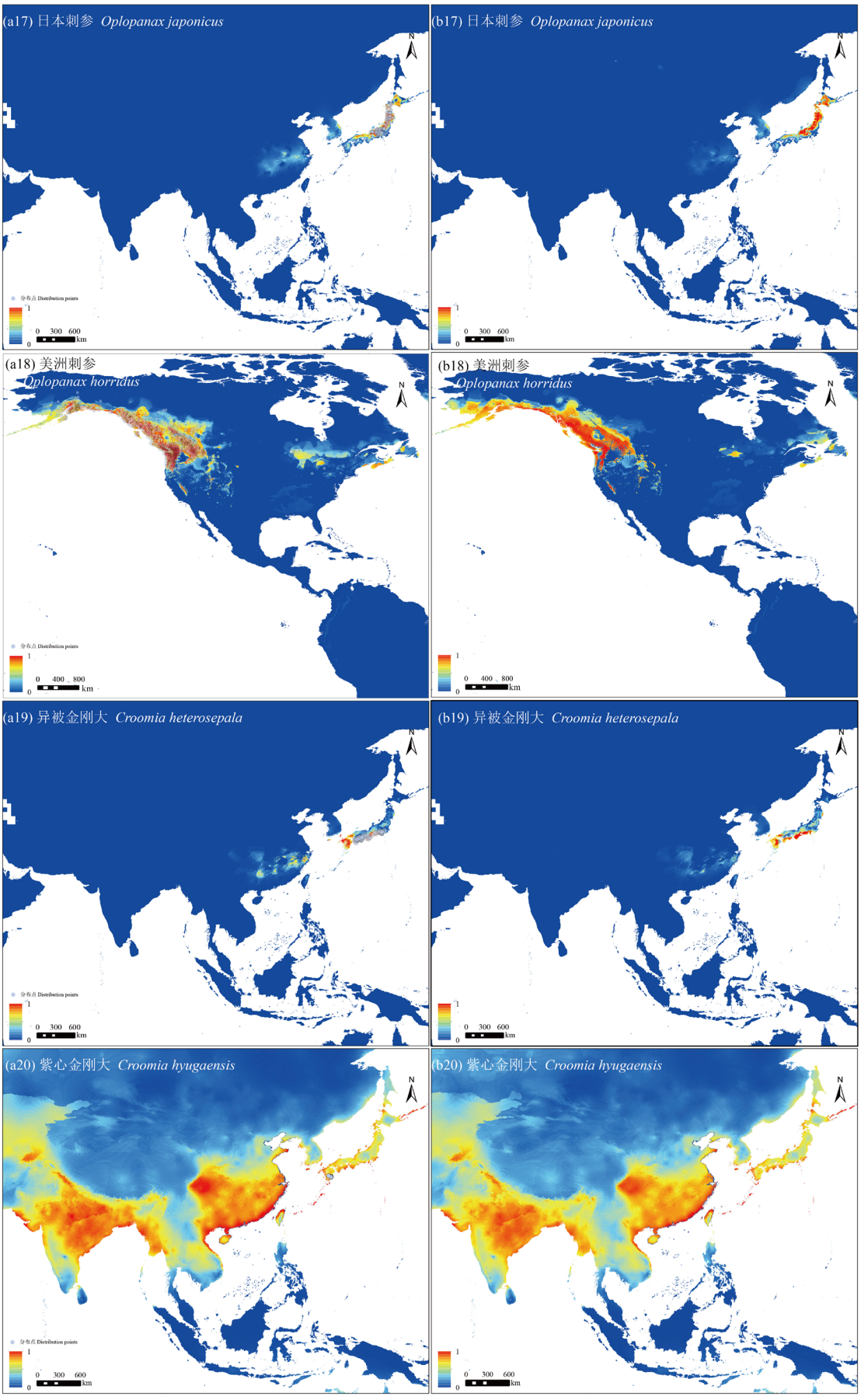
Appendix 7　Future changes in suitable habitats for plants of different life forms. Positive values indicate an increase or northward shift, while negative values indicate a decrease or southward shift. Data points on the line graph represent the mean rate of change in suitable area for each life form. The colored segments in the pie charts represent the proportion of species with a significant shift. NP, Number of patches; PD, Patch density; LPI, Largest patch index; DIVISION, Landscape division index.

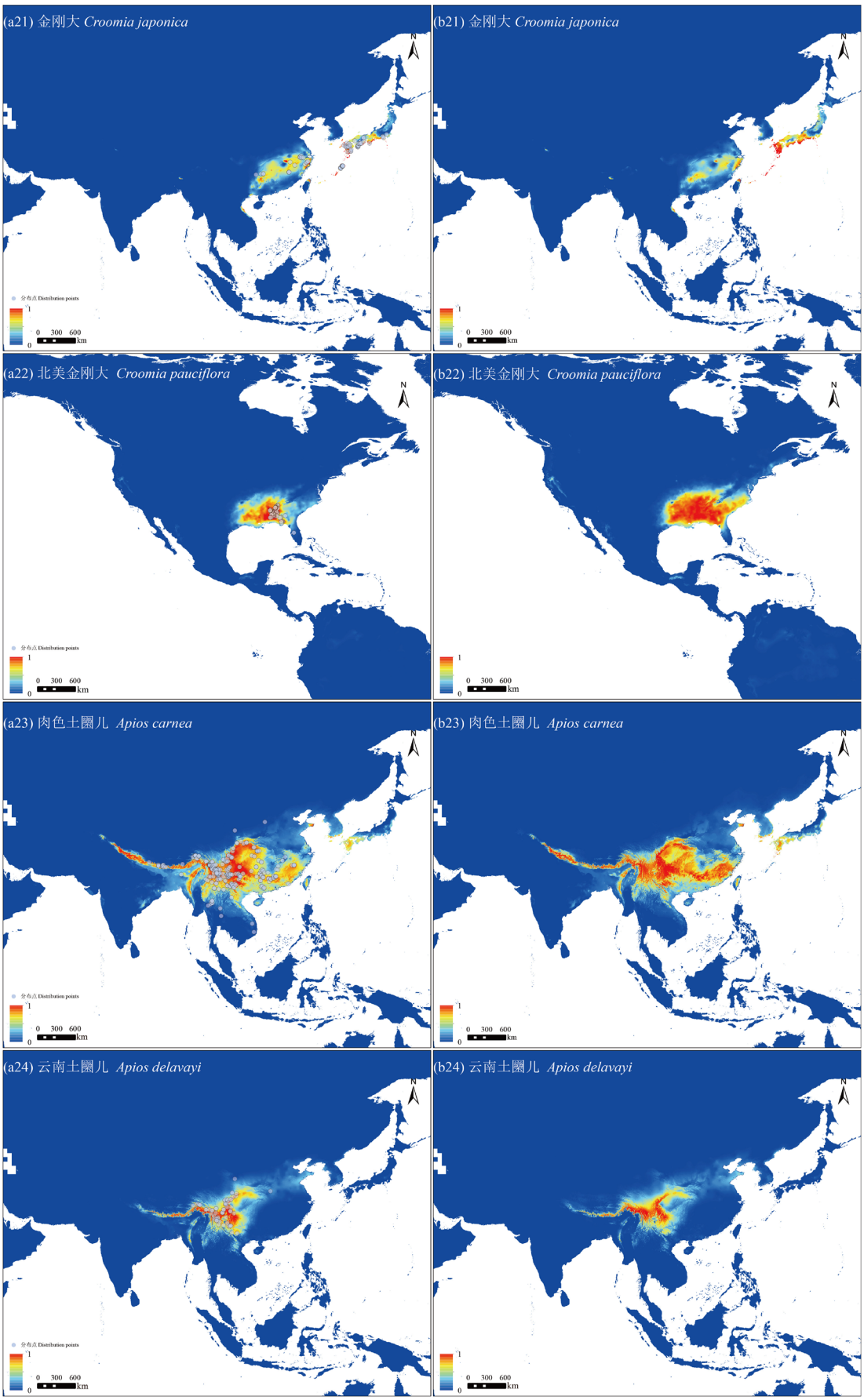

(a1) 鹅掌楸 Liriodendron chinense
(b2) 鹅掌楸 Liriodendron chinense
(a2) 北美鹅掌楸 Liriodendron tulipifera
(b2) 北美鹅掌楸 Liriodendron tulipifera
(a3) 檀梨 Pyrularia edulis
(b3) 檀梨 Pyrularia edulis
(a4) 美洲檀梨 Pyrularia pubera
(b4) 美洲檀梨 Pyrularia pubera
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km
N

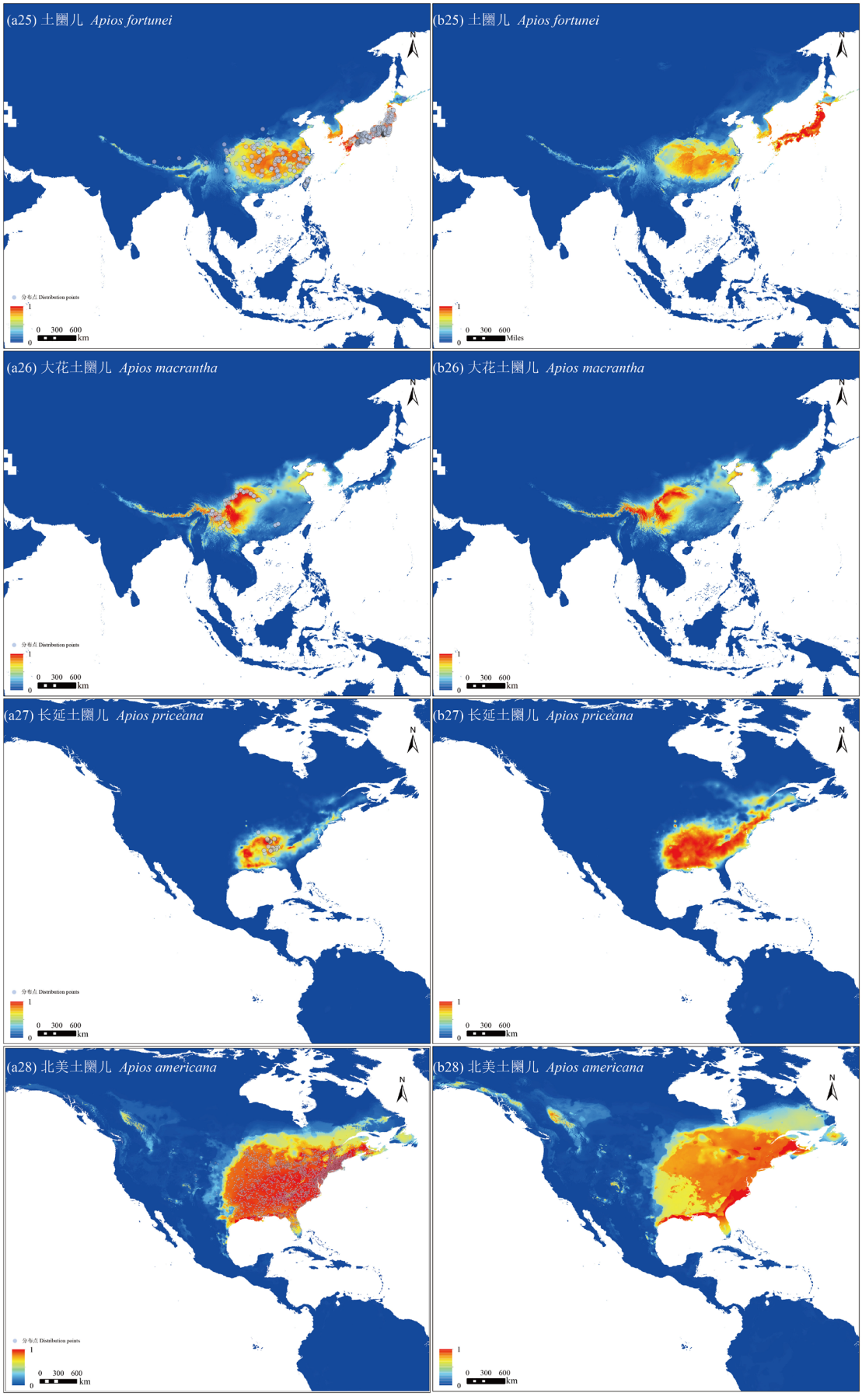

(a5) 扯根菜 Penthorum chinense
(b5) 扯根菜 Penthorum chinense
(a6) 北美扯根菜 Penthorum sedoides
(b6) 北美扯根菜 Penthorum sedoides
(a7) 凌霄 Campsis grandiflora
(b7) 凌霄 Campsis grandiflora
(a8) 厚萼凌霄 Campsis radicans
(b8) 厚萼凌霄 Campsis radicans
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km
N

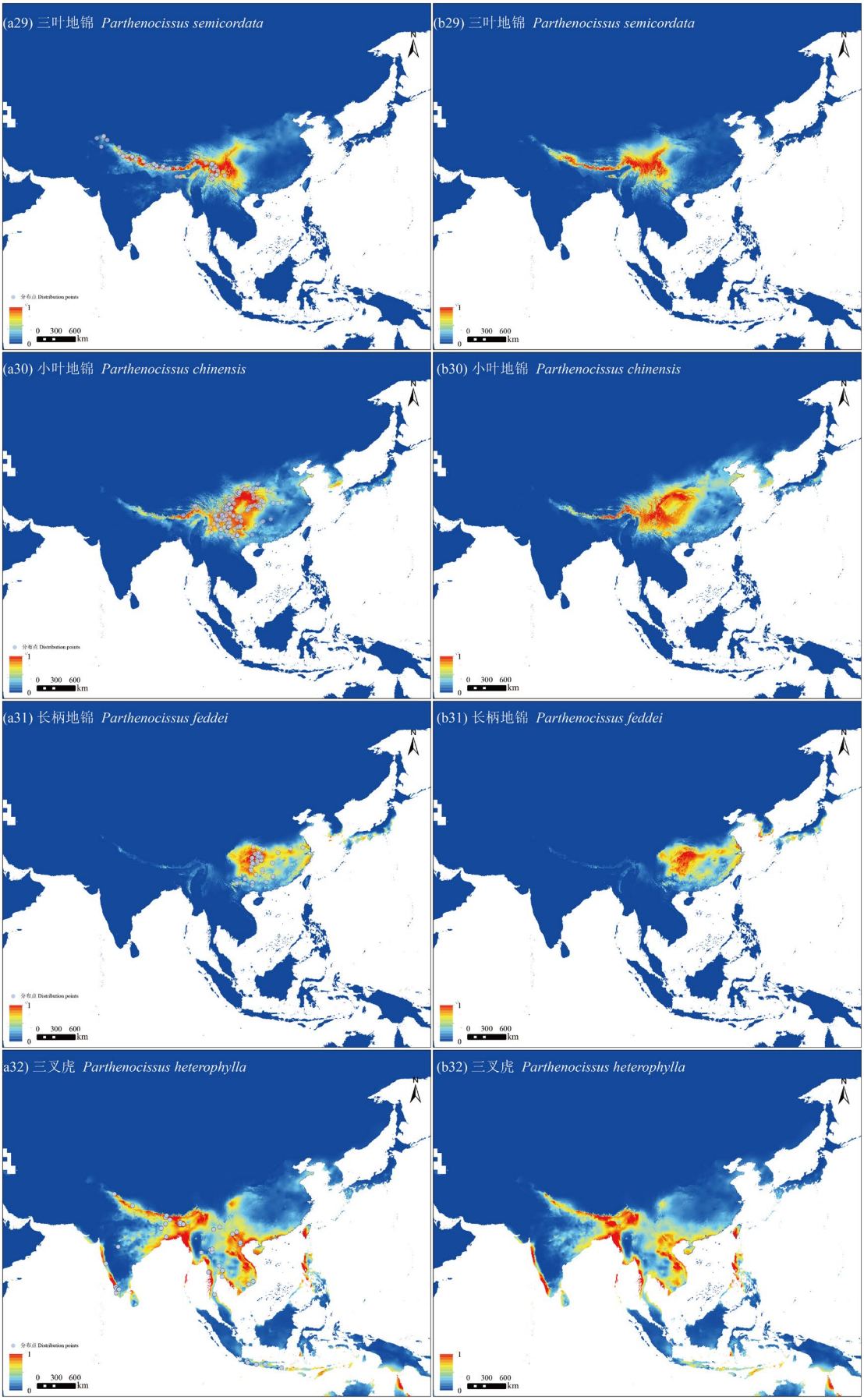

(a9) 荷包藤 Adlumia asiatica
(b9) 荷包藤 Adlumia asiatica
(a10) 北美荷包藤 Adlumia fungosa
(b10) 北美荷包藤 Adlumia fungosa
(a11) 朝鲜崖柏 Thuja koraiensis
(b11) 朝鲜崖柏 Thuja koraiensis
(a12) 日本香柏 Thuja standishii
(b12) 日本香柏 Thuja standishii
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

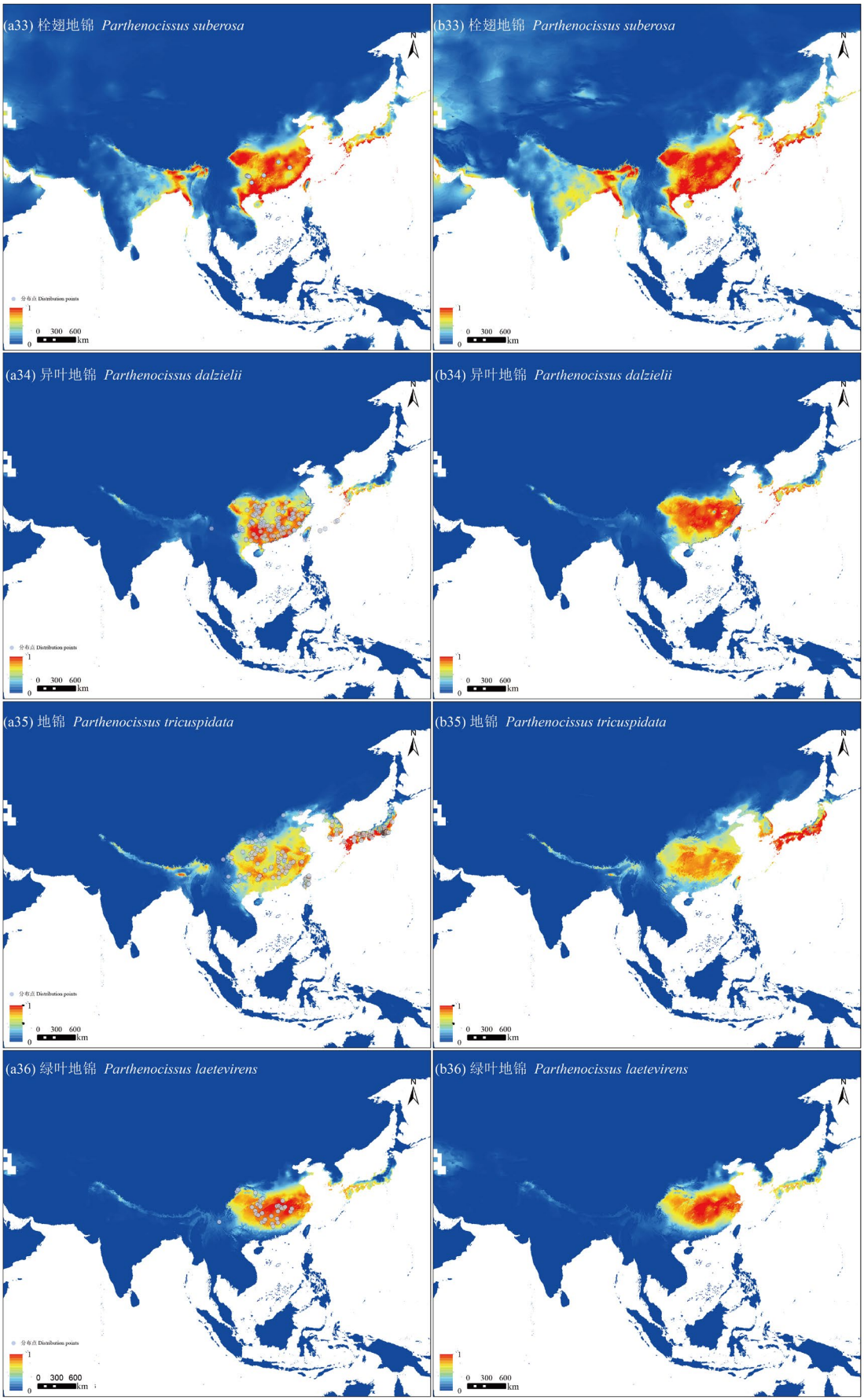

(a13) 崖柏 Thuja sutchuenensis
(b13) 崖柏 Thuja sutchuenensis
(a14) 北美香柏 Thuja occidentalis
(b14) 北美香柏 Thuja occidentalis
(a15) 北美乔柏 Thuja plicata
(b15) 北美乔柏 Thuja plicata
(a16) 刺参 Oplopanax elatus
(b16) 刺参 Oplopanax elatus
分布点 Distribution points
0 300 600 km
0 400 800 km
N

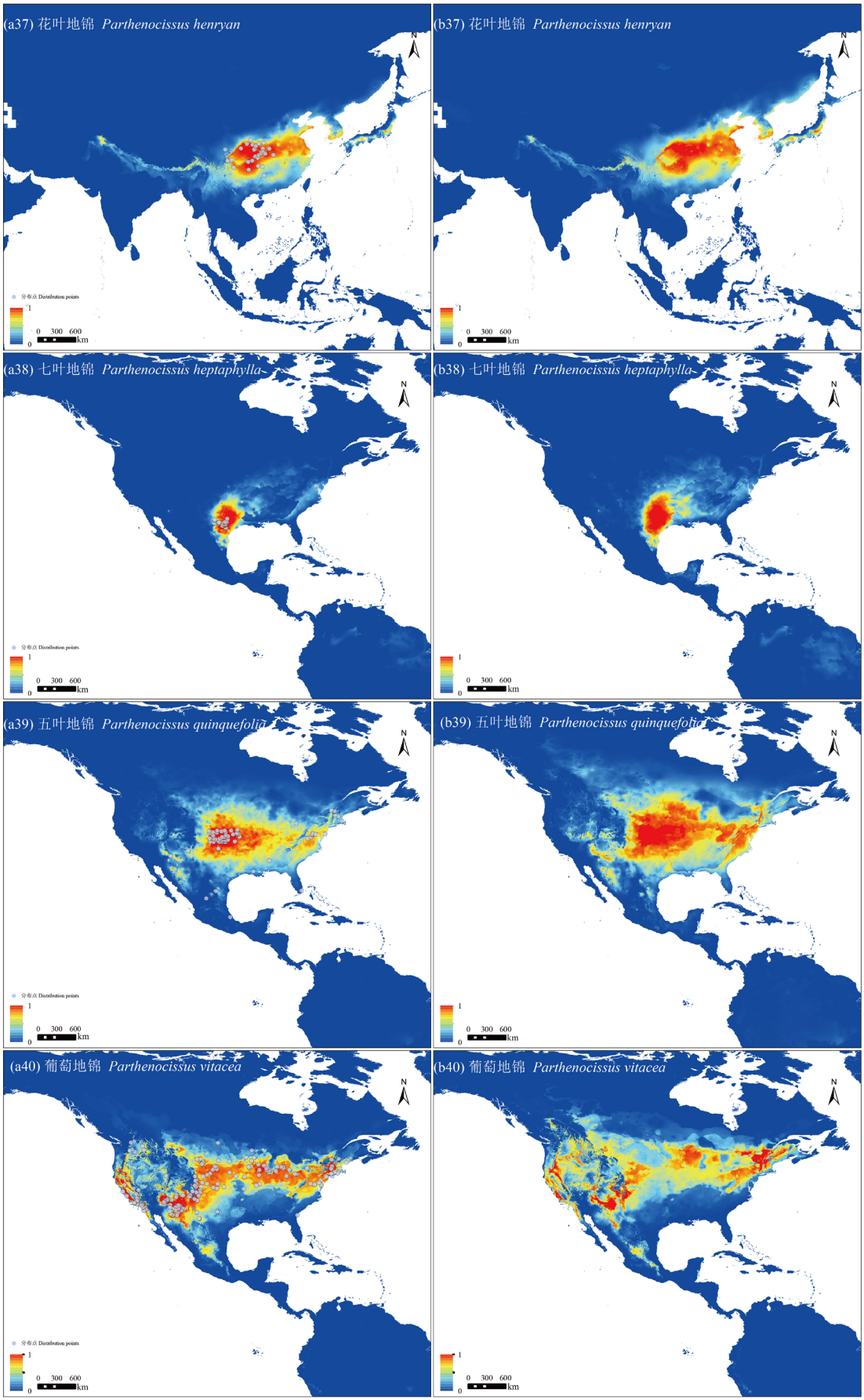

(a17) 日本刺参 Oplopanax japonicus
(b17) 日本刺参 Oplopanax japonicus
(a18) 美洲刺参 Oplopanax horridus
(b18) 美洲刺参 Oplopanax horridus
(a19) 异被金刚大 Croomia heterosepala
(b19) 异被金刚大 Croomia heterosepala
(a20) 紫心金刚大 Croomia hyugaensis
(b20) 紫心金刚大 Croomia hyugaensis
分布点 Distribution points
N
0 300 600 km
0 400 800 km
1
0

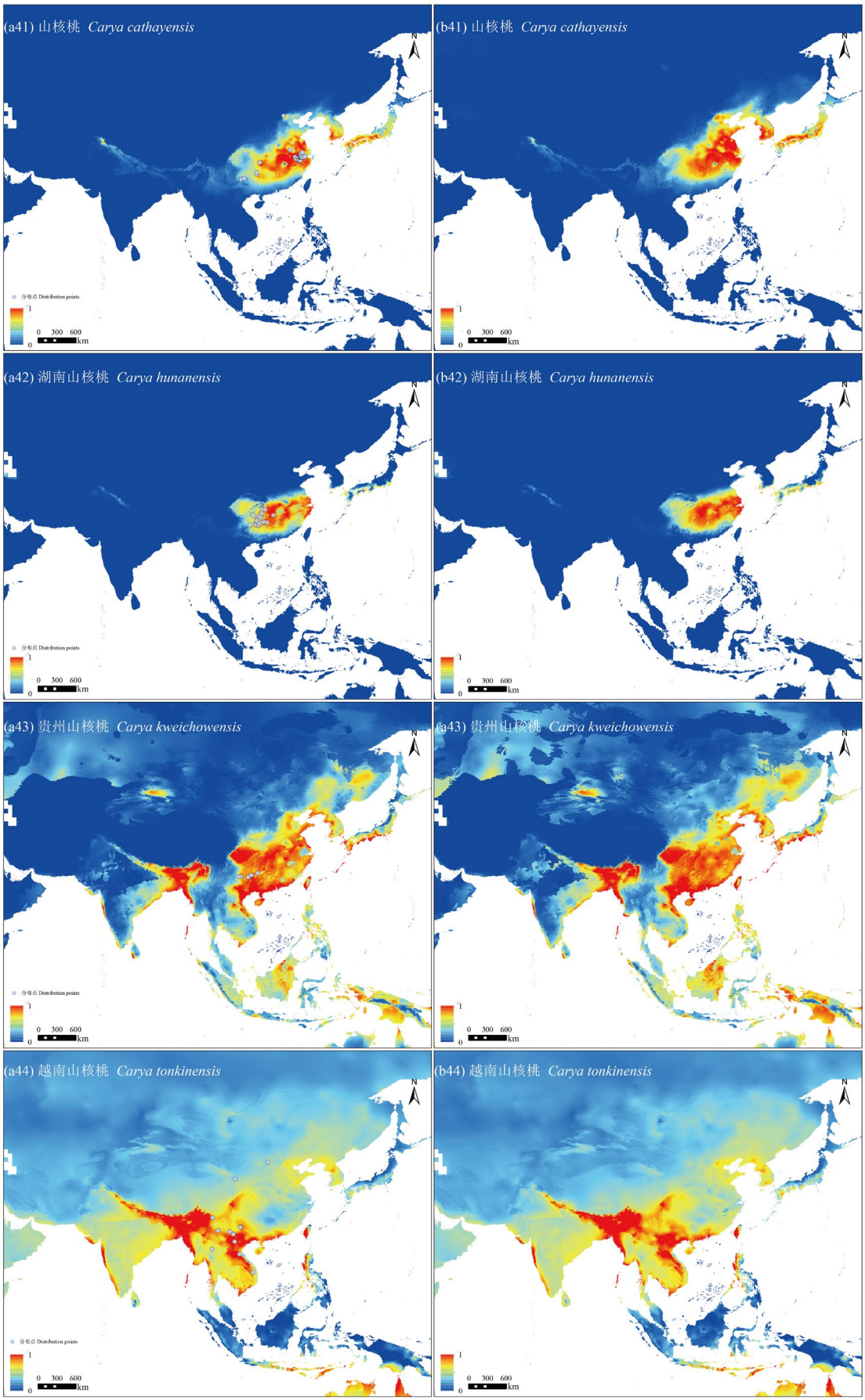

(a21) 金刚大 Croomia japonica
(b21) 金刚大 Croomia japonica
(a22) 北美金刚大 Croomia pauciflora
(b22) 北美金刚大 Croomia pauciflora
(a23) 肉色土圞儿 Apios carnea
(b23) 肉色土圞儿 Apios carnea
(a24) 云南土圞儿 Apios delavayi
(b24) 云南土圞儿 Apios delavayi
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

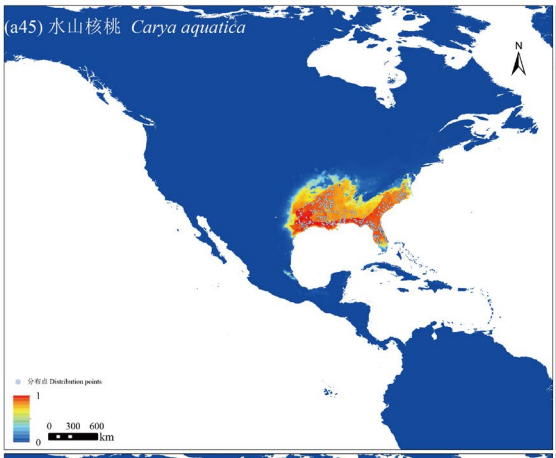

(a25) 土圞儿 Apios fortunei
(b25) 土圞儿 Apios fortunei
(a26) 大花土圞儿 Apios macrantha
(b26) 大花土圞儿 Apios macrantha
(a27) 长延土圞儿 Apios priceana
(b27) 长延土圞儿 Apios priceana
(a28) 北美土圞儿 Apios americana
(b28) 北美土圞儿 Apios americana
分布点 Distribution points
0 300 600 km
0 300 600 Miles
N

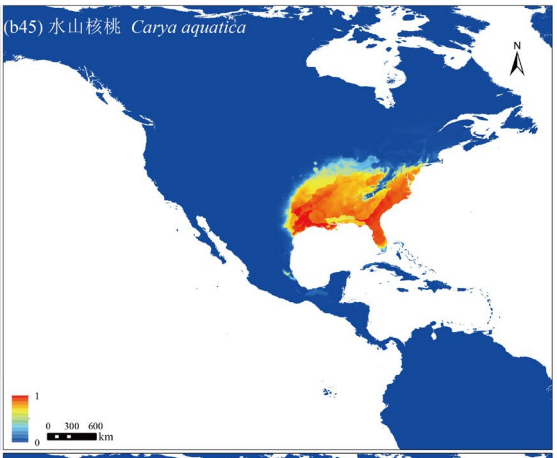

(a29) 三叶地锦 Parthenocissus semicordata
(b29) 三叶地锦 Parthenocissus semicordata
(a30) 小叶地锦 Parthenocissus chinensis
(b30) 小叶地锦 Parthenocissus chinensis
(a31) 长柄地锦 Parthenocissus feddei
(b31) 长柄地锦 Parthenocissus feddei
a32) 三叉虎 Parthenocissus heterophylla
(b32) 三叉虎 Parthenocissus heterophylla
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km
N

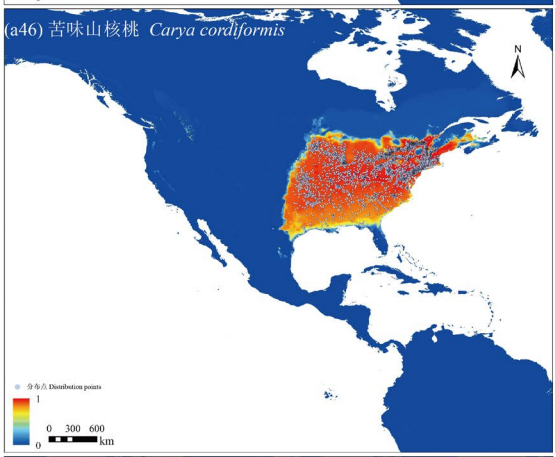

(a33) 栓翅地锦 Parthenocissus suberosa
(b33) 栓翅地锦 Parthenocissus suberosa
(a34) 异叶地锦 Parthenocissus dalzielii
(b34) 异叶地锦 Parthenocissus dalzielii
(a35) 地锦 Parthenocissus tricuspidata
(b35) 地锦 Parthenocissus tricuspidata
(a36) 绿叶地锦 Parthenocissus laetevirens
(b36) 绿叶地锦 Parthenocissus laetevirens
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km
N

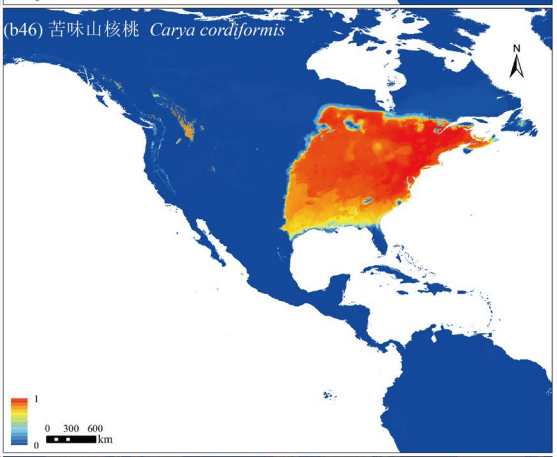

(a37) 花叶地锦 Parthenocissus henryan
(b37) 花叶地锦 Parthenocissus henryan
(a38) 七叶地锦 Parthenocissus heptaphylla
(b38) 七叶地锦 Parthenocissus heptaphylla
(a39) 五叶地锦 Parthenocissus quinquefolia
(b39) 五叶地锦 Parthenocissus quinquefolia
(a40) 葡萄地锦 Parthenocissus vitacea
(b40) 葡萄地锦 Parthenocissus vitacea
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km
N

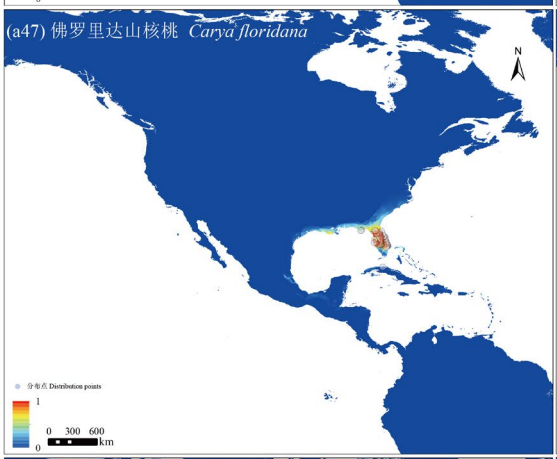

(a41) 山核桃 Carya cathayensis
(b41) 山核桃 Carya cathayensis
(a42) 湖南山核桃 Carya hunanensis
(b42) 湖南山核桃 Carya hunanensis
(a43) 贵州山核桃 Carya kweichowensis
(a43) 贵州山核桃 Carya kweichowensis
(a44) 越南山核桃 Carya tonkinensis
(b44) 越南山核桃 Carya tonkinensis
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km
N

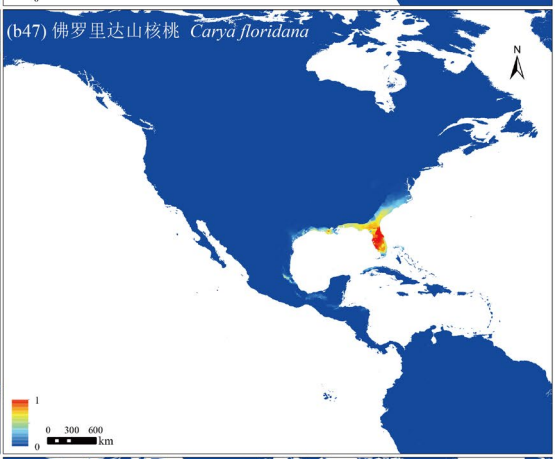

(a45) 水山核桃 Carya aquatica
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

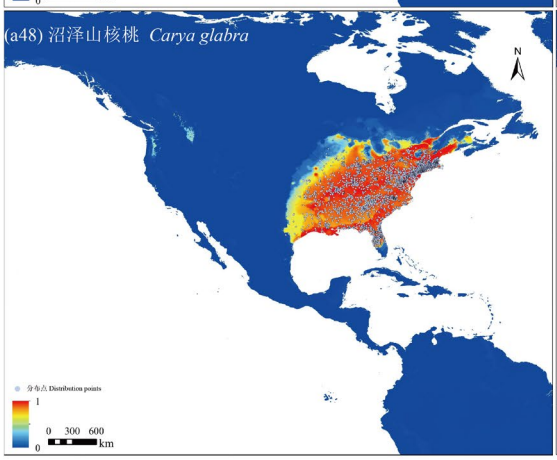

(b45) 水山核桃 Carya aquatica
N
1
0
0 300 600
km

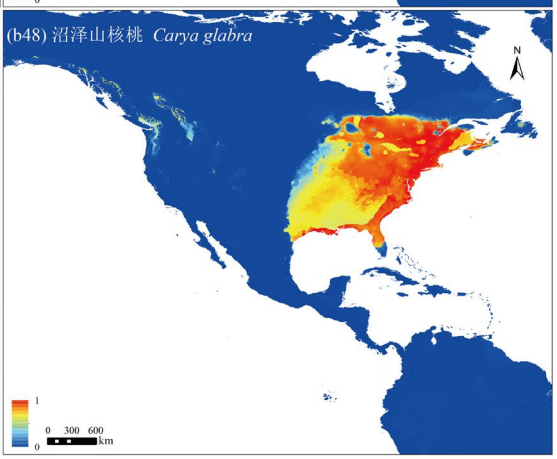

(a46) 苦味山核桃 Carya cordiformis
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

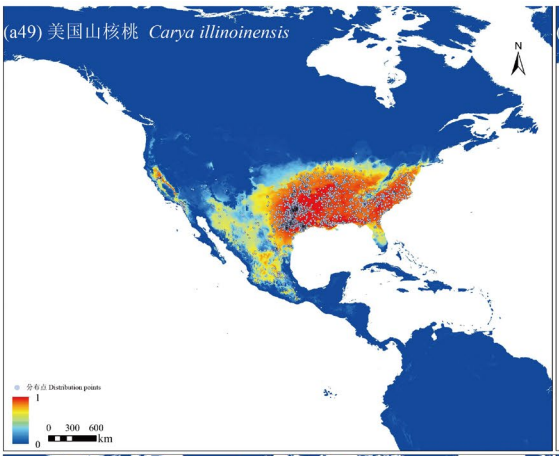

(b46) 苦味山核桃 Carya cordiformis
N
1
0
0 300 600
km

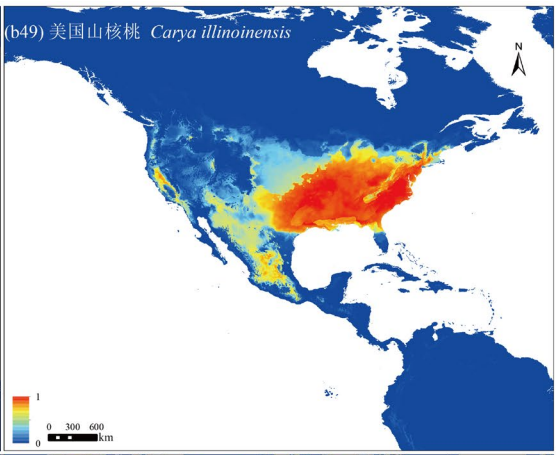

(a47) 佛罗里达山核桃 Carya floridana
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

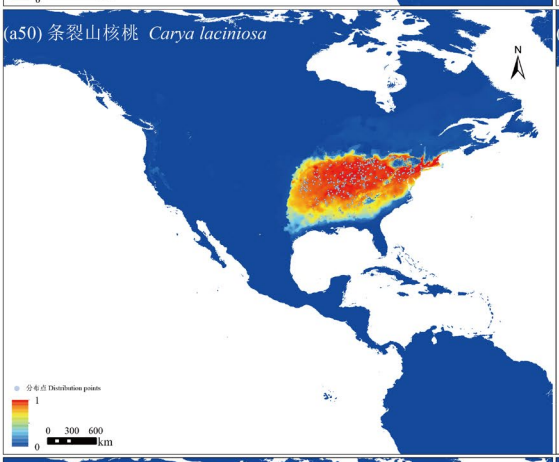

(b47) 佛罗里达山核桃 Carya floridana
N
1
0
0 300 600
km

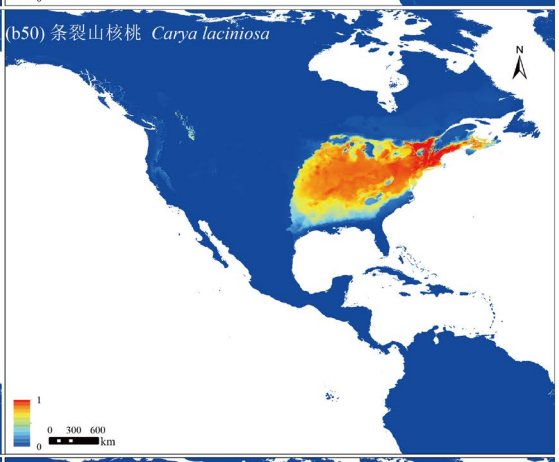

(a48) 沼泽山核桃 Carya glabra
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

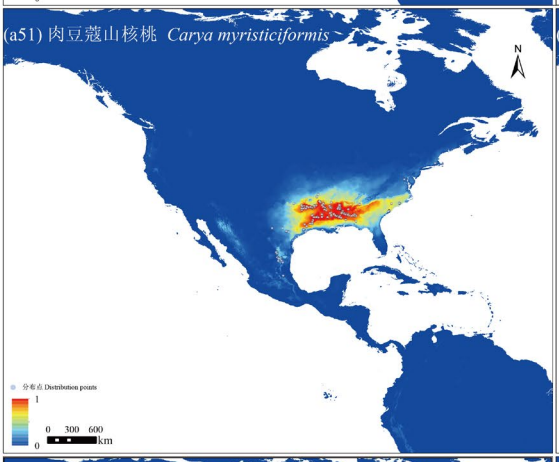

(b48) 沼泽山核桃 Carya glabra
N
1
0
0 300 600
km

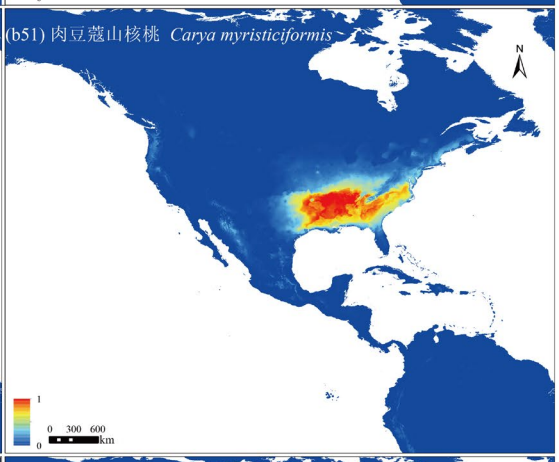

(a49) 美国山核桃 Carya illinoinensis
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

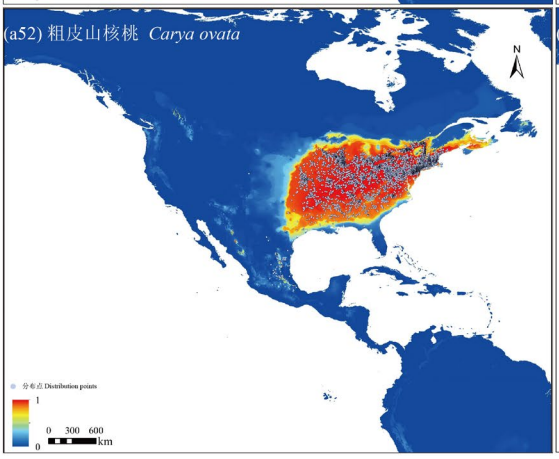

(b49) 美国山核桃 Carya illinoinensis
N
1
0
0 300 600
km

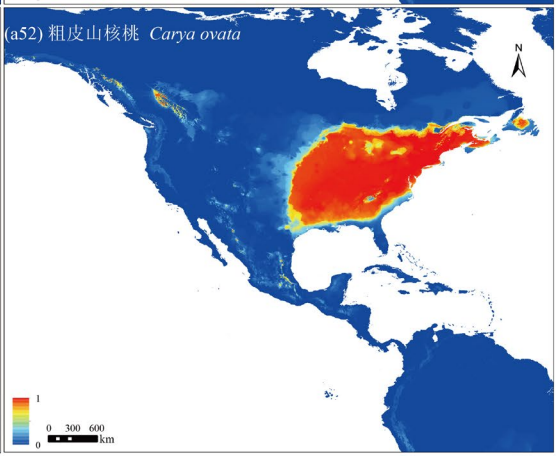

(a50) 条裂山核桃 Carya laciniosa
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

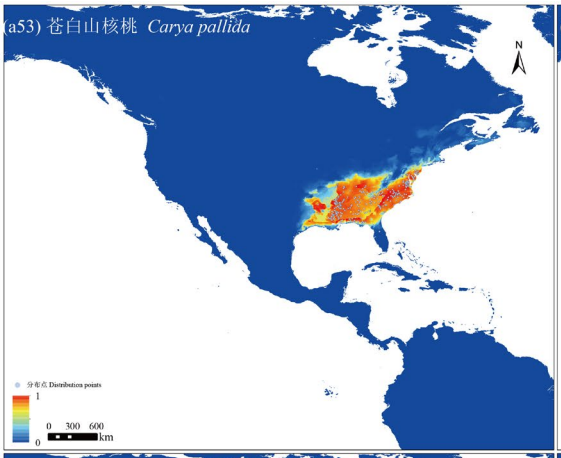

(b50) 条裂山核桃 Carya laciniosa
N
1
0
0 300 600
km

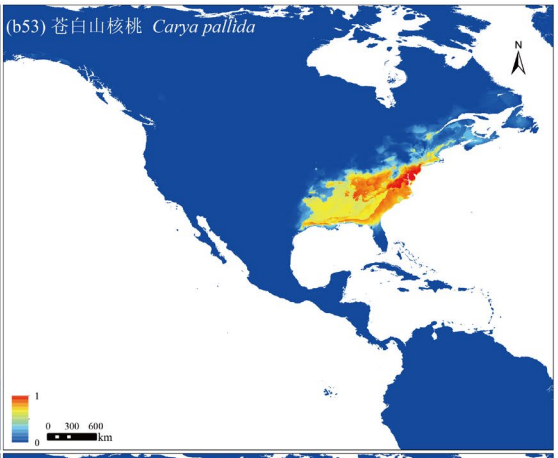

(a51) 肉豆蔻山核桃 Carya myristiciformis
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

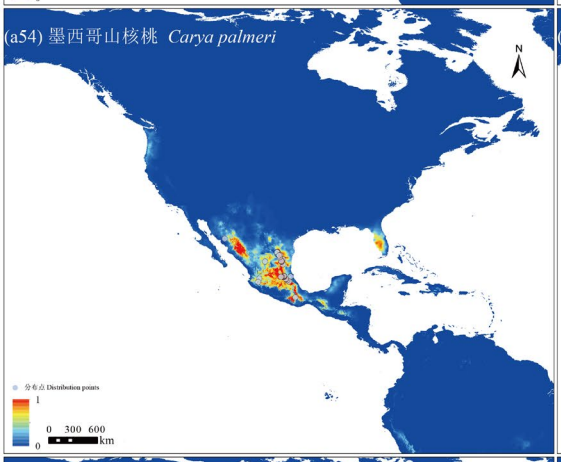

(b51) 肉豆蔻山核桃 Carya myristiciformis
N
1
0
0 300 600
km

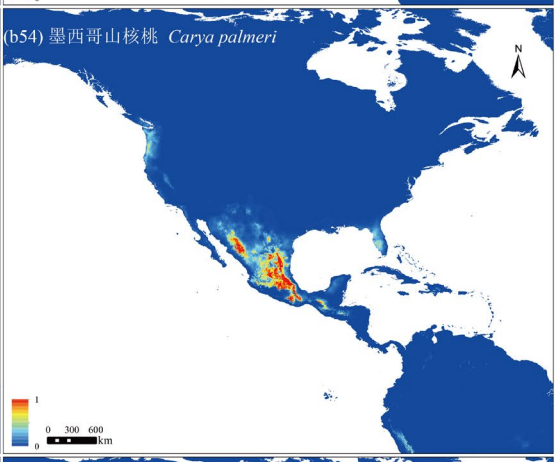

(a52) 粗皮山核桃 Carya ovata
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

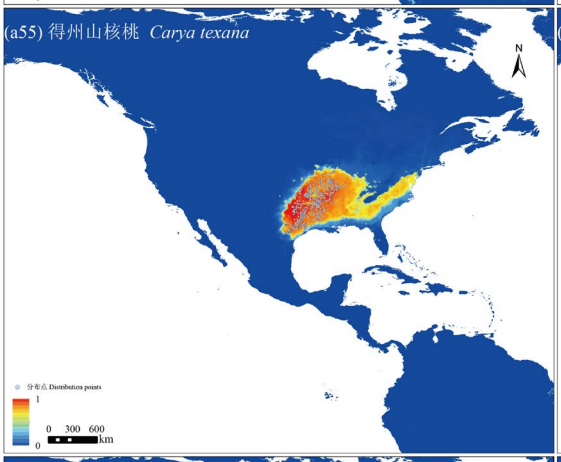

(a52) 粗皮山核桃 Carya ovata
N
1
0
0 300 600
km

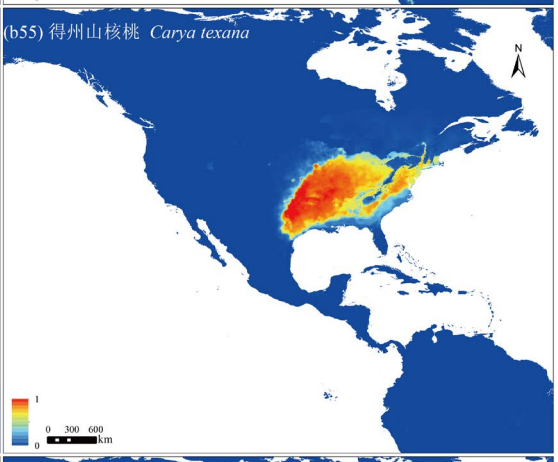

(a53) 苍白山核桃 Carya pallida
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

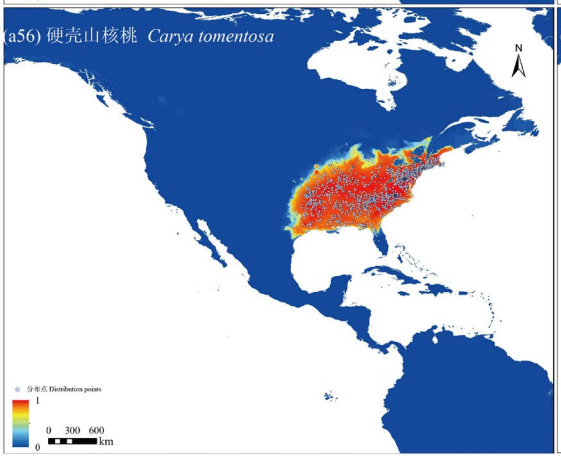

(b53) 苍白山核桃 Carya pallida
N
1
0
0 300 600
km

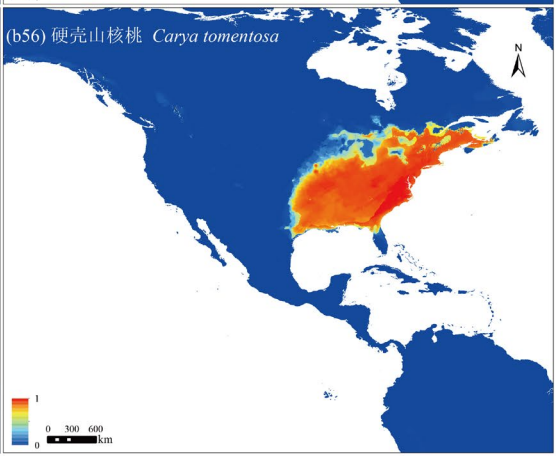

(a54) 墨西哥山核桃 Carya palmeri
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

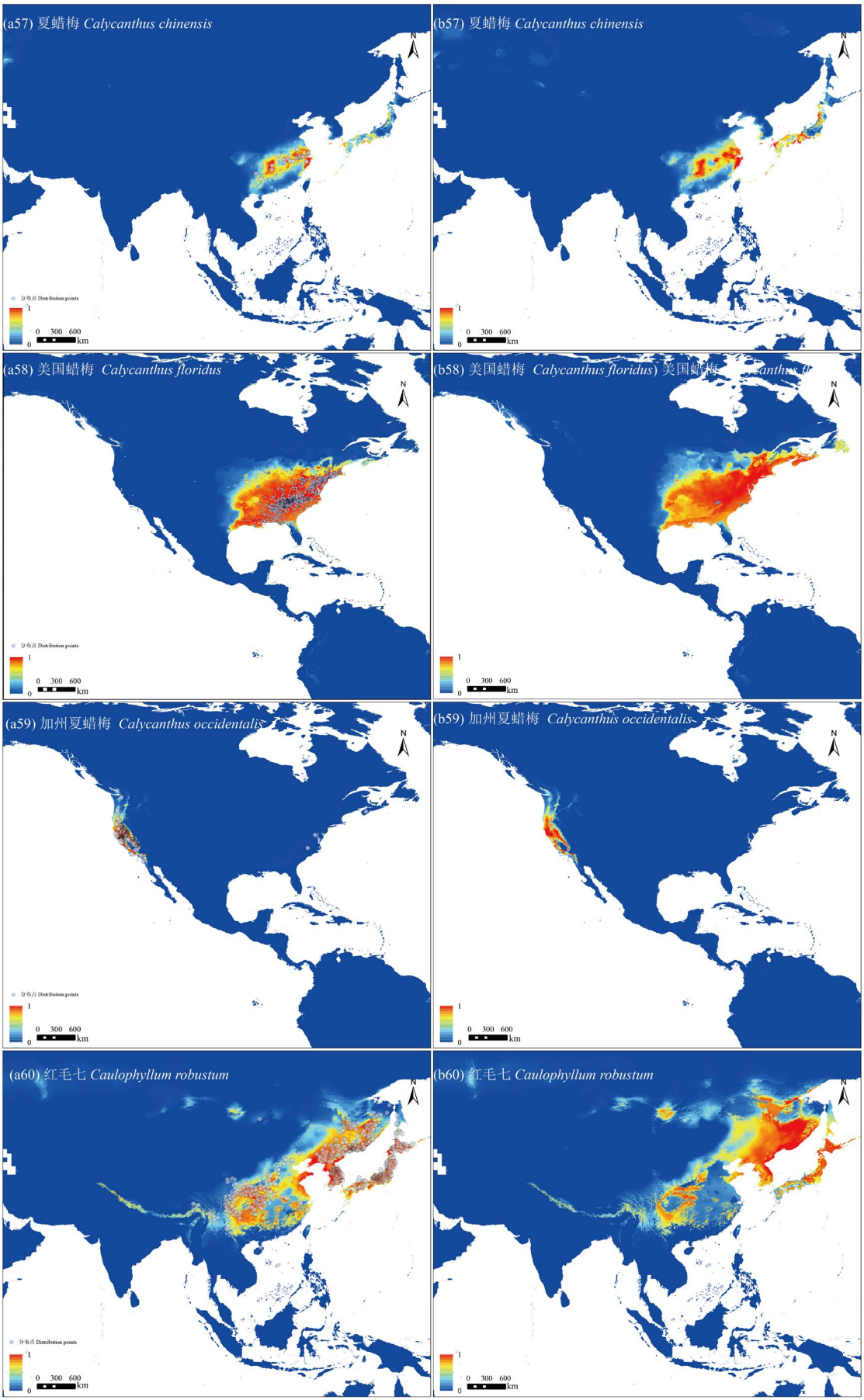

(b54) 墨西哥山核桃 Carya palmeri
N
1
0
0 300 600
km

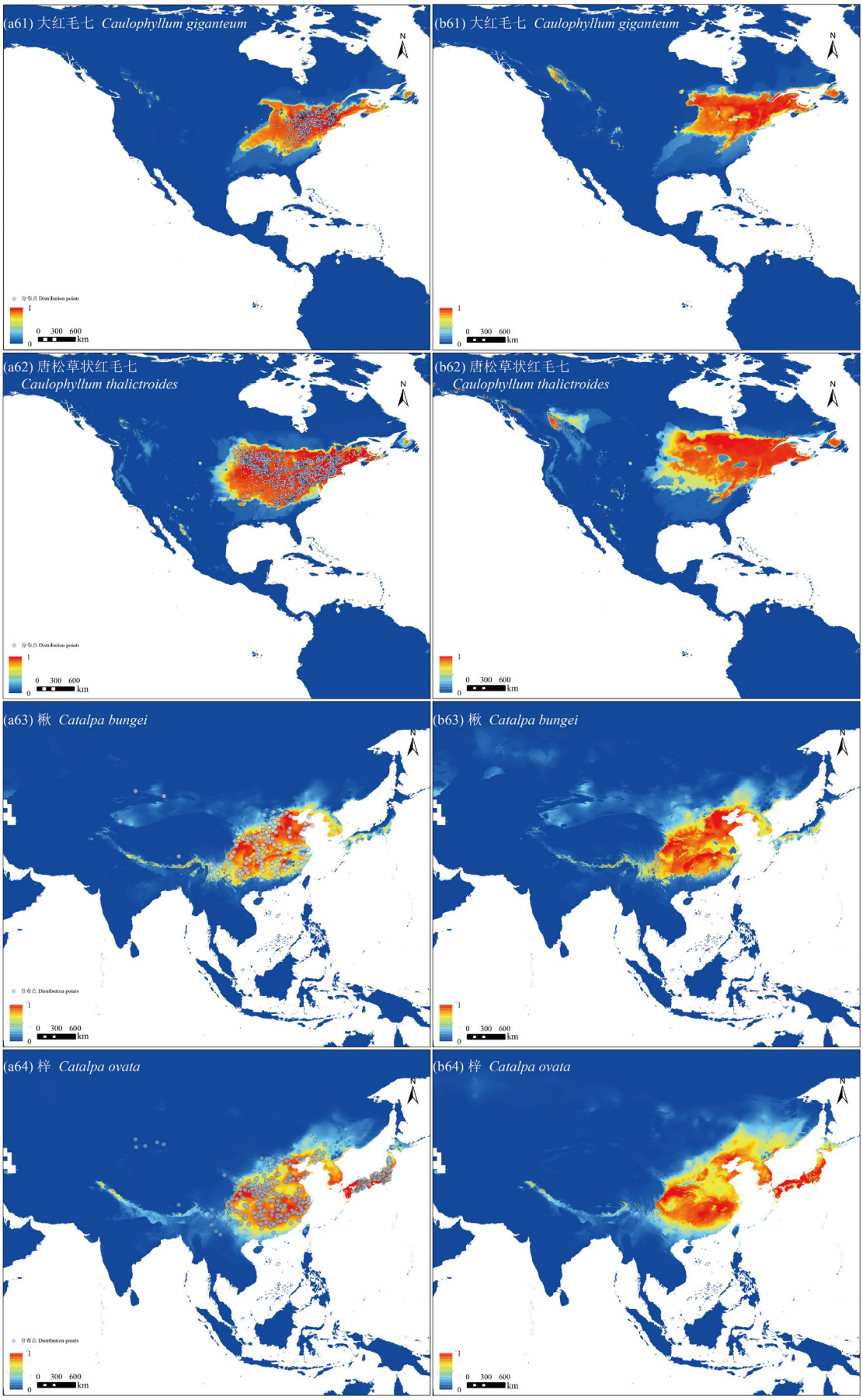

(a55) 得州山核桃 Carya texana
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

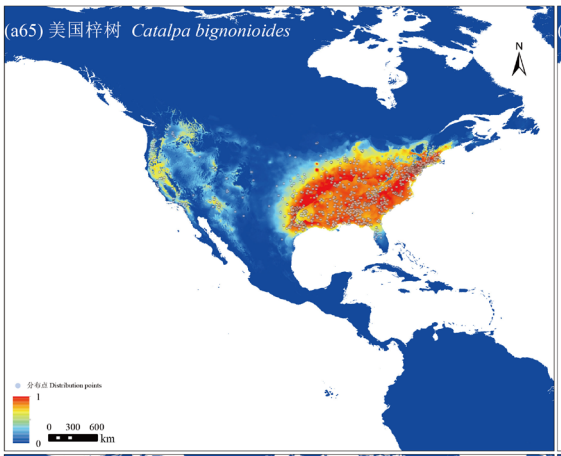

(b55) 得州山核桃 Carya texana
N
1
0
0 300 600
km

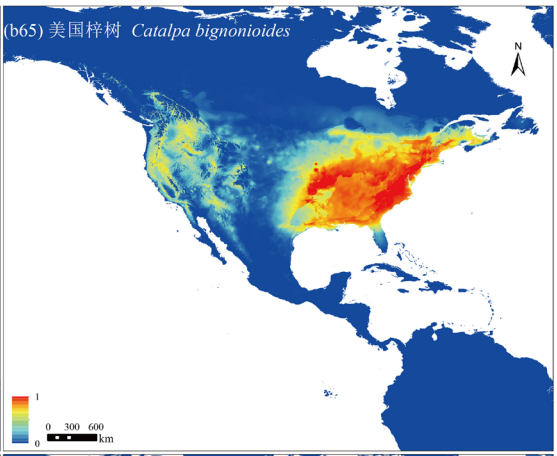

(a56) 硬壳山核桃 Carya tomentosa
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

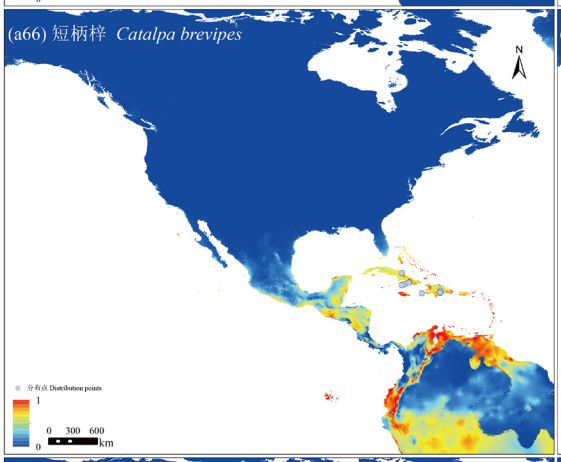

(b56) 硬壳山核桃 Carya tomentosa
N
1
0
0 300 600
km

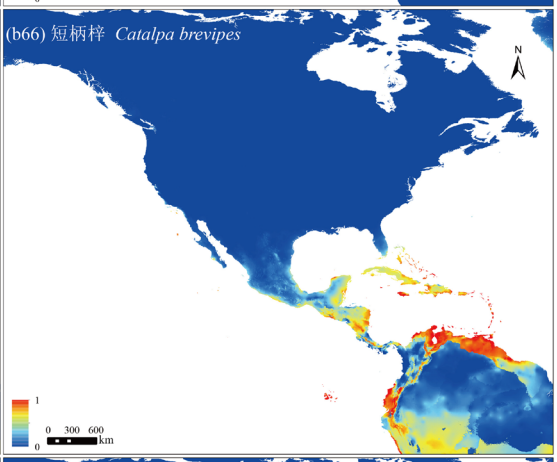

(a57) 夏蜡梅 Calycanthus chinensis
(b57) 夏蜡梅 Calycanthus chinensis
(a58) 美国蜡梅 Calycanthus floridus
(b58) 美国蜡梅 Calycanthus floridus
(a59) 加州夏蜡梅 Calycanthus occidentalis
(b59) 加州夏蜡梅 Calycanthus occidentalis
(a60) 红毛七 Caulophyllum robustum
(b60) 红毛七 Caulophyllum robustum
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km
N

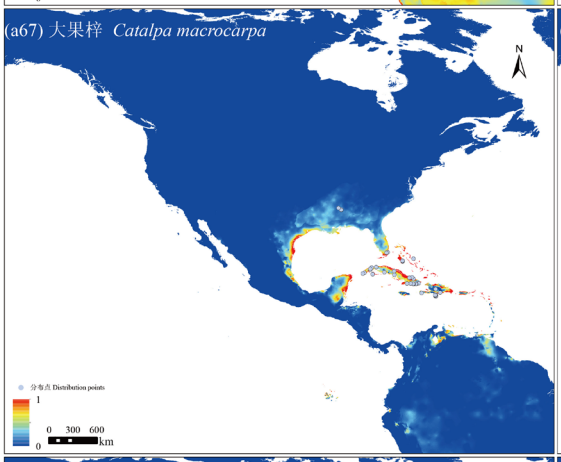

(a61) 大红毛七 Caulophyllum giganteum
(b61) 大红毛七 Caulophyllum giganteum
(a62) 唐松草状红毛七 Caulophyllum thalictroides
(b62) 唐松草状红毛七 Caulophyllum thalictroides
(a63) 楸 Catalpa bungei
(b63) 楸 Catalpa bungei
(a64) 梓 Catalpa ovata
(b64) 梓 Catalpa ovata
分布点 Distribution points
0 300 600 km
N

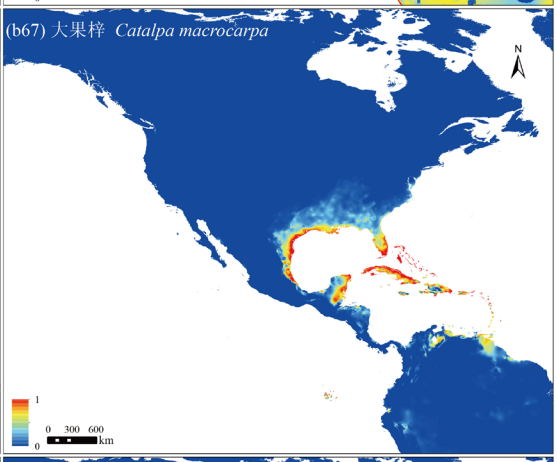

(a65) 美国梓树 Catalpa bignonioides
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

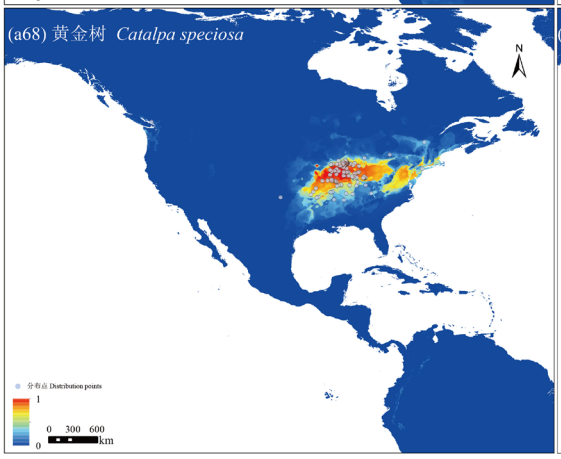

(b65) 美国梓树 Catalpa bignonioides
N
1
0
0 300 600
km

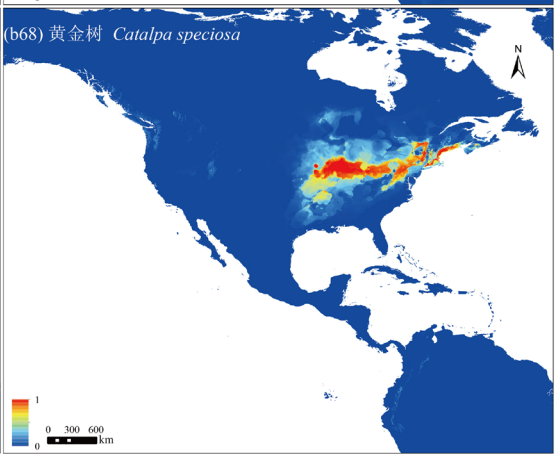

(a66) 短柄梓 Catalpa brevipes
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km

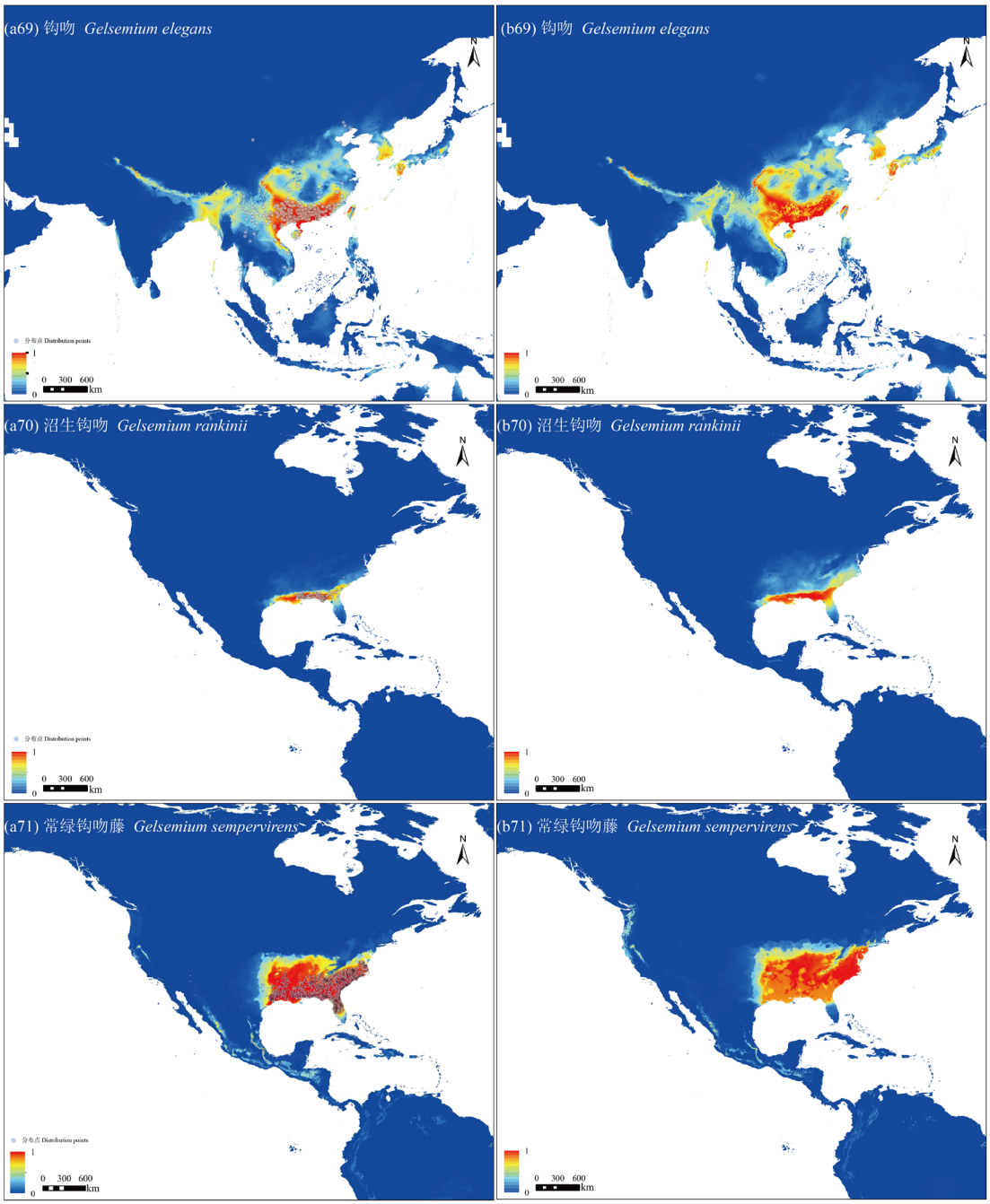

(b66) 短柄梓 Catalpa brevipes
N
1
0
0 300 600
km


(a67) 大果梓 Catalpa macrocarpa
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km


(b67) 大果梓 Catalpa macrocarpa
N
1
0
0 300 600
km


(a68) 黄金树 Catalpa speciosa
N
分布点 Distribution points
1
0
0 300 600
km


(b68) 黄金树 Catalpa speciosa
N
1
0
0 300 600
km



附录8　东亚-北美间断分布属71种植物的当前和未来适生区比较。(a)表示当前(1960－1990年)气候下的适生区; (b)表示未来(2070s)气候下的适生区。

Appendix 8　Comparison of current and future suitable habitats for 71 plant species in Eastern Asian-North American disjunct distribution genera. (a) Suitable habitats under the current (1960–1990) climate; (b) suitable habitats under the future (2070s) climate.

附录9　东亚-北美间断分布属71种植物扩散方式及栖息地类型

Appendix 9　Dispersal modes and habitat types of the 71 plant species in East Asian-North American disjunct distribution genera

物种 Species	地区 Region	生活型 Life form	传播方式 Dispersal modes	繁殖体大小 Propagule size	栖息地类型 Habitat types	当前中高适生区面积(× 10^6 km^2) Current area of mid-to-high suitable habitat (× 10^6 km^2)	中高适生区面积变化率(× 10^6 km^2) Rate of change in mid-to-high suitable habitat area (× 10^6 km^2)
鹅掌楸 *Liriodendron chinense*	东亚	乔木	风力传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、动物传播(概率极小)	轻小且具翅(长约3–4 cm，宽约 1.1–1.4 cm)	主要分布海拔900–1,000 m的山地林中；偏好温暖湿润、排水良好的中低山地带	1.4415104	–0.14%
北美鹅掌楸 *Liriodendron tulipifera*	北美	乔木	风力传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、动物传播(概率极小)	轻小且具翅(长约3.7–4.3 cm，宽约 1.4–2.1 cm)	主要分布于0–1,000 m的区域，偏好温暖湿润、开阔通透的北美东部森林	2.2100002	4.83%
檀梨 *Pyrularia edulis*	东亚	灌木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	直径约长3.8–5 cm，单果鲜重约3–8 g	生于海拔1,200–2,700 m常绿阔叶林中，且需存在松科、壳斗科等适宜寄主植物	1.3197743	19.94%
美洲檀梨 *Pyrularia pubera*	北美	灌木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	直径约长3.8–5 cm，单果鲜重约3–8 g	通常生长在中高海拔地区(约350 m至1,400 m)，由于其根半寄生的特性，它必须生长在有其宿主树木的森林中	0.3610243	6.31%
扯根菜 *Penthorum chinense*	东亚	草本	种子传播(主要扩散方式)：水力传播(核心方式)、动物辅助传播(次要)；无性繁殖	蒴果红紫色，直径4–5 mm；种子长度约为0.5–0.7 mm，宽度约0.3–0.4 mm	生于海拔90–2,200 m的林下、灌丛草甸及水边	2.7957637	25.16%
北美扯根菜 *Penthorum sedoides*	北美	草本	种子传播(主要扩散方式)：水力传播(核心方式)、动物辅助传播(次要)；无性繁殖	种子长度约为0.5–0.7 mm，宽度约0.2–0.3 mm	海拔: 0–700 m；潮湿的土壤、河岸、淡水沼泽、池塘的边缘、洪泛区森林中的水池、海岸、沟渠	3.354254	27.47%
凌霄 *Campsis grandiflora*	东亚	藤本	风力传播、无性繁殖	整体(连翅)：长5–8 mm，宽2–3 mm；种子本体：长2–3 mm，宽1–1.5 mm	海拔100–1,200 m的低山或丘陵山坡、沟谷溪边、林缘空地	1.8582987	25.74%
厚萼凌霄 *Campsis radicans*	北美	藤本	风力传播(主要方式)、水力传播(次要方式)、营养繁殖	整体(连翅)：1.5–2 cm；种子本体：长约0.8–1 cm，宽约0.3–0.5 cm。	常见于河岸林地、森林边缘、沼泽周边、路边、篱笆旁以及被扰动的区域	2.4807809	23.09%
荷苞藤 *Adlumia asiatica*	东亚	草本	弹射传播、重力传播、动物传播	其长度通常小于1 mm	产黑龙江和吉林，生于针叶林下或林缘	1.0214584	40.11%
北美荷苞藤 *Adlumia fungosa*	北美	草本	弹射传播、重力传播、动物传播	蒴果呈扁球形，约10 mm；其长度通常约为1 mm左右，有时更小	海拔: 0–1,500 m，潮湿的海湾、岩石树林、壁架、冲积斜坡和灌木丛	1.115625	–39.79%
朝鲜崖柏 *Thuja koraiensis*	东亚	乔木	风力传播(核心方式)、重力传播(次要方式)、动物传播(次要方式)	种子椭圆形，扁平，长约4 mm，宽约1.5 mm，两侧有翅	产于吉林延吉、长白山等地海拔700–1,400 m山地。喜生于空气湿润、土壤富有腐植质的山谷地区，但在土壤瘠薄的山脊及裸露的岩石缝上也能生长	0.16092013	–4.66%
日本香柏 *Thuja standishii*	东亚	乔木	风力传播(核心方式)、重力传播(次要方式)、动物传播(次要方式)	球果卵圆形，长10 mm；种子长度约为6–8 mm，宽度约3–4 mm	海拔900–2,300 m左右，多长在湿润的土壤，但瘠薄的山土亦可生长。 耐低温、喜湿环境	0.4246354	–35.46%
崖柏 *Thuja sutchuenensis*	东亚	乔木	风力传播(核心方式)、重力传播(次要方式)、动物传播(次要方式)	整体(连翅)：长2.5–4.0 mm，宽1.2–1.8 mm	分布于海拔800 m至2,100 m的狭窄范围内。生长于亚热带山地气候，具有温暖、湿润、多雾的特点	4.4152779	4.80%
北美香柏 *Thuja occidentalis*	北美	乔木	风力传播(核心方式)、重力传播(次要方式)、动物传播(次要方式)	种子约8粒/球果，4–7 mm (含翅)，红褐色	海拔: 0–900 m；主要为钙质基质，中性至碱性沼泽、湖岸和河岸、高地、悬崖和碎石	5.637187	–2.43%
北美乔柏 *Thuja plicata*	北美	乔木	风力传播(核心方式)、重力传播(次要方式)、动物传播(次要方式)	每个球果种子8–14个，4.0–7.5 mm (包括翅膀)，红棕色	海拔: 0–1,500 (–2,000) m；在各种基质上，通常在潮湿的地点，混合针叶林中，通常不在纯林中	1.4896529	7.99%
刺参 *Oplopanax elatus*	东亚	灌木	动物传播(主要方式)	果实球形，直径7–12 mm，黄红色	产吉林(长白山)。生于落叶阔叶林下，海拔1,400–1,550 m	0.3276216	9.88%
日本刺参 *Oplopanax japonicus*	东亚	灌木	动物传播(主要方式)	果实为核果，呈球形，直径9–13 mm	它自然生长在北海道、本州和四国的亚高山森林下光线稍暗的地方	0.18125002	–7.63%
美洲刺参 *Oplopanax horridus*	北美	灌木	动物传播(主要方式)	直径7–12 mm	荫蔽、潮湿、肥沃的温带雨林下层	2.182031	3.29%
异被金刚大 *Croomia heterosepala*	东亚	草本	重力传播、动物传播	种子长度约为2–4 mm	生长于海拔800–2,000 m的落叶阔叶林下，喜温凉湿润气候及酸性黄壤	0.12758681	–24.04%
紫心金刚大 *Croomia hyugaensis*	东亚	草本	重力传播、动物传播	种子长度约为2.5–3.5 mm	严格依赖东亚温带湿润森林的林下微生境，仅局限于日本宫崎县和鹿儿岛县的极狭窄区域，几乎专性生长于陡峭的、排水极佳的石灰岩岩壁缝隙或岩石坡的薄层腐殖土中	5.448906	8.76%
金刚大 *Croomia japonica*	东亚	草本	重力传播、动物传播	种子长度约为3–4 mm	生于海拔830–1,200 m的山谷杂木林下	0.21861113	1.90%
北美金刚大 *Croomia pauciflora*	北美	草本	重力传播、动物传播	蒴果球形，长1 cm。种子长度约为3–4 mm	海拔20–300 m，湿润、林木覆盖的斜坡和基底上的肥沃、沙质或岩石壤土，通常位于接近中性土壤的位置	0.4561111	125.74%
肉色土圞儿 *Apios carnea*	东亚	草本	弹射传播、重力传播、动物传播	荚果线形，直，长16–19 cm，宽约7 mm；种子直径约为3–5 mm	生于海拔800–2,600 m的沟边杂木林中或溪边路旁	1.8929162	–7.32%
云南土圞儿 *Apios delavayi*	东亚	草本	弹射传播、重力传播、动物传播	荚果长可达15 cm，线形，直立；种子长3–5 mm，宽2–3 mm	生于海拔约1,300–3,500 m的灌丛中	0.5952951	–12.35%
土圞儿 *Apios fortunei*	东亚	草本	弹射传播、重力传播、动物传播	荚果呈线性，略扁，长度约为5–8 cm。种子本身为肾形或长圆形，尺寸较小，长度约为3–5 mm	通常生于海拔300–1,000 m山坡灌丛中，缠绕在树上	1.3739584	–17.21%
大花土圞儿 *Apios macrantha*	东亚	草本	弹射传播、重力传播、动物传播	荚果长可达15 cm，线形，直立；种子长度约为5–7 mm	生长于中低海拔地区，常见于海拔200–1,500 m的山谷、溪边	0.9387153	–9.69%
长延土圞儿 *Apios priceana*	北美	草本	弹射传播、重力传播、动物传播	种子8–12，橄榄绿色，干燥后变为棕色，椭圆形至长椭圆形，(7.2–11.0) × (4.5–5.5) mm，蓝绿色；种脐(3.3–4.0) × (1.4–1.6) mm	海拔60–200 m，岩石、开阔的林地、森林边缘、混合橡树林、石灰岩、排水区	0.6311632	185.31%
北美土圞儿 *Apios americana*	北美	草本	弹射传播、重力传播、动物传播	种子6–11，橄榄绿色，干燥后变为褐色至红棕色，椭圆形至宽椭圆形，(5.0–6.0) × (3.5–4.5) mm，无蓝绿色；种脐(0.8–2.0) × (0.3–0.4) mm	海拔: 0–1,600 m，溪流和湖泊周围的潮湿土壤	4.1899823	15.49%
三叶地锦 *Parthenocissus semicordata*	东亚	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	果实近球形，直径0.6–0.8 cm，种子长约3–5 mm	生山坡林中或灌丛，海拔500–3,800 m	0.7105382	–2.44%

物种 Species	地区 Region	生活型 Life form	传播方式 Dispersal modes	繁殖体大小 Propagule size	栖息地类型 Habitat types	当前中高适生区面积(× 10^6 km^2) Current area of mid-to-high suitable habitat (× 10^6 km^2)	中高适生区面积变化率(× 10^6 km^2) Rate of change in mid-to-high suitable habitat area (× 10^6 km^2)
小叶地锦 *Parthenocissus chinensis*	东亚	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	繁殖体(果实)直径约为5–7 mm, 内部种子长约3–4 mm	生沟谷石山坡或灌木林中, 海拔1,300–2,300 m	1.1326043	3.84%
长柄地锦 *Parthenocissus feddei*	东亚	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	繁殖体(果实)直径约为7–9 mm, 内部种子长约4–6 mm	生山谷岩石上, 海拔650–1,100 m	0.7509549	–13.00%
三叉虎 *Parthenocissus heterophylla*	东亚	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	种子长度2.5–3.5 mm, 宽度1.8–2.5 mm	海拔1,000–2,000 m, 适应亚热带季风气候	1.6157982	–19.07%
栓翅地锦 *Parthenocissus suberosa*	东亚	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	果实球形, 直径0.8–1.1 cm	生山坡崖石壁处, 海拔500–1,000m	2.1293225	34.40%
异叶地锦 *Parthenocissus dalzielii*	东亚	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	果实直径约0.8–1 cm; 内含1–4颗种子	中国华中、华南、西南等地海拔200–3,800 m的山崖陡壁、山坡或山谷林缘、灌丛岩石缝中	1.4498091	7.34%
地锦 *Parthenocissus tricuspidata*	东亚	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	果实直径约1–1.5 cm, 内含1–3颗种子	常见于海拔150–1,200 m的山坡崖石壁、灌丛, 或攀附于墙壁、岩石、树木上, 喜阴湿也耐强光	1.7685935	–6.95%
绿叶地锦 *Parthenocissus laetevirens*	东亚	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	果实直径约0.6–0.8 cm; 内含1–4颗种子	中国中部至南部海拔140–1,100 m的山谷林中、山坡灌丛, 常攀附于树木或崖石壁上	1.4015626	–0.16%
花叶地锦 *Parthenocissus henryan*	东亚	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	果实直径约0.8–1 cm; 内含1–3颗种子	中国中部至南部海拔160–1,500 m的沟谷岩石上或山坡林中	1.2679514	20.73%
七叶地锦 *Parthenocissus heptaphylla*	北美	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	浆果, 亚球形, 直径6–10 mm	海拔300–700 m, 林地、河岸、岩石或沙质土壤	0.3825695	56.69%
五叶地锦 *Parthenocissus quinquefolia*	北美	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	浆果, 亚球形, 直径4–8 mm	海拔0–1,500 m, 开阔的树林, 峡谷, 岩石的河岸和岩架, 灌木丛, 篱笆, 路边, 荒地	1.8160241	89.95%
葡萄地锦 *Parthenocissus vitacea*	北美	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)、无性繁殖	浆果, 亚球形, 直径6–12 mm	海拔40–2,500 m, 开阔的树林、山坡、灌木丛、峡谷、篱笆、路边、荒地	2.602743	–6.91%
山核桃 *Carya cathayensis*	东亚	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	内果皮(即木质化的硬壳)非常坚硬, 表面有深刻的纵、横沟纹。长约2–2.5 cm, 直径约1.8–2.2 cm	适生于山麓疏林中或腐殖质丰富的山谷, 海拔可达400–1,200 m	1.2086111	39.19%
湖南山核桃 *Carya hunanensis*	东亚	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	坚果呈倒卵形, 长约2–2.8 cm, 顶端直径约1.7–2.2 cm	多生长于海拔300–1,500 m的山地, 常见于500–800 m的丘陵山区, 山坡、山谷或溪流两岸的阔叶林中	0.8687673	13.58%
贵州山核桃 *Carya kweichowensis*	东亚	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体坚果的大小约为长2–3 cm, 直径约1.8–2.5 cm	生于海拔1,300 m的山坡林中	4.296181	34.51%
越南山核桃 *Carya tonkinensis*	东亚	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	坚果长约2–3 cm, 直径约2–2.8 cm, 外壳骨质, 表面相对光滑, 棱纹不明显	生长于海拔达1,300–2,200 m的山坡	3.2232817	14.93%
水山核桃 *Carya aquatica*	北美	乔木	水力传播(核心方式)、动物辅助传播(次要)	坚果呈扁球形, 长约1–2 cm, 宽约1–2 cm	海拔0–200 m, 河口、河流泛滥平原、悬崖和堤坝, 以及暂时被淹没的低洼地区	1.3110769	41.16%
苦味山核桃 *Carya cordiformis*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体坚果较小, 宽约1.5–2.5 cm, 最大的特征是外壳极薄且光滑, 外总苞也非常薄	海拔0–900 m, 河流洪泛区、排水良好的山坡和石灰岩空地	3.6796179	32.15%
佛罗里达山核桃 *Carya floridana*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体坚果非常小, 直径约1–1.5 cm, 最大的特征是外壳极薄	海拔0–50 m, 沙松灌木丛的沙质山脊	0.08539931	44.07%
沼泽山核桃 *Carya glabra*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	坚果通常为梨形, 长约2–3 cm, 宽约1.5–2 cm, 最显著特征是外壳光滑, 无深刻纵棱	海拔0–800 m, 海湾边缘、深洪泛平原、排水良好的沙质土壤、起伏的丘陵和斜坡、干燥的岩石土壤或花岗岩露头边缘的薄土	3.0900867	34.75%
美国山核桃 *Carya illinoinensis*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、水力传播(辅助方式)	其主要繁殖体坚果较大, 长约3–5 cm, 直径约2–3 cm, 外壳相对较薄且光滑	海拔0–600 (–1,000) m, 沿溪流、河漫滩和排水良好的土壤	3.0813194	11.94%
条裂山核桃 *Carya laciniosa*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体坚果非常大, 长约3.5–5.5 cm, 直径约2.5–3.5 cm, 外总苞极厚, 但壳相对较薄	海拔20–300 m, 沿溪流的肥沃低地, 以及开阔的雪松林间空地	2.0796871	23.97%
肉豆蔻山核桃 *Carya myristiciformis*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、水力传播(辅助方式)	其主要繁殖体坚果较小, 长约2–3 cm, 宽约1.5–2 cm, 最显著的特征是外壳极薄且带有粉状覆盖物, 以及种仁的肉豆蔻香气	分布区狭窄, 主要集中于美国东南部沿海平原, 多见于低海拔的平原地区。肥沃的河流冲积平原、河岸林地及潮湿的硬木林	0.6637674	56.80%
粗皮山核桃 *Carya ovata*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体坚果大小约为长2.5–4 cm, 直径约2–3 cm, 最显著特征是外壳非常坚硬厚实, 但种仁味甜	从低地到中等海拔的山区均有分布。排水良好的山坡、山脊、高地森林以及肥沃的河谷地带	3.463246	12.15%
苍白山核桃 *Carya pallida*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	坚果椭圆形, 较小, 长约2–3 cm, 宽约1.5–2 cm, 外壳较薄	北美东部干燥、贫瘠的沙地、沙丘和多石的山脊	2.602743	22.61%
墨西哥山核桃 *Carya palmeri*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体坚果大小约为长2.5–4 cm, 直径约2–3 cm, 外壳坚硬厚实	墨西哥东北部的山地森林和峡谷, 喜排水良好的土壤和温暖气候	0.3049653	–28.64%
得州山核桃 *Carya texana*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体坚果大小约为长2–3 cm, 宽约1.5–2.5 cm, 最显著特征是外壳光滑, 无深刻纵棱	北美中南部干燥多石的山坡、山脊、沙地及开阔林地, 耐旱、耐贫瘠能力极强	1.4242189	31.42%
硬壳山核桃 *Carya tomentosa*	北美	乔木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体坚果较大, 长约 3–4.5 cm, 直径约2.5–3.5 cm, 最显著特征是外壳极其厚重和坚硬, 果仁相对较小	北美东部广泛分布于干燥多石的山坡、山脊及沙地, 极耐干旱贫瘠, 喜光	2.5202433	28.87%
夏蜡梅 *Calycanthus chinensis*	东亚	灌木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	瘦果长圆形, 长1–1.6 cm, 直径5–8 mm, 被绢毛	生于海拔600–1,000 m山地沟边林荫下	0.3750695	22.07%
美国蜡梅 *Calycanthus floridus*	北美	灌木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体果托长约4–7 cm, 内部包含的瘦果(种子)长约 1–1.5 cm	北美东部湿润的林地、溪流沿岸和河岸灌木丛, 喜肥沃、湿润、排水良好的酸性土壤	2.2970135	17.03%

物种 Species	地区 Region	生活型 Life form	传播方式 Dispersal modes	繁殖体大小 Propagule size	栖息地类型 Habitat types	当前中高适生区面积(× 10^6 km^2) Current area of mid-to-high suitable habitat (× 10^6 km^2)	中高适生区面积变化率(× 10^6 km^2) Rate of change in mid-to-high suitable habitat area (× 10^6 km^2)
加州夏蜡梅 *Calycanthus occidentalis*	北美	灌木	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体果托非常大, 长约5–8 cm, 内部包含的瘦果(种子)长约1–1.3 cm	凉爽、湿润的峡谷底部、溪流沿岸、河岸林地及北向的山坡	0.20812505	–0.68%
红毛七 *Caulophyllum robustum*	东亚	草本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	种子浆果状, 直径6–8 mm、微被白粉, 熟后蓝黑色, 外被肉质假种皮	生于林下、山沟阴湿处或竹林下, 亦生银杉林下。海拔950–3,500 m	2.948333	1.54%
大红毛七 *Caulophyllum giganteum*	北美	草本	动物传播(核心方式)	其主要繁殖体种子直径约为6–8 mm, 呈鲜明的蓝色球形	富含腐殖质的湿润落叶阔叶林	1.9060421	13.43%
唐松草状红毛七 *Caulophyllum thalictroides*	北美	草本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	其主要繁殖体种子直径约为6–9 mm, 呈鲜明的蓝色球形	肥沃、湿润的落叶阔叶林或混合林	3.3036636	1.51%
楸 *Catalpa bungei*	东亚	乔木	风力传播	种子狭长椭圆形, 长约1 cm, 宽约2 mm, 两端生长毛	中国黄河流域及长江流域海拔500–1,300 m的山坡、山谷肥沃林地, 喜深厚、湿润、排水良好的土壤	2.3183855	6.72%
梓 *Catalpa ovata*	东亚	乔木	风力传播	蒴果线形, 下垂, 长20–30 cm, 粗5–7 mm。种子长椭圆形, 长6–8 mm, 宽约3 mm, 两端具有平展的长毛	低海拔的山谷、溪边、林缘及村落周边	2.698959	9.76%
美国梓树 *Catalpa bignonioides*	北美	乔木	风力传播	其繁殖体蒴果极其细长(20–40 cm), 内部包含的带毛种子长约2.5–4 cm	河流泛滥平原、河岸林地、沼泽边缘及其他潮湿、排水良好的开阔地	2.6629686	23.20%
短柄梓 *Catalpa brevipes*	北美	乔木	风力传播	其繁殖体蒴果应为细长形, 预估长约15–30 cm; 带翅种子预估长约2–3 cm	石灰岩地貌, 如丘陵山坡、山谷或林缘	0.39083337	1.05%
大果梓 *Catalpa macrocarpa*	北美	乔木	风力传播	其繁殖体蒴果巨大, 长约30–60 cm, 直径较粗; 带翅种子也较大, 预估长约3–4.5 cm	热带落叶林或半落叶林以及干燥的疏林灌丛	0.19486112	125.91%
黄金树 *Catalpa speciosa*	北美	乔木	风力传播	其繁殖体蒴果粗壮且长(20–45 cm), 内部包含的带毛种子长约2.5–4 cm	肥沃的河流泛滥平原、河岸林地、河谷底部及排水良好的低地森林	0.7382118	–15.38%
钩吻 *Gelsemium elegans*	东亚	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	蒴果长约1–1.5 cm; 种子长约3–5 mm	海拔500–2,000 m山地路旁灌木丛中或潮湿肥沃的丘陵山坡疏林下	1.4003125	19.12%
沼生钩吻 *Gelsemium rankinii*	北美	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	种子无翅, 3.3–4.5 mm	海拔0–300 m, 沼泽林	0.21210067	32.36%
常绿钩吻藤 *Gelsemium sempervirens*	北美	藤本	动物传播(核心方式)、重力传播(辅助方式)	种子单侧有翅, 4.7–5.4 mm, 翅长5–5.7 mm	海拔0–1,900 m, 从沙质海滨森林到干燥的高地, 再到湿润的松树林平地, 沼泽森林、道路旁和灌木丛	1.5333677	18.32%

适生区面积变化率中“+” (全部省略)表示未来适生区面积呈扩张趋势, “–”表示未来适生区面积呈收缩趋势。

For the rate of change in suitable habitat area, “+” (omitted in table) denotes expansion, and “–” denotes contraction.

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 26035, pages 1–10
doi: 10.17520/biods.2026035
cstr: 32101.14.biods.2026035

•研究报告•

堇菜属两个不同倍性物种在不同光周期下的花型变化及形态差异

王杜丽[1#], 贺佳思[2#], 孙坤[1], 李巧峡[1*]

1. 西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070; 2. 西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

摘要: 光周期是诱导两型花发育的关键生态因子。堇菜属(*Viola*)物种紫花地丁(*V. philippica*)与早开堇菜(*V. prionantha*)为典型的两型闭花受精植物, 同一植株均可诱导开放花(chasmogamous flower, CH花)与闭锁花(cleistogamous flower, CL花)两种花型, 其中紫花地丁为二倍体, 早开堇菜为四倍体, 目前二者倍性与形态学的相关性尚不清楚。本研究以紫花地丁和早开堇菜为材料, 分别培养于10 h、12 h和16 h光照条件下, 利用染色体核型分析及显微观察等实验方法, 开展两个不同倍性物种在不同光周期处理下的花型响应变化研究。结果表明, 紫花地丁与早开堇菜分别有24条染色体(2n = 24)和48条染色体(4n = 48); 光周期虽调控这两种植物两型花的形成, 但同一光周期下的不同花型比例存在一定差异, 在短日照(10 h)与中日照(12 h)下, 早开堇菜开放花的比率低于紫花地丁, 而在长日照(16 h)下, 早开堇菜形成完全闭锁花, 紫花地丁仍保留少量偏向闭锁花的过渡闭锁花。因此, 倍性差异可能影响了两个物种不同光周期下的花型变化, 四倍体基因剂量效应可能会强化光周期信号调控响应。此外, 四倍体早开堇菜相对于二倍体紫花地丁, 营养与繁殖器官均较大, 且气孔孔径也较大, 而气孔密度较小, 这些特征可作为两个物种鉴定的辅助指标。该研究为堇菜属多倍体与繁育系统协同进化及物种鉴别研究提供了依据。

关键词: 堇菜属; 倍性; 两型花; 光周期调控; 细胞学形态

王杜丽, 贺佳思, 孙坤, 李巧峡 (2026) 堇菜属两个不同倍性物种在不同光周期下的花型变化及形态差异. 生物多样性, 34, 26035. doi: 10.17520/biods.2026035; cstr: 32101.14.biods.2026035.
Wang DL, He JS, Sun K, Li QX (2026) Flower type changes and morphological differences of two different ploidy species in *Viola* under different photoperiods. Biodiversity Science, 34, 26035. doi: 10.17520/biods.2026035; cstr: 32101.14.biods.2026035.

Flower type changes and morphological differences of two different ploidy species in *Viola* under different photoperiods

Duli Wang[1#], Jiasi He[2#], Kun Sun[1], Qiaoxia Li[1*]

1 *College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China*
2 *College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China*

ABSTRACT

Aims: *Viola philippica* and *V. prionantha* are the plants with typical cleistogamous dimorphic flowers. The same plant can induce two flower types: chasmogamous (CH) flower and cleistogamous (CL) flower. Photoperiod plays an important role in development of dimorphic flower. *Viola. philippica* is diploid, while *V. prionantha* is tetraploid. At present, the correlation between chromosome ploidy and morphology remains unclear.

Methods: *Viola philippica* and *V. prionantha* were grown under 10 h, 12 h and 16 h daylight, respectively. Experimental methods such as karyotype analysis and microscopic observation were utilized, which were employed to investigate the flower type changes between diploid *V. philippica* and tetraploid *V. prionantha* under different photoperiods. Chromosomal karyotype analysis was performed via carbol fuchsin staining and observed under optical microscope. Dissection and photography were conducted under a stereomicroscope to count the numbers of CH,

收稿日期 Received: 2026-02-03; 接受日期 Accepted: 2026-05-15
基金项目: 国家自然科学基金(32360059; 32160055) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32360059; 32160055)
共同第一作者 Co-first authors
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liqiaoxia8024@nwnu.edu.cn

intermediate CL, and CL flower buds under different photoperiods. Morphological indices of leaves, flower buds and fruits were measured with a vernier caliper. Additionally, the number and size of stomata were counted by the epidermal peeling method under optical microscope. Seeds weight was determined with an electronic balance.
Results: *Viola philippica* and *V. prionantha* have 24 chromosomes (2n = 24) and 48 chromosomes (4n = 48), respectively. Although photoperiods regulated the development of dimorphic flowers in *Viola*, there were certain differences in the proportion of different flower types under the same photoperiod. Under short daylight (10 h) and medium daylight (12 h) conditions, the ratio of CH flowers in *V. prionantha* was lower than that in *V. philippica*. However, under long daylight conditions (16 h), *V. prionantha* produced only complete CL flowers, while *V. philippica* still retained a small amount of intermediate CL flowers that were more inclined towards CL flowers. In addition, the nutritional and reproductive organs of tetraploid *V. prionantha* were significantly larger than those of diploid *V. philippica*. Moreover, the pore diameter of the stomata of *V. prionantha* was significantly larger than that of *V. philippica*, while the pore density was significantly lower than that of *V. philippica*. These characteristics can serve as auxiliary indicators for the identification of the two species.
Conclusion: The ploidy difference may have affected the flower type changes of *V. philippica* and *V. prionantha* under different photoperiods. The tetraploid gene dose effect in *V. prionantha* may have strengthened the regulatory response to photoperiodic signals. This study provides a basis for the research on the co-evolution of polyploids and breeding systems, and the identification of *Viola* species.
Key words: *Viola*; ploidy; dimorphic flowers; photoperiodic regulation; cytological morphology

倍性变化是推动植物进化的主要因素, 对植物的形态建成、生理代谢及繁殖特性均具有深远影响(Luque et al., 2022)。多倍体植物通常表现出显著的表型变异, 其中最典型的特征是器官巨型化, 如叶片、花朵及种子尺寸显著增大(Ye et al., 2024)。例如, 在百合属(*Lilium*)倍性研究中发现, 与二倍体相比, 四倍体植株的花朵直径显著增加, 且开花物候期明显提前(Yamagishi et al., 2023)。除形态特征外, 多倍体化还会显著重塑植物的生理功能。已有研究证实, 多倍体植物往往具备更强的抗逆潜能(如抗旱、耐盐碱等), 其环境适应性显著优于二倍体植物(Islam et al., 2022; Correia et al., 2023)。此外, 更有趣的是多倍体导致的花器官形态变异(如尺寸增大)还会间接影响植物与传粉者的互作关系, 例如菊属(*Chrysanthemum*)的四倍体植株, 其舌状花与管状花的表面积及形态结构均显著区别于二倍体, 这种差异可能改变传粉者的访花偏好, 进而影响植物的传粉效率与繁殖适合度(Gao et al., 2016)。

繁殖系统是植物进化的核心环节, 亦是解析生物进化机制的关键切入点, 这不仅是植物物种延续的根本保障, 更是植物谱系分化与进化的基本过程(张大勇, 2004)。自然界一些开花植物在有性生殖过程中会产生两种花型: 开放花(chasmogamous flower, 简称CH花)与闭锁花(cleistogamous flower, 简称CL花) (Culley, 2000)。这种CH/CL两型花繁育系统作为被子植物中一类独特的繁殖模式, 已独立进化多次, 被认为是植物适应性进化的策略(Varga & Soulsbury, 2020)。两型花在形态结构、发育进程及功能特性上存在显著差异, CH花均具有比较大而艳丽的花瓣, 雄蕊数量多且较大, CL花花瓣与雄蕊的尺寸及数量普遍变小变少。例如, 在四数獐牙菜(*Swertia tetraptera*) (Zhu et al., 2023)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*) (Zhang et al., 2021)、孩儿参(*Pseudostellaria heterophylla*) (Luo et al., 2016)、毛叶黄花堇菜(*Viola pubescens*) (Sternberger et al., 2020)、维西堇菜(*V. monbeigii*)与裂叶堇菜(*V. dissecta*) (李巧峡等, 2024)中, CH花的花瓣与雄蕊的数量与尺寸均大于CL花。这些形态差异直接决定了二者的授粉方式(CH花多依赖昆虫授粉, CL花为自花授粉)及繁殖成功度(Lord & Eckard, 1984)。CH花通过鲜艳的花瓣、发达的雄蕊和异花传粉机制促进基因交流, 而CL花则依赖闭花自交确保繁殖成功率, 这种“双保险”策略在不稳定生境中展现出独特的适应优势(Culley & Grubb, 2003)。

堇菜属(*Viola*)植物种类多、分布广、形态变异大, 典型代表物种有紫花地丁(*V. philippica*)和早开堇菜(*V. prionantha*), 其中紫花地丁为二倍体植物, 早开堇菜为四倍体植物(孙坤和王庆瑞, 1991, 1996)。在系统进化关系中, 无论是形态学还是基于DNA序列的分子进化树研究, 这两者的亲缘关系均比较近(Cao et al., 2022; Li et al., 2025a, b)。紫花地丁和早开堇菜的植物学形态特征非常相似, 且常常

混生在同一植物群落中, 较难区分。同时, 这两个物种均属于典型的两型闭花受精植物。CH花具5个艳丽的紫色花瓣, 5枚比较大的雄蕊形成圆锥体包围子房, 花柱直立, 每枚雄蕊有4个花药室, 其中两枚最大的下雄蕊背部发育的蜜腺体伸向下花瓣形成的距中。CL花的5个花瓣呈器官原基状态, 雄蕊仅2枚, 每枚雄蕊只有2个花药室, 花柱弯曲向2枚发育最好的下雄蕊。在CH花与CL花之间, 还存在这两种花的过渡类型, 即过渡闭锁花(intermediate cleistogamous flower, 简称inCL花), 具没有完全发育的花瓣1–3个, 雄蕊2–5枚, 每枚雄蕊有2–4个花药室, 花柱弯曲向发育最好的两枚下雄蕊(Li et al., 2022, 2025a, b) (图1)。紫花地丁和早开堇菜的果实均为3瓣裂(少数为4瓣裂)蒴果, 果瓣具厚硬的龙骨状结构, 呈舟形。果实成熟时, 果瓣向外弯曲, 随着薄壁部分的干燥收缩, 可将种子弹射出去(李骥云, 1995; Wu et al., 2007)。近年来, 对紫花地丁和早开堇菜两型花发育的分子机制方面开展了比较多的研究, 发现光周期途径中的转录因子协同昼夜节律、防御反应以及花器官身份基因调控了这两者CH花和CL花的发育(Li et al., 2022, 2025a)。紫花地丁的CH花发育中生长素响应因子基因(*ARFs*)、B类MADS-box基因、脂肪酸、类黄酮和花青素生物合成相关基因的表达明显上调, 一些防御反应基因的表达则下调(Li et al., 2025a)。早开堇菜的CL花中与昼夜节律和促进开花相关的基因如gigantea (*GI*)、constans (*CO*)和suppressor of overexpression of constans 1 (*SOC*1)的表达量高于CH花, 而CH花中促进花瓣与雄蕊启动和发育相关的基因如*UFO*和B类MADS-box基因的表达量高于CL花(Li et al., 2022)。我们的前期研究发现, 不同光周期下这两个物种在两型花比例与花器官形态上存在显著差异, 暗示其背后可能存在复杂的遗传与进化机制。然而, 这两个不同倍性物种其花型对不同光周期处理的响应变化目前尚未可知。本研究以堇菜属紫花地丁和早开堇菜为研究对象, 从染色体数目、花型变化、气孔特征、叶长、叶宽、种子重量方面对其进行对比研究, 深入分析了倍性变化与花发育之间的相关性, 以期为理解堇菜属植物两型花的发育与适应性进化机制研究提供新的视角, 同时为同属植物种间的鉴别研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究材料

紫花地丁和早开堇菜最初的种子均采自甘肃兰州市西北师范大学校园, 种苗经孙坤教授进行了鉴定。本研究所用种子由实验室成熟植株收集采摘, 自然风干后筛选形态饱满、无损伤的种子备用。将种子播种于含有营养土的中型花盆中, 待幼苗萌发并长出2–3片真叶后, 移栽至装有混合基质(营养土 : 蛭石 = 3 : 1)的小型花盆中。移栽植株分别置于10 h/14 h (短日照)、12 h/12 h (中日照)和16 h /8 h (长日照)光周期的培养架上, 培养条件设置为温度24 ± 1℃、湿度48% ± 5%、光照强度120 μmol·m^{-2}·s^{-1}, 持续培养至目标生长期。

1.2 实验方法

1.2.1 染色体核型分析

种子经表面消毒后置于铺有湿润滤纸的玻璃培养皿中, 于4℃冰箱冷处理3–5 d, 转移至室温萌发后截取1–2 cm新生根尖; 根尖样品置于0.002 mol/L 8-羟基喹啉溶液中, 在25℃黑暗条件下预处理3 h, 蒸馏水漂洗5次(2 min/次); 然后放到经

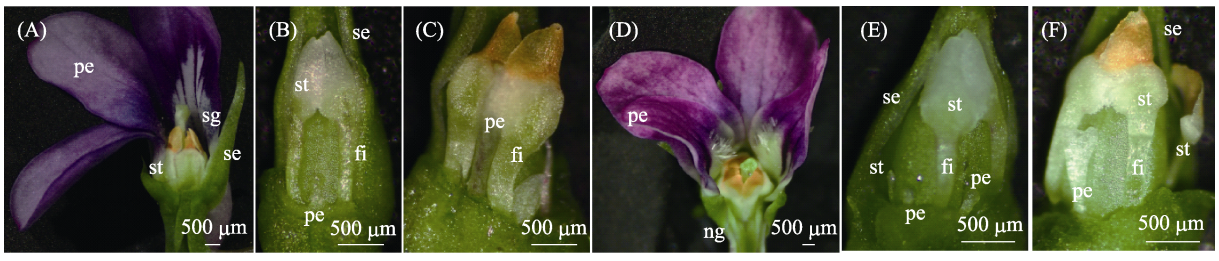


图1 紫花地丁(A–C)和早开堇菜(D–F)的不同花型。(A)、(D): 开放花; (B)、(E): 闭锁花; (C)、(F): 过渡闭锁花。pe: 花瓣; st: 雄蕊; se: 萼片; sg: 柱头; fi: 花丝; ng: 蜜腺体。

Fig. 1 The different flower shapes of *Viola philippica* (A–C) and *V. prionantha* (D–F). (A), (D), Chasmogamous flower; (B), (E), Cleistogamous flower; (C), (F), Intermediate cleistogamous flower. pe, Petal; st, Stamen; se, Sepal; sg, Stigma, fi, Filament, ng, Nectary.

预冷的卡诺氏固定液(无水乙醇 : 冰醋酸 = 3 : 1)冰上固定2 h, 蒸馏水冲洗5次; 接着采用45%冰醋酸与1 mol/L HCl混合液(1 : 1) 60℃水浴5 min, 蒸馏水清洗后4℃低渗2 h; 最后使用改良卡宝品红染色10–15 min, 常规压片法制备染色体标本。在Leica DM1000光学显微镜物镜20×下寻找和观察细胞, 每个物种观察到染色体细胞的数量为20–30个, 每个细胞清晰的染色体图像在物镜100×下拍照。

1.2.2 不同光周期下花形态统计

选取培养在不同光周期下的紫花地丁和早开堇菜成熟花芽, 置于Olympus体视显微镜(Olympus SZ61, Tokyo, Japan)下进行解剖并拍照记录, 对生长有不同花型植株的CH花、inCL花与CL花花芽进行统计。

1.2.3 花形态与果实形态测量

在实验室相同培养条件下, 于盛花期选取发育状态一致的紫花地丁和早开堇菜花芽, 并于生长成熟期采集健康果实。每处理随机取20个花芽和20个果实进行测量: 使用游标卡尺测量花芽基部至顶端最大纵向长度以及果实赤道面最大横径; 电子天平称量果实重量。

1.2.4 叶片形态与气孔特征观测

对实验室相同培养条件下同一生长时期的紫花地丁和早开堇菜各随机选取20株植株, 使用游标卡尺测量不同植株相同位置的叶长、叶宽及叶柄长; 表皮制片采用剥离法: 将透明胶带(宽5 mm)轻压于叶片下表皮, 刮除外侧叶肉组织后, 胶面向上固定于载玻片, 蒸馏水封片后于普通光学显微镜物镜40×下观察并统计气孔的数量与大小。

1.3 数据分析

采用SPSS 20.0对所测得的数据进行单因素方差分析, 使用Origin 2024绘制箱线图, 显著性设置为$P < 0.05$。

2 结果

2.1 紫花地丁和早开堇菜染色体核型比较

结果显示, 紫花地丁体和早开堇菜染色体数目呈显著差异, 早开堇菜染色体数目恰好为紫花地丁的2倍(图2)。

2.2 不同光周期紫花地丁和早开堇菜不同形态两型花数量的比较

通过解剖统计不同光周期处理的花芽发现, 在短日照处理下, 紫花地丁与早开堇菜大部分花芽呈现CH花(图3A, B, M), 少部分为inCL花(图3C–F, M), 但紫花地丁表现出更稳定的5枚雄蕊和5枚花瓣的典型CH花器官形态, 且其CH花芽的数量高于早开堇菜(图3M)。剩余的inCL花芽中, 紫花地丁的雄蕊数量(4–5枚)多于早开堇菜(3–4枚) (图3C–F, M)。

在中日照(12 h光照)处理下, 紫花地丁CH花的数量仍高于早开堇菜(图3A, B, N), 但其雄蕊数为3–4枚的inCL花芽少于早开堇菜(图3E–H, N); 紫花地丁2枚雄蕊1片花瓣的inCL花芽多于早开堇菜(图3I, J, N), 而只有2枚雄蕊的CL花芽少于早开堇菜(图3K, L, N)。

在长日照(16 h)处理下, 这两种植物的花器官发育均呈现“强CL花偏向”的特化表型, 且其CL花发育模式差异显著。在长日照下, 紫花地丁的少部分花芽为“2枚雄蕊 + 1枚花瓣”的过渡结构——花瓣发育不完全, 多为小型、半透明的退化形态, 无吸引传粉昆虫的功能, 2枚雄蕊与早开堇菜类似, 紧贴柱头以保障自交; 剩余花芽则为“仅2枚雄蕊”的完全CL花, 无花瓣分化, 与早开堇菜的CL花型一致(图3I, K, L, O)。而早开堇菜在长日照下表现出“完全CL花”特征: 所有解剖花芽均为典型CL花结

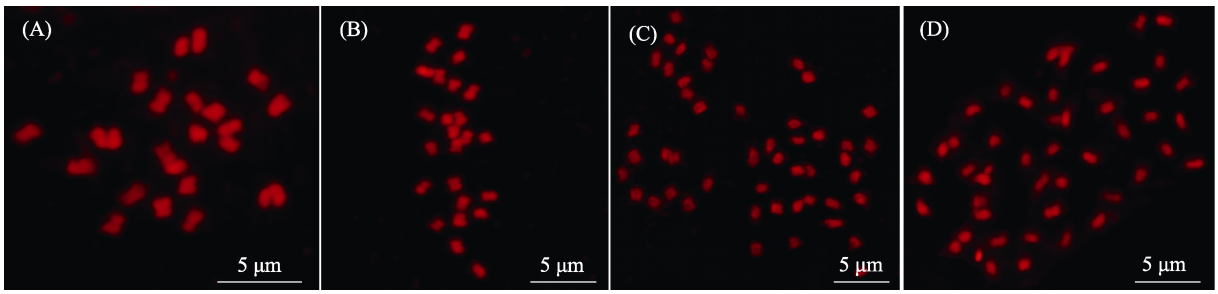


图2 紫花地丁(A–B)和早开堇菜(C–D)染色体数目比较
Fig. 2 Comparison of chromosome numbers between *Viola philippica* (A–B) and *V. prionantha* (C–D)

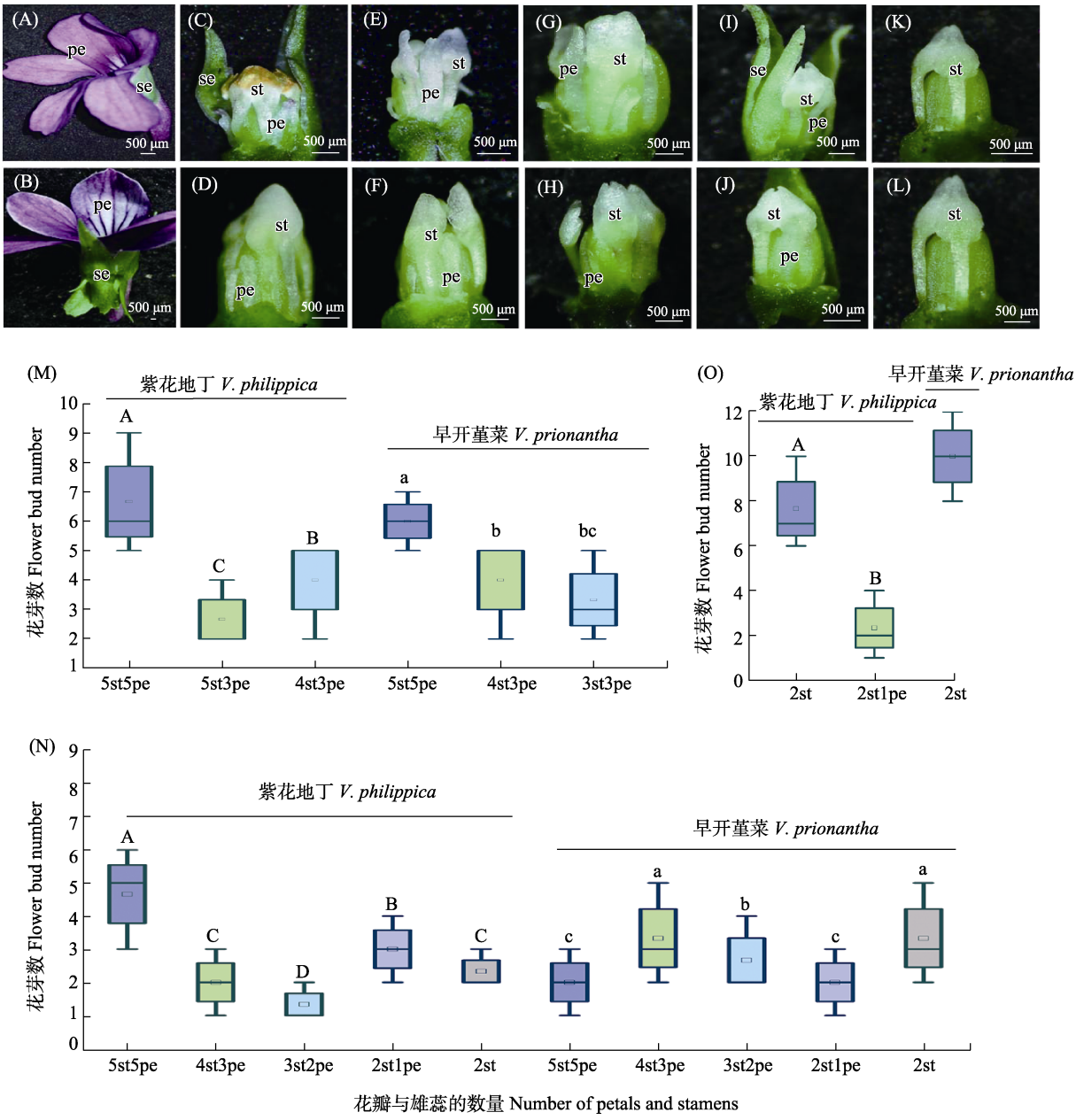


图3　不同光周期紫花地丁和早开堇菜花芽形态观察与数量统计。(A–B): 开放花; (C–J): 过渡闭锁花; (K–L): 闭锁花; 其中(A)、(C)、(E)、(G)、(I)、(K)为紫花地丁不同花型; (B)、(D)、(F)、(H)、(J)、(L)为早开堇菜不同花型; (M)、(N)、(O)分别为10 h/14 h、12 h/12 h、16 h/8 h光周期下不同形态花芽数量统计。pe: 花瓣; st: 雄蕊; se: 萼片。不同大写和小写字母分别表示同一光周期紫花地丁和早开堇菜不同花型所占比例存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 3　Observation and statistical analysis of floral morphology of *Viola philippica* and *V. prionantha* under different photoperiods. (A–B), Chasmogamous flowers; (C–J), Intermediate cleistogamous flowers; (K–L), Cleistogamous flowers. (A), (C), (E), (G), (I), (K) show the flower morphology of *V. philippica*; (B), (D), (F), (H), (J), (L) show that of *V. prionantha*; (M), (N), (O), Quantitative analysis of flower buds in different forms under 10 h/14 h, 12 h/12 h, 16 h/8 h photoperiod, respectively. pe, Petal; st, Stamen; se, Sepal. Uppercase and lowercase letters indicate significant differences in the proportions of *V. philippica* and *V. prionantha* with different flower morphologies under the same photoperiod, respectively ($P < 0.05$).

构, 无花瓣, 只有花瓣原基分化的痕迹, 仅保留2枚雄蕊, 雄蕊花药饱满, 花丝长且紧贴雌蕊柱头, 形成高效自交的结构适配(图3L, O)。这种表型差异表明, 长日照对CH花器官分化的抑制效应极强, 且早开堇菜的CL花特化更彻底, 而紫花地丁仍保留部分花器官分化的残余特征, 呈现过渡态。

2.3 紫花地丁和早开堇菜花芽、果实及种子大小比较

早开堇菜的CH花芽长度和CL花芽长度均显著大于紫花地丁对应花型的花芽($P < 0.05$) (图4)。早开堇菜CH花芽的平均长度比紫花地丁CH花芽高出约0.1 cm, 其花芽饱满度更高, 外层萼片包裹更厚实(图4A, B, I); 而CL花芽的长度差异同样显著, 且早开堇菜的CL花芽在发育后期的长度优势更为突出(图4C, D, J)。这种花芽长度优势构成了早开堇菜与紫花地丁在繁殖器官形态上的差异特征。

紫花地丁的蒴果呈长圆形, 整体较为细长, 早开堇菜的蒴果为长椭圆形, 但整体更显饱满; 两者果实长度相近, 但早开堇菜的果实直径更宽(图4E, F, K)。紫花地丁的种子呈卵球形, 表面光滑, 颜色为棕色, 无明显斑点; 千粒重约1.0–1.1 g。早开堇菜的种子为卵球状球形, 表面布满浅褐色, 有些种子为深褐色并带有棕色斑点; 千粒重约1.15–1.25 g。对比可知早开堇菜的种子重量显著高于紫花地丁(图4G, H)。

2.4 紫花地丁和早开堇菜叶片及叶柄形态特征比较

紫花地丁的叶片整体呈狭长形, 以长圆形为主, 叶片长约3.0–5.0 cm, 宽约1.0–3.0 cm, 长宽比约为2 : 1或3 : 1; 叶片先端圆钝, 基部截形或楔形, 质地较薄; 叶缘具平缓圆齿, 齿尖不明显且排列稀疏; 叶柄细长, 花期时长度通常为叶片的1–2倍(图5A, C)。早开堇菜的叶片则为长圆状卵形、卵状披针形或三角状卵形, 长约2.0–4.5 cm, 宽约2.0–3.5 cm, 长宽比约为2 : 1; 叶片基部多为宽心形, 质地较厚; 叶缘密生细圆齿, 齿尖微突且排列紧密; 叶柄较粗壮, 显著短于紫花地丁(图5B, D)。

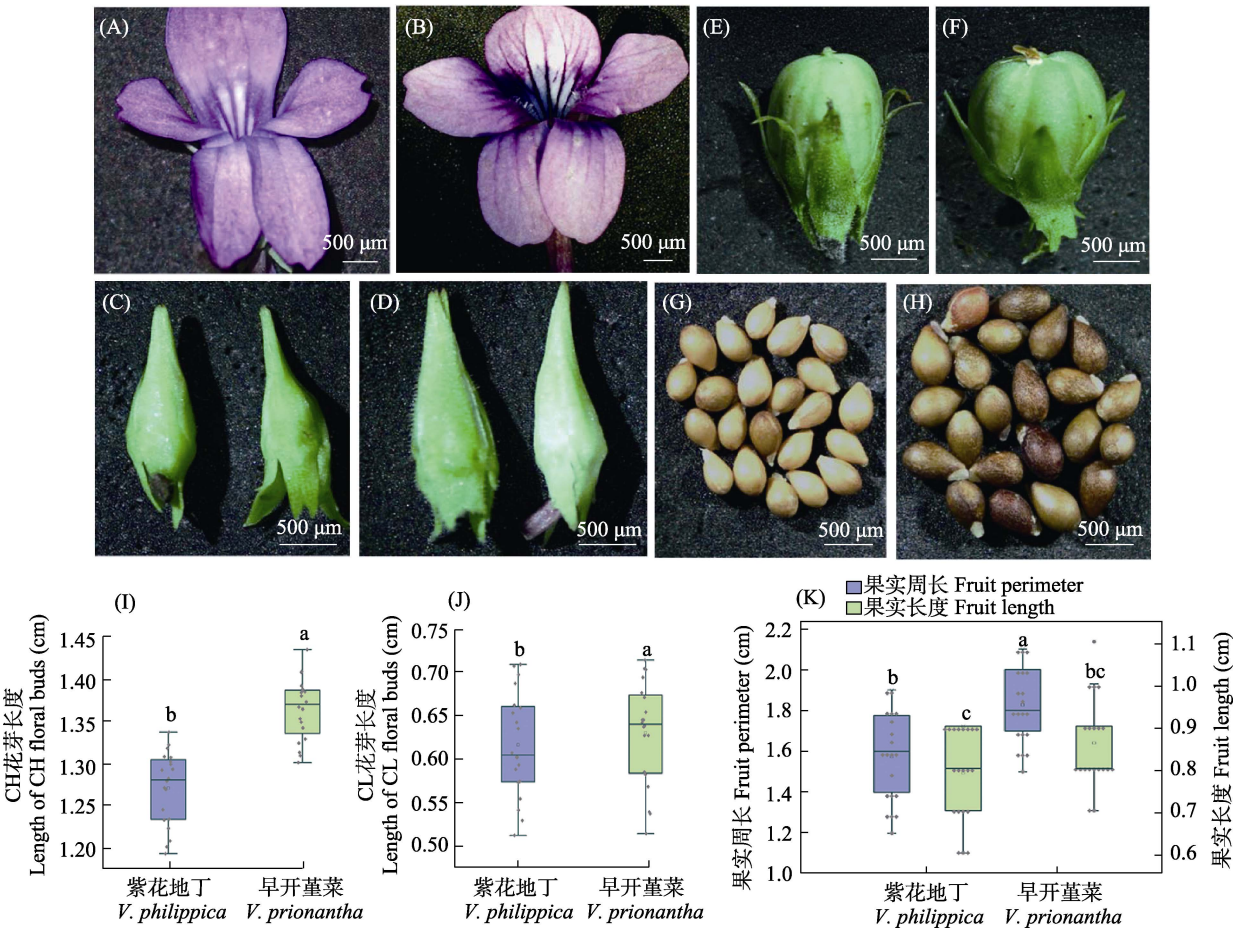


图4 紫花地丁(A、C、E、G)和早开堇菜(B、D、F、H)花、果实与种子的大小比较。(A–B)开放花(CH花); (C–D)闭锁花(CL花); (E–F)果实; (G–H)种子。不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 4 Comparison of flowers, fruits, and seeds between *Viola philippica* (A, C, E, G) and *V. prionantha* (B, D, F, H). (A–B) Chasmogamous (CH) flower; (C–D) Cleistogamous (CL) flower; (E–F) Fruit; (G–H) Seeds. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

2.5 紫花地丁和早开堇菜气孔密度与孔径大小比较

早开堇菜的气孔密度比紫花地丁小, 但其气孔孔径是紫花地丁的1.8倍(图6)。该差异与二者倍性及叶片形态特征相对应。早开堇菜作为多倍体, 其较大的气孔孔径可能是细胞体积增大的表型延伸, 而紫花地丁的高气孔密度则与其较薄的叶片质地相适配, 共同构成了两者近缘物种表型分化的重要组成部分。

3 讨论

两型花的分化是植物应对环境异质性的典型适应性策略(Varga & Soulsbury, 2020)。光周期能影响紫花地丁和早开堇菜CH花和CL花的发育, 短日照下能形成CH花, 长日照下能形成CL花(Li et al., 2016, 2022, 2025a, b)。本研究发现, 紫花地丁与早开堇菜均表现出“短日照诱导CH花、长日照诱导CL花”的基本规律, 但在花型分化的稳定性与完全性上存在显著的物种特异性。短日照下, 紫花地丁的CH花器官构型(5枚雄蕊 + 5枚花瓣)稳定性更高, 而早开堇菜能达到完整CH花构型的比例低于紫花地丁; 长日照下早开堇菜全部形成完全CL花(无花瓣、仅2枚雄蕊), 紫花地丁则仍保留部分过渡型CL花(2枚雄蕊 + 1枚退化花瓣)。从分子调控机制来看, Li等(2022)在两型花发育的比较转录组数据分析中发现, 早开堇菜光周期通路中的基因如*GI*、*CO*和*SOC*1在CL花中表达量高, 而花器官身份决定基因B类MADS-box基因apetala3 (*AP*3)在CH花中表达量更高, 且这些基因的表达与糖代谢、脂肪酸合成通路密切关联。紫花地丁中, *AP*3在两型花中的表达模式与早开堇菜一样(转录组数据中没有比对到与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)同源的*CO*和*SOC*1), 但*GI*在CH花和CL花中的表达差异不显著(Li et al., 2025a)。因此, 结合本研究推测, 倍性差异可能影响了这两个物种对光周期信号响应的差异。但是, 此结果仅仅是两型花发育过程中转录组数据的比较结果, 在将来的研究中, 还需要对两个物种的基因组数据进行进一步的比较分析。

此外, 遗传物质的多样性通常会通过表型的多

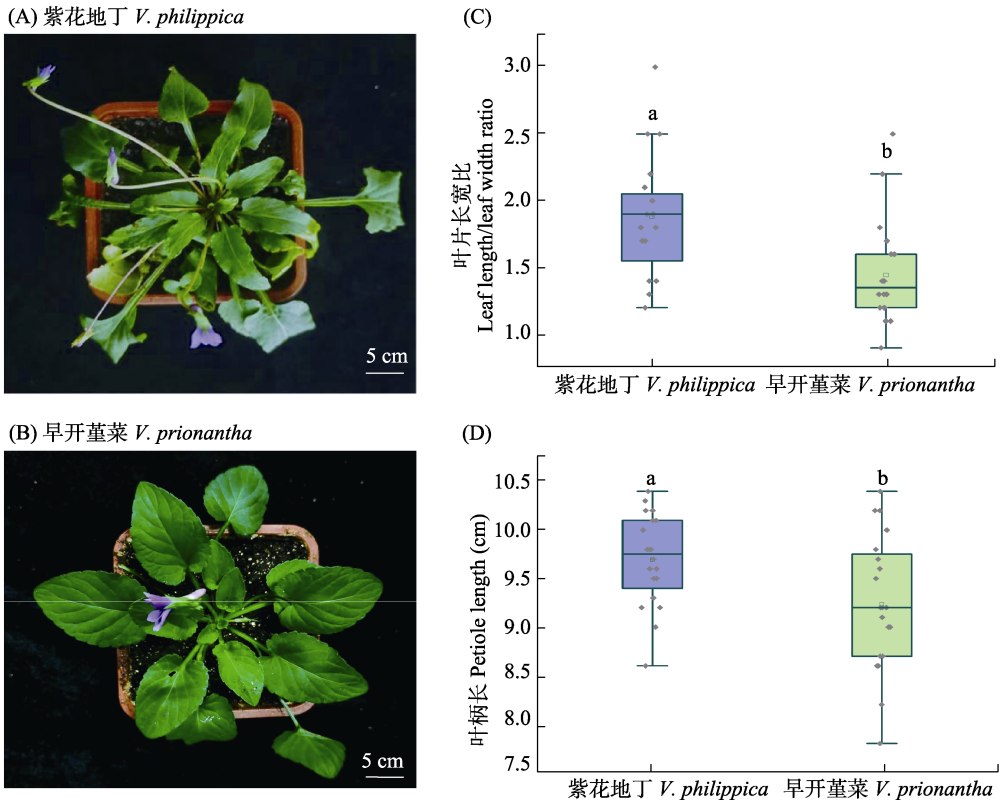


图5 紫花地丁和早开堇菜叶片的形态比较。不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 5 Comparison of leaf morphology between *Viola philippica* and *V. prionantha*. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

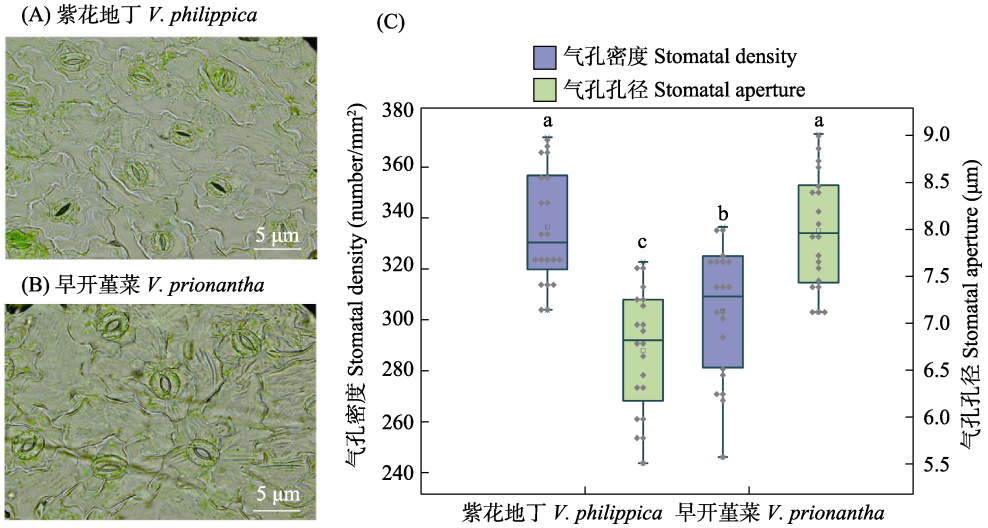


图6　紫花地丁和早开堇菜气孔形态比较。不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。
Fig. 6　Comparison of stomata between *Viola philippica* and *V. prionantha*. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

样性表现出来, 同属植物间若染色体数目不同, 则其形态学特征以及各生理指标也会存在较大差异。多倍体植物与二倍体植物相比, 其突出性状主要表现在外形上, 如出现茎秆变粗、叶片变大、花变大、株型变高或变低等性状。宋阳等(2023)对君子兰(*Clivia miniata*)二倍体与四倍体的叶片性状进行了比较研究, 发现四倍体植株的叶片表面更加粗糙, 并且变宽、变短, 同时其气孔和保卫细胞则明显变大, 密度变小。崔华蕾等(2023)对二倍体及多倍体白榆(*Ulmus pumila*)叶片形态的研究发现, 多倍体白榆的叶长、叶宽、叶面积等均显著高于二倍体; 此外, 陶抵辉等(2009)还观察到倍性增加, 气孔密度稀疏的现象, 证明了染色体倍数与气孔密度有显著的相关性, 常被作为植物倍性鉴定的重要辅助指标。紫花地丁和早开堇菜的系统进化关系较近, 在野外的形态特征非常相似, 鉴定比较困难, 长期以来给分类学、生态学及资源植物学研究带来困扰(Cao et al., 2022; Li et al., 2025a, b)。本文通过染色体核型分析进一步明确了紫花地丁与早开堇菜的体细胞染色体数目分别为2n = 24和4n = 48条, 且早开堇菜的染色体数目恰好为紫花地丁的2倍。这一结果为解释两者在叶片形态、气孔、花芽及果实等一系列形态特征上的显著差异提供了关键的细胞学依据。四倍体早开堇菜与二倍体紫花地丁的表型差异贯穿营养器官与繁殖器官。相较于紫花地丁, 早开堇菜的叶片更宽厚、长宽比更小、叶柄更粗壮、气孔孔径更大、气孔密度更小、花更大、种子也更大更重。因此, 野外可根据以上形态指标鉴定紫花地丁与早开堇菜这两个物种。但是, 紫花地丁和早开堇菜在野外常混生, 生态位重叠频繁, 二者之间还可能存在种间杂交或基因漂移, 在一定程度上影响到子代表型, 可能还需要核型分析或染色体数目进行鉴定。

综上, 通过对二倍体紫花地丁与四倍体早开堇菜的对比, 推测倍性差异可能影响光周期对花型分化的调控效果, 丰富了多倍体进化与繁育系统协同进化的理论体系。而两型花系统在堇菜属近缘物种中的多样化, 可能是基因组变异如倍性变化、光周期响应与生态适应性三者共同作用的产物。同时, 本研究明确的叶片形态、果实特征及种子形态等表型差异, 为堇菜属近缘物种的分类鉴定提供了可操作的形态学指标, 解决了野外混生种群中二者难以区分的难题。

参考文献

Cao DL, Zhang XJ, Xie SQ, Fan SJ, Qu XJ (2022) Application of chloroplast genome in the identification of traditional Chinese medicine *Viola philippica*. BMC Genomics, 23, 540.

Correia S, Braga A, Martins J, Correia B, Pinto G, Canhoto J (2023) Effects of polyploidy on physiological performance of acclimatized *Solanum betaceum* Cav. plants under water

deficit. Forests, 14, 208.

Cui HL, Guo HH, Yang LX, Ma XX, Li T, Chen CX, Liang HY (2023) Leaf morphology and photosynthetic characteristics analysis of diploid and polyploid *Ulmus pumila*. Heilongjiang Agricultural Sciences, 30(3), 68–72. (in Chinese with English abstract) [崔华蕾, 郭欢欢, 杨丽晓, 马小欣, 李探, 陈彩霞, 梁海永 (2023) 二倍体及多倍体白榆叶片形态与光合特性分析. 黑龙江农业科学, 30(3), 68–72.]

Culley TM (2000) Inbreeding depression and floral type fitness differences in *Viola canadensis* (Violaceae), a species with chasmogamous and cleistogamous flowers. Canadian Journal of Botany, 78, 1420–1429.

Culley TM, Grubb TC Jr (2003) Genetic effects of habitat fragmentation in *Viola pubescens* (Violaceae), a perennial herb with chasmogamous and cleistogamous flowers. Molecular Ecology, 12, 2919–2930.

Gao R, Wang HB, Dong B, Yang XD, Chen SM, Jiang JF, Zhang ZH, Liu C, Zhao N, Chen FD (2016) Morphological, genome and gene expression changes in newly induced autopolyploid *Chrysanthemum lavandulifolium* (Fisch. ex Trautv.) Makino. International Journal of Molecular Sciences, 17, 1690.

Islam MM, Deepo DM, Nasif SO, Siddique AB, Hassan O, Siddique AB, Paul NC (2022) Cytogenetics and consequences of polyploidization on different biotic-abiotic stress tolerance and the potential mechanisms involved. Plants, 11, 2684.

Li JY (1995) Key to the Plants of Northeast China, 2nd edn, pp. 418–429. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李骥云 (1995) 东北植物检索表(第二版), 418–429页. 科学出版社, 北京.]

Li QX, An ZH, Zhao GF, Chen CL, Sun K, He CY (2025a) Interspecies transcriptomic comparisons reveal potential molecular genetic mechanisms underlying the evolutionary development of dimorphic flowers in *Viola*. Journal of Systematics and Evolution, 63, 892–909.

Li QX, Huo QD, Wang J, Zhao J, Sun K, He CY (2016) Expression of B-class MADS-box genes in response to variations in photoperiod is associated with chasmogamous and cleistogamous flower development in *Viola philippica*. BMC Plant Biology, 16, 151.

Li QX, Li KP, Zhang ZR, Li JG, Wang B, Zhang ZM, Zhu YY, Pan CC, Sun K, He CY (2022) Transcriptomic comparison sheds new light on regulatory networks for dimorphic flower development in response to photoperiod in *Viola prionantha*. BMC Plant Biology, 22, 336.

Li QX, Li YL, Li JG, Chen CL, Sun K (2024) Effects of photoperiods on the development of chasmogamous and cleistogamous flowers in *Viola monbeigii* and *V. dissecta*. Biodiversity Science, 32, 23484. (in Chinese with English abstract) [李巧峡, 李有龙, 李纪纲, 陈晨龙, 孙坤 (2024) 光周期调控维西堇菜与裂叶堇菜开放花和闭锁花的发育. 生物多样性, 32, 23484.]

Li QX, Zhu YY, Li YL, Chen CL, Li JG, Sun K, He CY (2025b) Expression variation of *Viola APETALA3* orthologous genes is correlated with chasmogamous and cleistogamous flower development. BMC Plant Biology, 25, 319.

Lord EM, Eckard KJ (1984) Incompatibility between the dimorphic flowers of *Collomia grandiflora*, a cleistogamous species. Science, 223, 695–696.

Luo Y, Hu JY, Li L, Luo YL, Wang PF, Song BH (2016) Genome-wide analysis of gene expression reveals gene regulatory networks that regulate chasmogamous and cleistogamous flowering in *Pseudostellaria heterophylla* (Caryophyllaceae). BMC Genomics, 17, 382.

Luque JMR, Sara Moreno EM, Kovalsky IE, Seijo JG, SolÍs Neffa VG (2022) Polyploidy, genome size variation and diversification in an autopolyploid complex: The case of *Turnera sidoides* (Passifloraceae, Turneroideae). Systematics and Biodiversity, 20, 1–18.

Song Y, Chen RC, Zhang HB, Wang C (2023) Comparative study on leaf characters between diploid and tetraploid in *Clivia miniata*. Horticulture & Seed, 43(3), 4–5, 16. (in Chinese with English abstract) [宋阳, 陈睿聪, 张宏斌, 王冲 (2023) 君子兰二倍体与四倍体叶片性状的比较研究. 园艺与种苗, 43(3), 4–5, 16.]

Sternberger AL, Ruhil AVS, Rosenthal DM, Ballard HE, Wyatt SE (2020) Environmental impact on the temporal production of chasmogamous and cleistogamous flowers in the mixed breeding system of *Viola pubescens*. PLoS ONE, 15, e0229726.

Sun K, Wang QR (1991) Notes on the Chinese Violaceae (II)—Cytological studies on some violets of China. Bulletin of Botanical Research, 11(1), 69–72. (in Chinese with English abstract) [孙坤, 王庆瑞 (1991) 中国堇菜科小志(二)——堇菜属植物细胞学的初步研究. 植物研究, 11(1), 69–72.]

Sun K, Wang QR (1996) Cytological studies on six species of *Viola* in Northwest China. Chinese Bulletin of Botany, 13(1), 46–47. (in Chinese) [孙坤, 王庆瑞 (1996) 西北地区6种堇菜属植物的细胞学研究. 植物学通报, 13(1), 46–47.]

Tao DH, Li XH, Wang LQ, Zhou JL, Chen Y, Huo WG (2009) Progresses on determination of cell chromosome ploidy level of plants. Life Science Research, 13, 453–458. (in Chinese with English abstract) [陶抵辉, 李小红, 王利群, 周杰良, 陈涌, 霍稳根 (2009) 植物染色体倍性鉴定方法研究进展. 生命科学研究, 13, 453–458.]

Varga S, Soulsbury CD (2020) Environmental stressors affect sex ratios in sexually dimorphic plant sexual systems. Plant Biology, 22, 890–898.

Wu ZY, Raven PH, Hong DY (2007) Flora of China, Vol. 13. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Yamagishi M, Jitsuyama Y, Hoshino Y (2023) Agronomic performance in tetraploid *Lilium leichtlinii*: Larger flowers and earlier flowering. Euphytica, 219, 126.

Ye TW, Li SF, Li YM, Xiao SX, Yuan DY (2024) Impact of polyploidization on genome evolution and phenotypic diversity in oil-tea *Camellia*. Industrial Crops and Products, 218, 118928.

Zhang DY (2004) Evolution of Plant Life History and Reproductive Ecology. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张大勇 (2004) 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京.]

Zhang JY, Wu F, Yan Q, John UP, Cao MS, Xu P, Zhang ZS, Ma TT, Zong XF, Li J, Liu RJ, Zhang YF, Zhao YF, Kanzana G, Lv YY, Nan ZB, Spangenberg G, Wang YR (2021) The genome of *Cleistogenes songorica* provides a blueprint for functional dissection of dimorphic flower differentiation and drought adaptability. Plant Biotechnology Journal, 19, 532–547.

Zhu MJ, Wang ZY, Yang YZ, Wang ZF, Mu WJ, Liu JQ (2023) Multi-omics reveal differentiation and maintenance of dimorphic flowers in an alpine plant on the Qinghai-Tibet Plateau. Molecular Ecology, 32, 1411–1424.

(责任编委: 高连明　责任编辑: 黄祥忠)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 26050, pages 1–8
doi: 10.17520/biods.2026050
cstr: 32101.14.biods.2026050

•研究报告•

道路干扰对偶蹄类动物的影响：以湖北大老岭国家级自然保护区为例

张梦[1], 曹荣军[2], 王功芳[2], 邹琼玖[2], 吴林庭[2], 付伟昌[1], 周友兵[1], 彭刚志[2*]

1. 三峡大学生物与制药学院, 湖北宜昌 443002; 2. 宜昌三峡大老岭自然保护区管理局, 湖北宜昌 443000

摘要: 道路网络日益密集, 在便利人们出行的同时, 也给野生动物的活动带来了影响, 但道路干扰对野生动物的道路影响域及其与物种特征的相关性尚不明确。湖北大老岭国家级自然保护区被省道S287贯穿, 其核心区被分割成两部分, 而道路作为线性基础设施, 对野生动物尤其是偶蹄类动物可能造成潜在的干扰。本研究于2020年1月至2025年7月在湖北大老岭国家级自然保护区省道S287两侧各3 km范围内布设红外相机。基于388台红外相机数据, 通过广义线性模型分析6种偶蹄类动物的道路影响域。结果表明, 6种偶蹄类动物的道路影响域均有2个, 且阈值呈现种间差异。毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)的近端影响域阈值为600 m, 远端影响域阈值为1,700 m; 小鹿(*Muntiacus reevesi*)的近端影响域阈值为1,300 m, 远端影响域阈值为1,700 m; 中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)、中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)、林麝(*Moschus berezovskii*)的近端影响域阈值均为1,400 m, 远端影响域阈值均为1,800 m; 野猪(*Sus scrofa*)的近端影响域阈值为900 m, 远端影响域阈值为1,300 m。采用相关分析探讨道路影响域与体重、昼行性指数的关联发现, 昼行性指数与两阈值均呈显著负相关(r_s = –0.893, P < 0.05; r_s = –0.939, P < 0.05), 即昼行性物种表现出更强的道路耐受性; 体重与道路影响域无显著相关。研究表明偶蹄类对道路的耐受能力不相同, 昼行性指数是反映物种道路耐受性的关键指标。研究结果可为保护区内既有道路的管理优化以及野生动物保护提供科学依据。

关键词: 道路干扰; 偶蹄类; 红外相机; 湖北大老岭国家级自然保护区

张梦, 曹荣军, 王功芳, 邹琼玖, 吴林庭, 付伟昌, 周友兵, 彭刚志 (2026) 道路干扰对偶蹄类动物的影响: 以湖北大老岭国家级自然保护区为例. 生物多样性, 34, 26050. doi: 10.17520/biods.2026050; cstr: 32101.14.biods.2026050.
Zhang M, Cao RJ, Wang GF, Zou QJ, Wu LT, Fu WC, Zhou YB, Peng GZ (2026) Impacts of road disturbance on Artiodactyla: A case study from Hubei Dalaoling National Nature Reserve, China. Biodiversity Science, 34, 26050. doi: 10.17520/biods.2026050; cstr: 32101.14.biods.2026050.

Impacts of road disturbance on Artiodactyla: A case study from Hubei Dalaoling National Nature Reserve, China

Meng Zhang[1], Rongjun Cao[2], Gongfang Wang[2], Qiongjiu Zou[2], Linting Wu[2], Weichang Fu[1], Youbing Zhou[1], Gangzhi Peng[2*]

1 *College of Biological & Pharmaceutical Sciences of China Three Gorges University, Yichang, Hubei 443002, China*
2 *Administration Bureau of Dalaoling Nature Reserve in Yichang Three Gorges, Yichang 443000, China*

ABSTRACT

Background & Aims: The expansion of road networks, while enhancing public mobility, exerts discernible impacts on wildlife behavior. However, the correlation between wildlife characteristics and the road effect zone remains poorly explored. The Hubei Dalaoling National Nature Reserve is traversed by Provincial Road S287, and the core area is divided into two parts. As linear infrastructures, roads potentially impose disturbances on wildlife, particularly artiodactyl species.
Methods: In this study, we used infrared cameras within a 3 km buffer on each side of Provincial Road S287 in the Hubei Dalaoling National Nature Reserve from January 2020 to July 2025. Based on data from 388 camera traps, we analyzed the road effect zones of six artiodactyl species using generalized linear models. Furthermore, correlation analysis was used to explore the associations of the road effect zone with body weight and the diurnal-nocturnal index.

收稿日期 Received: 2026-02-12; 接受日期 Accepted: 2026-04-21
基金项目: 国家自然科学基金(32571804) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32571804)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 349625645@qq.com

Results: All six artiodactyl species exhibited dual road effect zone thresholds, with interspecific variation. The tufted deer (*Elaphodus cephalophus*) had near- and far- road effect zone thresholds at 600 m and 1,700 m; the Chinese muntjac (*Muntiacus reevesi*) at 1,300 m and 1,700 m; the Chinese serow (*Capricornis milneedwardsii*), Chinese goral (*Naemorhedus griseus*), and forest musk deer (*Moschus berezovskii*) at 1,400 m and 1,800 m; and the wild boar (*Sus scrofa*) at 900 m and 1,300 m. The correlation analysis revealed that the diurnal-nocturnal index was negatively correlated with both zone thresholds (r_s = –0.893, P < 0.05; r_s = –0.939, P < 0.05), suggesting greater road tolerance in diurnal species; body weight showed no significant relationship with the road effect zone.
Conclusion: Road tolerance varies among artiodactyl species, and the diurnal-nocturnal index is a key indicator of this trait. These results offer scientific insights for the optimization of existing road management and wildlife protection within nature reserves.
Key words: road disturbance; Artiodactyla; camera trap; Hubei Dalaoling National Nature Reserve

道路作为现代社会出行与经济发展的基础设施, 其建设与运营虽然对人类活动至关重要, 却给生态系统带来明显的破碎化与干扰, 导致野生动物丧失栖息地, 并阻碍其基因交流, 路杀、化学污染也给野生动物带来了一系列的生存风险(Trombulak & Frissell, 2000; Laurance et al., 2014; Bartonička et al., 2018)。部分野生动物为了降低道路对自身活动的影响, 会产生空间回避反应(Frid & Dill, 2002; 连新明等, 2012)。也有部分野生动物会得益于道路带来的额外觅食机遇, 道路作为廊道提高其通行效率(Planillo et al., 2018; Dickie et al., 2021; Hill et al., 2021)。这种差异化反应可能进一步促进敏感物种远离道路, 从而扩展耐受物种的生态位(Yeaton & Cody, 1974)。

路域范围内动物、土壤和水等受到道路及其附属设施明显影响的范围被称为道路影响域(road effect zone) (Forman, 2000), 具有明显的种间差异(张溢等, 2024; 乔尚纯等, 2026)。野生动物在资源利用和捕食风险之间作出权衡(Thurber et al., 1994), 对道路表现出不同的响应(Kautz et al., 2021)。当前研究广泛关注两种预测道路干扰对种群影响的关键机制: 一是基于野生动物的生活史和繁殖率来预测, 生活史长、繁殖率低的物种在种群受到干扰后难以在较短时间内恢复原有规模, 因而受道路影响大(Gibbs & Shriver, 2002); 二是基于移动能力来预测, 通常将家域范围和移动速度作为衡量指标, 移动能力越强则与道路发生空间重叠的可能性越高, 越容易受到道路干扰(Carr & Fahrig, 2001; Gibbs & Shriver, 2002)。除此之外, 体重、食性和昼夜活动节律也是影响野生动物利用道路的重要因素(Barthelmess & Brooks, 2010; Rytwinski & Fahrig, 2011; Grilo et al., 2012)。

偶蹄类动物是陆地生态系统中的关键类群之一, 分布广泛。作为大型食肉动物的主要食物来源(Ripple & Beschta, 2012), 其种群数量波动直接影响捕食者的数量与规模。同时, 偶蹄类动物也可通过啃食、排泄等行为调控植物群落的更新与空间分布(Ramirez et al., 2021), 以独特的生态位维持生态系统结构与功能稳定。偶蹄类动物通常体型较大、活动范围广, 对大面积连续生境的需求高①, 且多数物种生性谨慎(Chanchani et al., 2010), 道路造成的生境分割可能对其迁徙、觅食、扩散等行为造成潜在影响(王云等, 2021)。但当前有关偶蹄类动物的研究多聚焦于单物种的栖息地利用(李佳华等, 2026), 以及共域物种的时间生态位分化等种间共存机制(张德怀等, 2025; 周铝等, 2026), 针对道路干扰下多种偶蹄类动物响应的研究仍然较为缺乏。

湖北大老岭国家级自然保护区(以下简称大老岭保护区)具有较为完整的森林生态系统, 是多种国家重点保护野生动物的天然栖息地。大老岭保护区被省道S287贯穿, 核心区被分割成两部分。省道S287连接多个地区, 其中约有25.26 km位于大老岭保护区内, 道路宽度约为8 m, 大部分路段已铺设沥青。在此背景下, 本研究基于红外相机技术, 选择大老岭保护区为研究地点, 持续监测道路干扰对偶蹄类活动的影响, 旨在分析6种偶蹄类动物的道路影响域, 并探究其道路影响域和性状特征之间的关系, 从而为保护区内既有道路的管理优化和偶蹄类动物保护提供科学依据。

① 刘正才 (2023) 卧龙国家级自然保护区珍稀偶蹄目动物栖息地适宜性与空间分布模式研究. 硕士学位论文, 西华师范大学, 四川南充.

1 研究方法

1.1 研究区域概况

大老岭保护区位于湖北省宜昌市夷陵区境内, 地理坐标为110°51′–111°00′ E, 30°53′–31°07′ N, 总面积14,225 ha, 其中核心区5,217 ha、缓冲区4,410 ha、实验区4,598 ha。该区域属亚热带湿润季风气候, 受秦岭、大巴山与武陵山等地形对季风的阻挡作用, 形成显著的垂直气候分异, 年均气温约为7.84℃, 四季分明, 降水充沛(邹明江等, 2026)。大老岭保护区内已记录高等植物2,469种, 包括珙桐(*Davidia involucrata*)、红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *chinensis*)等珍稀物种; 记录陆生脊椎动物418种, 包括林麝(*Moschus berezovskii*)、小灵猫(*Viverricula indica*)等国家重点保护野生动物(邹明江等, 2026)。

1.2 方法

1.2.1 红外相机布设及数据收集

红外相机目前已成为野生动物资源监测的主要方法之一, 与样线法相比, 其具有全天候工作、低干扰等优势, 在我国生物多样性调查中被广泛使用(肖治术, 2014)。本研究于2020年1月至2025年7月, 在大老岭保护区内设置1 km × 1 km网格, 依据地形、植被特征选择合适的位点在省道S287两侧共布设597台红外相机。所有相机统一安装在距地面80–120 cm的树干上, 确保拍摄视野开阔、无遮挡。拍摄参数设置为"3张连拍 + 10 s视频"模式, 照片分辨率6,480 × 4,860, 视频分辨率为1,920 × 1,080 (1080 p), 触发灵敏度设为"中" (邹明江等, 2026)。安装完成后, 记录相机编号及相机经纬度坐标。每季度更换红外相机的电池与存储卡, 并将因设备故障或拍摄效果不佳的监测位点及时迁移至生境条件相似的新位点。

相机数据回收后, 基于R软件(版本4.3.0)中的fileSnapshot函数提取拍摄文件的基础信息, 包括照片与视频的拍摄时间等。为排除同一动物个体因反复触发相机导致的数据重复, 将同一相机30 min内连续拍到的同一物种作为一次独立有效事件, 该时段中所记录的最大个体数被认定为该物种在该次观测中的实际个体数(O'Brien et al., 2003)。为确保数据的有效性和可比性, 利用R软件(版本4.3.0)的sf包筛选出位于保护区内的红外相机, 同时计算各红外相机到省道S287的最短距离。根据相机开始与结束的日期计算相机工作时长, 筛选出工作时长大于90 d的红外相机, 最终纳入分析的有效设备388台, 分布于321个位点(图1, 附录1)。

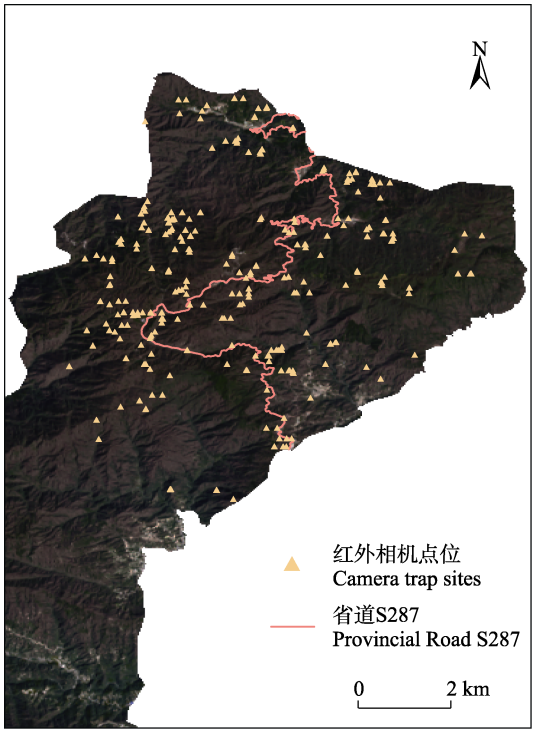


图1 湖北大老岭国家级自然保护区研究区域内相机监测布设点位

Fig. 1 Location of camera trap sites in the study area of Hubei Dalaoling National Nature Reserve

1.2.2 数据分析

计算各物种的相对多度指数(relative abundance index, RAI), 将其作为衡量物种数量的相对指标(陈立军等, 2019), 其计算公式如下:

$$RAI = \frac{\sum_{i=1} N_i}{\sum_{i=1} Trapday_i} \times 100 \quad (1)$$

式中, $Trapday_i$为相机位点i的有效工作天数, N_i为相机位点i拍摄的物种的独立有效照片数。

大老岭保护区共分布有6种偶蹄类动物, 分别为野猪(*Sus scrofa*)、小麂(*Muntiacus reevesi*)、毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)、中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)、林麝。利用广义线性模型(generalized linear model, GLM)分析各物种受道路干扰的道路影响域。鉴于相机数据含大量零值且RAI值为连续正值, 采用Tweedie分布处理零膨胀, 进行无拐点、单拐点以及

双拐点的模型建立。单拐点以100 m为间隔递增在100–2,900 m范围内搜寻拐点。双拐点采用网格搜索, 外循环以100 m为步长移动第一拐点(100–2,800 m), 内循环在第一拐点基础上以100 m为间隔移动第二拐点, 遍历所有组合后选取赤池信息量准则(Akaike information criterion, AIC)最小值对应的拐点。3类模型比较后, 选取AIC值最低的模型作为最优模型。

为进一步探讨物种行为、生态性状与其对道路干扰响应之间的关系, 本研究选取体重、家域范围、繁殖数(窝仔数 × 年产胎数)和昼行性指数为指标(附录2)。6种偶蹄类动物的体重数据参考《中国兽类野外手册》(Smith和解焱, 2009), 昼行性指数参考大老岭保护区已有研究[①], 将固定时段(6:00–18:00)作为昼间, 计算公式为:

$$I = \frac{D_i}{S_i} \quad (2)$$

式中, D_i代表物种i在6:00–18:00出现的独立有效照片数, S_i表示所有时段拍摄到的独立有效照片总数。

尽管物种的家域范围是表征其移动能力的重要行为指标, 但由于在不同研究中使用方法差异较大, 且毛冠鹿、中华鬣羚缺乏可靠数据, 本研究未将其纳入分析。此外, 除了野猪每胎窝仔数可达到4–8只, 其余偶蹄类动物每胎窝仔数均只有1–2只, 且均为1年1胎, 考虑到偶蹄类动物繁殖数种间差异小, 故未将繁殖数纳入分析。由于物种数量较少且性状数据呈非正态分布, 本研究应用Spearman相关分析检验各性状与道路影响域阈值的关联性。

2 结果

2.1 红外相机监测结果

研究期间放置红外相机数量分别为11、80、83、95、119台, 相机工作日为69,091 d, 收集独立有效事件29,724件。经过本研究调查, 大老岭保护区6种偶蹄类动物中小鹿的RAI值最高(22.500), 其次是野猪(5.648), 而林麝RAI值最低(2.379) (表1)。

2.2 道路影响域

GLM模型(图2)显示, 各偶蹄类物种对道路的响应呈现出明显的物种特异性阈值和波动幅度(附录3)。6种偶蹄类动物均呈现三段式响应模式: 回避区, 指0 m至近端影响域阈值范围内, 具体表现为RAI值随距离增加维持低水平或轻微波动; 过渡区, 指近端影响域阈值至远端影响域阈值范围内, 具体表现为各物种的RAI值随距离呈现差异化波动; 稳定区, 指远端影响域阈值至3,000 m范围内, 具体表现为各物种的RAI值随距离增加趋于平稳或下降。

两种牛科动物中, 中华鬣羚、中华斑羚的阈值均为1,400 m和1,800 m, 两个物种RAI值在0–1,400 m内上升趋势显著, 但在1,400–1,800 m范围内, 中华鬣羚下降幅度较中华斑羚大。

林麝作为保护区内唯一的麝科动物, 两个阈值为1,400 m和1,800 m, 在0–1,400 m范围内, RAI值上升趋势显著, 但在1,400 m处又发生急速转折, 在1,400–1,800 m范围内下降明显, 但超过1,800 m后, RAI值几乎不随距离发生变化。

两种鹿科动物中, 毛冠鹿的两个阈值为600 m

表1 湖北大老岭国家级自然保护区6种偶蹄类动物红外相机记录(2020年1月至2025年7月)

Table 1 Camera trap detection records of six artiodactyl species in Hubei Dalaoling National Nature Reserve (2020.01–2025.07)

物种 Species	独立有效事件总数 Total no. of valid independent events	拍摄到的位点数 No. of detected sites	位点比例 Site proportion (%)	相对多度指数 Relative abundance index (RAI)
野猪 *Sus scrofa*	3,201	262	81.619	5.648
毛冠鹿 *Elaphodus cephalophus*	2,140	191	59.501	5.396
小鹿 *Muntiacus reevesi*	12,015	249	77.570	22.500
中华鬣羚 *Capricornis milneedwardsii*	1,322	194	60.436	3.129
中华斑羚 *Naemorhedus griseus*	927	152	47.352	2.727
林麝 *Moschus berezovskii*	829	161	50.155	2.379

① 邹明江 (2025) 湖北大老岭国家级自然保护区兽类多样性及活动节律研究. 硕士学位论文, 三峡大学, 湖北宜昌.

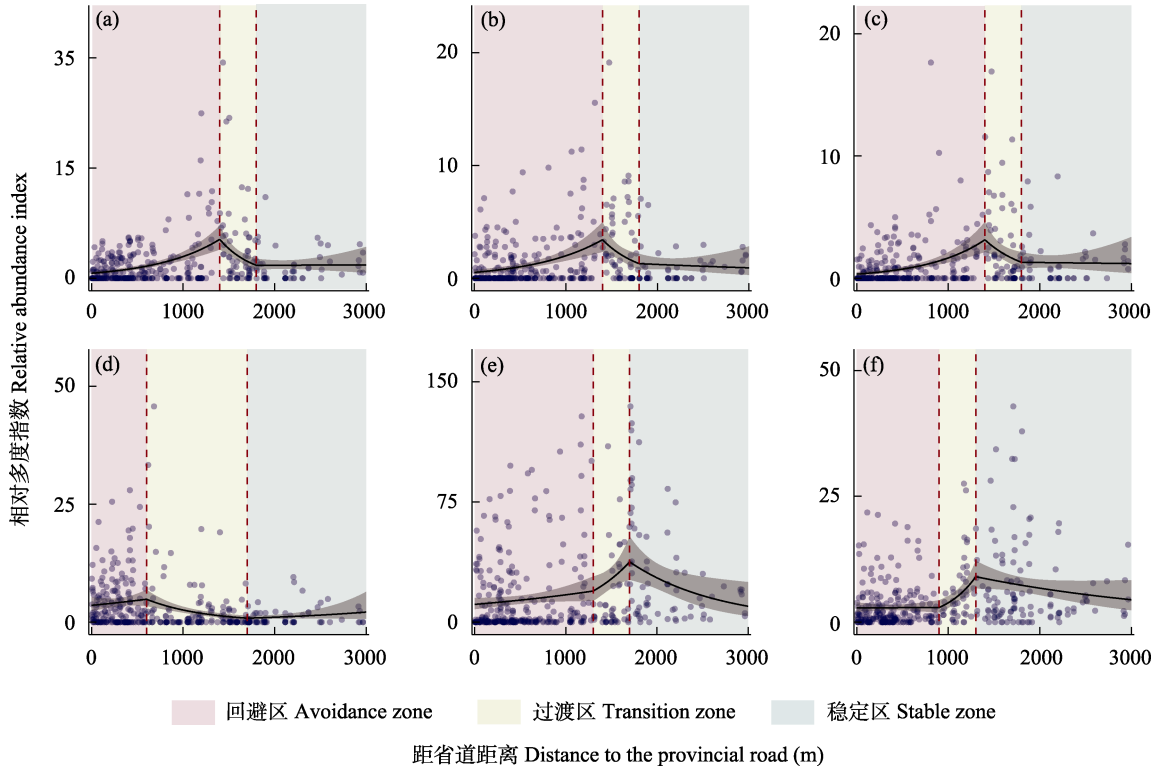


图2　基于双拐点分段广义线性模型(GLM)的湖北大老岭国家级自然保护区6种偶蹄类动物相对多度(RAI)随道路距离的变化。图中阴影表示95%置信区间, 红色虚线为拐点位置。(a)中华鬣羚; (b)中华斑羚; (c)林麝; (d)毛冠鹿; (e)小鹿; (f)野猪。
Fig. 2　Changes in the relative abundance index (RAI) of six artiodactyl species with distance from roads in Hubei Dalaoling National Nature Reserve, based on two-breakpoint generalized linear model (GML). The shaded areas represent the 95% confidence intervals, and the red dashed lines indicate the locations of the breakpoints. (a) *Capricornis milneedwardsii*; (b) *Naemorhedus griseus*; (c) *Moschus berezovskii*; (d) *Elaphodus cephalophus*; (e) *Muntiacus reevesi*; (f) *Sus scrofa*.

和1,700 m, 在0–600 m范围内, RAI值呈现上升趋势, 600–1,700 m转变为显著下降, 在1,700–3,000 m呈现出较弱的回升趋势。而小鹿的阈值为1,300 m和1,700 m, 在0–1,300 m范围内呈现上升趋势, 1,300–1,700 m斜率增加, 增长趋势更加明显, 1,700–3,000 m斜率由正值转负值, 下降趋势明显, 是6个物种中下降幅度最大的物种。

野猪在0–900 m范围内较为平缓, RAI值几乎不随距离发生变化, 900–1,300 m显著上升, 但在1,300–3,000 m转为下降趋势。

2.3　道路影响域与特征性状的关系

Spearman相关分析结果显示(图3), 昼行性指数与近端影响域阈值(r_s = –0.893, P < 0.05)和远端影响域阈值(r_s = –0.939, P < 0.05)均呈显著负相关, 体重与两影响域阈值均不相关(r_s = –0.152, P = 0.774; r_s = –0.309, P = 0.552)。表明昼间活动越强的物种, 其近端影响域阈值和远端影响域阈值越小。活动节律是反映偶蹄类动物道路影响域的重要指标。

3　讨论

大老岭保护区地处三峡库首, 其独特的区位条件使其成为重要的天然生态屏障与生物多样性热点区域(沈泽昊等, 2000)。本研究初步探明了6种偶蹄类动物的道路影响域, 并探讨了体重与昼行性指数对道路干扰响应的调控机制。

牛科的两个物种, 中华鬣羚和中华斑羚在靠近道路区域的RAI值较低, 暗示这两个物种可能对道路较为敏感, 不直接利用道路。在到达远端影响域阈值后, 中华鬣羚表现为轻微上升趋势, 而中华斑羚仍然保持下降的趋势, 可能是因为在该距离范围内, 中华鬣羚能够更好地适应陡峭岩壁和崎岖地形(Smith和解焱, 2009)。

林麝在靠近道路区域时RAI值最低, 这表明道路对其有明显的筛选作用, 符合林麝生性胆小特征, 或可能是该物种在大老岭保护区数量较少。

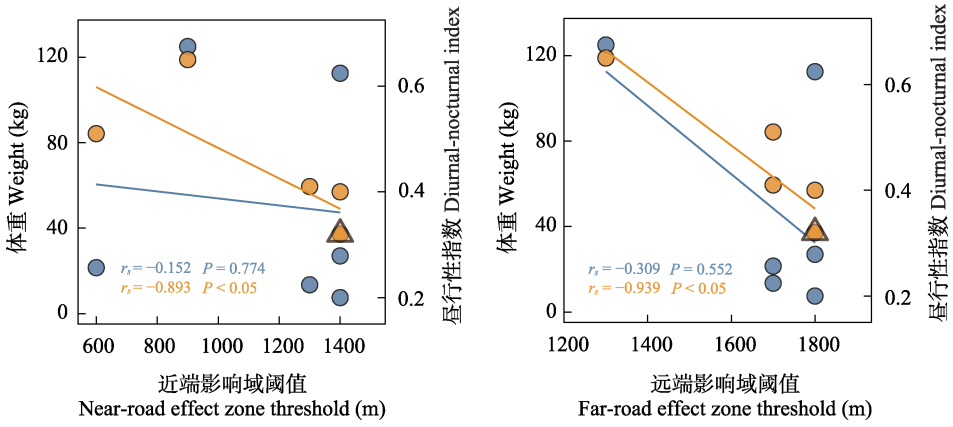


图3　物种特征与道路影响域的Spearman相关性分析。其中，蓝色圆点为体重数据，黄色圆点为昼行性指数数据；蓝色线条为体重与道路影响域的相关性分析，黄色线条为昼行性指数与道路影响域的相关性分析；中华鬣羚的昼行性指数用三角形表示(与林麝的昼行性指数相同，均为0.32)。

Fig. 3　Spearman correlation analysis between species traits and road effect zones. Blue circles represent body weight data, and yellow circles represent diurnal-nocturnal index data. The blue line represents the correlation analysis between body weight and the road effect zone, while the yellow line represents the correlation analysis between the diurnal-nocturnal index and the road effect zone. The diurnal-nocturnal index of *Capricornis milneedwardsii* is represented by a triangle (identical to that of *Moschus berezovskii*, both being 0.32).

两种鹿科动物对道路干扰的响应具有差异。小鹿的RAI值曲线远高于其他5种偶蹄类动物，且该物种在临近道路区域也保持较高的RAI值，暗示其在大老岭保护区可能占据优势生态位。小鹿陡峭的单峰曲线可能源于竞争释放效应。在近道路区域，因林麝等敏感种回避可能形成了资源缺口，小鹿作为广适种可能迅速占据。但在中远距离段，可能因牛科动物和猪科动物的竞争导致其RAI值急剧下降，但仍处于优势地位。而毛冠鹿呈现近路峰值型响应模式，在靠近道路区域有较高的RAI值，随后RAI值发生短暂的上升至峰值后就转为下降，这表明毛冠鹿可能强烈偏好道路边缘生境，但超过600 m后利用强度随距离增加迅速衰减，可能是因为其竞争力较弱。

野猪是杂食性广适种，其响应曲线体现出对道路干扰的不回避的模式。野猪RAI值0–900 m范围内近乎平坦，暗示其对道路干扰的初期耐受或行为适应，随后的陡然上升可能说明了野猪在中距离资源具有最优的觅食策略，而1,300 m后转为下降趋势则可能是多物种竞争下的结果。

综合6种偶蹄类动物的响应模式，可以将其分为3种策略: (1)竞争型。小鹿在大老岭保护区占据道路附近资源，形成单峰优势，但其活动仍然可能受到其他物种的影响; (2)机会型。毛冠鹿和野猪昼间活动较为频繁，可能对道路具有一定耐受能力; (3)敏感型。中华鬣羚、中华斑羚及林麝在道路附近几乎不活动，暗示其对道路干扰敏感。中华鬣羚的RAI值(3.129)高于同域分布的中华斑羚(2.727)，尽管二者同属牛科且食性相似，但中华鬣羚较大的体型(Smith和解焱，2009)可能使其在资源竞争中占据优势地位(Ramesh et al., 2015)。

在回避区，虽然道路干扰强烈但是物种间竞争较弱，能忍受道路干扰的物种可以占据较高生态位。在过渡区，道路干扰降低但是物种之间竞争加剧，不同物种根据其特性可能产生了生态位分化，从而导致曲线波动。在稳定区，道路干扰继续下降甚至消失，生境因子可能成为物种分布的主要驱动因素。多数物种RAI值趋于平缓或轻微下降，但小鹿与野猪出现较为明显的下降趋势。这一现象可能是由于邻近农田边界，野猪与小鹿频繁进入农田觅食，导致人类驱赶，进而降低其RAI值(Colino-Rabanal et al., 2012)。

本研究未发现体重与道路影响域阈值之间的显著相关性，与前人的结论并不一致(Gibbs & Shriver, 2002; Barthelmess & Brooks, 2010)。这种差异首先可能来源于本研究涉及物种数较少; 其次，本研究中的偶蹄类动物的体重差异较大，野猪和中华鬣羚的体重均值远高于另外4个物种，可能掩盖

了潜在趋势。但本研究的不显著结果并非否定形态特征对道路干扰的影响, 而是说明道路耐受性可能是由多种性状共同决定的。尽管, 道路影响域阈值与体重无显著相关, 但与昼行性指数呈负相关。这可能是因为野生动物活动节律与道路干扰(车流量及人为活动)节律的错配。道路干扰具有显著的时间异质性, 会对不同时段活动的物种施加差异化压力(Brett et al., 2025)。对于昼行性偶蹄类动物, 活动高峰和道路干扰高峰在时间上发生重叠。昼间活动频繁的动物可能因为长期暴露于干扰环境中, 形成行为适应性, 缩短了回避距离, 以便更好利用道路附近资源。相反, 夜行性动物的活动和道路干扰错峰, 但夜晚车辆的灯光仍然可以对其感官系统造成影响, 增加其被捕食风险(Longcore & Rich, 2004; Onu, 2025)。

综上, 道路干扰对偶蹄类动物的道路影响域存在种间差异, 这种差异主要与物种的昼夜活动节律相关。这提示道路可以从空间层面进行管控。首先, 基于6种偶蹄类动物的影响阈值差异, 在不同距离路段建设天桥廊道, 并配套引导围栏, 削弱道路破碎化和路杀的负面影响, 方便偶蹄类动物安全穿越道路。其次, 鉴于偶蹄类动物多为植食性且有对栖息地连通性的需求, 重点保护道路两侧影响域阈值(0–1,800 m)内的原生植被与栖息地完整性, 避免在该区域内开展道路扩建、植被破坏等人类活动, 维持栖息地连通性与食物资源稳定性, 路边补植本土乔木灌木, 为偶蹄类动物提供遮蔽场所和食物。

致谢: 感谢宜昌三峡大老岭自然保护区管理局的大力支持以及全体工作人员的帮助。

ORCID

张梦 https://orcid.org/0009-0002-2171-3803

参考文献

Barthelmess EL, Brooks MS (2010) The influence of body-size and diet on road-kill trends in mammals. Biodiversity and Conservation, 19, 1611–1629.

Bartonička T, Andrášik R, Duľa M, Sedoník J, Bíl M (2018) Identification of local factors causing clustering of animal-vehicle collisions. The Journal of Wildlife Management, 82, 940–947.

Brett CK, Mehner AR, Young JH Jr, Lehnen SE, Kline RJ (2025) Spatiotemporal responses to a rural highway by four mammal species. Frontiers in Ecology and Evolution, 13, 1566882.

Carr LW, Fahrig L (2001) Effect of road traffic on two amphibian species of differing vagility. Conservation Biology, 15, 1071–1078.

Chanchani P, Rawat GS, Goyal SP (2010) Unveiling a wildlife haven: Status and distribution of four Trans-Himalayan ungulates in Sikkim, India. Oryx, 44, 366–375.

Chen LJ, Xiao WH, Xiao ZS (2019) Limitations of relative abundance indices calculated from camera-trapping data. Biodiversity Science, 27, 243–248. (in Chinese with English abstract) [陈立军, 肖文宏, 肖治术 (2019) 物种相对多度指数在红外相机数据分析中的应用及局限. 生物多样性, 27, 243–248.]

Colino-Rabanal VJ, Bosch J, Muñoz MJ, Peris SJ (2012) Influence of new irrigated croplands on wild boar (*Sus scrofa*) road kills in NW Spain. Animal Biodiversity and Conservation, 35, 247–252.

Dickie M, McNay SR, Sutherland GD, Cody M, Avgar T (2021) Corridors or risk? Movement along, and use of, linear features varies predictably among large mammal predator and prey species. Journal of Animal Ecology, 89, 623–634.

Forman RTT (2000) Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States. Conservation Biology, 14, 31–35.

Frid A, Dill L (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. Conservation Ecology, 6(1),11.

Gibbs JP, Shriver WG (2002) Estimating the effects of road mortality on turtle populations. Conservation Biology, 16, 1647–1652.

Grilo C, Sousa J, Ascensão F, Matos H, Leitão I, Pinheiro P, Costa M, Bernardo J, Reto D, Lourenço R, Santos-Reis M, Revilla E (2012) Individual spatial responses towards roads: Implications for mortality risk. PLoS ONE, 7, e43811.

Hill JE, DeVault TL, Belant JL (2021) A review of ecological factors promoting road use by mammals. Mammal Review, 51, 214–227.

Kautz TM, Fowler NL, Petroelje TR, Beyer DE, Svoboda NJ, Belant JL (2021) Large carnivore response to human road use suggests a landscape of coexistence. Global Ecology and Conservation, 30, e01772.

Laurance WF, Clements GR, Sloan S, O'Connell CS, Mueller ND, Goosem M, Venter O, Edwards DP, Phalan B, Balmford A, Van Der Ree R, Arrea IB (2014) A global strategy for road building. Nature, 513, 229–232.

Li JH, Zhang YL, Hu YL, Zhu CH, Song S, Bao XK (2026) Alysis of suitable habitat for forest musk deer (*Moschus berezovskii*) in the Liupan Mountain region. Chinese Journal of Ecology, 45, 1300–1307. (in Chinese with English abstract) [李佳华, 张亚莉, 胡玉龙, 朱朝晖, 宋森, 包新康 (2026) 六盘山地区林麝适宜栖息地分析. 动物学杂志, 45, 1300–1307.]

Lian XM, Li XX, Xu T (2012) Avoidance distances of four ungulates from roads in Kekexili and related protection suggestions. Chinese Journal of Ecology, 31, 81–86. (in

Chinese with English abstract) [连新明, 李晓晓, 徐图 (2012) 可可西里四种有蹄类动物对道路的回避距离及保护建议. 生态学杂志, 31, 81–86.]

Longcore T, Rich C (2004) Ecological light pollution. Frontiers in Ecology and the Environment, 2, 191–198.

O'Brien TG, Kinnaird MF, Wibisono HT (2003) Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. Animal Conservation, 6, 131–139.

Onu B (2025) Impact of artificial night lights on nocturnal animals. Greener Journal of Ecology and Ecosolution, 6, 8–14.

Planillo A, Mata C, Manica A, Malo JE (2018) Carnivore abundance near motorways related to prey and roadkills. The Journal of Wildlife Management, 82, 319–327.

Qiao SC, Zhai PH, Qi JZ, Liu BZ, Liang XK, Hao J, Jing HY, Li RP, Jiang GS (2026) Effects of roads on spatiotemporal distribution of red foxes (*Vulpes vulpes*) and leopard cats (*Prionailurus bengalensis*) in Shanxi Tieqiaoshan Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 46, 1114–1125. (in Chinese with English abstract) [乔尚纯, 翟鹏辉, 齐进哲, 刘保庄, 梁轩恺, 郝珏, 景慧玉, 李瑞平, 姜广顺 (2026) 道路对山西铁桥山保护区赤狐和豹猫时空分布的影响. 生态学报, 46, 1114–1125.]

Ramesh T, Kalle R, Sankar K, Qureshi Q (2015) Role of body size in activity budgets of mammals in the Western Ghats of India. Journal of Tropical Ecology, 31, 315–323.

Ramirez JI, Jansen PA, den Ouden J, Moktan L, Herdoiza N, Poorter L (2021) Above- and below-ground cascading effects of wild ungulates in temperate forests. Ecosystems, 24, 153–167.

Ripple WJ, Beschta RL (2012) Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. Biological Conservation, 145, 205–213.

Rytwinski T, Fahrig L (2011) Reproductive rate and body size predict road impacts on mammal abundance. Ecological Applications, 21, 589–600.

Shen ZH, Zhang XS, Jin YX (2000) Spatial pattern analysis and topographical interpretation of species diversity in the forests of Dalaoling in the region of the Three Gorges. Acta Botanica Sinica, 42, 620–627. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 张新时, 金义兴 (2000) 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释. 植物学报, 42, 620–627.]

Smith AT, Xie Y (2009) A Guide to the Mammals of China. Hunan Education Press, Changsha. (in Chinese) [Smith AT, 解焱 (2009) 中国兽类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]

Thurber JM, Peterson RO, Drummer TD, Thomasma SA (1994) Gray wolf response to refuge boundaries and roads in Alaska. Wildlife Society Bulletin (1973–2006), 22, 61–68.

Trombulak SC, Frissell CA (2000) Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. Conservation Biology, 14, 18–30.

Wang Y, Guan L, Du LX, Qu JP, Wang MY, Han YS, Yang YG, Zhou HP, Kong YP (2021) Overlapping barrier and avoidance effects of the Qinghai-Tibet highway and railway on four typical ungulates on the Tibetan Plateau. Chinese Journal of Ecology, 40, 1091–1097. (in Chinese with English abstract) [王云, 关磊, 杜丽侠, 曲家鹏, 王明月, 韩用顺, 杨艳刚, 周红萍, 孔亚平 (2021) 青藏公路和铁路对青藏高原四种典型有蹄类动物的叠加阻隔和回避影响. 生态学杂志, 40, 1091–1097.]

Xiao ZS (2014) An introduction to wildlife camera trapping monitoring from Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio). Biodiversity Science, 22, 808–809. (in Chinese) [肖治术 (2014) 我国森林动态监测样地的野生动物红外相机监测. 生物多样性, 22, 808–809.]

Yeaton RI, Cody ML (1974) Competitive release in island song sparrow populations. Theoretical Population Biology, 5, 42–58.

Zhang DH, Li J, Zhang X, Zhao JX, Yi DY, Yu SY, Wu RH (2025) Temporal niche partitioning of sympatric ungulate species in the Yunmengshan Nature Reserve, Beijing. Environmental Ecology, 7, 90–94. (in Chinese with English abstract) [张德怀, 李建, 张鑫, 赵建喜, 伊德英, 于思玉, 乌日涵 (2025) 北京市云蒙山自然保护区有蹄类动物时间生态位分化. 环境生态学, 7, 90–94.]

Zhang Y, Zhang Y, Xue YD, Cheng MH, Li J, Yu HL, Jiang J, Nie XQ, Li DQ (2024) Study on spatiotemporal dynamics of wildlife adaptation to roads in Shennongjia National Park. Research of Environmental Sciences, 37, 2237–2246. (in Chinese with English abstract) [张溢, 张宇, 薛亚东, 程铭昊, 李劲, 余辉亮, 蒋军, 聂秀青, 李迪强 (2024) 神农架国家公园野生动物对道路的时空适应动态研究. 环境科学研究, 37, 2237–2246.]

Zhou L, Yao SM, Zhao ZH, Guo H, Tian C (2026) Spatiotemporal coexistence patterns of *Capreolus pygargus* and *Sus scrofa* in Pangquangou National Nature Reserve. Biodiversity Science, 34, 25327. (in Chinese with English abstract) [周铝, 姚世贸, 赵战合, 郭画, 田成 (2026) 庞泉沟国家级自然保护区狍和野猪时空共存格局. 生物多样性, 34, 25327.]

Zou MJ, Qian Q, Tian YY, Deng CH, Gao BW, Zhu K, Liu YP, Zhou YB, Peng GZ (2026) Temporal niche differentiation of sympatric mesocarnivores in Hubei Dalaoling National Nature Reserve. Acta Theriologica Sinica, 46, 483–495. (in Chinese with English abstract) [邹明江, 钱前, 田瑶瑶, 邓春韩, 高本旺, 朱凯, 刘益平, 周友兵, 彭刚志 (2026) 湖北大老岭同域中型食肉类动物的时间生态位分化. 兽类学报, 46, 483–495.]

(责任编委: 蒋志刚　实习责任编辑: 葛兴芳)

附录 Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026050

张梦, 曹荣军, 王功芳, 邹琼玖, 吴林庭, 付伟昌, 周友兵, 彭刚志 (2026) 道路干扰对偶蹄类动物的影响: 以湖北大老岭国家级自然保护区为例. 生物多样性, 34, 26050. doi: 10.17520/biods.2026050; cstr: 32101.14.biods.2026050.

附录 1　湖北大老岭国家级自然保护区 388 台红外相机数据

Appendix 1　388 camera trap sites in Hubei Dalaoling National Nature Reserve

序号 Number	相机名 Camera_id	纬度 Latitude	经度 Longitude	距 S287 距离 distance_to_S287_m	开始录制日期 first_date	结束录制日期 last_date
1	HBNR016X-DLL304-20210317	31.09	110.95	212.9	2021/3/17	2021/8/31
2	HBNR016X-DLL305-20210317	31.10	110.96	163.2	2021/3/17	2021/8/31
3	HBNR016X-DLL309-20210325	31.11	110.95	66.2	2021/3/25	2021/8/31
4	HBNR016X-DLL005-20210422	31.09	110.99	2604.5	2021/4/22	2021/8/31
5	HBNR016X-DLL011-20210421	31.09	110.95	39.7	2021/4/21	2021/8/31
6	HBNR016X-DLL021-20210420	31.08	110.94	584.0	2021/4/20	2021/8/31
7	HBNR016X-DLL301-20210316	31.09	110.96	94.7	2021/3/16	2021/8/31
8	HBNR016X-DLL302-20210316	31.09	110.97	630.4	2021/3/15	2021/9/1
9	HBNR016X-DLL303-20210317	31.09	110.95	163.6	2021/3/17	2021/8/31
10	HBNR016X-DLL306-20210317	31.10	110.96	375.3	2021/3/17	2021/9/2
11	HBNR016X-DLL102-20201223	31.09	110.93	1843.5	2020/12/23	2021/9/9
12	HBNR016X-DLL103-20201223	31.09	110.93	1538.3	2020/12/23	2021/9/2
13	HBNR016X-DLL105-20210429	31.08	110.98	2115.6	2021/4/29	2021/9/2
14	HBNR016X-DLL106-20210429	31.08	110.97	1643.0	2021/4/29	2021/8/6
15	HBNR016X-DLL107-20210105	31.06	110.96	1435.4	2021/1/5	2021/4/6
16	HBNR016X-DLL001-20210421	31.11	110.95	273.2	2021/4/19	2021/8/7
17	HBNR016X-DLL026-20210602	31.07	110.93	138.6	2021/6/2	2021/9/2
18	HBNR016X-DLL104-20210429	31.08	110.99	2931.2	2021/4/29	2021/9/2

19	HBNR016X-DLL310-20210325	31.12	110.93	1642.6	2021/3/24	2021/9/7
20	HBNR016X-DLL311-20210325	31.11	110.93	1057.4	2021/3/25	2021/9/8
21	HBNR016X-DLL312-20210419	31.11	110.92	2172.8	2021/4/19	2021/9/8
22	HBNR016X-DLL313-20210330	31.12	110.94	799.4	2021/3/30	2021/9/8
23	HBNR016X-DLL314-20210330	31.12	110.94	820.0	2021/3/30	2021/9/8
24	HBNR016X-DLL315-20210421	31.08	110.95	143.4	2021/4/21	2021/9/2
25	HBNR016X-DLL317-20210422	31.11	110.94	568.9	2021/4/20	2021/9/6
26	HBNR016X-DLL318-20210422	31.11	110.94	410.0	2021/4/22	2021/9/8
27	HBNR016X-DLL319-20210601	31.11	110.93	893.5	2021/6/1	2021/9/9
28	HBNR016X-DLL107-20210429	31.06	110.96	1435.4	2021/4/29	2021/8/31
29	HBNR016X-DLL108-20210422	31.06	110.94	251.8	2021/4/22	2021/9/1
30	HBNR016X-DLL109-20210422	31.06	110.94	6.6	2021/4/22	2021/9/1
31	HBNR016X-DLL116-20210413	31.09	110.91	1683.3	2021/4/13	2021/9/2
32	HBNR016X-DLL118-20210413	31.08	110.93	309.9	2021/4/13	2021/9/1
33	HBNR016X-DLL119-20210413	31.06	110.95	418.1	2021/4/13	2021/9/2
34	HBNR016X-DLL120-20210413	31.06	110.95	225.1	2021/4/14	2021/9/3
35	HBNR016X-DLL121-20210415	31.06	110.92	544.4	2021/4/15	2021/9/8
36	HBNR016X-DLL122-20210415	31.05	110.92	1402.5	2021/4/15	2021/9/8
37	HBNR016X-DLL123-20210415	31.05	110.92	1198.8	2021/4/15	2021/9/8
38	HBNR016X-DLL124-20210415	31.07	110.94	587.9	2021/4/15	2021/9/2
39	HBNR016X-DLL125-20210415	31.07	110.94	702.4	2021/4/15	2021/9/2
40	HBNR016X-DLL126-20210415	31.06	110.93	2.2	2021/4/15	2021/9/2
41	HBNR016X-DLL127-20210427	31.09	110.93	1206.5	2021/4/27	2021/9/1
42	HBNR016X-DLL201-20210413	31.05	110.95	248.5	2021/4/13	2021/9/8
43	HBNR016X-DLL202-20210413	31.05	110.95	31.7	2021/3/14	2021/8/2

44	HBNR016X-DLL205-20210415	31.05	110.96	716.7	2021/4/15	2021/8/31
45	HBNR016X-DLL206-20210416	31.06	110.96	1074.7	2021/4/16	2021/9/1
46	HBNR016X-DLL207-20210421	31.06	110.97	2195.1	2021/4/21	2021/8/6
47	HBNR016X-DLL128-20210601	31.08	110.91	1689.2	2021/6/1	2021/10/26
48	HBNR016X-DLL009-20191029	31.09	110.92	2271.5	2019/3/17	2020/4/21
49	HBNR016X-DLL011-20191212	31.09	110.92	2209.8	2020/1/1	2020/4/21
50	HBNR016X-DLL012-20191029	31.07	110.92	428.8	2020/1/1	2020/4/21
51	HBNR016X-WZY001-20240126	31.06	110.95	404.4	2024/1/26	2024/5/14
52	HBNR016X-WZY003-20240126	31.06	110.93	11.2	2024/1/26	2024/5/14
53	HBNR016X-WZY004-20240128	31.07	110.93	52.0	2023/1/28	2024/5/14
54	HBNR016X-WZY005-20240126	31.07	110.93	52.0	2024/1/26	2024/5/16
55	HBNR016X-WZY006-20240127	31.06	110.94	283.1	2024/1/27	2024/5/13
56	HBNR016X-WZY007-20240126	31.07	110.94	594.7	2024/1/26	2024/5/16
57	HBNR016X-WZY009-20240126	31.08	110.97	1723.0	2024/1/26	2024/5/16
58	HBNR016X-WZY011-20240126	31.07	110.98	2213.3	2024/1/26	2024/5/15
59	HBNR016X-WZY012-20240127	31.08	110.95	449.1	2024/1/27	2024/5/15
60	HBNR016X-WZY015-20240127	31.09	110.97	936.7	2024/1/27	2024/4/28
61	HBNR016X-WZY016-20240127	31.10	110.97	817.1	2024/1/27	2024/5/14
62	HBNR016X-WZY017-20240127	31.10	110.96	358.8	2024/1/27	2024/5/14
63	HBNR016X-D4G002-20231101	31.10	110.97	878.0	2023/11/1	2024/3/29
64	HBNR016X-D4G007-20231227	31.10	110.97	947.8	2023/12/27	2024/5/15
65	HBNR016X-D4G038-20231117	31.08	110.97	1176.1	2023/11/17	2024/3/8
66	HBNR016X-DLL001-20230803	31.11	110.95	387.3	2023/8/3	2023/12/7
67	HBNR016X-DLL001-20231207	31.11	110.95	387.4	2023/12/7	2024/5/21
68	HBNR016X-DLL002-20230801	31.09	110.95	28.6	2023/8/1	2023/12/5

69	HBNR016X-DLL002-20231205	31.09	110.95	50.5	2023/12/5	2024/5/14
70	HBNR016X-DLL003-20240808	31.12	110.94	374.7	2023/8/8	2023/11/24
71	HBNR016X-DLL004-20231207	31.11	110.95	279.1	2023/12/7	2024/5/21
72	HBNR016X-DLL005-20230801	31.08	110.95	554.1	2023/8/1	2023/12/5
73	HBNR016X-DLL005-20231205	31.08	110.95	551.5	2023/12/5	2024/3/11
74	HBNR016X-DLL008-20230808	31.12	110.95	271.5	2023/8/8	2023/11/17
75	HBNR016X-DLL008-20230809	31.07	110.94	401.7	2023/8/9	2024/3/12
76	HBNR016X-DLL010-20231102	31.08	110.99	2734.4	2023/11/2	2024/5/16
77	HBNR016X-DLL011-20230809	31.09	110.97	1170.7	2023/8/9	2024/1/4
78	HBNR016X-DLL012-20230809	31.09	110.97	656.9	2023/8/9	2024/1/4
79	HBNR016X-DLL012-20240104	31.09	110.97	659.7	2024/1/4	2024/5/21
80	HBNR016X-DLL013-20230808	31.12	110.94	370.3	2023/8/8	2023/12/6
81	HBNR016X-DLL058-20231117	31.08	110.99	2916.4	2023/11/17	2024/5/15
82	HBNR016X-DLL059-20231117	31.08	110.98	2119.0	2023/11/17	2024/5/16
83	HBNR016X-DLL435-20231228	31.10	110.96	313.2	2023/12/28	2024/5/13
84	HBNR016X-DLL438-20230801	31.09	110.95	23.8	2023/8/1	2023/11/11
85	HBNR016X-QJY002-20240104	31.09	110.97	1165.0	2024/1/4	2024/5/21
86	HBNR016X-QJYT08-20231227	31.10	110.97	947.8	2023/12/27	2024/5/15
87	HBNR016X-DLL015-20231206	31.09	110.92	2009.8	2023/12/6	2024/4/18
88	HBNR016X-DLL018-20231206	31.08	110.93	809.9	2023/12/6	2024/5/6
89	HBNR016X-DLL019-20231207	31.05	110.95	10.6	2023/12/7	2024/6/12
90	HBNR016X-DLL021-20231205	31.08	110.93	785.8	2023/12/5	2024/5/6
91	HBNR016X-DLL022-20231206	31.09	110.91	2305.2	2023/12/6	2024/4/18
92	HBNR016X-DLL023-20231206	31.08	110.92	899.0	2023/12/6	2024/5/9
93	HBNR016X-DLL024-20230626	31.06	110.92	626.8	2023/6/26	2024/3/13

94	HBNR016X-DLL025-20230626	31.06	110.92	618.9	2023/6/26	2023/10/23
95	HBNR016X-DLL028-20241121	31.06	110.95	419.9	2023/11/21	2024/3/19
96	HBNR016X-DLL040-20231101	31.09	110.92	1503.7	2023/11/1	2024/5/23
97	HBNR016X-DLL052-20231101	31.09	110.93	1705.3	2023/11/1	2024/4/9
98	HBNR016X-DLL053-20231101	31.09	110.93	1725.1	2023/11/1	2024/4/9
99	HBNR016X-DLL054-20231101	31.09	110.93	1710.6	2023/11/1	2024/4/8
100	HBNR016X-DLL055-20231101	31.09	110.93	1885.2	2023/11/1	2024/4/9
101	HBNR016X-DLL056-20231101	31.09	110.93	1802.5	2023/11/1	2024/4/9
102	HBNR016X-DLL061-20231129	31.07	110.92	100.5	2023/11/29	2024/5/8
103	HBNR016X-DLL062-20231129	31.07	110.92	11.1	2023/11/29	2024/5/8
104	HBNR016X-DLL064-20231129	31.08	110.91	1059.7	2023/12/23	2024/5/8
105	HBNR016X-DLL065-20231129	31.07	110.91	749.8	2023/11/29	2024/5/7
106	HBNR016X-DLL066-20231129	31.07	110.91	667.2	2023/11/29	2024/5/8
107	HBNR016X-DLL067-20231129	31.07	110.91	1047.4	2023/11/29	2024/5/8
108	HBNR016X-DLL069-20230711	31.07	110.92	65.6	2023/7/11	2024/1/9
109	HBNR016X-DLL151-20230918	31.07	110.94	682.8	2023/9/18	2024/3/20
110	HBNR016X-DLL152-20230918	31.07	110.93	233.5	2023/9/18	2024/3/20
111	HBNR016X-DLL154-20231009	31.08	110.93	433.3	2023/10/9	2024/5/8
112	HBNR016X-DLL155-20231024	31.08	110.93	865.7	2023/10/24	2024/5/23
113	HBNR016X-DLL160-20231123	31.04	110.91	2582.4	2023/11/23	2024/7/24
114	HBNR016X-DLL163-20231123	31.05	110.92	1552.4	2023/11/23	2024/7/24
115	HBNR016X-DLLT07-20231024	31.11	110.94	364.8	2023/10/24	2024/5/23
116	HBNR016X-W4G005-20240111	31.09	110.93	1884.5	2024/1/11	2024/5/6
117	HBNR016X-D4G203-20231230	31.04	110.95	83.9	2023/12/30	2024/6/25
118	HBNR016X-DLL027-20231121	31.06	110.95	419.9	2023/11/21	2024/3/19

119	HBNR016X-DLL028-20231121	31.06	110.95	419.9	2023/11/21	2024/3/19
120	HBNR016X-DLL030-20231101	31.06	110.96	1316.4	2023/11/1	2024/3/14
121	HBNR016X-DLL032-20231121	31.06	110.95	452.2	2023/11/21	2024/3/19
122	HBNR016X-DLL034-20231101	31.06	110.96	1311.7	2023/11/1	2024/3/14
123	HBNR016X-DLL039-20230428	31.06	110.92	179.6	2023/4/28	2024/3/18
124	HBNR016X-DLL041-20231121	31.03	110.94	1191.4	2023/11/21	2024/6/19
125	HBNR016X-DLL045-20231121	31.03	110.94	1593.1	2023/11/21	2024/6/19
126	HBNR016X-DLL046-20231121	31.03	110.93	2514.6	2023/11/21	2024/5/7
127	HBNR016X-DLL421-20231121	31.03	110.93	2503.1	2023/11/21	2024/5/7
128	HBNR016X-DLL426-20230727	31.06	110.97	1915.4	2023/7/27	2024/3/6
129	HBNR016X-DLLT01-20231121	31.03	110.94	1580.9	2023/11/21	2024/3/30
130	HBNR016X-DLL008-20240409	31.09	110.93	1718.5	2024/4/9	2024/10/23
131	HBNR016X-WZS006-20240409	31.09	110.93	1803.5	2024/4/9	2024/9/9
132	HBNR016X-WZS007-20240409	31.09	110.93	1723.3	2024/4/9	2024/10/24
133	HBNR016X-WZS009-20240409	31.09	110.93	1709.4	2024/4/9	2024/7/18
134	HBNR016X-WZS014-20231205	31.06	110.94	285.8	2023/12/5	2024/6/12
135	HBNR016X-WZS025-20241207	31.09	110.91	1788.5	2023/12/7	2024/9/3
136	HBNR016X-WZY001-20240514	31.06	110.95	404.4	2024/5/14	2024/8/29
137	HBNR016X-WZY002-20240514	31.06	110.95	333.9	2024/5/14	2024/8/29
138	HBNR016X-WZY003-20240515	31.06	110.93	11.2	2024/5/15	2024/8/29
139	HBNR016X-WZY004-20240515	31.07	110.93	52.0	2023/5/15	2023/8/30
140	HBNR016X-WZY005-20240516	31.08	110.93	306.9	2024/5/16	2024/8/14
141	HBNR016X-WZY007-20240516	31.08	110.94	224.0	2024/5/16	2024/8/29
142	HBNR016X-WZY008-20240516	31.08	110.97	1642.2	2024/5/16	2024/8/28
143	HBNR016X-WZY009-20240516	31.08	110.97	1723.0	2024/5/16	2024/8/28

144	HBNR016X-WZY010-20240516	31.08	110.98	2117.5	2024/5/16	2024/8/29
145	HBNR016X-WZY011-20240514	31.07	110.98	2213.3	2024/5/14	2024/8/28
146	HBNR016X-WZY011-20240515	31.07	110.98	2213.3	2024/5/15	2024/8/28
147	HBNR016X-WZY012-20240515	31.08	110.95	449.1	2024/5/15	2024/8/28
148	HBNR016X-WZY013-20240515	31.08	110.95	263.3	2024/5/15	2024/8/28
149	HBNR016X-WZY016-20240514	31.10	110.97	819.7	2024/5/14	2024/8/28
150	HBNR016X-WZY017-20240514	31.10	110.96	358.8	2024/5/14	2024/8/28
151	HBNR016X-WZY018-20240515	31.08	110.94	330.6	2024/5/15	2024/8/29
152	HBNR016X-WZY020-20240516	31.04	110.95	81.5	2024/5/16	2024/8/29
153	HBNR016X-DLLT07-20230110	31.08	110.91	1867.8	2023/1/10	2023/4/20
154	HBNR016X-DLL025-20230111	31.05	110.91	2202.5	2023/1/11	2023/4/26
155	HBNR016X-DLL023-20221129	31.09	110.93	1472.8	2022/11/29	2023/4/13
156	HBNR016X-DLL022-20221206	31.08	110.91	1768.4	2022/12/6	2023/4/20
157	HBNR016X-DLL021-20221123	31.09	110.92	1817.7	2022/11/23	2023/4/13
158	HBNR016X-DLL020-20221123	31.09	110.92	1817.7	2022/11/23	2023/4/13
159	HBNR016X-DLL019-20221122	31.09	110.93	1375.4	2022/11/22	2023/4/24
160	HBNR016X-DLL018-20221122	31.09	110.92	1899.6	2022/11/22	2023/4/24
161	HBNR016X-DLL016-20221117	31.08	110.93	329.3	2022/11/17	2023/4/13
162	HBNR016X-DLL012-20221220	31.11	110.94	479.1	2022/12/20	2023/5/29
163	HBNR016X-DLL011-20221220	31.11	110.95	396.1	2022/12/20	2023/5/30
164	HBNR016X-DLLT05-20221220	31.11	110.95	396.1	2022/12/20	2023/6/13
165	HBNR016X-DLL010-20221129	31.09	110.97	1157.7	2022/11/29	2023/5/18
166	HBNR016X-DLL009-20221129	31.09	110.97	1163.0	2022/11/29	2023/5/31
167	HBNR016X-DLL008-20221129	31.08	110.96	563.1	2022/11/29	2023/5/30
168	HBNR016X-DLL007-20221129	31.08	110.96	666.9	2022/11/29	2023/5/18

169	HBNR016X-DLL005-20221129	31.10	110.96	342.7	2022/11/29	2023/5/31
170	HBNR016X-DLL003-20221129	31.10	110.97	817.1	2022/11/29	2023/5/29
171	HBNR016X-DLL002-20221129	31.10	110.97	755.1	2022/11/29	2023/5/18
172	HBNR016X-DLL027-20221110	31.06	110.95	419.9	2022/11/10	2023/4/14
173	HBNR016X-DLL028-20221110	31.06	110.95	419.9	2022/11/10	2023/4/18
174	HBNR016X-DLL033-20221117	31.06	110.95	396.9	2022/11/17	2023/4/10
175	HBNR016X-DLL034-20221117	31.06	110.95	431.1	2022/11/17	2023/6/7
176	HBNR016X-DLL039-20221127	31.06	110.92	179.6	2022/11/27	2023/4/24
177	HBNR016X-DLL045-20221115	31.09	110.97	970.6	2022/11/15	2023/6/12
178	HBNR016X-DLL047-20221128	31.06	110.96	1416.1	2022/11/28	2023/8/1
179	HBNR016X-DLL189-20221101	31.09	110.93	1698.2	2022/11/1	2023/5/4
180	HBNR016X-DLL101-20221101	31.09	110.93	1725.4	2022/11/1	2023/2/16
181	HBNR016X-DLL128-20221101	31.09	110.93	1723.3	2022/11/1	2023/6/7
182	HBNR016X-DLL124-20221101	31.09	110.93	1884.7	2022/11/1	2023/6/7
183	HBNR016X-DLL117-20221101	31.09	110.93	1805.4	2022/11/1	2023/6/7
184	HBNR016X-DLL116-20221108	31.07	110.92	106.3	2022/11/8	2023/4/11
185	HBNR016X-DLL120-20221108	31.07	110.92	65.6	2022/11/8	2023/7/11
186	HBNR016X-DLL306-20221108	31.07	110.92	220.4	2022/11/9	2023/4/1
187	HBNR016X-DLL401-20221109	31.07	110.92	146.5	2022/11/9	2023/6/13
188	HBNR016X-DLL115-20221109	31.07	110.92	129.6	2022/11/9	2023/6/13
189	HBNR016X-DLL402-20221109	31.07	110.92	130.1	2022/11/9	2023/6/13
190	HBNR016X-DLL105-20221109	31.07	110.92	219.3	2022/11/8	2023/6/12
191	HBNR016X-DLL111-20221109	31.07	110.92	508.9	2022/11/9	2023/6/13
192	HBNR016X-DLL112-20221109	31.07	110.92	316.2	2022/11/9	2023/6/13
193	HBNR016X-DLL040-20221110	31.09	110.92	1503.7	2022/11/10	2023/6/7

194	HBNR016X-DLL041-20221115	31.08	110.94	3.8	2022/11/15	2023/3/24
195	HBNR016X-DLL043-20221115	31.08	110.94	76.2	2022/11/15	2023/6/9
196	HBNR016X-DLL042-20221115	31.08	110.94	78.2	2022/11/15	2023/6/9
197	HBNR016X-DLL040-20230607	31.09	110.92	1498.4	2023/6/7	2023/11/1
198	HBNR016X-DLL052-20230607	31.09	110.93	1709.4	2023/6/7	2023/11/1
199	HBNR016X-DLL053-20230607	31.09	110.93	1721.1	2023/6/7	2023/11/1
200	HBNR016X-DLL054-20230607	31.09	110.93	1710.7	2023/6/7	2023/11/1
201	HBNR016X-DLL055-20230607	31.09	110.93	1889.3	2023/6/7	2023/11/1
202	HBNR016X-DLL058-20230608	31.08	110.99	2920.2	2023/6/8	2023/11/17
203	HBNR016X-DLL059-20230608	31.08	110.98	2118.1	2023/6/8	2023/10/28
204	HBNR016X-DLL061-20230613	31.07	110.92	117.6	2023/6/13	2023/11/29
205	HBNR016X-DLL062-20230613	31.07	110.92	14.1	2023/6/13	2023/11/29
206	HBNR016X-DLL065-20230613	31.07	110.92	222.0	2023/6/13	2023/11/29
207	HBNR016X-DLL066-20230613	31.07	110.92	297.4	2023/6/13	2023/11/29
208	HBNR016X-DLL067-20230613	31.07	110.92	507.2	2023/6/13	2023/11/29
209	HBNR016X-DLL041-20230712	31.03	110.94	1191.4	2023/7/12	2023/11/21
210	HBNR016X-DLL045-20230713	31.03	110.94	1590.5	2023/7/13	2023/11/21
211	HBNR016X-DLL027-20230418	31.06	110.95	402.2	2023/4/18	2023/11/21
212	HBNR016X-DLL028-20230418	31.06	110.95	343.4	2023/4/18	2023/11/14
213	HBNR016X-DLL009-20230808	31.11	110.95	279.3	2023/8/8	2023/12/6
214	HBNR016X-DLL003-20230808	31.12	110.95	268.8	2023/8/8	2023/11/24
215	HBNR016X-DLL030-20230613	31.07	110.96	1051.4	2023/6/13	2023/11/1
216	HBNR016X-DLL034-20230613	31.07	110.96	1051.4	2023/6/13	2023/11/1
217	HBNR016X-DLL046-20230706	31.03	110.93	2508.1	2023/7/6	2023/11/21
218	HBNR016X-DLLT02-20230706	31.03	110.93	2494.8	2023/7/6	2023/11/21

219	HBNR016X-DLL301-20210831	31.09	110.96	94.7	2021/8/31	2022/3/9
220	HBNR016X-DLL312-20210909	31.09	110.96	229.1	2021/9/9	2022/3/13
221	HBNR016X-DLL315-20210902	31.08	110.95	143.4	2021/9/2	2022/1/16
222	HBNR016X-DLL105-20211224	31.08	110.98	2115.6	2020/12/24	2021/4/29
223	HBNR016X-DLL107-20210831	31.06	110.96	1435.4	2021/8/31	2022/1/17
224	HBNR016X-DLL007-20201112	31.06	110.95	179.2	2020/11/12	2021/6/29
225	HBNR016X-DLL008-20201112	31.09	110.99	2965.3	2020/11/12	2021/12/14
226	HBNR016X-DLL010-20201112	31.09	110.93	1538.3	2020/11/12	2021/11/23
227	HBNR016X-DLL016-20211102	31.07	110.92	584.6	2021/11/2	2022/2/6
228	HBNR016X-DLL021-20210907	31.08	110.95	132.7	2021/9/7	2021/12/23
229	HBNR016X-DLL321-20211116	31.09	110.99	2965.3	2021/11/6	2022/3/28
230	HBNR016X-DLL324-20211117	31.06	110.98	2931.1	2021/11/17	2022/3/4
231	HBNR016X-DLL110-20220316	31.06	110.95	119.4	2022/3/16	2022/6/22
232	HBNR016X-DLL072-20220301	31.04	110.95	289.9	2022/3/1	2022/6/8
233	HBNR016X-DLL201-20220308	31.04	110.95	10.9	2022/3/8	2022/6/16
234	HBNR016X-DLL105-20220407	31.08	110.97	1674.3	2022/4/7	2022/8/9
235	HBNR016X-DLL001-20210908	31.11	110.94	312.2	2021/9/8	2022/4/5
236	HBNR016X-DLL020-20210907	31.09	110.96	101.2	2021/9/7	2022/1/9
237	HBNR016X-DLL028-20210909	31.10	110.97	515.7	2021/9/9	2022/4/6
238	HBNR016X-DLL302-20210902	31.09	110.97	626.9	2021/9/2	2022/4/11
239	HBNR016X-DLL303-20210831	31.09	110.95	163.6	2021/8/31	2022/5/11
240	HBNR016X-DLL304-20210831	31.09	110.95	212.9	2021/8/31	2022/5/12
241	HBNR016X-DLL305-20210831	31.10	110.96	163.2	2021/8/31	2022/4/11
242	HBNR016X-DLL306-20210902	31.10	110.96	375.3	2021/9/2	2022/4/11
243	HBNR016X-DLL307-20210907	31.08	110.94	580.6	2021/9/7	2022/5/12

244	HBNR016X-DLL308-20210907	31.10	110.96	82.2	2021/9/7	2022/4/11
245	HBNR016X-DLL309-20210831	31.11	110.95	66.2	2021/8/31	2022/5/17
246	HBNR016X-DLL310-20210908	31.12	110.93	1521.0	2021/9/8	2022/3/30
247	HBNR016X-DLL317-20210908	31.11	110.94	568.9	2021/9/8	2022/5/16
248	HBNR016X-DLL318-20210908	31.11	110.94	410.0	2021/9/8	2022/5/16
249	HBNR016X-DLL319-20210909	31.10	110.96	430.0	2021/9/9	2022/4/10
250	HBNR016X-DLL111-20220407	31.07	110.91	1046.7	2022/4/7	2022/9/28
251	HBNR016X-DLL112-20211123	31.07	110.92	230.5	2021/11/23	2022/4/7
252	HBNR016X-DLL115-20211123	31.07	110.92	159.8	2021/11/23	2022/4/7
253	HBNR016X-DLL104-20201224	31.08	110.97	1589.9	2020/12/24	2021/4/29
254	HBNR016X-DLL105-20201224	31.08	110.98	2115.6	2020/12/24	2021/4/29
255	HBNR016X-DLL101-20211203	31.06	110.93	664.3	2021/12/3	2022/3/16
256	HBNR016X-DLL125-20211123	31.07	110.93	141.1	2021/11/23	2022/3/16
257	HBNR016X-DLL117-20211207	31.09	110.93	1510.8	2021/12/7	2022/3/15
258	HBNR016X-DLL128-20211207	31.09	110.93	1520.8	2021/12/7	2022/3/15
259	HBNR016X-DLL123-20211123	31.09	110.93	1172.5	2021/11/23	2022/3/15
260	HBNR016X-DLL103-20211207	31.08	110.91	1444.6	2021/12/7	2022/3/8
261	HBNR016X-DLL113-20211207	31.08	110.92	1439.5	2021/12/7	2022/3/8
262	HBNR016X-DLL210-20210926	31.06	110.96	1309.4	2021/9/26	2022/1/17
263	HBNR016X-DLL190-20220118	31.07	110.92	211.9	2022/1/18	2022/4/26
264	HBNR016X-DLL116-20220426	31.07	110.92	324.3	2022/4/26	2022/10/31
265	HBNR016X-DLL112-20220407	31.07	110.91	840.3	2022/4/7	2022/11/4
266	HBNR016X-DLL111-20211123	31.07	110.91	555.4	2021/11/23	2022/4/7
267	HBNR016X-DLL105-20211202	31.08	110.99	2469.5	2021/12/2	2022/4/7
268	HBNR016X-DLL104-20220407	31.08	110.97	1589.9	2022/4/7	2022/8/6

269	HBNR016X-DLL121-20220407	31.08	110.97	1203.7	2022/4/7	2022/7/22
270	HBNR016X-DLL126-20220407	31.08	110.97	1203.7	2022/4/7	2022/10/12
271	HBNR016X-DLL127-20220407	31.08	110.97	1203.7	2022/4/7	2022/9/16
272	HBNR016X-DLL101-20220316	31.06	110.93	664.3	2022/3/16	2022/9/28
273	HBNR016X-DLL106-20220316	31.06	110.92	258.6	2022/3/16	2022/9/28
274	HBNR016X-DLL122-20220316	31.07	110.94	283.0	2022/3/16	2022/9/28
275	HBNR016X-DLL123-20220315	31.09	110.93	1172.5	2022/3/15	2022/8/21
276	HBNR016X-DLL103-20220308	31.08	110.91	1444.6	2022/3/8	2022/9/22
277	HBNR016X-DLL113-20220308	31.08	110.92	1439.5	2022/3/8	2022/9/22
278	HBNR016X-DLL117-20220315	31.09	110.93	1510.8	2022/3/15	2022/6/25
279	HBNR016X-DLL128-20220315	31.09	110.93	1520.8	2022/3/15	2022/8/28
280	HBNR016X-DLL402-20220407	31.07	110.91	672.4	2022/4/7	2022/11/9
281	HBNR016X-DLL072-20220608	31.04	110.95	289.9	2022/6/8	2022/9/27
282	HBNR016X-DLL109-20220608	31.06	110.94	56.9	2022/6/8	2022/9/22
283	HBNR016X-DLL071-20220608	31.04	110.95	283.3	2022/6/8	2022/9/27
284	HBNR016X-DLL189-20220609	31.09	110.92	2205.3	2022/6/9	2022/10/1
285	HBNR016X-DLL124-20220609	31.09	110.92	2370.5	2022/6/9	2022/11/1
286	HBNR016X-DLL026-20220609	31.09	110.92	2370.5	2022/6/9	2022/11/1
287	HBNR016X-DLL008-20220609	31.09	110.92	2304.8	2022/6/9	2022/10/6
288	HBNR016X-DLL190-20220609	31.08	110.94	370.4	2022/6/9	2022/11/15
289	HBNR016X-DLL307-20220512	31.08	110.94	541.6	2022/5/12	2022/9/26
290	HBNR016X-DLL304-20220512	31.09	110.95	225.0	2022/5/12	2022/8/10
291	HBNR016X-DLL020-20220607	31.09	110.97	583.4	2022/6/7	2022/9/26
292	HBNR016X-DLL319-20220511	31.10	110.97	459.0	2022/5/11	2022/9/26
293	HBNR016X-DLL028-20220406	31.10	110.97	511.4	2022/4/6	2022/9/14

294	HBNR016X-DLL308-20220411	31.10	110.96	119.5	2022/4/11	2022/9/26
295	HBNR016X-DLL305-20220411	31.10	110.96	119.5	2022/4/11	2022/9/24
296	HBNR016X-DLL309-20220517	31.11	110.95	47.4	2022/5/17	2022/9/26
297	HBNR016X-DLL311-20220516	31.12	110.95	256.9	2022/5/16	2022/9/27
298	HBNR016X-DLL315-20220317	31.08	110.95	134.6	2022/3/17	2022/7/26
299	HBNR016X-DLL110-20220622	31.06	110.95	119.4	2022/6/22	2022/9/22
300	HBNR016X-DLL421-20221011	31.08	110.93	273.5	2022/10/11	2023/6/9
301	HBNR016X-WZS157-20241205	31.05	110.92	1124.1	2023/12/5	2024/12/5
302	HBNR016X-D4G008-20241227	31.11	110.93	1504.1	2023/12/27	2024/4/14
303	HBNR016X-DLL013-20241206	31.11	110.94	287.9	2023/12/6	2024/5/28
304	HBNR016X-WZS001-20240109	31.06	110.91	1046.9	2024/1/9	2024/8/14
305	HBNR016X-WZS002-20240109	31.06	110.95	161.1	2024/1/9	2024/5/18
306	HBNR016X-DLL049-20241203	31.08	110.93	1101.4	2024/12/3	2025/6/6
307	HBNR016X-DLL051-20241207	31.09	110.93	1193.2	2024/12/7	2025/6/16
308	HBNR016X-W4G001-20240319	31.08	110.91	1198.2	2024/3/19	2025/4/13
309	HBNR016X-WZS003-20240320	31.07	110.94	681.9	2024/3/20	2025/3/6
310	HBNR016X-WZS005-20240909	31.09	110.93	1884.5	2024/9/9	2025/4/21
311	HBNR016X-WZS006-20240909	31.09	110.92	1805.4	2024/9/9	2025/3/20
312	HBNR016X-WZS007-20241030	31.09	110.93	1710.3	2024/10/30	2025/4/22
313	HBNR016X-WZS008-20241024	31.09	110.93	1710.3	2024/10/24	2025/6/25
314	HBNR016X-WZS011-20241202	31.09	110.92	1902.2	2024/12/2	2025/6/11
315	HBNR016X-WZS012-20240506	31.09	110.93	1463.2	2024/5/6	2024/10/5
316	HBNR016X-WZS014-20240508	31.07	110.92	114.5	2024/5/8	2024/11/25
317	HBNR016X-WZS015-20240508	31.07	110.92	14.1	2024/5/8	2025/6/12
318	HBNR016X-WZS016-20240508	31.07	110.92	507.0	2024/5/8	2025/6/12

319	HBNR016X-WZS017-20240508	31.07	110.91	1134.9	2024/5/8	2025/6/11
320	HBNR016X-WZS018-20240508	31.07	110.91	752.3	2024/5/8	2025/6/12
321	HBNR016X-WZS019-20240508	31.08	110.91	1062.7	2024/5/8	2025/6/12
322	HBNR016X-WZS021-20240509	31.08	110.93	419.0	2024/5/9	2025/7/2
323	HBNR016X-WZS022-20240509	31.08	110.93	810.3	2024/5/9	2025/6/18
324	HBNR016X-WZS023-20240509	31.08	110.93	792.4	2024/5/9	2025/6/15
325	HBNR016X-WZS024-20240313	31.08	110.93	865.7	2024/3/13	2025/4/5
326	HBNR016X-WZS024-20240523	31.06	110.92	616.6	2024/5/23	2025/7/3
327	HBNR016X-WZS025-20240523	31.08	110.93	848.1	2024/5/23	2025/7/3
328	HBNR016X-WZS026-20240313	31.06	110.92	528.3	2024/3/13	2024/12/3
329	HBNR016X-WZS029-20240612	31.09	110.93	1275.9	2024/6/12	2024/12/6
330	HBNR016X-WZS030-20240612	31.07	110.91	598.6	2024/6/12	2025/6/10
331	HBNR016X-WZS031-20240723	31.08	110.94	154.4	2024/7/23	2025/7/2
332	HBNR016X-WZS032-20241205	31.05	110.92	1569.7	2024/12/5	2025/6/17
333	HBNR016X-WZS036-20241206	31.08	110.94	313.0	2024/12/6	2025/4/9
334	HBNR016X-WZS037-20240814	31.07	110.92	26.0	2024/8/14	2025/4/21
335	HBNR016X-WZS038-20240814	31.06	110.91	1050.0	2024/8/14	2025/4/10
336	HBNR016X-WZS039-20240814	31.06	110.90	1685.6	2024/8/14	2025/7/5
337	HBNR016X-WZS040-20240904	31.09	110.91	1752.9	2024/9/4	2025/7/1
338	HBNR016X-WZS041-20240903	31.09	110.91	1787.6	2024/9/3	2025/5/23
339	HBNR016X-WZS042-20240909	31.09	110.95	22.1	2024/9/9	2025/4/6
340	HBNR016X-WZS044-20241207	31.09	110.93	1282.4	2024/12/7	2025/5/14
341	HBNR016X-WZS069-20240109	31.07	110.91	460.8	2024/1/9	2025/7/5
342	HBNR016X-WZS156-20241205	31.05	110.91	1683.0	2024/12/5	2025/6/17
343	HBNR016X-WZS020-20240818	31.08	110.93	419.0	2024/8/18	2025/7/2

344	HBNR016X-D4G211-20240716	31.04	110.95	63.0	2024/7/16	2025/2/16
345	HBNR016X-DLL030-20240314	31.06	110.96	1313.2	2024/3/14	2024/11/19
346	HBNR016X-DLL032-20240319	31.06	110.95	453.4	2024/3/19	2025/7/3
347	HBNR016X-DLLT01-20240619	31.03	110.94	1584.0	2024/6/19	2024/9/28
348	HBNR016X-DLL003-20240312	31.12	110.94	374.7	2024/2/12	2024/10/13
349	HBNR016X-QJY003-20240515	31.08	110.95	527.6	2024/5/15	2024/11/11
350	HBNR016X-DLL049-20240618	31.08	110.93	1101.4	2024/6/18	2024/12/3
351	HBNR016X-WZS008-20240409	31.09	110.93	1728.6	2024/4/9	2024/10/23
352	HBNR016X-WZS011-20240418	31.09	110.92	1899.6	2024/4/18	2024/12/2
353	HBNR016X-WZS036-20240806	31.06	110.95	345.9	2024/8/6	2024/12/5
354	HBNR016X-DLL051-20240521	31.09	110.93	1193.2	2024/5/21	2024/10/16
355	HBNR016X-DLL420-20240528	31.08	110.94	311.1	2024/5/28	2024/11/10
356	HBNR016X-DLL438-20240515	31.09	110.95	15.8	2024/5/15	2024/9/1
357	HBNR016X-DLL439-20240515	31.09	110.95	250.1	2024/5/15	2024/8/31
358	HBNR016X-QJY001-20240521	31.09	110.97	1164.1	2024/5/21	2024/11/8
359	HBNR016X-QJY002-20240521	31.09	110.97	1173.8	2024/5/21	2024/12/17
360	HBNR016X-QJY004-20240515	31.09	110.95	51.8	2024/5/15	2024/12/18
361	HBNR016X-QJY009-20240521	31.11	110.95	283.7	2024/5/21	2024/12/18
362	HBNR016X-QJY010-20240521	31.11	110.95	391.0	2024/5/21	2024/12/18
363	HBNR016X-QJY011-20240521	31.09	110.97	662.1	2024/5/21	2024/12/17
364	HBNR016X-QJY013-20240528	31.11	110.94	281.1	2024/5/28	2024/12/19
365	HBNR016X-QJY014-20240528	31.12	110.95	262.5	2024/5/28	2024/12/19
366	HBNR016X-D4G007-20240807	31.10	110.97	1167.7	2024/8/7	2025/2/4
367	HBNR016X-D4G008-20240613	31.11	110.93	1504.1	2024/6/13	2025/3/21
368	HBNR016X-DLL047-20241217	31.09	110.97	958.8	2024/12/17	2025/7/5

369	HBNR016X-DLL436-20240813	31.11	110.93	1084.6	2024/8/13	2025/7/3
370	HBNR016X-DLL437-20240813	31.12	110.93	1067.5	2024/8/13	2024/12/1
371	HBNR016X-DLL438-20241218	31.09	110.95	15.8	2024/12/18	2025/6/12
372	HBNR016X-DLL441-20240516	31.08	110.96	1250.1	2024/5/16	2024/8/14
373	HBNR016X-DLL443-20240515	31.10	110.97	822.2	2024/5/15	2025/6/16
374	HBNR016X-WZY001-20240829	31.06	110.95	404.4	2024/8/29	2025/2/20
375	HBNR016X-WZY005-20240829	31.08	110.93	306.9	2024/8/29	2025/2/19
376	HBNR016X-WZY007-20240829	31.08	110.94	224.0	2024/8/29	2025/1/16
377	HBNR016X-WZY010-20240904	31.04	110.95	111.7	2024/9/4	2025/2/19
378	HBNR016X-WZY012-20240828	31.08	110.95	449.1	2024/8/28	2025/2/19
379	HBNR016X-WZY013-20240828	31.08	110.95	263.3	2024/8/28	2025/1/11
380	HBNR016X-WZY015-20240108	31.09	110.97	954.9	2024/1/8	2025/2/16
381	HBNR016X-WZY016-20240828	31.10	110.97	817.1	2024/8/28	2025/2/18
382	HBNR016X-WZY017-20240828	31.10	110.96	358.8	2024/8/28	2025/1/23
383	HBNR016X-WZY020-20240829	31.09	110.96	216.5	2024/8/29	2025/2/4
384	HBNR016X-QJY012-20240522	31.09	110.93	1592.4	2024/5/22	2025/6/11
385	HBNR016X-QJY013-20241219	31.11	110.94	286.3	2024/12/19	2025/7/2
386	HBNR016X-QJY014-20241219	31.05	110.95	63.7	2024/12/19	2025/7/2
387	HBNR016X-QJYT05-20240613	31.11	110.93	1504.1	2024/6/13	2025/7/6
388	HBNR016X-DLL034-20240505	31.06	110.96	1302.4	2024/5/5	2025/4/8

附录 2　湖北大老岭国家级自然保护区 6 种偶蹄类动物基本信息

Appendix 2　Basic information of six artiodactyl species of Hubei Dalaoling National Nature Reserve

物种 Species	道路影响域阈值 Road effect zone threshold (m)		体重 Body weight(kg)	昼行性指数 Diurnal-nocturnal index	年产胎数 No.litter/year	窝仔数 Litter size	数据来源 Date source	繁殖数 Fecundity	家域范围 Home range (km^2)	数据来源 Date Source
	近端 Near	远端 Far								
野猪 *Sus scrofa*	900	1,300	125 (50–200)	0.65	1	6 (4–8)	Smith 和解焱, 2009	6 (4–8)	8	Mitchell et al., 2009
毛冠鹿 *Elaphodus cephalophus*	600	1,700	21.5 (15–28)	0.51	1	1.5 (1–2)	Smith 和解焱, 2009	1.5 (1–2)	–	–
小麂 *Muntiacus reevesi*	1,300	1,700	13.5 (11–16)	0.41	1	1.5 (1–2)	冯祚建等, 1986	1.5 (1–2)	1	Smith 和解焱, 2009
中华鬣羚 *Capricornis milneedwardsii*	1,400	1,800	112.5 (85–140)	0.32	1	1.5 (1–2)	周友兵等, 2005	1.5 (1–2)	–	–
中华斑羚 *Naemorhedus griseus*	1,400	1,800	27 (22–32)	0.40	1	1.5 (1–2)	Smith 和解焱, 2009	1.5 (1–2)	0.33	Yin et al., 2024
林麝 *Moschus berezovskii*	1,400	1,800	7.5 (6–9)	0.32	1	1.5 (1–2)	Smith 和解焱, 2009	1.5 (1–2)	1.16	刘嘉辉等, 2020

繁殖数 = 窝仔数 × 年产胎数

Fecundity = Litter size × Number of litter

附录 3　基于 Tweedie GLM 模型的道路距离分段对 6 种偶蹄类动物相对丰富度指数(RAI)的影响效应

Appendix 3　Effects of road distance segments on the relative abundance index (RAI) of six artiodactyl species based on Tweedie GLM models

物种 Species	道路影响域阈值 Road effect zone threshold (m)		回避区(0–近端影响域阈值) Avoidance zone (0–Near-road effect zone threshold)			过渡区(近端影响域阈值–远端影响域阈值) Transition zone (Near-road effect zone threshold–Far-road effect zone threshold)			稳定区(远端影响域阈值–3000) Stable zone (Far-road effect zone threshold–3000)		
	近端 Near	远端 Far	$\beta(10^{-3})$	T	P	$\beta(10^{-3})$	T	P	$\beta(10^{-3})$	T	P
野猪 *Sus scrofa*	900	1,300	0.023	0.066	0.947	2.858	4.096	< 0.001***	–0.395	–1.616	0.107
毛冠鹿 *Elaphodus cephalophus*	600	1,700	0.517	0.983	0.326	–1.594	–5.263	< 0.001***	0.692	1.345	0.179
小麂 *Muntiacus reevesi*	1,300	1,700	0.432	1.885	0.060	1.645	2.303	0.021*	–1.520	–2.446	0.015*
中华鬣羚 *Capricornis milneedwardsii*	1,400	1,800	1.461	8.058	< 0.001***	–2.78	–3.886	< 0.001***	0.012	0.026	0.979
中华斑羚 *Naemorhedus griseus*	1,400	1,800	1.349	6.005	< 0.001***	–2.45	–2.753	0.006**	–0.299	–0.515	0.606
林麝 *Moschus berezovskii*	1,400	1,800	1.597	6.904	< 0.001***	–2.227	–2.753	0.011*	–0.086	–0.158	0.874

β, 每个区域对数尺度上的斜率; T, Wald 检验统计量; *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

β, Slope on log scale; T, Wald statistic; *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

参考文献

Feng ZJ, Cai GQ, Zheng CL (1986) Mammals of Tibet. Science Press, Beijing. (in Chinese) [冯祚建, 蔡桂全, 郑昌琳 (1986) 西藏哺乳类. 科学出版社, 北京.]

Liu JH, Wang Y, Bian K, Tang J, Wang WF, Guo LW, Wang B, Fang G, Zhao L, Qi XG (2020) Home range utilization and individual dispersal of re-introduced forest musk deer (*Moschus berezovskii*) . Acta Theriologica Sinica, 40, 109–119. (in Chinese with English abstract) [刘嘉辉, 王艳, 边坤, 唐婕, 王伟峰, 郭林文, 王波, 方谷, 赵兰, 齐晓光 (2020) 重引入林麝的家域利用与个体迁移. 兽类学报, 40, 109–119.]

Mitchell J, Dorney W, Mayer R, McIlroy J (2009) Migration of feral pigs (*Sus scrofa*) in rainforests of north Queensland: Fact or fiction? Wildlife Research, 36, 110–116.

Smith AT, Xie Y (2009) A Guide to the Mammals of China. Hunan Education Press, Changsha. (in Chinese) [Smith AT, 解焱 (2009) 中国兽类野外手册. 湖南教育出版社, 长沙.]

Yin YQ, Tang SP, Teng Y, Han ZY, Wu LJ, Gao FL, Bao WD (2024) A pilot study on home range of female Chinese goral (*Naemorhedus griseus*): Exploring GPS tracking data in a cliff landscape. Journal of Forest Research, 29, 123–129.

Zhou YB, Zhang JS, Suo JZ, Jiang GH, Zhang SY (2005) Sumatran Serow (*Capricornis sumatraensis*). Chinese Journal of Zoology, 40, 84. (in Chinese) [周友兵, 张劲硕, 索建中, 姜广华, 张树义 (2005) 鬣羚 (*Capricornis sumatraensis*). 动物学杂志, 40, 84.]

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 25501, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2025501
cstr: 32101.14.biods.2025501

•研究报告•

放牧干扰对王朗国家级自然保护区红腹角雉时空分布的影响

郭画[1], 罗雨甜[2], 董译莉[3], 周铝[1], 姚世贸[1], 朱旭飞[1], 田成[1*]

1. 山西农业大学林学院, 山西晋中 030801; 2. 四川王朗国家级自然保护区管理局, 四川绵阳 622550; 3. 北京林业大学林学院, 北京 100083

摘要: 家畜放牧是威胁野生动物的重要因素之一, 明确野生动物对放牧干扰的响应对物种保护意义重大。自然保护区中散养的牛、马等家畜会破坏野生动物栖息地, 但关于家畜如何影响雉类时空分布格局的相关定量评估仍十分有限。本研究于2011–2015年选取四川王朗国家级自然保护区为研究区域, 以红腹角雉(*Tragopan temminckii*)和家畜(牛、马)为研究对象开展红外相机监测, 采用多物种占域模型(multi-species occupancy models)、核密度估计方法(kernel density estimation)和回避-吸引指数(avoidance-attraction ratios, *AAR*)探究家畜放牧对红腹角雉栖息地活动节律及占域的影响。结果显示, 在时间维度上, 红腹角雉的活动模式与家畜高度重叠(重叠系数Δ_4 = 0.74, 95% CI: 0.73–0.95), 行为上显著回避家畜(*AAR* = 3.17)。在空间维度上, 红腹角雉的边际占域率与灌木盖度(β = 0.16)、郁闭度(β = 0.06)呈正相关, 与凋落物(β = –0.36)、草本盖度(β = –0.41)、海拔(β = –0.20)、竹子盖度(β = –0.10)呈负相关; 家畜的边际占域率与郁闭度(β = 0.39)呈正相关, 与凋落物(β = –0.10)、距最近河流距离(β = –0.15)、海拔(β = –0.33)、灌木盖度(β = –0.54)、竹子盖度(β = –0.25)呈负相关。红腹角雉的栖息地利用同时受家畜以及其他生态因子的共同影响。家畜的存在改变了红腹角雉对竹子盖度、海拔和距最近河流距离的占域响应, 使其更倾向于利用竹子盖度较高、海拔较低且距最近河流较远的栖息地。我们建议对家畜放牧进行管控, 以促进王朗国家级自然保护区雉类种群及栖息地的恢复。

关键词: 放牧干扰; 栖息地利用; 活动节律; 王朗国家级自然保护区; 红外相机; 占域模型

郭画, 罗雨甜, 董译莉, 周铝, 姚世贸, 朱旭飞, 田成 (2026) 放牧干扰对王朗国家级自然保护区红腹角雉时空分布的影响. 生物多样性, 34, 25501. doi: 10.17520/biods.2025501; cstr: 32101.14.biods.2025501.
Guo H, Luo YT, Dong YL, Zhou L, Yao SM, Zhu XF, Tian C (2026) Effects of livestock grazing on the spatio-temporal distribution of *Tragopan temminckii* in Wanglang National Nature Reserve. Biodiversity Science, 34, 25501. doi: 10.17520/biods.2025501; cstr: 32101.14.biods.2025501.

Effects of livestock grazing on the spatio-temporal distribution of *Tragopan temminckii* in Wanglang National Nature Reserve

Hua Guo[1], Yutian Luo[2], Yili Dong[3], Lü Zhou[1], Shimao Yao[1], Xufei Zhu[1], Cheng Tian[1*]

1 *College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong, Shanxi 030801, China*
2 *Sichuan Wanglang National Nature Reserve Administration Bureau, Mianyang, Sichuan 622550, China*
3 *College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*

ABSTRACT

Aims: Livestock grazing is one of the primary threats to wildlife, and elucidating the responses of wildlife to grazing disturbance is crucial for species conservation. Free-ranging livestock such as cattle and horses in nature reserves can degrade wildlife habitats. However, quantitative assessments of how livestock influence the spatiotemporal distribution patterns of pheasants remain scarce.

Methods: From 2011 to 2015, we conducted this study at Wanglang National Nature Reserve in Sichuan Province, China. Camera trap surveys were implemented targeting *Tragopan temminckii* and livestock (cattle and horses).

收稿日期 Received: 2025-12-18; 接受日期 Accepted: 2026-03-19
基金项目: 山西省优秀博士来晋工作奖励基金(SXBYKY2021029)和山西农业大学科技创新基金(2020BQ61) Supported by the Excellent Doctoral Work Reward Fundation of Shanxi Province (SXBYKY2021029) and Technological Innovation Foundation of Shanxi Agricultural University (2020BQ61)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tiancheng@sxau.edu.cn

Multi-species occupancy models, kernel density estimation, and the avoidance-attraction ratios (*AAR*) were employed to investigate the effects of livestock grazing on the activity rhythm, habitat use, and occupancy of *Tragopan temminckii*.
Results: The results revealed that in the temporal dimension, the activity pattern of *Tragopan temminckii* overlapped highly with that of livestock (coefficient of overlap Δ_4 = 0.74, 95% CI: 0.73–0.95), and the species exhibited significant behavioral avoidance of livestock (*AAR* = 3.17). In the spatial dimension, the marginal occupancy probability of *Tragopan temminckii* was positively correlated with shrub coverage (β = 0.16) and canopy closure (β = 0.06), but negatively correlated with litter layer (β = –0.36), herbaceous coverage (β = –0.41), altitude (β = –0.20), and bamboo coverage (β = –0.10). For livestock, the marginal occupancy probability was positively correlated with canopy closure (β = 0.39) and negatively correlated with litter layer (β = –0.10), distance to the nearest river (β = –0.15), altitude (β = –0.33), shrub coverage (β = –0.54), and bamboo coverage (β = –0.25). The habitat use of *Tragopan temminckii* was jointly affected by livestock and other ecological factors. The presence of livestock altered the occupancy responses of *Tragopan temminckii* to bamboo coverage, altitude, and distance to the nearest river, driving the species to prefer habitats with higher bamboo coverage, lower altitude, and greater distance from river.
Conclusion: We propose that grazing management measures should be implemented to promote the recovery of pheasant populations and their habitats in Wanglang National Nature Reserve.
Key words: grazing disturbance; habitat use; activity rhythm; Wanglang National Nature Reserve; camera trap; occupancy model

作为全球范围内影响土地利用方式转变的主要因素之一(Steinfeld et al., 2006), 家畜放牧对自然生态系统的干扰已成为生物多样性保护领域的核心议题。自20世纪70年代以来, 全球放牧活动覆盖面积已超过陆地总面积的1/3 (Dong et al., 2007)。长期高强度放牧不仅打破了生态系统物质循环平衡, 还会通过啃食植被、压实土壤改变栖息地的植被结构与微环境, 最终导致野生动物栖息地的严重丧失与破碎化(Su et al., 2017; Wu et al., 2022)。此外, 家畜与野生有蹄类动物争夺有限的食物资源和生存空间造成野生有蹄类种群密度下降(Keesing et al., 2018; Rashid et al., 2020; Wang et al., 2024), 而大型食肉动物多以有蹄物种为主要猎物, 猎物数量的减少又会通过"上行效应"直接影响大型食肉动物的生存(Suryawanshi et al., 2017)。值得注意的是, 家畜对野生动物的影响并非完全负面。在青藏高原, 适度放牧可通过抑制优势草本过度生长, 提高鞘翅目、双翅目昆虫丰富度, 为黑颈鹤(*Grus nigricollis*)提供额外食物资源(Liu et al., 2019); 在苏格兰高地, 低强度放牧能维持草本层多样性, 促进雉类食物禾本科植物的萌发(Geddes & Miller, 2012)。因此, 了解家畜对野生动物的影响并量化两者在栖息地利用上的相互作用, 对于制定科学有效的保护策略、维持野生动物种群及其栖息地至关重要。

雉类作为森林生态系统的关键指示物种, 兼具传粉与种子传播功能, 其种群动态可直接反映栖息地质量与保护成效, 对维持生态系统结构稳定与生物多样性保育发挥着至关重要的作用(张正旺等, 2003; Strauss & Irwin, 2004)。由于雉类普遍存在地栖活动行为, 且孵化周期较长, 其对栖息地质量和放牧干扰表现出极高的敏感性(郑生武和廖炎发, 1983; Mandema et al., 2013)。红腹角雉(*Tragopan temminckii*)隶属于鸡形目雉科角雉属(*Tragopan*), 其生存状况被生物多样性红色名录评估为近危(NT) (https://big5.mee.gov.cn/gate/big5/www.mee.gov.cn/xxgk2018/xxgk/xxgk01/202305/t20230522_1030745.html), 同时被纳入国家二级重点保护野生动物名录(https://www.forestry.gov.cn/c/www/gkgfxwj/546057.jhtml)。红腹角雉的地理分布呈现跨区域连续分布特征, 国外分布于印度东北部、缅甸北部及越南北部等区域(郑光美和王岐山, 1998), 在国内沿横断山脉至秦巴山区纵贯四川、云南、陕西、西藏等11个省级行政区(郑光美, 2015), 是我国分布范围最大的角雉属鸟类(丁平等, 2019)。该物种偏好栖息于中低海拔的山地阔叶林、针阔混交林和针叶林, 尤其倾向于植被茂密的陡峭山坡, 善于在林间奔走和觅食(王芃等, 2022)。近年来, 受高强度人类活动影响, 其栖息地持续面临退化与破碎化风险, 种群规模不断缩减(许兴如等, 2024; 周铝等, 2025)。

作为全球生物多样性热点区域之一, 四川王朗国家级自然保护区是中国最早建立的以保护大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)等珍稀野生动物为主的自然保护区(以下简称王朗保护区)。自2004年开始放牧后, 保护区内的人为干扰问题日益突出。一方

面, 散养家畜的数量增长高达9倍(Li et al., 2017); 另一方面, 放牧范围持续向保护区核心区域扩张(田成, 2020), 大熊猫等珍稀野生动物在低海拔牛马密集区域已难觅踪迹(四川省林业厅, 2015)。此外, 放牧干扰不仅威胁大熊猫等兽类的生存, 还对保护区内其他珍稀鸟类产生负面影响。研究显示, 放牧导致王朗保护区内蓝马鸡(*Crossoptilon auritum*)的适宜栖息地减少14.28%, 且其筑巢失败率是九寨沟国家级自然保护区的2.18倍(Chen et al., 2024)。这一系列现象表明放牧干扰已对王朗保护区的生物多样性造成广泛影响。

综上所述, 在放牧干扰加剧的背景下, 明确红腹角雉如何响应家畜影响成为亟待解决的科学问题。因此, 本研究在王朗保护区利用红外相机技术开展长期连续监测, 利用多物种占域模型分析红腹角雉与家畜之间的栖息地利用和种间相互作用, 并通过核密度估计和回避-吸引指数(avoidance-attraction ratios, *AAR*)评估二者的时间生态位重叠。研究旨在揭示家畜放牧对红腹角雉的影响, 以期为雉类栖息地的保护与恢复及自然保护区内家畜的管控提供科学依据。

1 研究区域概况

本研究在四川省绵阳市平武县王朗保护区(103°55′–104°10′ E, 32°49′–33°02′ N, 图1)开展。保护区位于岷山地区北部, 总面积为322.97 km^2。保护区为高度切割型山地, 海拔范围2,300–4,980 m, 垂直落差高达2,680 m。该区域属丹巴-松潘半湿润气候区, 年均温2.5–2.9℃, 1月均温–6.1℃, 7月均温12.7℃, 年均降水量约862.5 mm, 是长江上游重要的水源涵养区(王梦君和李俊清, 2008; 康东伟, 2015)。保护区植被呈明显垂直分布, 海拔2,300–2,800 m为针阔混交林; 2,800–3,500 m为云杉-冷杉针叶林; 3,500–4,400 m为亚高山灌丛草甸; 4,400–4,900 m为高山流石滩植被; 4,900 m以上为高山荒漠带(尚晓彤等, 2020; Zhou et al., 2026)。保护区内野生动植物资源丰富, 有大熊猫、小熊猫(*Ailurus fulgens*)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)、林麝(*Moschus berezovskii*)、岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、麦吊云杉(*Picea brachytyla*)、紫果云杉(*P. purpurea*)、水青树(*Tetracentron sinense*)和星叶草(*Circaeaster agristis*)等多种珍稀野生动植物(田成等, 2018)。

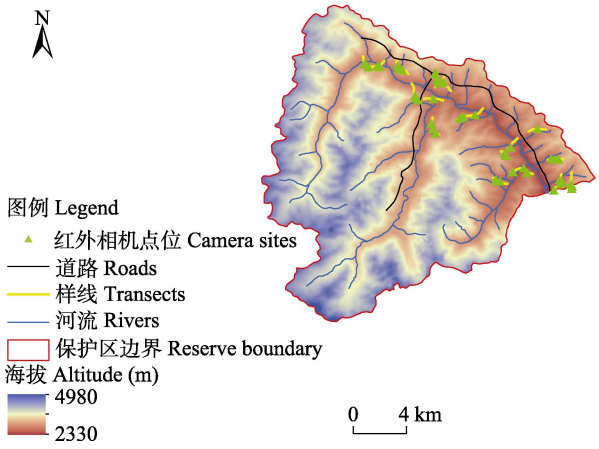


图1 研究区域位置及红外相机位点示意图
Fig. 1 Location of the study area and map of the 50 camera sites

2 研究方法

2.1 红外相机布设

于2011年5月至2015年10月在王朗保护区布设50台红外相机(图1)。结合保护区境内的海拔、植被类型以及放牧干扰程度等环境因素, 随机布设16条调查样线, 样线间距大于2 km、长度大于2 km, 每条样线部署1–4台红外相机, 相邻相机间距不小于100 m (胡磊, 2013①; Tian et al., 2020)。相机优先布设于兽径、水源地或粪便痕迹密集区, 架设于竹丛或乔木主干, 高度为30–80 cm, 镜头避开正东方向以避免强光干扰。设备设置为24 h中等灵敏度监测模式, 连拍3张照片并录制10 s视频, 每2–3个月定期维护并更换电池和内存卡。

将获得的红外相机数据统一进行汇总整理, 使用Bio-Photo V2.1软件导出数据, 生成包含照片编号、动物名称、拍摄位点、拍摄日期、拍摄时间等信息的位点表。王朗保护区内的家畜主要包括牛、马, 统一归为“家畜”类群。为避免拍摄对象被重复记录, 将30 min内同一相机位点拍摄到的首张同一物种照片作为一次独立有效照片(Ridout & Linkie, 2009)。

2.2 环境协变量的测定

2014年6月在保护区内以红外相机监测位点为

① 胡磊 (2013) 基于红外自动相机技术的马鹿和狍活动节律与马鹿集群行为. 硕士学位论文, 北京林业大学, 北京.

中心, 系统建立了50个20 m × 20 m的样方, 对相关生境指标进行调查记录。参考野生雉类、家畜等类似物种的生态学研究文献(Wang et al., 2015; Fan et al., 2020; Zanni et al., 2021; Wang et al., 2025), 选择相机监测天数、海拔、郁闭度、草本盖度、灌木盖度、竹子盖度、凋落物、距最近河流距离这8个可能影响红腹角雉和家畜栖息地利用的环境因子作为协变量(表1)。

海拔通过GPS定位仪测定; 凋落物厚度通过钢卷尺测量并取平均值; 草本盖度采用对角线法测定, 记录两条对角线中植被高度小于30 cm植物叶片占据的长度, 计算草本所占百分比后取算术平均值; 灌木和竹子盖度同样采用对角线法, 以个体最低高度为基准测量占据的长度, 计算其所占百分比后取算术平均值; 郁闭度采用系统样点观测法测定, 在样地沿对角线以1 m为间隔逐点抬头观测, 判断垂直上方是否为树冠遮盖, 统计被遮盖样点数, 据此算出郁闭度(宋小帅等, 2014)。距最近河流距离从全国地理信息资源目录服务系统(https://mulu.tianditu.gov.cn)下载后, 将以四级河流为核心干流、五级河流为主体的河流矢量数据导入ArcGIS 10.8, 计算各相机位点至河流的最近欧氏距离。

2.3 数据分析

2.3.1 核密度估计

基于核密度估计法分析红腹角雉和家畜间的活动节律模式, 利用R软件overlap包生成各物种的密度分布曲线(Viviano et al., 2021)。采用重叠系数(coefficient of overlap, Δ)量化两个物种日活动节律的重叠程度, 该重叠系数取值范围为0–1 (0表示两物种活动时间完全分离, 1表示完全重叠), 对于每个Δ值都通过10,000次重复抽样估计95%的置信区间(Rowcliffe et al., 2014), 并根据样本量选择合适的计算方法, 样本量少于50的物种使用Δ_1, 样本量大于75的物种使用Δ_4 (Viviano et al., 2021)。定义$\Delta \leq 0.5$为低重叠, $0.5 < \Delta \leq 0.75$为中度重叠, $\Delta > 0.75$为高度重叠(Monterroso et al., 2014)。为检验重叠模式是否具有统计学意义, 利用R软件activity包比较物种之间的日活动节律差异显著性, 显著水平设为0.05 (Rowcliffe et al., 2014)。公式如下:

$$\Delta_1 = \frac{2\pi}{T}\sum_{i=1}^{T}\min\left\{\hat{f}(t_i), \hat{g}(t_i)\right\} \quad (1)$$

$$\Delta_4 = \frac{1}{2}\left(\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\min\left\{1, \frac{\hat{g}(x_i)}{\hat{f}(x_i)}\right\} + \frac{1}{m}\sum_{j=1}^{m}\min\left\{1, \frac{\hat{f}(y_i)}{\hat{g}(y_i)}\right\}\right) \quad (2)$$

式中, T代表划分出的等距时间节点总数, t_i为第i个等距时间点, m和n为两个物种的样本量, $\hat{f}()$和$\hat{g}()$分别表示两个物种的核密度估算函数, x_i和y_i分别表示两个物种转化后的时间样本。由于红腹角雉和家畜的样本数量均大于75, 因此本研究选择Δ_4来计算重叠系数。

2.3.2 回避-吸引指数

本研究基于红外相机监测获取的活动时间序列数据, 利用回避-吸引指数(*AAR*)评估家畜对红腹角雉的影响。该指数是衡量不同物种间时间相互作

表1 8种用于建模的环境协变量

Table 1 Eight environmental covariates used for modelling purposes

环境协变量 Environmental covariates	描述 Description	协变量类型 Covariate type
相机监测天数 Camera monitoring days (d)	每个相机的监测天数 Monitoring days of each camera	探测协变量(p)
海拔 Altitude (m)	每个相机位点的海拔高度 Altitude of each camera	占域协变量(ψ)
郁闭度 Canopy closure (%)	20 m × 20 m样方中乔木树冠比例 Proportion of tree crowns in a 20 m × 20 m quadrat	占域协变量(ψ)
草本盖度 Herbaceous coverage (%)	20 m × 20 m样方中草本覆盖比例 Proportion of herbaceous coverage in a 20 m × 20 m quadrat	占域协变量(ψ)
灌木盖度 Shrub coverage (%)	20 m × 20 m样方中灌木覆盖比例 Proportion of shrub coverage in a 20 m × 20 m quadrat	占域协变量(ψ)
竹子盖度 Bamboo coverage (%)	20 m × 20 m样方中竹子覆盖比例 Proportion of bamboo coverage in a 20 m × 20 m quadrat	占域协变量(ψ)
凋落物 Litter layer (cm)	20 m × 20 m样方中凋落物的厚度 Thickness of litter in a 20 m × 20 m quadrat	占域协变量(ψ)
距最近河流距离 Distance to the nearest river (m)	基于ArcGIS 10.8提取相机监测点位距最近水源的距离 The distance from the camera monitoring point to the nearest water source (extracted using ArcGIS 10.8)	占域协变量(ψ)

p, Detection probability; ψ, Occupancy probability.

用的指标, 可通过其数值判断两物种在时间上是否存在回避或吸引关系(Parsons et al., 2016)。*AAR*的计算公式如下:

$$AAR = T_2/T_1 \quad (3)$$

式中, T_1表示连续两次探测到红腹角雉且之间没有家畜介入的平均时间长度, T_2表示连续两次探测到红腹角雉且之间有家畜介入的平均时间长度(图2)。依据判定标准, 当$AAR > 1$时, 表明红腹角雉与家畜之间存在非随机运动, 即红腹角雉在家畜通过后避开在该区域内活动(Parsons et al., 2016), 显著回避家畜。最后使用Wilcoxon检验计算*AAR*值的显著性(Wale & Adewunmi, 2020)。

2.3.3 单物种单季节占域模型

占域模型是分析物种分布与栖息地特征之间关系的有效方法, 特别是判别物种之间的空间相互作用、生态位分化以及影响物种分布的多种因素(Burton et al., 2015)。本文采用单物种占域模型(single-species occupancy model)分析环境因子对两个物种占域率的影响。

为满足模型假设条件, 结合野生动物活动高峰及种群封闭要求(肖文宏等, 2019), 本研究选取每年5–10月的红外相机监测数据用于后续分析, 以30 d作为一次独立调查周期(MacKenzie et al., 2006)。对每个物种分别建立相应的探测矩阵, 其中“0”代表目标物种未被探测到, “1”代表目标物种被探测到, “NA”代表相机出现故障造成数据缺失。鉴于调查持续长达5年, 我们采用“堆叠”设计方法(Kéry & Royle, 2015; Fuller et al., 2016; Twining et al., 2022), 将每个相机点位与年份的组合视为一个独立的地点(即50 × 5列), 以此消除潜在的数据偏差, 保障采样单元间的独立性假设。在构建模型之前, 利用R软件usdm包计算方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF) (Naimi et al., 2014), 检验协变量间的多重共线性, 经检验所有变量的VIF值均小于3 (Zuur et al., 2010), 可以加入模型进行拟合(附录1)。对所有协变量进行组合运算后, 依据小样本量修正的赤池信息量准则(Akaike information criterion corrected for small sample size, AICc)对模型结果排序(Akaike, 1974), 将ΔAICc ≤ 2的所有模型视为等效最优模型。等效最优模型中的回归系数(β)表明目标物种如何响应栖息地环境因素(Rota et al., 2016; 肖文宏等, 2019), $\beta > 0$表示物种的占域率与该环境协变量呈正相关, $\beta < 0$表示物种的占域率与该环境协变量呈负相关。等效最优模型中的占域和探测协变量被确定为每个物种的最优占域和探测协变量(Burnham & Anderson, 2002), 纳入后续的多物种占域模型中。

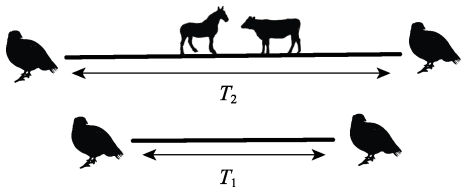


图2 红腹角雉和家畜之间的时间响应模型
Fig. 2 The model of the time response between the activities of *Tragopan temminckii* and livestock

2.3.4 多物种占域模型

多物种占域模型被用于研究家畜对红腹角雉的影响(Rota et al., 2016), 首先将单物种占域模型中筛选出的最优协变量分别纳入多物种占域模型(附录2)。然后, 依据3种不同的种间占域关系设计3组候选模型: (1)假设物种间相互独立, 各物种的占域率仅受环境协变量的影响; (2)假设物种间关系恒定, 各物种的占域率同时受环境协变量和恒定不变的种间作用影响; (3)假设物种间关系并非恒定, 各物种的占域率由环境协变量及通过协变量建模的种间作用共同决定, 且物种对协变量的响应随另一物种存在与否变化。针对假设(3), 研究纳入了适用于所有物种共存的环境协变量的单一变量及加性组合。利用R软件unmarked包的occuMulti()函数拟合多物种占域模型, 并使用AICc值对占域模型进行排序。由于研究物种的活动范围远大于相机之间的距离, 且物种共存易受采样空间尺度影响, 本研究将占域率结果解释为“空间利用情况”, 探测率结果解释为“利用强度”以更准确反映物种对栖息地的实际利用特征(Suraci et al., 2021; Guo et al., 2025)。

为评估模型拟合优度, 本研究采用参数自助法(parametric bootstrap approach)对最优模型进行1,000次模拟(Fiske & Chandler, 2011), 计算ĉ值(c-hat)检验过度离散, 并结合误差平方和(sum of squared errors)、Pearson卡方检验(Pearson's chi-square)及Freeman-Tukey卡方检验(Freeman-Tukey chi-square)综合量化模型适配性(MacKenzie & Bailey, 2004)。所有数据分析均在软件R 4.4.0中开展(R Core Team, 2024)。

本研究通过绝对对数优势比(log odds ratio)来量化环境协变量与种间相互作用在影响各物种占域率中的相对重要性(Rota et al., 2016)。其中, 种间相互作用对应的优势比(OR_{sp})计算公式为:

$$OR_{sp}=\frac{\text{odds}(z_1=1|z_2=1,h=x)}{\text{odds}(z_1=1|z_2=0,h=x)} \quad (4)$$

环境协变量对应的生境优势比(OR_h)计算公式为:

$$OR_h=\frac{\text{odds}(z_1=1|z_2=0,h=x+\Delta x)}{\text{odds}(z_1=1|z_2=0,h=x)} \quad (5)$$

式中, $z_1=1$表示目标物种存在, $z_2=1$、$z_2=0$分别表示其他物种存在、缺失; h为环境协变量, x为协变量基准值, Δx为环境协变量的变动单位。为进一步量化各因素影响的相对强度, 本研究对OR_{sp}和OR_h分别取对数并计算绝对值, 即$|\log(OR_{sp})|$和$|(\log(OR_h)|$, 该指标数值越大, 表明对应的种间相互作用或环境协变量对物种占域率的影响越显著。计算过程中, 所有未参与分析的协变量均统一维持在基准水平。

3 研究结果

监测期间, 累计相机总工作日39,229 d。其中, 39个相机点位拍摄到红腹角雉, 独立有效照片为196张; 13个相机点位拍摄到家畜, 牛的独立有效照片为69张, 马的独立有效照片为98张, 合计有效照片为167张。共有11个相机点位同时拍摄到红腹角雉和家畜。

拟合优度检验结果表明最优模型拟合效果良好, $\hat{c}$为0.89, 接近理想值1。误差平方和统计量为158, P值为0.62; Pearson卡方检验统计量为4,478, P值为0.64; Freeman-Tukey卡方检验统计量为288, P值为0.68。

3.1 日活动节律

日活动节律的分析表明红腹角雉为昼行性动物, 日活动模式呈现单峰型, 每日活动集中于6:00–18:00, 在11:00左右达到活动高峰期; 家畜的日活动模式呈现多峰型, 全天均有出现但白天活动较为频繁, 在9:00左右达到活动最高峰, 之后在16:00–20:00间出现较小的高强度活动时段。红腹角雉和家畜的日活动节律存在高度重叠, 日活动时间分布存在显著差异(Δ_4 = 0.74, 95% CI: 0.73–0.95, P < 0.001) (图3)。红腹角雉-家畜-红腹角雉的AAR = 3.17 > 1 (P = 0.03), 表明当家畜出现后, 红腹角雉再次出现在相同位点的时间显著增加。

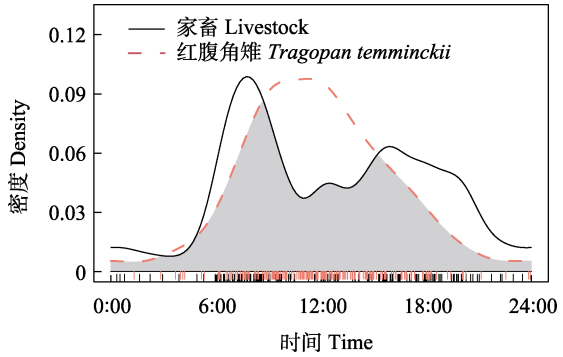


图3 红腹角雉与家畜的日活动节律比较。阴影是重叠区域。
Fig. 3 Comparison of daily activity rhythm of *Tragopan temminckii* and livestock. The shaded areas are overlapping region.

3.2 物种栖息地利用

单物种单季节占域模型的候选模型筛选结果表明(表2), 红腹角雉共有13个等效最优模型(ΔAICc ≤ 2), 草本盖度、凋落物、灌木盖度、竹子盖度、郁闭度和海拔6个环境变量能够较好地解释红腹角雉的占域现状。家畜共有14个等效最优模型, 距最近河流距离、凋落物、灌木盖度、竹子盖度、郁闭度和海拔6个环境变量可较好地解释其占域现状。相机监测天数仅对红腹角雉的探测率有显著影响。

具体来说, 红腹角雉的边际占域率(marginal occupancy probability)随灌木盖度(β = 0.16)和郁闭度(β = 0.06)的增加而逐渐上升, 随凋落物(β = –0.36)、草本盖度(β = –0.41)、海拔(β = –0.20)、竹子盖度(β = –0.10)的增加而持续下降; 家畜的边际占域率随郁闭度(β = 0.39)的增加逐渐增大, 随凋落物(β = –0.10)、距最近河流距离(β = –0.15)、海拔(β = –0.33)、灌木盖度(β = –0.54)、竹子盖度(β = –0.25)的增加而减小(图4)。

3.3 多物种占域模型

将影响占域率的最优协变量纳入多物种占域模型中, 基于3个假设共拟合129个模型(假设1和假设2各1个模型, 假设3包含127个模型)。经评估, AICc值最低的最优模型属于假设3-(60) (AICc = 1,138.81)。基于该模型结果与绝对对数优势比($|\log(OR_{sp})|$和

表2　单物种占域模型选择结果

Table 2　Single-species occupancy model selection results

模型选择 Model selection	参数个数 (K)	似然对数 (logLik)	基于小样本量修正的赤池信息量准则(AICc)	AICc差值 AICc differences	权重 Weight
红腹角雉 *Tragopan temminckii*					
p(day), *ψ*(herb)	4	–365.39	738.95	0.00	0.12
p(day), *ψ*(litter + herb + shrub)	6	–358.53	739.13	0.17	0.11
p(day), *ψ*(litter + herb)	5	–361.88	739.16	0.21	0.11
p(day), *ψ*(litter + herb + altitude)	6	–358.53	739.16	0.21	0.11
p(day), *ψ*(herb + altitude)	5	–362.10	739.65	0.69	0.09
p(day), *ψ*(herb + bamboo)	5	–362.11	739.68	0.72	0.08
p(day), *ψ*(litter + herb + bamboo)	6	–358.73	740.15	1.19	0.07
p(day), *ψ*(herb + shrub)	5	–362.40	740.21	1.26	0.06
p(day), *ψ*(litter + herb + altitude + shrub)	7	–352.34	740.40	1.45	0.06
p(day), *ψ*(litter+ herb + altitude + bamboo)	7	–352.43	740.56	1.61	0.05
p(day), *ψ*(herb +bamboo +altitude)	6	–358.90	740.68	1.73	0.05
p(day), *ψ*(litter + herb + bamboo + shrub)	7	–352.54	740.86	1.91	0.05
p(day), *ψ*(herb + canopy)	5	–362.66	740.89	1.93	0.05
家畜 Livestock					
p(.), *ψ*(canopy + altitude + shrub)	5	–184.68	394.67	0.00	0.12
p(.), *ψ*(canopy + shrub)	4	–188.38	395.04	0.37	0.10
p(.), *ψ*(shrub)	3	–191.91	395.15	0.48	0.10
p(.), *ψ*(altitude + shrub)	4	–188.47	395.33	0.66	0.09
p(.), *ψ*(canopy + bamboo + altitude + shrub)	6	–181.72	395.53	0.86	0.08
p(.), *ψ*(canopy)	3	–192.00	395.68	1.01	0.07
p(.), *ψ*(canopy + bamboo + shrub)	5	–184.85	395.75	1.08	0.07
p(.), *ψ*(bamboo + shrub)	4	–188.58	395.93	1.26	0.07
p(.), *ψ*(bamboo + altitude + shrub)	5	–185.04	396.23	1.56	0.06
p(.), *ψ*(litter + canopy + altitude + shrub)	6	–181.82	396.29	1.62	0.05
p(.), *ψ*(.)	2	–195.33	396.37	1.70	0.05
p(.), *ψ*(canopy + altitude + river + shrub)	6	–181.93	396.57	1.90	0.05
p(.), *ψ*(canopy + river + shrub)	5	–185.11	396.63	1.96	0.04
p(.), *ψ*(litter + canopy)	4	–188.66	396.65	1.98	0.04

p: 探测协变量; *ψ*: 占域协变量; day: 相机监测天数; canopy: 郁闭度; river: 距最近河流距离; herb: 草本盖度; altitude: 海拔; shrub: 灌木盖度; litter: 凋落物; bamboo: 竹子盖度; (.): 空模型。*p*, Detection probability; *ψ*, Occupancy probability; K, Number of parameters; LogLik, Log-likelihood; AICc, Akaike information criterion corrected for small sample size; ΔAICc, The difference in values of Akaike information criterion corrected for small sample size; day, Camera monitoring days; canopy, Canopy closure; river, Distance to the nearest river; herb, Herbaceous coverage; altitude, Altitude; shrub, Shrub coverage; litter, Litter layer; bamboo, Bamboo coverage; (.), Null model.

|log(OR_h)|), 种间相互作用与环境因子共同影响红腹角雉的占域率, 家畜的存在使红腹角雉对竹子盖度、海拔和距最近河流距离的响应发生改变; 同时, 种间相互作用影响强度显著高于其他环境协变量, 是影响红腹角雉栖息地利用的最重要因素(附录3)。

当家畜不存在时, 红腹角雉的占域率与竹子盖度呈负相关, 但当家畜存在时, 红腹角雉的占域率与竹子盖度呈正相关, 且在竹子盖度较高的栖息地中二者共存概率较高。无论家畜存在与否, 红腹角雉的占域率均随海拔升高而降低, 但当家畜存在时, 下降幅度更大。当家畜不存在时, 无论距最近河流距离如何变化红腹角雉的占域率均趋于稳定; 当家畜存在时, 距最近河流距离越远红腹角雉的占域率越大(图5)。

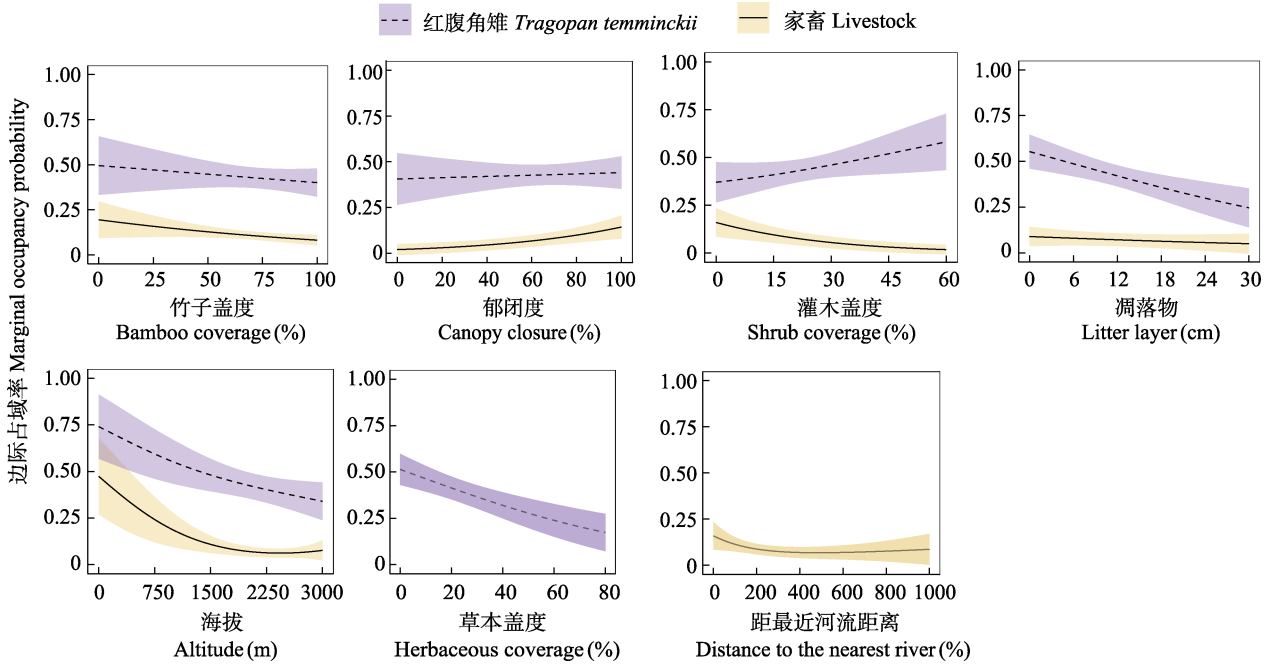


图4　最优占域协变量分别对红腹角雉和家畜边际占域率的影响。阴影是95%的置信区间。
Fig. 4　Marginal occupancy probability of *Tragopan temminckii* and livestock are influenced by optimal occupancy covariates. The shaded areas are 95% credible intervals.

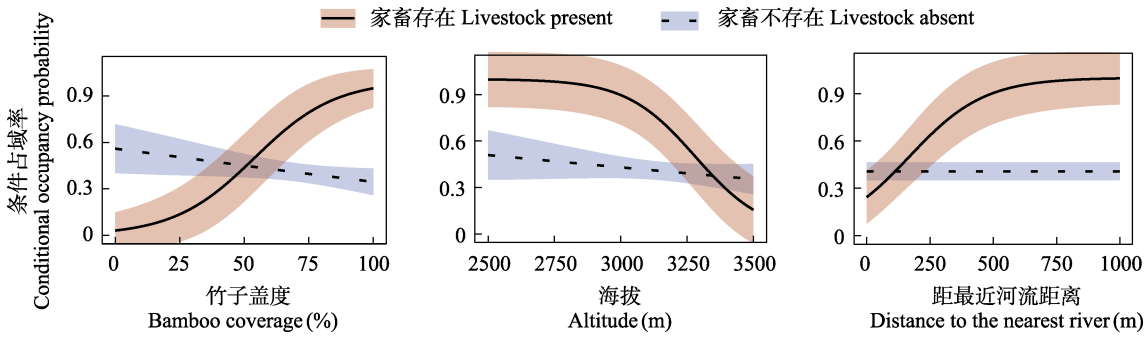


图5　家畜存在/不存在条件下红腹角雉的占域率随竹子盖度、海拔和距最近河流距离的变化情况。阴影是95%的置信区间。
Fig. 5　Under the presence and absence of livestock, the occupancy probability of *Tragopan temminckii* varies along the gradients of bamboo coverage, altitude, and distance to the nearest river. The shaded areas are 95% credible intervals.

4　讨论

家畜放牧的影响已引发广泛讨论(Ryschawy et al., 2014; Drouilly & O'Riain, 2019), 其带来的经济和社会环境效益已得到广泛认可(Bernués et al., 2011)。然而, 许多自然陆地区域的生态结构与功能正因家畜活动而改变(周世强等, 2021), 家畜与野生动物的冲突已成为全球范围内日益普遍的问题。本研究发现, 家畜对红腹角雉的时空格局存在干扰, 且红腹角雉的栖息地占域模式受多种生态因子影响。这种影响体现为时间上的回避和空间上的选择调整。

动物的日活动节律是受自身需求、种间关系、气候状况等影响, 与外界环境以及同域共存物种相互适应、演化的结果[①]。红腹角雉是典型的昼行性动物, 活动集中在日间, 家畜的活动主要集中在上午和下午时段。红腹角雉与家畜的活动高峰期表现出相互错开的趋势, 且红腹角雉在行为上显著回避家畜, 这表明红腹角雉可能通过时间上回避家畜来降低家畜的影响。这种时间生态位上的分化有助于

① 斯煌凯 (2023) 四种食肉目动物时空生态位分化及人类干扰影响. 硕士学位论文, 四川农业大学, 成都.

减少资源竞争, 为红腹角雉在受干扰环境中稳定维持种群生存提供了重要保障。

环境因子对红腹角雉与家畜的栖息地选择影响存在显著差异, 且家畜的存在会改变红腹角雉对关键因子的响应模式。郁闭度对红腹角雉和家畜的影响相同, 两者均偏好郁闭度较高的生境。每年5–10月是保护区的暖季, 此阶段郁闭度较高的森林所提供的遮荫环境有助于野生动物的体温调节(王德良等, 2009; 冯茜等, 2021; Still et al., 2022), 显著提升栖息舒适度。同时, 高大乔木与茂密树冠形成的“视觉屏障”可以直接遮挡外界视线, 减少豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)、大嘴乌鸦(*Corvus macrorhynchus*)、鹰雕(*Spizaetus nipalensis*)等天敌对红腹角雉的探测, 充分契合了该物种的生存所需(郭艳等, 2025); 而较高的灌木盖度不仅具备类似的隐蔽功能, 还能为树上筑巢的红腹角雉提供筑巢材料(Lu & Zheng, 2001; 许兴如, 2024[①]), 因此红腹角雉的占域率随着灌木盖度的增加而升高。然而, 本研究发现家畜会主动回避灌木生境, 该结果与多项已有研究结果不同(冉江洪等, 2003; Pauler et al., 2022)。目前暂未明确造成这一差异的关键因素, 后续需结合自然保护区灌木组成结构、放牧强度、季节等变量设计实验, 探究该现象的内在机制。

在食性方面, 红腹角雉属于杂食性动物, 通常以植物的嫩芽、嫩叶、花、果实和种子等为食, 兼食少量动物性食物(史海涛和郑光美, 1998)。凋落物过量积累会在地表形成厚厚的枯枝、落叶堆积, 通过遮挡阳光、争夺土壤养分抑制林下嫩草、蕨类等低矮植物的萌发和生长(Sydes & Grime, 1981), 同时改变林下微生境, 显著抑制无脊椎动物的生存与活动(施赟等, 2024), 进而直接减少红腹角雉的植物性与动物性食物来源。因此, 红腹角雉的边际占域率随着凋落物的增大而下降。红腹角雉的活动生境以“亮脚林”为主(王德良等, 2009), 该类生境的典型特征为灌木盖度适中, 林下草本不易丛生, 这与本研究中其偏好草本盖度较低生境的结果一致。对食草的家畜而言, 暖季食物资源供给较为充足且其采食范围广(Li et al., 2017), 因此家畜的采食行为受凋落物积累的影响较小(马周文等, 2017)。

除上述因子外, 竹子盖度也是影响红腹角雉和家畜空间分布的主要因素之一。在没有家畜干扰时, 红腹角雉的条件占域率(conditional occupancy probability)与竹子盖度呈负相关, 与其边际占域率一致, 是对高盖度竹丛的主动规避。而当家畜出现时, 红腹角雉的选择发生改变。尽管密集竹丛会限制移动(Fan et al., 2020; Akashi et al., 2021), 但它能通过遮蔽视线、削弱噪音, 降低红腹角雉被家畜惊扰的概率(梁灵玥等, 2025), 因此其条件占域率与竹子盖度的关系逆转为正相关。从本研究的绝对对数优势比结果来看, 家畜的影响远超其他生态因素, 对红腹角雉的栖息地选择具有决定性作用。红腹角雉的边际占域率与距最近河流距离无显著相关, 研究发现保护区内溪流密集且降水充沛, 丰富的分散水源已能充分满足红腹角雉的日常饮水需求(夏珊珊等, 2019)。然而, 家畜的存在迫使同域分布的红腹角雉不得不向远离河流的区域迁移, 这一现象为红腹角雉在空间上回避家畜提供了有力的证据。红腹角雉对海拔的响应模式同样反映了家畜干扰的主导性, 无论家畜是否存在, 红腹角雉的边际占域率均随着海拔的增大逐渐减小。当面临放牧干扰压力时, 它们通过调整海拔分布范围, 大量迁移至中低海拔区域以维持生存。本研究区的放牧活动主要集中在3,000 m以上的高海拔地带, 相比之下, 中低海拔带不仅能使红腹角雉在一定程度上远离低海拔带的人为干扰, 还可有效减少高海拔地带的家畜干扰的影响。不过, 这种适应性调整是否会引发种群数量波动或行为模式的改变, 仍需进一步观察研究。

5 结论与展望

本研究结果表明: 红腹角雉通过改变日常活动模式、减少栖息地使用及采取空间回避等策略应对家畜干扰, 实现了与家畜的长期共存。但家畜活动会使红腹角雉被迫选择次适宜或不适宜的生境。由此表明, 家畜种群数量的大量增加可能改变了红腹角雉的栖息地选择模式。鉴于放牧对红腹角雉等野生动物的干扰及栖息地的潜在威胁, 保护区管理局或当地政府应加强针对性管理, 划定明确的放牧管控区域, 严格限制家畜进入大熊猫等重要保护物种

① 许兴如 (2024) 同域分布白腹锦鸡和红腹角雉栖息地分化格局及其影响因子. 硕士学位论文, 西华师范大学, 四川南充.

的适宜栖息地中活动。考虑到当地的社会经济背景, 完全将居民从保护区迁出并不现实, 因此应鼓励和支持周边社区发展替代经济活动, 以减少对传统放牧和植物资源采集的依赖。相关管理需以保护生物多样性与提升当地社区社会经济水平为核心, 确保保护措施与社区发展相协调。

致谢: 感谢王朗国家级自然保护区全体工作人员辛勤付出, 感谢编委和审稿专家的指导。

ORCID

郭画 https://orcid.org/0009-0006-9316-6617
董译莉 https://orcid.org/0009-0009-7780-9039
周铝 https://orcid.org/0009-0007-0482-900X
田成 https://orcid.org/0000-0002-0706-6673

参考文献

Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. IEEE Transactions on Automatic Control, 19, 716–723.

Akashi N, Unno A, Uno H (2021) The protective effect of dwarf bamboo on broad-leaved seedlings against deer browsing. Forest Ecology and Management, 494, 119273.

Bernués A, Ruiz R, Olaizola A, Villalba D, Casasús I (2011) Sustainability of pasture-based livestock farming systems in the European Mediterranean context: Synergies and trade-offs. Livestock Science, 139, 44–57.

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, 2nd edn. Springer, New York.

Burton AC, Neilson E, Moreira D, Ladle A, Steenweg R, Fisher JT, Bayne E, Boutin S (2015) Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes. Journal of Applied Ecology, 52, 675–685.

Chen X, Shang XT, Fan F, Zheng Y, Zhao LJ, Sun HO, Li S, Zhang L (2024) Impacts of livestock grazing on blue-eared pheasants (*Crossoptilon auritum*) survival in subalpine forests of Southwest China. Integrative Conservation, 2, 201–213.

Ding P, Zhang ZW, Liang W, Li XT (2019) The Birds in the Forest of China. Hunan Science & Technology Press, Changsha. (in Chinese) [丁平, 张正旺, 梁伟, 李湘涛 (2019) 中国森林鸟类. 湖南科学技术出版社, 长沙.]

Dong SK, Gao HW, Xu GC, Hou XY, Long RJ, Kang MY, Lassoie JP (2007) Farmer and professional attitudes to the large-scale ban on livestock grazing of grasslands in China. Environmental Conservation, 34, 246–254.

Drouilly M, O'Riain MJ (2019) Wildlife winners and losers of extensive small-livestock farming: A case study in the South African Karoo. Biodiversity and Conservation, 28, 1493–1511.

Fan F, Bu HL, McShea WJ, Shen XL, Li BV, Li S (2020) Seasonal habitat use and activity patterns of blood pheasant *Ithaginis cruentusbe* in the presence of free-ranging livestock. Global Ecology and Conservation, 23, e01155.

Feng X, Hu Q, Shi XG, Wang ML, Qu CM, Jin SL (2021) Study on suitable habitat and activity rhythm of *Tragopan temminckii* in Wolong National Nature Reserve. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 42(4), 12–19. (in Chinese with English abstract) [冯茜, 胡强, 施小刚, 王茂麟, 瞿春茂, 金森龙 (2021) 卧龙国家级自然保护区红腹角雉适宜栖息地与活动节律研究. 四川林业科技, 42(4), 12–19.]

Fiske I, Chandler R (2011) unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. Journal of Statistical Software, 43, 1–13.

Fuller AK, Linden DW, Royle JA (2016) Management decision making for fisher populations informed by occupancy modeling. The Journal of Wildlife Management, 80, 794–802.

Geddes C, Miller GR (2012) Will climate change counteract the benefits of sheep-grazing in conserving a rare alpine dwarf-herb community? New Journal of Botany, 2, 92–99.

Guo H, Wu JB, Zhou L, Yao SM, Dayananda B, Tian C (2025) Co-occurrence and interactions among sympatric wildlife: Insights from a multi-species occupancy study in Wanglang National Nature Reserve, China. Journal of Zoology, 327, 302–312.

Guo Y, Xu XR, Pu GH, Yin HK, Fu LQ, Huang YH, Bai WK, Wang B, Zhang JD, Zhou CQ (2025) Occupancy pattern and influencing factors of three representative forest pheasants. Journal of China West Normal University (Natural Sciences), 46, 1–11. (in Chinese with English abstract) [郭艳, 许兴如, 蒲冠桦, 尹华康, 付励强, 黄耀华, 白文科, 王彬, 张晋东, 周材权 (2025) 三种典型森林雉类的占域模式及影响因子. 西华师范大学学报(自然科学版), 46, 1–11.]

Kang DW (2015) Research on the Habitat Selection of Giant Pandas. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [康东伟 (2015) 大熊猫的生境选择研究. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]

Keesing F, Ostfeld RS, Okanga S, Huckett S, Bayles BR, Chaplin-Kramer R, Fredericks LP, Hedlund T, Kowal V, Tallis H, Warui CM, Wood SA, Allan BF (2018) Consequences of integrating livestock and wildlife in an African savanna. Nature Sustainability, 1, 566–573.

Kéry M, Royle JA (2015) Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of Distribution, Abundance and Species Richness in R and BUGS. Academic Press, London.

Li BV, Pimm SL, Li S, Zhao LJ, Luo CP (2017) Free-ranging

livestock threaten the long-term survival of giant pandas. Biological Conservation, 216, 18–25.

Liang LY, Wan YQ, Chen BP, Wang SF, Wang Q, Fu YQ (2025) Study on nestling habitat selection by *Arborophila rufipectus*. Sichuan Journal of Zoology, 44, 405–412. (in Chinese with English abstract) [梁灵玥, 万永清, 陈本平, 汪淑芳, 王琼, 付义强 (2025) 四川山鹧鸪育雏栖息地选择研究. 四川动物, 44, 405–412.]

Liu W, Wu YJ, DuBay SG, Zhao CH, Wang B, Ran JH (2019) Dung-associated arthropods influence foraging ecology and habitat selection in black-necked cranes (*Grus nigricollis*) on the Qinghai-Tibet Plateau. Ecology and Evolution, 9, 2096–2105.

Lu X, Zheng GM (2001) Habitat selection and use by a hybrid of white and Tibetan eared pheasants in eastern Tibet during the post-incubation period. Canadian Journal of Zoology, 79, 319–324.

Ma ZW, Wang YX, Wang H, A BM, Zhang ZM, Hou FJ (2017) Litter and its functions in grazing ecosystems. Acta Prataculturae Sinica, 26(7), 201–212. (in Chinese with English abstract) [马周文, 王迎新, 王宏, 阿不满, 张贞明, 侯扶江 (2017) 放牧生态系统枯落物及其作用. 草业学报, 26(7), 201–212.]

MacKenzie DI, Bailey LL (2004) Assessing the fit of site-occupancy models. Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics, 9, 300–318.

MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE (2006) Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence. Academic Press, London.

Mandema FS, Tinbergen JM, Ens BJ, Bakker JP (2013) Livestock grazing and trampling of birds' nests: An experiment using artificial nests. Journal of Coastal Conservation, 17, 409–416.

Monterroso P, Alves PC, Ferreras P (2014) Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: Implications for species coexistence. Behavioral Ecology and Sociobiology, 68, 1403–1417.

Naimi B, Hamm NAS, Groen TA, Skidmore AK, Toxopeus AG (2014) Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? Ecography, 37, 191–203.

Parsons AW, Bland C, Forrester T, Baker-Whatton MC, Schuttler SG, McShea WJ, Costello R, Kays R (2016) The ecological impact of humans and dogs on wildlife in protected areas in eastern North America. Biological Conservation, 203, 75–88.

Pauler CM, Zehnder T, Staudinger M, Lüscher A, Kreuzer M, Berard J, Schneider MK (2022) Thinning the thickets: Foraging of hardy cattle, sheep and goats in green alder shrubs. Journal of Applied Ecology, 59, 1394–1405.

R Core Team (2024) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ran JH, Liu SY, Wang HJ, Sun ZY, Zeng ZY, Liu SC (2003) Habitat selection by giant pandas and grazing livestock in the Xiaoxiangling Mountains of Sichuan Province. Acta Ecologica Sinica, 23, 2253–2259. (in Chinese with English abstract) [冉江洪, 刘少英, 王鸿加, 孙治宇, 曾宗永, 刘世昌 (2003) 小相岭大熊猫与放牧家畜的生境选择. 生态学报, 23, 2253–2259.]

Rashid W, Shi JB, Rahim IU, Sultan H, Dong SK, Ahmad L (2020) Research trends and management options in human–snow leopard conflict. Biological Conservation, 242, 108413.

Ridout MS, Linkie M (2009) Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics, 14, 322–337.

Rota CT, Ferreira MAR, Kays RW, Forrester TD, Kalies EL, McShea WJ, Parsons AW, Millspaugh JJ (2016) A multispecies occupancy model for two or more interacting species. Methods in Ecology and Evolution, 7, 1164–1173.

Rowcliffe JM, Kays R, Kranstauber B, Carbone C, Jansen PA (2014) Quantifying levels of animal activity using camera trap data. Methods in Ecology and Evolution, 5, 1170–1179.

Ryschawy J, Joannon A, Gibon A (2014) Mixed crop-livestock farm: Definitions and research issues. Cahiers Agricultures, 23, 346–356.

Shang XT, Luo CP, Li B, Zheng Y, Zhou ZQ, Zhang L, Li S (2020) Diversity and fauna composition of birds in the Wanglang National Nature Reserve, Sichuan. Sichuan Journal of Zoology, 39, 93–106. (in Chinese with English abstract) [尚晓彤, 罗春平, 李斌, 郑勇, 周智强, 张立, 李晟 (2020) 四川王朗国家级自然保护区鸟类多样性与区系组成. 四川动物, 39, 93–106.]

Shi HT, Zheng GM (1998) The study on diet of Temmink's tragopan. Zoological Research, 19, 225–229. (in Chinese with English abstract) [史海涛, 郑光美 (1998) 红腹角雉的食性研究. 动物学研究, 19, 225–229.]

Shi Y, Fan XJ, Liu JL, Zhang RB, He YX, Fu XL, He CJ, Fan ZZ, He JL, Liu MZ, Wang D (2024) Effects of litter inputs on soil nematode community structure and metabolic footprint in a *Robinia pseudoacacia* forest. Acta Ecologica Sinica, 44, 11276–11285. (in Chinese with English abstract) [施赟, 樊晓婧, 刘俊利, 张若冰, 贺雨轩, 付鑫磊, 何长江, 凡转转, 何京隆, 刘梦舟, 王冬 (2024) 凋落物输入对刺槐林土壤线虫群落结构和代谢足迹的影响. 生态学报, 44, 11276–11285.]

Sichuan Forestry Department (2015) The Pandas of Sichuan: The 4th Survey Report on Giant Panda in Sichuan Province. Sichuan Publishing House of Science & Technology, Chengdu. (in Chinese) [四川省林业厅 (2015) 四川的大熊猫: 四川省第四次大熊猫调查报告. 四川科学技术出版社, 成都.]

Song XS, Kang FF, Han HR, Yu XW, Zhou B, Cheng XQ (2014) Hydrological effects of forest litters and soil in *Pinus*

tabulaeformis plantation under different degrees of canopy coverage in Taiyue Mountains. Bulletin of Soil and Water Conservation, 34(3), 102–108. (in Chinese with English abstract) [宋小帅, 康峰峰, 韩海荣, 于晓文, 周彬, 程小琴 (2014) 太岳山不同郁闭度油松人工林枯落物及土壤水文效应. 水土保持通报, 34(3), 102–108.]

Steinfeld H, Gerber P, Wassenaar T, Castel V, Rosales M, Haan CD (2006) Livestock's Long Shadow—Environmental Issues and Options. FAO, Rome.

Still CJ, Page G, Rastogi B, Griffith DM, Aubrecht DM, Kim Y, Burns SP, Hanson CV, Kwon H, Hawkins L, Meinzer FC, Sevanto S, Roberts D, Goulden M, Pau S, Detto M, Helliker B, Richardson AD (2022) No evidence of canopy-scale leaf thermoregulation to cool leaves below air temperature across a range of forest ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 119, e2205682119.

Strauss SY, Irwin RE (2004) Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant–animal interactions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 35, 435–466.

Su RN, Cheng JH, Chen DM, Bai YF, Jin H, Chao L, Wang ZJ, Li JQ (2017) Effects of grazing on spatiotemporal variations in community structure and ecosystem function on the grasslands of Inner Mongolia, China. Scientific Reports, 7, 40.

Suraci JP, Gaynor KM, Allen ML, Alexander P, Brashares JS, Cendejas-Zarelli S, Crooks K, Elbroch LM, Forrester T, Green AM, Haight J, Harris NC, Hebblewhite M, Isbell F, Johnston B, Kays R, Lendrum PE, Lewis JS, McInturff A, McShea W, Murphy TW, Palmer MS, Parsons A, Parsons MA, Pendergast ME, Pekins C, Prugh LR, Sager-Fradkin KA, Schuttler S, Şekercioğlu ÇH, Shepherd B, Whipple L, Whittington J, Wittemyer G, Wilmers CC (2021) Disturbance type and species life history predict mammal responses to humans. Global Change Biology, 27, 3718–3731.

Suryawanshi KR, Redpath SM, Bhatnagar YV, Ramakrishnan U, Chaturvedi V, Smout SC, Mishra C (2017) Impact of wild prey availability on livestock predation by snow leopards. Royal Society Open Science, 4, 170026.

Sydes C, Grime JP (1981) Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. The Journal of Ecology, 69, 249–262.

Tian C (2020) Study on Spatial-Temporal Distribution and Driving Factors of Wildlife in Habitat of Giant Pandas. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [田成 (2020) 大熊猫栖息地野生动物时空分布及驱动因素研究. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]

Tian C, Li JQ, Yang XY, Yu L, Yuan D, Li YX (2018) Preliminary surveys of wild animals using infrared camera in Wanglang National Nature Reserve, Sichuan Province. Biodiversity Science, 26, 620–626. (in Chinese with English abstract) [田成, 李俊清, 杨旭煜, 余鳞, 袁丹, 黎运喜 (2018) 利用红外相机技术对四川王朗国家级自然保护区野生动物物种多样性的初步调查. 生物多样性, 26, 620–626.]

Tian C, Zhang YY, Liu ZX, Dayananda B, Fu XB, Yuan D, Tu ZB, Luo CP, Li JQ (2020) Temporal niche patterns of large mammals in Wanglang National Nature Reserve, China. Global Ecology and Conservation, 22, e01015.

Twining JP, Sutherland C, Reid N, Tosh DG (2022) Habitat mediates coevolved but not novel species interactions. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 289, 20212338.

Viviano A, Mori E, Fattorini N, Mazza G, Lazzeri L, Panichi A, Strianese L, Mohamed WF (2021) Spatiotemporal overlap between the European brown hare and its potential predators and competitors. Animals, 11, 562.

Wale OA, Adewunmi DG (2020) Evaluation of nutritional and phytochemical properties of *Eucalyptus camaldulensis*, *Hibiscus sabdariffa* and *Morinda lucida* from Ogun State, Nigeria. Journal of Stress Physiology & Biochemistry, 16, 45–56.

Wang D, Li QB, Hou LY, Su X, Lian XM (2024) Spatiotemporal overlap among snow leopard, bharal, and free-ranging livestock: Suggestions on mitigating human–snow leopard conflict. Global Ecology and Conservation, 53, e03029.

Wang DL, Gu JF, He P (2009) Analysis on vegetation selection of Temminck's tragopan on Mt. Badagongshan. Journal of Shandong University (Natural Science), 44(3), 17–21. (in Chinese with English abstract) [王德良, 辜娇峰, 何平 (2009) 八大公山红腹角雉对植被因素选择的分析. 山东大学学报(理学版), 44(3), 17–21.]

Wang F, McShea WJ, Wang DJ, Li S (2015) Shared resources between giant panda and sympatric wild and domestic mammals. Biological Conservation, 186, 319–325.

Wang LR, Lu YT, Cai YF, Ji LL, Pang DP, Zhou MS, Cheng Y, Pu FG, Zhang BW (2025) The spatial relationship between two sympatric pheasant species and various human disturbance activities. Animals, 15, 95.

Wang MJ, Li JQ (2008) Research on habitat restoration of giant panda after a grave disturbance of earthquake in Wanglang Nature Reserve, Sichuan Province. Acta Ecologica Sinica, 28, 5848–5855. (in Chinese with English abstract) [王梦君, 李俊清 (2008) 四川省王朗自然保护区地震干扰后大熊猫栖息地的恢复. 生态学报, 28, 5848–5855.]

Wang P, Zhou EH, Zhang K, Wang DY, Li YH, Hu J (2022) Spatial and temporal niche differentiation of *Ithaginis cruentus* and *Tragopan temminckii* in the Xiaoxiangling Mountains. Sichuan Journal of Zoology, 41, 416–424. (in Chinese with English abstract) [王芃, 周恩华, 张勘, 王大勇, 李艳红, 胡杰 (2022) 小相岭山系血雉与红腹角雉的时空生态位分化. 四川动物, 41, 416–424.]

Wu Y, Chen DM, Delgado-Baquerizo M, Liu SG, Wang B, Wu

JP, Hu SJ, Bai YF (2022) Long-term regional evidence of the effects of livestock grazing on soil microbial community structure and functions in surface and deep soil layers. Soil Biology and Biochemistry, 168, 108629.

Xia SS, Hu DM, Deng Y, Zhong X, Bai WK, Zhang JD, Wang B, Zhou CQ (2019) Habitat partitioning between sympatric golden pheasant and Temminck's tragopan at different spatial scales. Acta Ecologica Sinica, 39, 1627–1638. (in Chinese with English abstract) [夏珊珊, 胡大明, 邓玥, 钟雪, 白文科, 张晋东, 王彬, 周材权 (2019) 同域分布红腹锦鸡和红腹角雉在不同空间尺度下的生境分化. 生态学报, 39, 1627–1638.]

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.]

Xu XR, Guo Y, Chen L, Zhou TX, Yang HL, Cheng YH, Wang B (2024) Seasonal changes in occupancy pattern of *Tragopan temminckii* in the Fengtongzhai National Nature Reserve, Sichuan. Sichuan Journal of Zoology, 43, 385–395. (in Chinese with English abstract) [许兴如, 郭艳, 陈黎, 周天祥, 杨华林, 程跃红, 王彬 (2024) 四川蜂桶寨国家级自然保护区红腹角雉占域模式及其季节性变化. 四川动物, 43, 385–395.]

Zanni M, Brivio F, Grignolio S, Apollonio M (2021) Estimation of spatial and temporal overlap in three ungulate species in a Mediterranean environment. Mammal Research, 66, 149–162.

Zhang ZW, Ding CQ, Ding P, Zheng GM (2003) The current status and a conservation strategy for species of Galliformes in China. Biodiversity Science, 11, 414–421. (in Chinese with English abstract) [张正旺, 丁长青, 丁平, 郑光美 (2003) 中国鸡形目鸟类的现状与保护对策. 生物多样性, 11, 414–421.]

Zheng GM (2015) Pheasants in China. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2015) 中国雉类. 高等教育出版社, 北京.]

Zheng GM, Wang QS (1998) China Red Data Book of Endangered Animals: Aves. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美, 王岐山 (1998) 中国濒危动物红皮书(鸟类). 科学出版社, 北京.]

Zheng SW, Liao YF (1983) Studies on habits, activities, food and reproduction of the blue-eared pheasant. Acta Zoologica Sinica, 29, 71–85. (in Chinese with English abstract) [郑生武, 廖炎发 (1983) 蓝马鸡的栖息地、活动、食性与繁殖研究. 动物学报, 29, 71–85.]

Zhou L, Guo H, Yao SM, Tian C (2025) The spatio-temporal distribution patterns of *Tragopan temminckii* in Wanglang National Nature Reserve. Biodiversity Science, 33, 24537. (in Chinese with English abstract) [周铝, 郭画, 姚世贸, 田成 (2025) 王朗国家级自然保护区红腹角雉时空分布模式. 生物多样性, 33, 24537.]

Zhou L, Kang ZZ, Guo H, Yao SM, Dayananda B, Tian C (2026) Habitat suitability assessment of ungulates in Wanglang National Nature Reserve. Ecological Frontiers, 46, 145–156.

Zhou SQ, Zhang JD, Hull V, Huang JY, Liu D, Xie H, Zou XY, Zhang HM (2021) Comparison of the bamboo-grazing behavior of giant pandas and livestock. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 27, 1203–1209. (in Chinese with English abstract) [周世强, 张晋东, Vanessa Hull, 黄金燕, 刘巅, 谢浩, 邹晓艳, 张和民 (2021) 野生大熊猫与放牧家畜采食竹子行为的比较. 应用与环境生物学报, 27, 1203–1209.]

Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: Data exploration. Methods in Ecology and Evolution, 1, 3–14.

(责任编委: 肖凌云　责任编辑: 闫文杰)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025501

郭画, 罗雨甜, 董译莉, 周铝, 姚世贸, 朱旭飞, 田成 (2026) 放牧干扰对王朗国家级自然保护区红腹角雉时空分布的影响. 生物多样性, 34, 25501. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025501

附录1　环境变量的方差膨胀因子

Appendix 1　Variance inflation factor (VIF) values for environmental covariates

环境协变量 Environmental covariates	方差膨胀因子 VIF
相机监测天数 Camera monitoring days	1.11
郁闭度 Canopy closure	1.28
距最近河流距离 Distance to the nearest river	1.69
草本盖度 Herbaceous coverage	1.34
海拔 Altitude	1.54
灌木盖度 Shrub coverage	1.40
竹子盖度 Bamboo coverage	1.37
凋落物 Litter layer	1.76

附录2　多物种占域模型选择结果

Appendix 2　Multi-species occupancy model selection results

假设 Hypothesis	模型 Model	模型选择 Model selection	AICc
1	1-(1)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, 0)	1149.52
2	2-(1)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, 1)	1148.41
3	3-(1)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter))	1144.09
	3-(2)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb))	1143.27
	3-(3)	*p*(day,1) *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy))	1142.46
	3-(4)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(bamboo))	1140.63
	3-(5)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(altitude))	1143.31
	3-(6)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(river))	1141.05
	3-(7)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(shrub))	1143.02
	3-(8)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb))	1145.27
	3-(9)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy))	1144.06
	3-(10)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+bamboo))	1142.47
	3-(11)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+altitude))	1145.30
	3-(12)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+river))	1140.10

3-(13)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+shrub))	1145.01
3-(14)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy))	1143.54
3-(15)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+bamboo))	1141.79
3-(16)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+altitude))	1144.31
3-(17)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+river))	1141.69
3-(18)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+shrub))	1143.94
3-(19)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+bamboo))	1140.88
3-(20)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+altitude))	1144.15
3-(21)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+river))	1142.51
3-(22)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+shrub))	1143.63
3-(23)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(bamboo+altitude))	1141.90
3-(24)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(bamboo+river))	1140.13
3-(25)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(bamboo+shrub))	1142.62
3-(26)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(altitude+river))	1142.47
3-(27)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude,	1145.00

	Pr(TT|LK)*(altitude+shrub))	
3-(28)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(river+shrub))	1142.08
3-(29)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy))	1145.30
3-(30)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+bamboo))	1143.60
3-(31)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+altitude))	1146.31
3-(32)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+river))	1141.26
3-(33)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+shrub))	1145.86
3-(34)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+bamboo))	1142.82
3-(35)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+altitude))	1145.78
3-(36)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+river))	1141.53
3-(37)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+shrub))	1145.51
3-(38)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+bamboo+altitude))	1143.90
3-(39)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+bamboo+river))	1142.05
3-(40)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+bamboo+shrub))	1144.47
3-(41)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+altitude+river))	1141.53
3-(42)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy,	1147.00

	canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+altitude+shrub))	
3-(43)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+river+shrub))	1140.70
3-(44)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+bamboo))	1141.96
3-(45)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+altitude))	1145.05
3-(46)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+river))	1143.16
3-(47)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+shrub))	1144.38
3-(48)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+bamboo+altitude))	1143.14
3-(49)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+bamboo+river))	1140.64
3-(50)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+bamboo+shrub))	1143.79
3-(51)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+altitude+river))	1142.95
3-(52)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+altitude+shrub))	1145.92
3-(53)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+river+shrub))	1142.87
3-(54)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+bamboo+altitude))	1141.75
3-(55)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+bamboo+river))	1141.34
3-(56)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+bamboo+shrub))	1142.88

3-(57)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+altitude+river))	1144.19
3-(58)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+altitude+shrub))	1145.50
3-(59)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+river+shrub))	1143.82
3-(60)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(bamboo+altitude+river))	1138.81
3-(61)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(bamboo+altitude+shrub))	1143.43
3-(62)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(bamboo+river+shrub))	1141.39
3-(63)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(altitude+river+shrub))	1144.00
3-(64)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+river))	1142.78
3-(65)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+shrub))	1146.37
3-(66)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+bamboo+altitude))	1145.13
3-(67)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+bamboo+river))	1142.54
3-(68)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+bamboo+shrub))	1145.58
3-(69)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter + herb + bamboo + canopy))	1143.92
3-(70)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter + herb + Altitude + canopy))	1146.84
3-(71)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude,	1142.55

	Pr(TT|LK)*(litter+herb+altitude+river))	
3-(72)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+altitude+shrub))	1147.43
3-(73)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+river+shrub))	1141.57
3-(74)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+bamboo+altitude))	1143.29
3-(75)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+bamboo+river))	1143.33
3-(76)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+bamboo+shrub))	1144.82
3-(77)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+altitude+river))	1143.29
3-(78)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+altitude+shrub))	1147.47
3-(79)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+river+shrub))	1142.38
3-(80)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(itter+bamboo+altitude+river))	1140.77
3-(81)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+bamboo+altitude+shrub))	1145.41
3-(82)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+bamboo+river+shrub))	1143.39
3-(83)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+altitude+river+shrub))	1142.68
3-(84)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+river+shrub))	1143.02
3-(85)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+bamboo+river))	1141.87
3-(86)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy,	1143.90

	canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+bamboo+shrub))	
3-(87)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+altitude+river))	1144.67
3-(88)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+altitude+shrub))	1146.28
3-(89)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+river+shrub))	1144.60
3-(90)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+bamboo+altitude+river))	1139.48
3-(91)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+bamboo+altitude+shrub))	1144.58
3-(92)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+bamboo+river+shrub))	1142.19
3-(93)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+altitude+river+shrub))	1144.91
3-(94)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+bamboo+altitude+river))	1140.27
3-(95)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+bamboo+altitude+shrub))	1143.06
3-(96)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+bamboo+river+shrub))	1143.02
3-(97)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+altitude+river+shrub))	1145.64
3-(98)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(bamboo+altitude+river+shrub))	1140.79
3-(99)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+bamboo+altitude))	1144.72
3-(100)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+bamboo+river))	1143.87

3-(101)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+bamboo+ shrub))	1145.89
3-(102)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+altitude+river))	1144.39
3-(103)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+altitude+shrub))	1148.28
3-(104)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+river+shrub))	1143.31
3-(105)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+bamboo+altitude+river))	1141.47
3-(106)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+bamboo+altitude+shrub))	1146.55
3-(107)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+bamboo+river+shrub))	1144.17
3-(108)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+altitude+river+shrub))	1143.53
3-(109)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+bamboo+altitude+river))	1142.07
3-(110)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+bamboo+altitude+shrub))	1144.78
3-(111)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+bamboo+river+shrub))	1144.96
3-(112)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+altitude+river+shrub))	1144.35
3-(113)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+bamboo+altitude+river+shrub))	1142.70
3-(114)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+bamboo+altitude+river))	1141.08
3-(115)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude,	1144.22

3-(116)	*Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+bamboo+altitude+shrub)) *p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+bamboo+river+shrub))	1143.74
3-(117)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+altitude+river+shrub))	1146.57
3-(118)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+bamboo+altitude+river+shrub))	1141.47
3-(119)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(canopy+bamboo+altitude+river+shrub))	1142.07
3-(120)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+bamboo+altitude+shrub))	1142.99
3-(121)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+bamboo+altitude+shrub))	1146.05
3-(122)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+bamboo+river+shrub))	1145.73
3-(123)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+altitude+river+shrub))	1145.30
3-(124)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+bamboo+altitude+river+shrub))	1143.44
3-(125)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+canopy+bamboo+altitude+river+shrub))	1143.96
3-(126)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(herb+canopy+bamboo+altitude+river+shrub))	1142.91
3-(127)	*p*(day,1), *ψ*(litter+herb+shrub+bamboo+altitude+canopy, canopy+bamboo+river+shrub+litter+altitude, *Pr*(TT|LK)*(litter+herb+canopy+bamboo+altitude+river+shrub))	1144.86

p: 探测协变量; *ψ*: 占域协变量; AICc: 基于小样本量修正的赤池信息量准则; *Pr*: 种间相互作用; TT: 红腹角雉; LK: 放牧干扰; day: 相机监测天数; canopy: 郁闭度; river: 距最近河流距离; herb: 草本盖度; altitude: 海拔; shrub: 灌木盖度; litter: 凋落物; bamboo: 竹子盖度。*p*, Detection probability; *ψ*, Occupancy probability; AICc, Akaike information criterion corrected for small sample size; *Pr*, Interspecific interaction; TT, *Tragopan temminckii*; LK, Livestock; day, Camera monitoring days; canopy, Canopy closure; river, Distance to the nearest river; herb, Herbaceous coverage; altitude, Altitude; shrub, Shrub coverage; litter, Litter layer; bamboo, Bamboo coverage.

附录3　红腹角雉与家畜占域率的种间相互作用及协变量相对重要性

Appendix 3　The relative importance of interspecific interaction and covariates on occupancy probability of the *Tragopan temminckii* and livestock

	类型 Type	相互作用物种和环境协变量 Interacting species and environmental covariates	红腹角雉 *Tragopan temminckii*	家畜 Livestock
|log(ORsp)|	种间相互作用 Interspecific interaction	红腹角雉 *Tragopan temminckii*	/	1.40
		家畜 Livestock	1.40	/
|log(OR_h)|	环境协变量 Environmental covariates	郁闭度 Canopy closure	0.01	0.04
		凋落物 Litter layer	0.04	0.01
		海拔 Altitude	0.00	0.01
		竹子盖度 Bamboo coverage	0.01	0.01
		灌木盖度 Shrub coverage	0.00	0.00
		距最近河流距离 Distance to the nearest river	/	0.01
		草本盖度 Herbaceous coverage	0.03	/

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (6): 25339, pages 1–11
doi: 10.17520/biods.2025339
cstr: 32101.14.biods.2025339

•研究报告•

泸沽湖鱼类群落结构特征及驱动因子

李开飞[1,2], 龚进玲[1], 胡飞飞[1], 李学梅[1], 卢昭远[1], 罗鸣钟[2*], 朱挺兵[1*]

1. 农业农村部淡水生物多样性保护重点实验室, 中国水产科学研究院长江水产研究所, 武汉 430223; 2. 长江大学动物科学与技术学院, 湖北荆州 434020

摘要: 泸沽湖是我国西南地区重要的高原深水型湖泊, 其鱼类群落状况已多年未见报道。本研究于2023–2024年春季(5月)和秋季(10月)对泸沽湖鱼类群落共开展了4次现场调查, 并结合冗余分析(redundancy analysis, RDA)与聚类方法, 揭示了环境因子对鱼类群落时空分异的驱动机制。共采集到鱼类14种, 隶属2目4科, 其中鲤形目占绝对优势(种数占比85.71%)。土著鱼类仅采集到1种, 为泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)。外来鱼类共采集到13种, 占鱼类种类数的92.86%。相对重要性指数(index of relative importance, *IRI*)显示, 鲫(*Carassius auratus*, *IRI* = 8,509)和麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*, *IRI* = 1,763)在所有调查季节均维持高出现频率, 为全年优势种。RDA表明, 不同季节环境因子对鱼类群落结构变异的影响程度和方式存在差异, 春季鱼类群落结构变异主要受NO_3^--N、pH值等环境因子影响, 而秋季鱼类群落结构变异主要受NO_3^--N、总氮(total nitrogen, TN)等环境因子影响。丰度生物量比较曲线(abundance-biomass comparison curve, ABC)显示秋季生物量曲线显著高于丰度曲线, 呈现出“秋季稳态-春季亚稳态”模式。针对当前泸沽湖鱼类群落面临的土著鱼类衰退、外来鱼类占据优势等突出问题, 建议加强土著鱼类保护研究、强化对污染和外来鱼类放生活动的管控, 并建立渔业资源长期监测体系。

关键词: 鱼类资源; 群落结构; 多样性指数; 时空分异

李开飞, 龚进玲, 胡飞飞, 李学梅, 卢昭远, 罗鸣钟, 朱挺兵 (2026) 泸沽湖鱼类群落结构特征及驱动因子. 生物多样性, 34, 25339. doi: 10.17520/biods.2025339; cstr: 32101.14.biods.2025339.
Li KF, Gong JL, Hu FF, Li XM, Lu ZY, Luo MZ, Zhu TB (2026) Fish community structure and driving factors in Lugu Lake, Southwest China. Biodiversity Science, 34, 25339. doi: 10.17520/biods.2025339; cstr: 32101.14.biods.2025339.

Fish community structure and driving factors in Lugu Lake, Southwest China

Kaifei Li[1,2], Jinling Gong[1], Feifei Hu[1], Xuemei Li[1], Zhaoyuan Lu[1], Mingzhong Luo[2*], Tingbing Zhu[1*]

1 *Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation (Ministry of Agriculture and Rural Affairs), Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China*
2 *College of Animal Science and Technology, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434020, China*

ABSTRACT

Aims: Lugu Lake, a significant plateau deep-water lake in Southwest China, has not had its fish community reported in recent years. This study was to investigate the current status of fish communities in Lugu Lake.
Methods: We conducted four field surveys in spring (May) and autumn (October) of 2023 and 2024, and employed redundancy analysis (RDA) and clustering methods to elucidate the driving effects of environmental factors on the spatiotemporal patterns of fish community structure.
Results: A total of 14 fish species were identified, belonging to 2 orders, 4 families, with Cypriniformes being the predominant order (85.71%). The only indigenous fish species recorded was *Misgurnus anguillicaudatus*, while 13 exotic fish species were recorded, constituting 92.86% of the total species, with *Carassius auratus* and *Pseudorasbora parva* being the most abundant. RDA revealed that fish community structure was influenced by NO_3^--N and pH in spring, and by NO_3^--N and total nitrogen in autumn. The abundance-biomass comparison curve (ABC) showed that the biomass curve in autumn was significantly higher than the abundance curve, presenting an “autumn stable–spring

收稿日期 Received: 2025-08-22; 接受日期 Accepted: 2026-03-05
基金项目: 农业农村部财政专项和中国水产科学研究院中央公益性科研院所基本科研业务费专项资金(2023TD61) Supported by the Special Finance Project of Ministry of Agriculture and Rural Affairs and the Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, Chinese Academy of Fishery Sciences (2023TD61)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: kklmz413@yangtzeu.edu.cn; zhutb@yf.ac.cn

substable state" pattern.
Conclusion: To address the challenges faced by the fish community in Lugu Lake, such as the decline of indigenous species and the prevalence of exotic species, we recommend focusing on conserving indigenous fish, enhancing pollution control, regulating the release of exotic species, and establishing a comprehensive long-term monitoring program.
Key words: fish resources; community structure; diversity index; temporal and spatial variation

泸沽湖是我国西南地区重要的高原深水型湖泊, 最大水深93.5 m。作为横断山区最大的构造断陷湖, 其夏季温跃层深度10–20 m, 40 m以下为全年恒温(9.5–10℃)的深水层, 水体热分层结构显著, 这一稳定的热分层格局构建了泸沽湖独特的鱼类区系(赵雪枫, 2014①; Han et al., 2024)。历史资料显示, 泸沽湖原生鱼类区系结构极为简单且高度特化, 包括厚唇裂腹鱼(*Schizothorax labrosus*)、小口裂腹鱼(*S. microstomus*)、宁蒗裂腹鱼(*S. ninglangensis*)这三种特有裂腹鱼类和泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)。然而, 自20世纪80年代起, 因增殖放流及宗教旅游放生活动急剧增加, 导致外来鱼类大量入侵。这些外来鱼类凭借生长快、繁殖力强的优势迅速扩张, 与裂腹鱼类在食物资源和繁殖空间上形成激烈竞争。多重压力下, 裂腹鱼类种群急剧衰退, 年产量从1960年的300 t锐减至1990年的不足2 t (王幼槐等, 1981), 2018年通过鱼探仪信号估算小口裂腹鱼资源量约700尾, 但同期实际采样仅捕到2尾(黄朔等, 2020), 表明其种群已极度稀少。在此背景下, 外来鱼类如鲫(*Carassius auratus*)、鲤(*Cyprinus carpio*)通过生态位垄断逐渐占据群落主导地位(刘春池等, 2022)。另一方面, 氮磷输入增加导致营养状态指数从中营养上升至轻度富营养水平(Zhao et al., 2023), 水体透明度随之降低; 气候变化加剧了水温垂直梯度变化, 夏季温跃层形成的深度较2000年下移1.8 m (白杨等, 2016), 历史时期曾为冷水性裂腹鱼类提供的热避难空间被压缩, 当前群落以广温性外来种为主。此外, 持续的水文调控使得水位年变幅减少, 导致58%的砾石质产卵场丧失(熊明和郭卫, 2023; Liu et al., 2025)。

已有研究多聚焦单一环境因子的生态效应, 未能反映多重环境因子对泸沽湖鱼类群落的综合作用。为此, 本研究通过时空尺度采样与多变量分析, 旨在回答以下科学问题: (1)泸沽湖鱼类群落结构的最新状况如何? (2)多重环境胁迫下泸沽湖鱼类群落的衰退机制及其驱动因子是什么? 研究成果既有助于积累高原鱼类群落研究资料, 也可为泸沽湖鱼类资源保护提供理论支撑。

1 材料和方法

1.1 采样点设置

根据泸沽湖的形状和水文特征, 在湖区和出湖支流共设置7个采样点: 达祖(S1)、小洛水(S2)、小渔坝(S3)、女神湾(S4)、蒗放(S5)、草海(S6)、海门(S7) (图1)。

1.2 样本采集与处理

共开展了4次(2023年5月和10月、2024年5月和10月)鱼类样本采集。采样前预先获得了云南省及四川省主管部门签发的科研特许捕捞许可证。每个样点每次使用2副浮网(长100 m, 高8 m, 网目6 cm)、3副沉网(长100 m, 高1.5 m, 网目2 cm、7 cm)和3个地笼(长10 m, 宽0.45 m, 高0.33 m, 网目0.4 cm)进行鱼类样本采集。网具于傍晚放置在采样点的开阔水域, 次日早上收网, 每个样点连续采集3天。采集到的鱼类参考《中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第五卷): 淡水鱼类》(张鹗和曹文宣, 2021)中的分类系统进行种类鉴定, 并统计渔获物数量, 现场测量体长(精确到0.1 cm)、体质量(精确到0.1 g)等生物学数据。

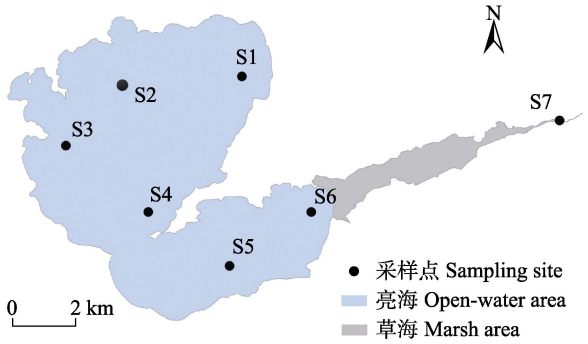


图1 泸沽湖鱼类采样点示意图
Fig. 1 Schematic diagram of fish sampling points in Lugu Lake

① 赵雪枫 (2014) 泸沽湖温度分层季节变化及其环境效应. 硕士学位论文, 暨南大学, 广州.

为探究环境因子对泸沽湖鱼类群落结构的影响, 同步采集了各采样点的水质理化指标。使用多参数水质分析仪(HQ40d, Hach, USA)现场测定水温(water temperature)、电导率(conductivity)、溶解氧(dissolved oxygen)、pH值; 采集表层水样, 使用多参数水质分析仪(DR2800, Hach, Loveland, USA)测定化学需氧量(chemical oxygen demand, COD)、总磷(total phosphorus, TP)、总氮(total nitrogen, TN)、氨氮(NH_3-N)、亚硝酸盐氮(NO_2^--N)、硝酸盐氮(NO_3^--N)、磷酸根离子(PO_4^{3-})含量。同步测定叶绿素*a* (Chl *a*)与总悬浮固体(total suspended solids, TSS): Chl *a*采用丙酮萃取-分光光度法测定; TSS通过0.45 μm滤膜过滤后烘干称重。

1.3 数据处理

1.3.1 优势种

采用Pinkas等(1971)的相对重要性指数(index of relative importance, *IRI*)分析鱼类群落优势种, 计算公式如下:

$$IRI = (N\% + W\%) \times F\% \times 10000 \quad (1)$$

式中, *N*%为某种鱼类的尾数占总渔获物尾数的百分比, *W*%为该种鱼类的重量占总渔获物重量的百分比, *F*%为该种鱼类出现的样点数占总样点数的百分比。定义*IRI* > 1,000的为优势种, 100 < *IRI* ≤ 1,000的为重要种, 10 < *IRI* ≤ 100的为常见种, 1 < *IRI* ≤ 10的为一般种, *IRI* ≤ 1的为少见种。

1.3.2 群落多样性

本研究采用的群落多样性指数计算公式如下:

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

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} P_i \ln P_i \quad (2)$$

Simpson多样性指数(D_s) (Simpson, 1949):

$$D_s = 1 - \sum_{i=1}^{s} P_i^2 \quad (3)$$

Pielou均匀度指数(*J*′) (Pielou, 1966):

$$J' = H'/\ln S \quad (4)$$

Margalef丰富度指数(D_m) (Margalef, 1958):

$$D_m = (S-1)/\ln N \quad (5)$$

式中, P_i为第*i*种鱼类所占的比例, *S*为物种数, *N*为渔获物中所有物种的总个体数。

1.3.3 群落结构

以不同年度相同月份不同监测站位鱼类的生物量为原始矩阵, 进行四次方根转换以后(Clarke & Warwick, 2001), 基于Bray-Curtis相似性系数, 采用等级聚类分析(cluster analysis)中的非加权组平均法(unweighted pair-group method using arithmetic averages, UPGMA)和非度量多维尺度(non-metric multidimensional scaling, NMDS)排序进行分析。采用双因素ANOSIM方法比较不同季节和空间尺度下的群落结构差异, 并计算*P*值(Somerfield et al., 2021)。采用stress系数检验NMDS结果的可信度: 当stress < 0.1时结果具有较好的解释意义, 0.1 ≤ stress < 0.2时结果具有一定的解释意义, stress ≥ 0.2时结果不具解释意义。通过相似性百分比(similarity percentage, SIMPER)分析群落差异的贡献物种。

1.3.4 丰度-生物量曲线

采用丰度-生物量比较曲线(abundance-biomass comparison curve, ABC)分析研究区域鱼类群落在不同季节的受干扰状况(Warwick, 1986), ABC曲线分析是在同一坐标系中比较生物量优势度曲线和丰度优势度曲线的分布情况, 来分析群落不同干扰状况下的特征, 当群落处于未受干扰的状况时, 生物量曲线位于丰度曲线之上; 当群落处于中等干扰状况时, 两条曲线将相交; 当群落处于严重干扰情况时, 丰度曲线位于生物量曲线之上。其计算公式为:

$$W = \sum_{i=1}^{S} \frac{(B_i - A_i)}{50(S-1)} \quad (6)$$

式中, *W*为ABC曲线的统计量, B_i和A_i分别为ABC曲线中种类序号对应的生物量和丰度的累积百分比, 当生物量优势度曲线在丰度优势度曲线之上时, *W*为正, 反之为负。

1.3.5 冗余分析

鱼类物种矩阵数据经过log(*x* + 1)转换后进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA) (Hill & Gauch, 1980), 根据DCA分析结果(DCA_{max} < 3), 选择冗余分析(redundancy analysis, RDA) (Lepš & Šmilauer, 2003)解析环境因子对鱼类群落的驱动效应。分析前, 对候选环境因子进行方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)检验以剔除高度共线性变量, 最终保留VIF < 10的因子纳入RDA模型; 随后通过约束轴置换检验(permutation test, 999次)验证模型的整体显著性, 筛选出*P* < 0.05

的显著环境因子(Borcard et al., 1992)。

2 结果

2.1 鱼类群落组成及优势种

共采集到鱼类3,605尾, 隶属于2目4科14种(表1), 仅有泥鳅1种土著鱼类, 其余13种均为外来物种, 外来鱼种占比高达92.86%。鲤形目鱼类12种, 占比85.71%; 鲈形目2种, 占比14.29%。鲫以最高的*IRI*值(8,509)及全年较高的出现频率在群落中占据稳定的主导地位, 麦穗鱼(*Pseudorasbora parva*)、中华鳑鲏(*Rhodeus sinensis*)呈现显著季节波动; 鲤、鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)生物量占比分别为11.82%、18.85%, 构成次要权重, 棒花鱼(*Abbottina rivularis*)与真吻虾虎鱼(*Rhinogobius similis*)生物量占比为8.45%和6.58%, 为数量级补充组分。裂腹鱼类全程零捕获印证历史衰退, 小黄黝鱼(*Hypseleotris swinhonis*)仅在2024年调查中有捕获记录, 2023年全年零捕获, 该物种种群规模或分布范围可能存在年际波动, 草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)在本次调查中仅零星捕获, 资源量极低。相对重要性指数(*IRI*)显示, 泸沽湖鱼类优势种为鲫、鲤、麦穗鱼、中华鳑鲏, 重要种为棒花鱼、鲢、真吻虾虎鱼。

2.2 鱼类群落多样性及变化

时间维度上(图2), Margalef丰富度指数和Shannon-Wiener多样性指数表现出相似的季节格局, 春季的箱体位置及中位数均高于秋季, 表明春季的物种丰富度和综合多样性整体优于秋季。Pielou均匀度指数则表现为秋季中位数更高, 春季样本变异更大。相比之下, Simpson多样性指数在春、秋两季的数值分布范围差异较大, 但其中位数秋季略高于春季。

表1 泸沽湖鱼类种类组成

Table 1 Species composition of fishes in Lugu Lake

物种 Species	总计 Total	2023				2024				相对重要性指数 *IRI*	分类 Classification
		5月 May		10月 October		5月 May		10月 October			
		数量 Number	出现率 F%	数量 Number	出现率 F%	数量 Number	出现率 F%	数量 Number	出现率 F%		
鲤形目 Cypriniformes											
鲤科 Cyprinidae											
棒花鱼 *Abbottina rivularis*	302	144	100	20	42.86	98	71.43	40	71.43	727	重要种(C)
鱊 *Hemiculter leucisculus*	72	16	14.29	11	42.86	43	42.86	2	28.57	97	一般种(G)
麦穗鱼 *Pseudorasbora parva*	685	134	100	108	85.71	412	100	31	100	1,763	优势种(D)
鲫 *Carassius auratus*	1,278	479	100	328	100	440	100	31	85.71	8,509	优势种(D)
鲤 *Cyprinus carpio*	181	67	85.71	49	71.43	59	100	6	28.57	1,089	优势种(D)
鲢 *Hypophthalmichthys molitrix*	35	3	28.57	25	71.43	4	28.57	3	28.57	362	重要种(C)
散鳞镜鲤 *Cyprinus carpio* var. *specularis*	48	21	42.86	8	42.86	15	28.57	4	42.86	43	一般种(G)
鳙 *Hypophthalmichthys nobilis*	7	3	28.57	–	–	2	28.57	2	28.57	58	一般种(G)
草鱼 *Ctenopharyngodon idella*	3	1	14.29	1	14.29	1	14.29	–	–	1	少见种(R)
中华鳑鲏 *Rhodeus sinensis*	641	148	71.43	203	85.71	254	85.71	36	85.71	1,429	优势种(D)
鳅科 Cobitidae											
大鳞副泥鳅 *Paramisgurnus dabryanus*	65	35	57.14	6	28.57	21	28.57	3	28.57	75	一般种(G)
泥鳅 *Misgurnus anguillicaudatus**	12	2	28.57	–	–	10	14.29	–	–	4	少见种(R)
鲈形目 Perciformes											
虾虎鱼科 Gobiidae											
真吻虾虎鱼 *Rhinogobius similis*	235	10	42.86	112	85.71	98	85.71	15	71.43	422	重要种(C)
塘鳢科 Eleotridae											
小黄黝鱼 *Hypseleotris swinhonis*	41	–	–	–	–	23	42.86	18	85.71	30	一般种(G)

* 土著种 Native fish species.

F, Frequency of occurrence; IRI, Index of relative importance; D, Dominant species; C, Common species; G, General species; R, Rare species.

空间分异方面(图3), 整体来看, S1采样点在Margalef丰富度指数、Pielou均匀度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson多样性指数上均表现最优, 而S7采样点在这几个指数上数值普遍较低。其余采样点如S2、S6在部分指数上表现较高, 而S3、S4、S5则在某些指数上较低。

2.3 鱼类群落特征

对鱼类群落进行等级聚类分析和非度量多维尺度排序分析。UPGMA聚类分析结果显示(图4), 泸沽湖鱼类群落结构呈现显著的空间与季节分异格局: 第一聚类群(Group 1)主要以S2、S5、S6采样点为核心, 组内不同点位春、秋季交错分布, 同站

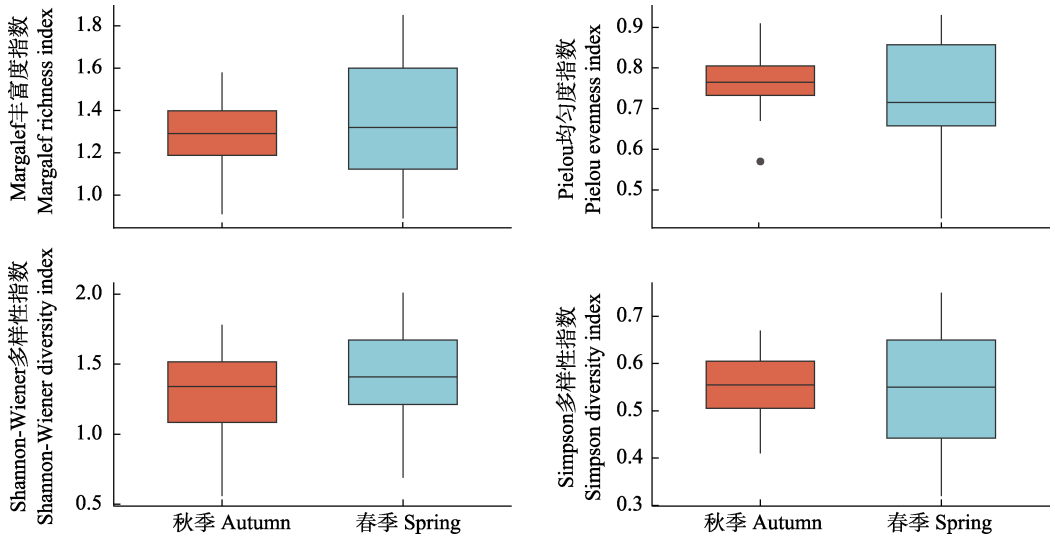


图2 泸沽湖春秋两季鱼类群落多样性
Fig. 2 Fish community diversity in Lugu Lake in spring and autumn

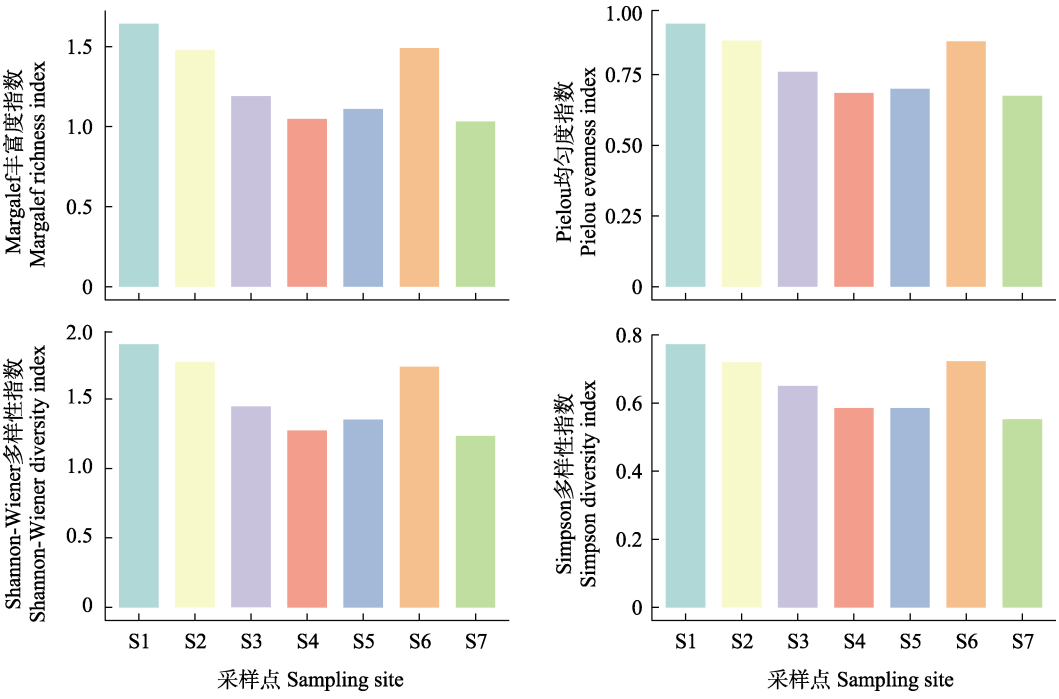


图3 泸沽湖各采样点鱼类群落多样性指数
Fig. 3 Fish community diversity indices of each sampling site in Lugu Lake

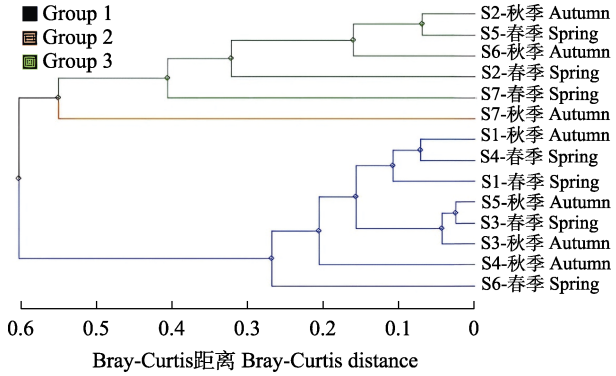


图4　泸沽湖鱼类群落非加权组平均法聚类分析

Fig. 4　unweighted pair-group method with arithmetic mean cluster analysis of fish community in Lugu Lake

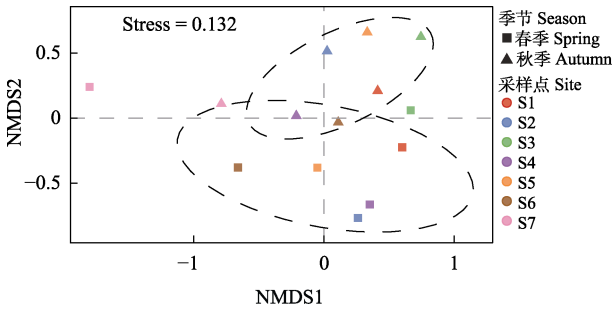


图5　泸沽湖鱼类群落非度量多维尺度排序分析

Fig. 5　Non-metric multidimensional scaling ordination analysis of fish communities in Lugu Lake

点并未聚集。第二聚类群(Group 2)仅包含S7的秋季样本，以显著的距离差异独立成支，与其他组样本距离较远，群落组成与其他样本差异较大。第三聚类群(Group 3)之间距离较近，群落组成相似，但与其他组距离较远，显示出这几个样本独特的群落特征。这一结果直观地反映了各采样点间的鱼类物种组成结构存在显著的空间异质性，尤其是S7点位在秋季表现出的极端独特性，以及S5、S6点位在春秋两季均表现出较高的群落相似性。季节分异特征上，同一点位的春秋季样本未形成紧密聚类。

NMDS降维分析揭示了鱼类群落空间和季节的双维度分异机制(图5)：从图可见，各采样点样本分布分散，S1与S2、S3等在NMDS图中的位置明显不同，不同采样点在生态特征上存在显著差异。春、秋季样本分布有分离趋势，如在部分区域春季样本集中，而另一部分区域秋季样本聚集，季节变化对样本特征影响显著。按空间分组，各组内样本相似性高，而组间样本差异较大，异常点S7显著偏离，群落组成明显区别于其他样本。本次检验的stress值为0.132，小于0.2，具有较好的解释意义。为定量检验季节与空间因素对鱼类群落结构影响的显著性，依据等级聚类结果划分的空间组别与季节作为因子，进行了双因素ANOSIM分析。结果表明，各分组间的整体群落结构存在极显著差异($R = 0.863$, $P = 0.001$)。具体而言，季节($R = 0.715$, $P = 0.001$)与空间分组($R = 0.802$, $P = 0.001$)均对群落结构具有显著影响。进一步的两两比较显示，各季节内不同空间组之间、以及各空间组内不同季节之间的群落结构均存在显著差异($P < 0.05$)，其中以Group2 (S7)与其他组之间的差异最为突出。以上统计结果从数值上支持了前述聚类分析与NMDS排序所呈现的时空分异格局，表明泸沽湖鱼类群落结构的变异受到季节动态与空间异质性的共同驱动。

泸沽湖鱼类群落的ABC曲线显示显著的季节分异特征(图6)，秋季生物量累积曲线始终高于丰度曲线，符合未受干扰群落的典型特征；而春季丰度曲线先攀升随后与生物量曲线发生交叉，呈现中等干扰状态。两季曲线均呈现累积斜率陡峭，但秋季生物量集中度更高。ABC曲线揭示泸沽湖鱼类群落呈“秋季稳态-春季亚稳态”模式，表明当前群落结构相对稳定，尤其秋季，但这一稳态由外来鱼类主导，对土著物种恢复构成严峻挑战。

2.4　鱼类群落与环境因子关系

泸沽湖作为贫营养深水湖泊，水体总氮、总磷等理化因子本底浓度低且空间变异微小。冗余分析结果(图7)明晰了泸沽湖鱼类群落结构与环境变量

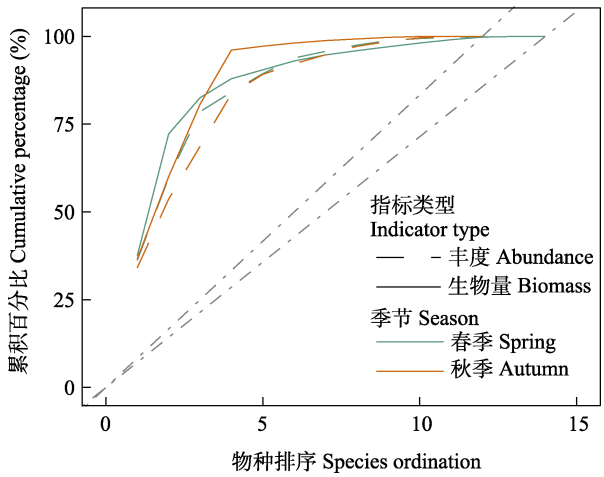


图6　泸沽湖鱼类群落丰度-生物量比较曲线季节对比

Fig. 6　Seasonal contrast of abundance-biomass comparison curve of fish community in Lugu Lake

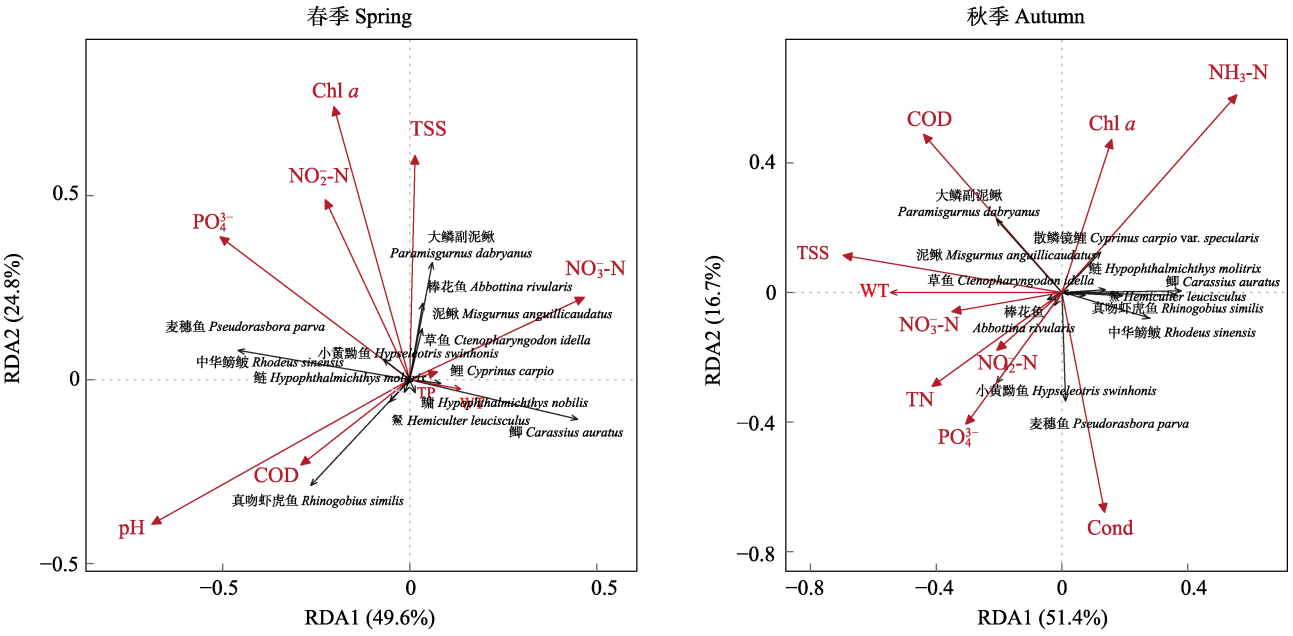


图7　泸沽湖鱼类群落分布与环境因子冗余分析(RDA)双序图。Chl *a*: 叶绿素*a*; TSS: 总悬浮固体; NO_2^--N: 亚硝酸盐氮; NO_3^--N: 硝酸盐氮; PO_4^{3-}: 磷酸根离子; NH_3-N: 氨氮; COD: 化学需氧量; TN: 总氮; WT: 水温; Cond: 电导率; TP: 总磷。
Fig. 7　Dual-sequence diagram of fish community distribution and environmental factor redundancy analysis (RDA) in Lugu Lake. Chl *a*, Chlorophyll *a*; TSS, Total suspended solids; NO_2^--N, Nitrite nitrogen; NO_3^--N, Nitrate nitrogen; PO_4^{3-}, Phosphate ion; NH_3-N, Ammonia nitrogen; COD, Chemical oxygen demand; TN, Total nitrogen; WT, Water temperature; Cond, Conductivity; TP, Total phosphorus.

间的季节特异性关联模式。在春季, RDA1轴对数据变异的解释率达49.6%, RDA2轴为24.8%; 秋季时, RDA1轴解释率为51.4%, RDA2轴为16.7%。从环境变量相关性来看, 春季RDA1轴与硝酸盐氮(NO_3^--N)、pH值等呈现较高相关性, RDA2轴与叶绿素*a* (Chl *a*)、总悬浮固体(TSS)等相关性突出; 秋季RDA1轴与NO_3^--N、TN等相关性显著, RDA2轴则与化学需氧量(COD)、氨氮(NH_3-N)、Chl *a*等关联密切。这表明在不同季节的排序轴方向上, 主导鱼类群落结构变异的环境因子存在差异。具体到鱼类物种响应, 春季大鳞副泥鳅(*Paramisgurnus dabryanus*)与TSS、亚硝酸盐氮(NO_2^--N)等环境变量的箭头夹角较小, 显示出较强相关性; 秋季, 麦穗鱼、棒花鱼与磷酸根离子(PO_4^{3-})、TN等环境变量箭头夹角较小, 体现出紧密联系, 小黄黝鱼等物种与特定环境因子呈现独特关联方向, 彰显出其对环境因子的特异性响应模式。这种季节分异可能间接反映了春秋两季湖体内部物质循环如沉积物-水界面交换、浮游植物吸收强度和方式的不同, 而非单纯由环境因子浓度绝对值驱动。

3　讨论

3.1　泸沽湖鱼类组成及优势种动态

本研究采集到的14种鱼类中, 外来鱼类占比高达92.86%, 仅剩泥鳅1种土著鱼类, 与历史资料形成巨大反差(彭徐等, 2015)。历史记载显示, 裂腹鱼属(*Schizothorax*)鱼类凭借对高原深水湖泊低温、寡营养环境的高度适应, 构成了泸沽湖原生鱼类群落的核心, 在生态系统中占据关键地位(曹寿清等, 2025)。据Kong等(2006)记载, 泸沽湖裂腹鱼属鱼类在20世纪60年代资源量可达300 t, 而本研究零捕获, 印证了外来种入侵和生境退化的协同效应, 反映出其种群在近几十年间已急剧衰退。

根据《中国生物多样性红色名录》(https://www.mee.gov.cn/xxgk2018/xxgk/xxgk01/202305/t20230522_1030745.html), 厚唇裂腹鱼、小口裂腹鱼、宁蒗裂腹鱼均被评估为濒危(EN), 本研究表明, 目前泸沽湖中土著裂腹鱼类资源极为有限, 进一步佐证其野外灭绝风险。优势种鱼类已经转变为鲫、鲤、鲢。鲫的生物量占比49.32%, 数量占比

35.77%, 凭借对浮游生物、底栖动物及有机碎屑的广泛摄取能力, 迅速占据生态空间。这种剧烈的外来鱼类入侵现象, 在西南地区高原湖泊生态系统中具有一定普遍性。与泸沽湖类似, 星云湖也因引入太湖新银鱼(*Neosalanx taihuensis*)引发土著种衰退(邓素炎等, 2024)。然而, 泸沽湖的裂腹鱼消亡更直接与20世纪90年代大银鱼(*Protosalanx hyalocranius*)引入后的过度捕捞和产卵场丧失相关(徐明旺, 2020)。本研究并未采集到大银鱼, 结合历史记录(Kong et al., 2006; 邓素炎等, 2024), 可能源于多重因素: 采样网具限制(如网目过大)、以及自引入大银鱼后导致的过度捕捞和竞争性排斥。外来鱼类能够占据优势, 通常与其更强的繁殖能力和更广泛的生态位有关, 导致群落物种组成发生根本性改变(陈坤全等, 2021)。与20世纪60年代历史资料对比, 群落物种数从3种裂腹鱼加泥鳅变为当前1种土著种加13种外来种, Simpson优势度指数显著上升, 表明群落从特化向泛化结构转变。

3.2 泸沽湖鱼类群落结构的环境驱动因子

本研究揭示, 泸沽湖鱼类群落的空间格局是湖盆地形、水生植被、外源输入及人为干扰等多维度栖息地因子协同作用的结果, 而非单一理化因子所能决定。历史资料与现场采样均表明, 包括现存外来种和历史上分布的鱼类高度集中于近岸带, 特别是水生植被茂密、底质复杂的区域, 如小渔坝(S3)等地。这些区域特有的沉水植物波叶海菜花(*Ottelia acuminata*)为鱼类提供了关键的索饵、繁殖和避难场所(邢涛等, 2022; 刘园园等, 2025)。然而, 近年来旅游开发导致部分湖滨带如小落水村(S2)水生植被退化、人为干扰加剧, 使其鱼类生物量在本次调查中处于较低水平。尽管全湖氮磷本底浓度低且空间均质, 但出湖河口区域海门(S7)仍承载微量外源营养物质, 可能通过促进浮游生物和底栖动物生长, 间接影响麦穗鱼、中华鳑鲏等食性相关鱼类的分布(万珊珊等, 2024)。

在时间尺度上, 冗余分析(RDA)表明环境因子对鱼类群落的影响存在显著季节分异。尽管氮磷形态的绝对浓度低且空间变异小, 但其季节性波动可能通过调控初级生产力如Chl *a*间接驱动鱼类资源分布。春季水体混合加剧, 促进营养盐再分布, 使得NO_3^--N、pH值等因子与群落关联紧密; 秋季水温分层稳定后, 沉积物-水界面营养释放增强, NO_3^--N、TN的作用凸显。这种季节动态与泸沽湖深水湖泊的水文特征密切相关: 夏季温跃层下移压缩了历史时期冷水性裂腹鱼的热避难空间(吴凡等, 2025), 而当前以广温性外来种为主的群落进一步受水位调控影响(徐明旺, 2020), 导致群落结构重组。

物种水平上, 不同鱼类对环境变化的响应存在特异性适应性策略。例如, 大鳞副泥鳅与TSS、NO_2^--N的关联反映其对底质扰动的耐受性(冯军, 2018), 而麦穗鱼与PO_4^{3-}、TN的关联暗示其利用富营养微生境的能力(谢盼盼等, 2025)。这种分异导致生态位重叠加剧, 竞争排斥作用增强, 进一步推动鲫凭借对浮游生物、底栖动物及有机碎屑的广泛摄取能力和强环境适应力占据生态位顶端, 形成由外来鱼类主导的"新稳态" (陈浩东等, 2024)。

3.3 泸沽湖鱼类群落调控机制

"秋季稳态-春季亚稳态"模式的形成, 是环境因子与鱼类生物学特性协同作用的结果。秋季水温分层稳定, 温跃层深度维持在20–30 m, 为冷水性鱼类提供了适宜的生存空间(文新宇, 2017); 同时, 夏季浮游植物的大量繁殖形成有机碎屑沉积, 为底栖鱼类提供了丰富的食物资源, 使得生物量得以有效积累[①]。而春季气温快速回升, 水体混合加剧, 导致溶解氧分布不均, 部分区域出现低氧现象(刘壮等, 2025); 同时, 繁殖活动消耗大量能量, 鱼类对食物资源的竞争加剧, 这些因素共同导致群落稳定性下降。

人类活动与气候变化的协同胁迫效应在泸沽湖生态系统中尤为突出。流域内旅游开发导致生活污水排放量增加30% (卢正华等, 2016), 农业面源污染使氮磷输入量年增长率达5% (张雅琼, 2014), 这些人为因素叠加全球气候变暖导致的水温上升, 形成复合胁迫压力。研究表明, 当水温升高1℃时, 裂腹鱼类的代谢率增加15%–20%, 但食物资源的增长无法匹配其能量需求, 最终导致种群衰退[②]。这种协同作用打破了生态系统原有的调控平衡, 本研究的ABC曲线(图6)显示秋季生物量曲线持续高于丰度曲线, 指示外来鱼类如鲫、鲤已建立稳定群落。

① 于晨 (2017) 浮游植物群落演替与营养吸收对变暖响应特征的系统模拟研究. 硕士学位论文, 华中农业大学, 武汉.
② 郭鹤 (2019) 温度驯化对齐口裂腹鱼热耐受和生长代谢的影响. 硕士学位论文, 西南大学, 重庆.

这种稳态虽减少短期波动, 却加剧了土著裂腹鱼的生态位挤压, 形成新稳态陷阱。新稳态下, 原始食物网中裂腹鱼类所维持的底栖-浮游能量通道被以鲫、鲤为代表的杂食性鱼类所主导的碎屑食物链所替代, 导致营养级联效应减弱, 系统对富营养化的缓冲能力下降。同时, 外来种繁殖周期短、怀卵量大、成熟早, 同等时间内产出的补充群体远超土著裂腹鱼, 形成持续的资源压制(刘春池等, 2022), 并通过高繁殖输出与广谱资源利用形成的正反馈, 使系统陷入低弹性锁定状态(Scheffer et al., 2001)。这种新稳态的生态功能和稳定性显著低于原始状态, 阻碍生物多样性恢复。未来管理需打破此稳态, 如通过移除优势外来种等。

综上所述, 泸沽湖鱼类群落结构相较于历史已发生了巨大的变化, 外来鱼类已经占据绝对优势地位。当前鱼类群落结构时空分异, 是湖滨带栖息地结构完整性尤其是沉水植物分布与组成和人类干扰强度在空间上奠定基础, 并受季节性水文动态调控多种环境因子综合作用的结果, 这些环境因子不仅在不同季节对鱼类群落产生不同的影响, 而且在不同空间尺度上也存在显著差异。为遏止泸沽湖土著鱼类资源持续衰退的不利局面, 建议采取以下保护措施: (1)系统开展土著鱼类种质资源调查、种质保存、人工繁育与增殖放流, 完善土著鱼类栖息地优化与种群恢复技术体系; (2)严格规范增殖放流活动和群众性放生活动, 避免引入不适合当地生态环境的外来物种; (3)加强对流域内污染源的治理, 减少氮磷等污染物的输入, 改善水质; (4)建立长期监测体系, 掌握鱼类群落动态, 为泸沽湖生态保护和管理提供科学依据。

ORCID

罗鸣钟 https://orcid.org/0000-0002-3973-3717
朱挺兵 https://orcid.org/0000-0002-9686-6778

参考文献

Bai Y, Zhang YL, Zhou YQ, Shi K, Liu ML, Yang GJ (2016) Spatial distribution of the thermal stratification in Qiandao Lake and its influencing factors. Oceanologia et Limnologia Sinica, 47, 906–914. (in Chinese with English abstract) [白杨, 张运林, 周永强, 施坤, 刘明亮, 杨桂军 (2016) 千岛湖水温垂直分层的空间分布及其影响因素. 海洋与湖沼, 47, 906–914.]

Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology, 73, 1045–1055.

Cao SQ, Yang SY, Hu CJ, Yang MJ, Li ZG (2025) Cause analysis and countermeasures for fish fauna changes in Lugu Lake. China Fisheries, (1), 38–40. (in Chinese) [曹寿清, 杨思雅, 胡江春, 杨慕静, 李正光 (2025) 泸沽湖鱼类区系变化原因分析及对策措施. 中国水产, (1), 38–40.]

Chen HD, Zhang H, Fu S, Lin ZM, Liu C, Chen KN, Zhang YG, Mao ZG, Mei XY, Liu ZW, Yu JL (2024) Spatiotemporal patterns of fish communities and diversity in Lake Hengshui and their relationships with water environmental factors. Journal of Lake Sciences, 36, 1447–1458. (in Chinese with English abstract) [陈浩东, 张韩, 付适, 林镇美, 刘成, 陈开宁, 张余广, 毛志刚, 梅雪英, 刘正文, 于谨磊 (2024) 衡水湖鱼类群落及多样性的时空差异以及与水环境因子的关系. 湖泊科学, 36, 1447–1458.]

Chen KQ, Li QS, Han YQ, Li W, Zhang Y, Li KY, He H (2021) Effects of *Carassius auratus* on water turbidity, nutrient levels and plankton biomass in shallow lakes: A mesocosm experiment. Journal of Lake Sciences, 33, 397–404. (in Chinese with English abstract) [陈坤全, 李启升, 韩燕青, 李伟, 张又, 李宽意, 何虎 (2021) 鲫(*Carassius auratus*)对浅水湖泊水体浊度、营养水平和浮游生物生物量的影响——基于中宇宙模拟实验. 湖泊科学, 33, 397–404.]

Clarke KR, Warwick RM (2001) Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 2nd edn. PRIMER-E, Plymouth.

Deng SY, Guo W, Wen WW, Wang MG, Huang LP, Chen ZD, Chen GJ, Zhao SY (2024) The effects of water eutrophication and species invasion on the food web of Xingyun Lake. China Environmental Science, 44, 932–943. (in Chinese with English abstract) [邓素炎, 郭雯, 温雯雯, 王明果, 黄林培, 陈子栋, 陈光杰, 赵帅营 (2024) 水体富营养化及物种入侵对星云湖食物网的影响. 中国环境科学, 44, 932–943.]

Feng J (2018) Research status and prospect analysis of *Paraloach macrolepis*. Fishery Guide to be Rich, (5), 44–46. (in Chinese) [冯军 (2018) 大鳞副泥鳅的研究现状及前景分析. 渔业致富指南, (5), 44–46.]

Han X, Xing P, Liu R, Chen L (2024) Organic phosphorus transformation mechanisms in stratified oligotrophic plateau lakes. Water Research, 249, 121420.

Hill MO, Gauch HG (1980) Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. Vegetatio, 42, 47–58.

Huang S, Li LX, Dao W, Li X (2020) Spatial distribution characteristics analysis and resources assessment of fish in Lugu Lake. South China Fisheries Science, 16(1), 53–61. (in Chinese with English abstract) [黄朔, 李连翔, 刀微, 李旭 (2020) 泸沽湖鱼类空间分布特征分析与资源量评估. 南方水产科学, 16(1), 53–61.]

Kong DP, Chen XY, Yang JX (2006) Fish fauna status in the Lugu Lake with preliminary analysis on cause and effect of human impacts. Zoological Research, 27, 94–97.

Lepš J, Šmilauer P (2003) Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge.

Liu CC, Niu JG, Zhang T, Liu H, Cai LG, Wang L, Minawaer M (2022) Fish community structure and habitat suitability of alien fishes in the Ili River, China. Acta Ecologica Sinica, 42, 2571–2581. (in Chinese with English abstract) [刘春池, 牛建功, 张涛, 刘鸿, 蔡林钢, 王丽, 米乃瓦尔·木衣提 (2022) 我国伊犁河鱼类群落结构及外来鱼类适生性. 生态学报, 42, 2571–2581.]

Liu JZ, Penna D, Xiao X, Guo L, Chen G, Jiang C, Wu HW, Wang SJ, Jiang ZY, Jin Z, An ZS (2025) Towards an isotope-based conceptual catchment model of the ecohydrological cycle in the critical zone on the Loess Plateau of China. Journal of Hydrology, 656, 133042.

Liu YY, Chen GJ, Wang L, Suo Q (2025) The influence of watershed land use on the ecological environment in Lugu Lake. Chinese Journal of Ecology, 44, 206–215. (in Chinese with English abstract) [刘园园, 陈光杰, 王露, 索旗 (2025) 流域土地利用对泸沽湖生态环境的影响. 生态学杂志, 44, 206–215.]

Liu Z, Zhang JY, Wei Y, Liao RX, Zhang LL, Liu XC (2025) Variation characteristics and driving factors of dissolved oxygen in water source reservoirs of upper Changjiang River: Case of Nianzitan Reservoir. Yangtze River, 56(5), 57–65. (in Chinese with English abstract) [刘壮, 张静怡, 魏峣, 廖瑞雪, 张李玲, 刘晓聪 (2025) 长江上游水源地水库溶解氧变化及驱动因子研究——以碾子滩水库为例. 人民长江, 56(5), 57–65.]

Lu ZH, Yang JR, He YZ, Xiao ZH (2016) Countermeasures for agricultural non-point source pollution control in Lugu Lake Scenic Area, Yunnan. Agricultural Engineering Technology, 36(11), 37, 39. (in Chinese) [卢正华, 杨建荣, 和义忠, 肖支华 (2016) 云南泸沽湖景区农业面源污染治理对策及建议. 农业工程技术, 36(11), 37, 39.]

Margalef R (1958) Information theory in ecology. General Systems, 3, 36–71.

Peng X, Xu DY, Dong YZ, Deng SH (2015) The situation and protection measures of fish resources in the Lugu Lake. Journal of Xichang College (Natural Science Edition), 29(2), 1–4. (in Chinese with English abstract) [彭徐, 徐大勇, 董艳珍, 邓思红 (2015) 泸沽湖鱼类资源现状及保护对策. 西昌学院学报(自然科学版), 29(2), 1–4.]

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

Pinkas L, Oliphant MS, Iverson ILK (1971) Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. California Department of Fish and Game, 152, 1–105.

Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. Nature, 413, 591–596.

Shannon CE (1948) A mathematical theory of communication. Bell System Technical Journal, 27, 379–423.

Simpson EH (1949) Measurement of diversity. Nature, 163, 688.

Somerfield PJ, Clarke KR, Gorley RN (2021) Analysis of similarity (ANOSIM) for 2-way layouts. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 534, 151475.

Wan SS, Liu JF, Chen YW, Zou HY, Deng F, Liu YT, Xie ZH, Li W, Zhang XL (2024) Spatial and temporal distribution characteristics of phytoplankton community structure and its influencing factors in Poyang Lake. Journal of Nanchang Institute of Technology, 43(1), 42–50, 64. (in Chinese with English abstract) [万珊珊, 刘金福, 陈宇炜, 邹浩月, 邓枫, 刘宇天, 谢志豪, 李威, 张晓亮 (2024) 鄱阳湖浮游植物群落结构时空分布特征及其影响因素. 南昌工程学院学报, 43(1), 42–50, 64.]

Wang YH, Zhuang DD, Zhang KX, Gao LC (1981) Descriptions of three new schizothoracid fishes from lake Luguhu of Yunnan Plateau, China. Acta Zootaxonomica Sinica, 6, 328–333. (in Chinese with English abstract) [王幼槐, 庄大栋, 张开翔, 高礼存 (1981) 云南高原泸沽湖裂腹鱼类三新种. 动物分类学报, 6, 328–333.]

Warwick RM (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. Marine Biology, 92, 557–562.

Wen XY (2017) Study on Thermodynamics and Stable Isotopes of Water Body in the Lugu Lake. PhD dissertation, Yunnan Normal University, Kunming. (in Chinese with English abstract) [文新宇 (2017) 泸沽湖热力学及其水体稳定同位素研究. 博士学位论文, 云南师范大学, 昆明.]

Wu F, Li YF, Ma BS, Zhang Y, Ru HJ, Shen ZW, Wei N (2025) Fish community structure and environmental impact factors in Three Gorges Reservoir during summer and autumn. South China Fisheries Science, 21(2), 81–89. (in Chinese with English abstract) [吴凡, 李云峰, 马宝珊, 张燕, 茹辉军, 沈子伟, 魏念 (2025) 三峡库区夏季和秋季鱼类群落结构及环境影响因子研究. 南方水产科学, 21(2), 81–89.]

Xie PP, Wei R, Chen GQ, Lin WQ, Zhou WZ, Mei XY (2025) Effects of *Pseudorasbora parva* and *Cyprinus carpio* on growth of submerged macrophyte and water quality. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 47, 744–754. (in Chinese with English abstract) [谢盼盼, 魏冉, 陈广启, 林文清, 周文竹, 梅雪英 (2025) 麦穗鱼和鲤对沉水植物生长和水质影响的比较研究. 江西农业大学学报, 47, 744–754.]

Xing T, Yong Y, Hou J, Wu Y, Wu D, Liu HB (2022) Comprehensive evaluation of water quality based on principal component analysis and hierarchical cluster analysis. Sichuan Environment, 41(4), 131–139. (in Chinese with English abstract) [邢涛, 雍毅, 侯江, 吴怡, 吴迪, 刘恒博 (2022) 基于主成分分析与层次聚类分析的水质综

合评价. 四川环境, 41(4), 131–139.]

Xiong M, Guo W (2023) Eco-hydrological regulation of hydropower station to promote the reproduction of fishes spawning drifting eggs. Journal of Changjiang River Scientific Research Institute, 40(10), 1–5. (in Chinese with English abstract) [熊明, 郭卫 (2023) 面向产漂流性卵鱼类繁殖的水电站生态水文过程调控. 长江科学院院报, 40(10), 1–5.]

Xu MW (2020) Investigation on fish diversity in Luguhu Provincial Nature Reserve. Forest Inventory and Planning, 45(3), 54–59, 157. (in Chinese with English abstract) [徐明旺 (2020) 泸沽湖省级自然保护区鱼类物种多样性调查研究. 林业调查规划, 45(3), 54–59, 157.]

Zhang E, Cao WX (2021) China's Red List of Biodiversity· Vertebrates (Volume V): Freshwater Fishes. Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [张鹗, 曹文宣 (2021) 中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第五卷): 淡水鱼类. 科学出版社, 北京.]

Zhang YQ (2014) The current water resources situation of Lugu Lake and countermeasures for sustainable management. Journal of Ningxia Agriculture and Forestry Science and Technology, 55(3), 53–55, 91. (in Chinese with English abstract) [张雅琼 (2014) 泸沽湖水资源现状及可持续管理的措施. 宁夏农林科技, 55(3), 53–55, 91.]

Zhao B, Hu YS, Yu HR, Chen SK, Xing T, Guo SS, Zhang H (2023) A method for researching the eutrophication and N/P loads of plateau lakes: Lugu Lake as a case. Science of the Total Environment, 876, 162747.

(责任编委: 陈小勇　责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (6): 25459, pages 1–15
doi: 10.17520/biods.2025459
cstr: 32101.14.biods.2025459

•研究报告•

浙江乌岩岭叶蜂多样性分布及影响因素

张海龙[1], 聂海燕[1], 刘萌萌[2], 魏美才[3], 李泽建[4*]

1. 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410000; 2. 丽水学院农业与生物技术学院, 浙江丽水 323000; 3. 江西师范大学生命科学学院, 南昌 330022; 4. 丽水市林业局华东药用植物园科研管理中心省级博士后科研工作站, 浙江丽水 323000

摘要: 山地生态系统在有限空间内集成多样的地质、地貌与气候条件, 形成陡峭而连续的环境梯度, 是生物地理学和群落生态学研究的理想场所, 也是生物多样性保护的关键区域。本研究以华东地区保存最完整的浙江乌岩岭国家级自然保护区的中亚热带常绿阔叶林的叶蜂群落为对象, 沿海拔梯度设置4条固定样线, 并在2023–2024年的3–7月进行重复调查, 整理出该区域的叶蜂物种名录与丰度数据。基于此, 探究了叶蜂群落多样性分布格局及其影响因子。结果表明: (1)在α多样性方面, 叶蜂的物种多样性和丰富度随海拔升高显著降低($P < 0.05$); 7月叶蜂的物种丰富度显著降低($P < 0.05$), 而其余多样性指数在月份间差异不显著($P > 0.05$)。(2)广义可加模型模拟结果表明, 物种丰富度对海拔的响应由多个局部峰谷构成。日均温与物种丰富度呈显著单峰关系, 日相对湿度则表现为微弱的非线性效应; 地面气压与物种丰富度、海拔与群落均匀度之间均呈显著线性正相关。(3)在β多样性方面, 不同海拔梯度及月份间的群落组成差异显著, 且主要由物种周转过程驱动。(4) Mantel检验结果表明, 群落组成的总差异及空间周转组分与多种环境因子差异呈显著正相关, 群落相似性随环境距离增加而显著降低。本研究形成了乌岩岭叶蜂物种名录, 揭示了叶蜂群落多样性的分布格局, 阐明了环境因子对群落构建的驱动作用, 可为区域昆虫多样性保护提供科学依据。

关键词: 叶蜂类群; 物种名录; 昆虫多样性分布; 浙江省

张海龙, 聂海燕, 刘萌萌, 魏美才, 李泽建 (2026) 浙江乌岩岭叶蜂多样性分布及影响因素. 生物多样性, 34, 25459. doi: 10.17520/biods.2025459; cstr: 32101.14.biods.2025459.
Zhang HL, Nie HY, Liu MM, Wei MC, Li ZJ (2026) Diversity patterns and influencing factors of sawfly communities in Mt. Wuyanling, Zhejiang Province, China. Biodiversity Science, 34, 25459. doi: 10.17520/biods.2025459; cstr: 32101.14.biods.2025459.

Diversity patterns and influencing factors of sawfly communities in Mt. Wuyanling, Zhejiang Province, China

Hailong Zhang[1], Haiyan Nie[1], Mengmeng Liu[2], Meicai Wei[3], Zejian Li[4*]

1 *College of Life Sciences and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410000, China*
2 *College of Agriculture and Biotechnology, Lishui University, Lishui, Zhejiang 323000, China*
3 *College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China*
4 *Provincial Postdoctoral Research Station, Scientific Research and Management Center of East China Medicinal Botanical Garden, Lishui Forestry Bureau, Lishui, Zhejiang 323000, China*

ABSTRACT

Aims: This study investigated sawfly communities in the Wuyanling National Nature Reserve, which preserves the most intact mid-subtropical evergreen broad-leaved forest in East China. This study aimed to: (1) explore the spatiotemporal distribution patterns of sawfly diversity across different elevations and months; and (2) identify the environmental drivers shaping these diversity patterns.

Methods: We established four fixed transects along elevation gradients within the reserve. Repeated systematic surveys were conducted from March to July in 2023 and 2024 to compile a species checklist and obtain abundance data.

Results: The results showed that regarding *α* diversity, sawfly species diversity and richness decreased significantly

收稿日期 Received: 2025-11-15; 接受日期 Accepted: 2026-02-24
基金项目: 乌岩岭叶蜂类昆虫资源本底调查项目、凤阳山叶蜂类昆虫资源本底调查与创新项目和百山祖园区“揭榜挂帅”科研项目(2023JBGS07)
Supported by the Research on the Investigation of Sawfly Resources in Mt. Wuyanling, Research on the Investigation and Innovation of Sawfly Resources in Mt. Fengyang, and Baishanzu Park “Announce the Results and Leading the Way” Research Project (2023JBGS07)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lizejian2006@163.com

with increasing elevation ($P < 0.05$), and sawfly richness was significantly lower in July ($P < 0.05$), whereas the other diversity indices showed no significant differences among months ($P > 0.05$). Generalized additive model (GAM) results indicated that the response of species richness to elevation was characterized by multiple local peaks and valleys. Daily mean temperature exhibited a significant unimodal relationship with species richness, while daily relative humidity showed a weak non-linear effect. There were significant positive linear correlations between surface pressure and species richness, and between elevation and community evenness. For β diversity, community composition differed significantly across elevation zones and months, and was primarily driven by species turnover processes. Mantel tests revealed that the total variation in community composition and the spatial turnover component were significantly positively correlated with variations in multiple environmental factors, and community similarity decreased significantly with increasing environmental distance.

Conclusion: This study supplements the regional checklist of sawfly taxa and systematically reveals the spatial distribution patterns of sawfly communities in Mt. Wuyanling. These findings provide essential baseline data for regional insect diversity surveys and offer insights for biodiversity conservation in subtropical mountain ecosystems.

Key words: sawfly communities; species checklist; insect diversity distribution; Zhejiang Province

山地生态系统在有限的空间尺度上集成了多样的地质、地貌和气候条件, 由此形成陡峭而连续的环境梯度, 往往物种丰富度高且特有性强, 因此一直被视为生物地理学和群落生态学研究的理想系统(Ding et al., 2021)。昆虫作为变温动物, 其生长、发育和繁殖对不同环境因子造成的变化极为敏感。目前昆虫在海拔梯度上的分布模式主要有如下两种: 一是随海拔升高呈单调递减趋势, 低海拔区域昆虫多样性最高, 而在高海拔区域, 随着温度、植被复杂度和资源丰富度下降, 昆虫多样性也逐渐减少(Lai et al., 2021)。二是呈“中峰模式”, 即在中海拔区域昆虫多样性达到最高, 这种分布规律往往反映了昆虫对特定水热条件的适应策略(Beck et al., 2017)。在时间维度, 不同季节的温湿度条件决定了昆虫的发生期和种群丰度波动(Forrest, 2016; Damien & Tougeron, 2019)。植食性昆虫的季节性种群动态往往与其寄主植物的物候节律(如萌芽、展叶、开花及落叶等物候期)保持高度的同步性(Xu & Turlings, 2018)。这种物候同步是长期协同演化的结果, 也是植食性昆虫在森林生态系统中成功存活和利用资源的关键(Xu et al., 2024; Xiao et al., 2025)。在全球变暖背景下, 气温和降水季节格局的改变正在打破这种同步关系, 可能导致昆虫与寄主植物之间的“物候失配”, 进而重塑植食性昆虫群落结构及其对森林生态系统功能的影响(Ayres & Lombardero, 2000; Schwartzberg et al., 2014)。

叶蜂亚目隶属昆虫纲膜翅目, 是该目中演化地位最为原始的基部类群(Malm & Nyman, 2015)。除澳柏叶蜂科、筒腹叶蜂科和尾蜂科主要分布于澳洲区和热带区以外, 基部膜翅目支系各类群主要分布于北半球(魏美才, 2024), 与棒蜂亚目、茸蜂亚目、扁蜂亚目、树蜂亚目、茎蜂亚目和尾蜂亚目, 统称“叶蜂”。其通常以在土壤或枯枝落叶层中结茧化蛹的方式越冬。该类群绝大多数物种的幼虫期以植物组织为食, 且取食方式多样, 包括直接取食叶片、潜叶、蛀茎或造瘿。成虫期通常历时短暂, 主要进行繁殖, 多数成虫仅食花蜜、花粉, 偶见捕食行为(Davis et al., 2023)。

叶蜂作为一类与植物协同演化的植食性昆虫, 对寄主植物具有高度的专一性, 其物种多样性和分布格局在很大程度上受到寄主植物多样性和分布的制约, 可在一定程度上反映森林植物多样性(Isaka & Sato, 2015)。叶蜂也是一类重要的森林害虫, 其危害方式多样且破坏性强, 既可通过蛀食针叶和韧皮部导致树木衰弱甚至“立枯”, 又可通过取食或潜叶大幅削弱树木的光合作用与抗逆性, 并诱发多种次生病虫害(焦旭东等, 2025; 冉娟, 2025; 赵娟, 2025)。部分科(如松叶蜂科、扁蜂科)呈周期性暴发特征, 严重时可造成大面积森林受损(吴国梅等, 2020; Davis et al., 2023)。正是由于叶蜂对特定寄主植物的高度专一取食以及潜在的严重危害, 其物种多样性和群落结构高度依赖寄主植物的组成与多样性, 因此它既可作为森林植物多样性的指示类群, 又是评估森林健康和开展害虫预警、防控决策的重要对象, 在生物多样性评估与保护管理中具有独特的研究价值(李泽建等, 2018; 钟义海等, 2023)。目前国内相关工作仍存在明显局限, 研究重心集中于单一物种的生物学特性与防治, 而在区域尺度多样性

与群落生态方面存在不足。现有叶蜂分布名录在空间覆盖上仍存在大量空白，难以反映不同区域物种多样性格局。

全球已知叶蜂近10,000种，其中浙江省超过720种(魏美才, 2024)。在浙江天目山、雁荡山和清凉峰等地，已开展过区域性的叶蜂多样性专项调查，为地区叶蜂区系和多样性格局提供了重要基础。而地处浙江南部、位于中亚热带南北分界线且植物区系古老的乌岩岭，目前仍缺乏针对叶蜂类群的系统性研究，由此凸显出在该区域开展叶蜂多样性调查与分类研究的必要性。本研究以浙江乌岩岭叶蜂群落为对象，通过野外系统采集与分类鉴定，编制了乌岩岭地区的叶蜂物种名录，并据此进一步探讨以下问题：(1)乌岩岭叶蜂群落在不同时间与空间尺度上的多样性分布规律；(2)主导区域叶蜂群落多样性格局的关键环境因子识别与作用机制。以期为区域森林昆虫多样性保护、生态系统健康评估提供基础数据与理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

乌岩岭国家级自然保护区(以下简称乌岩岭保护区)位于浙江省泰顺县西北部，北接浙江省景宁县，西连福建省寿宁县，由主区域(119.62°–119.83° E, 27.60°–27.81° N)和副区域(119.73°–119.78° E, 27.34°–27.39° N)组成，总面积为188.61 km^2。该区域属于典型的中亚热带海洋型季风气候，温暖湿润，雨水充足，四季分明。夏季平均气温25.1℃，冬季平均气温14.7℃，年平均气温16℃，年平均降水量1,950 mm，无霜期为280 d。是中国距离东海最近的森林生态和野生动物类型的国家级自然保护区之一，同时也是浙江省第二大森林生态系统自然保护区。该保护区属天然次生常绿阔叶林区，植物资源丰富，森林覆盖率为92.8% (江彦苹等, 2023; 刘西等, 2025)。

1.2 调查方式

本研究于2023年和2024年的3–7月在乌岩岭保护区开展叶蜂资源调查。在布设样线前，我们先开展了约1个月的样线踏查工作，并参照前人关于本区垂直植被带划分的研究(蔡壬侯, 1988; 王义平, 2009)，结合实际踏查记录，对各海拔梯度植被进行了对照。最终我们将保护区自乌岩岭山麓至山顶等分为4个海拔梯度，并在不同梯度内布设了4条具有代表性的样线。

(1)低海拔梯度(300–625 m)：样线分布于西峯岭一带，植被类型主要以常绿阔叶林和小叶蚊母树(*Distylium buxifolium*)溪滩灌丛为主，其中常绿阔叶林的主要建群种为枫香(*Liquidambar formosana*)、野桐(*Mallotus tenuifolius*)、青冈(*Quercus glauca*)、红楠(*Machilus thunbergii*)等。

(2)中海拔梯度(625–950 m)：样线分布于童石路沿山公路及新增村、墨斗住附近，植被以毛竹(*Phyllostachys edulis*)林、马尾松(*Pinus massoniana*)林等为主。

(3)中高海拔梯度(950–1,275 m)：样线分布于石佛岭及童岭头区域，植被以针阔混交林及常绿阔叶林为主，主要建群种有杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、黄山松(*Pinus hwangshanensis*)、柳杉(*Cryptomeria japonica*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)、栲树(*Castanopsis fargesii*)等。

(4)高海拔梯度(1,275–1,600 m)，样线沿登山步道延伸至山顶，植被以灌草丛、矮松林和落叶阔叶矮林为主。

每月在非下雨天气条件下开展数次调查，每日采样时段为9:00–15:00。在调查前，基于奥维互动地图(https://www.ovital.com/product/)预先划定1 km × 1 km的采样单元格，采集当天前往对应单元格内，使用两步路App记录采集轨迹与行进里程。将每日在以调查中心点为圆心、半径约1 km范围内开展的调查活动定义为一个采样单元(grid cell, gc)。在累计75次的野外调查中，共有53次成功采集到叶蜂成虫，记为有效采样位点(gc01–gc53，图1)，其空间坐标及调查日期详见附录1。

采集的所有叶蜂标本保存于丽水市林业局华东药用植物园科研管理中心昆虫标本室，以供后续分类复核与长期存档。

1.3 环境变量来源

本研究的气象因子通过R 4.5.1软件的nasapower包获取(https://CRAN.R-project.org/package=nasapower)。根据各采样位点(gc01–gc53)的精确经纬度坐标及对应采集日期，提取样线调查当日的气象数据。提取的气象指标包括：地表温度(surface

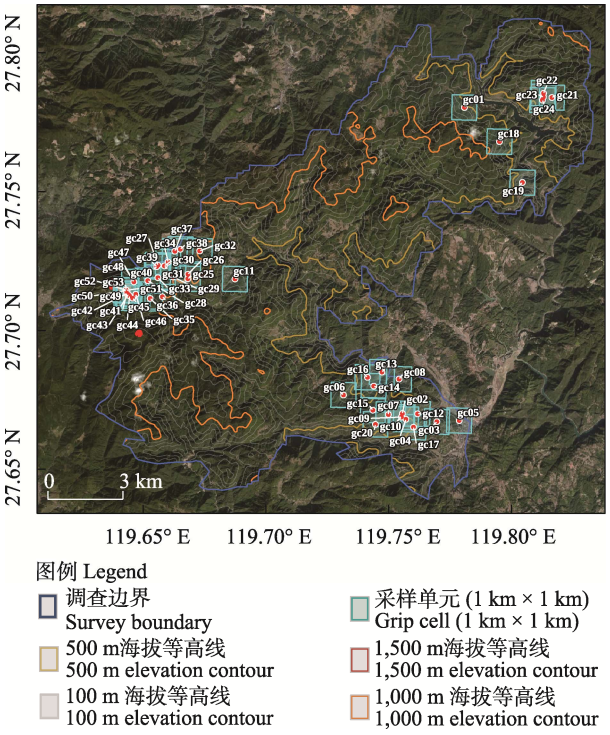


图1　浙江乌岩岭国家级自然保护区叶蜂调查采样单元(gc)分布

Fig. 1　Location of sawfly survey grid cell (gc) of Wuyanling National Nature Reserve in Zhejiang

temperature, ℃)、日均温(daily mean temperature, ℃)、日相对湿度(daily relative humidity, %)、地面气压(surface pressure, kPa)、太阳总辐射(total solar irradiance, W/m^2)以及风速(wind speed, m/s)。

地形因子数据来源于中国科学院计算机网络信息中心地理空间数据云平台(http://www.gscloud.cn)。其中, 海拔数据采用ASTER GDEM (30 m分辨率)数字高程数据, 坡向采用SRTMSLOPE (90 m分辨率)坡度数据产品。归一化植被指数(normalized difference vegetation index, NDVI)选用中国NDVI月合成产品(500 m分辨率)。使用ArcGIS 10.8对原始数据进行格式转换与范围处理, 并使用双线性插值法重采样至30 m分辨率。

1.4　多样性分析

依据海拔梯度与采集月份(3–7月)分别对采样单元进行分类汇总, 并利用R软件完成多样性分析及相关可视化。

1.4.1　群落结构分析

使用R软件vegan包(Oksanen et al., 2026)完成物种累积曲线的分析, 以评估野外采样强度是否能充分反映区域内的群落物种组成。基于样点 × 物种个体数矩阵, 使用specaccum函数“随机(random)”方法, 通过1,000次随机置换迭代增加样点数量, 计算每次随机抽样后的物种累积均值及置信区间, 并利用ggplot2包进行可视化绘图。

为评估群落物种多度分布格局及优势种集中程度, 本研究合并所有采样单元形成区域物种多度向量(即各物种在全部样点中的总个体数)。在R软件中使用hillR包(Li, 2018)计算Hill数, 分析阶数q = 0、1、2、3、4、5时的Hill数, 其中q = 0为赋予所有物种相等权重; q值越大, 对优势种赋予的权重越高, 以此量化稀有种占比及优势种集中程度。

1.4.2　α多样性指数计算

使用R软件vegan包(Oksanen et al., 2026)计算各海拔梯度样点的Shannon-Wiener多样性指数(H') (Dickman, 1968; Keylock, 2005)、Simpson多样性指数(D) (Morris et al., 2014)、Pielou均匀度指数(J) (Pielou, 1966)以及Margalef丰富度指数(R) (Margalef, 1958), 其计算公式如下:

$$H' = -\sum_{i=1}^{S}\left[P_i \times \ln\left(P_i\right)\right] \tag{1}$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{S} P_i^2 \tag{2}$$

$$J = \frac{H'}{H'_{\max}} \tag{3}$$

$$R = \frac{S-1}{\ln N} \tag{4}$$

其中, S为群落中的物种总数; P_i为第i个物种的个体数占群落总个体数的比例; $H'_{\max}$为群落在当前物种数量下的最大多样性值, 即ln(S); N为个体总数。

使用R软件stats包的aov函数执行单因素方差分析(ANOVA), Tukey’s HSD函数进行两两组间的显著性差异对比。

1.4.3　影响因素分析

广义可加模型(generalized additive models, GAM)能灵活捕捉多样性指数与环境因子之间的非线性关系。通过GAM分析环境因子与多样性是否存在非线性关系, 利用R软件的mgcv包完成(Wood, 2011)。通过R软件usdm包(https://CRAN.R-project.org/pack-age=usdm)中的vifstep函数计算参与建模的各环境变量的方差膨胀因子(variance inflation

factor, VIF)。VIF是多元线性模型中诊断自变量间共线性程度的常用指标, 其值越大表明该变量与其他自变量之间的线性依赖越强, 即多重共线性越严重(Kim, 2019)。本研究将VIF阈值设为5, 剔除VIF > 5的冗余环境变量, 仅保留共线性较低的因子用于后续分析。

研究共计纳入9个原始变量: 归一化植被指数、海拔、坡向、地表温度、日均温、日相对湿度、地面气压、太阳总辐射与风速; 初始计算显示地表温度与日均温间存在极高的共线性(VIF > 400), 依据逐步剔除原则, 在移除共线性贡献最大的地表温度后, 模型趋于稳定。最终纳入模型的8个环境变量及其方差膨胀因子分别为: 海拔(VIF = 4.64)、地面气压(VIF = 3.44)、太阳总辐射(VIF = 2.54)、日相对湿度(VIF = 2.46)、日均温(VIF = 2.43)、归一化植被指数(VIF = 2.10)、风速(VIF = 1.96)以及坡向(VIF = 1.34)。建模选项中, 对于计数数据类型的物种丰富度, 选用Poisson分布进行拟合; 对于连续变量的指数, 则选用Gaussian分布。基维度(basis dimension) k设定为10, 并利用限制极大似然法(restricted maximum likelihood, REML)进行平滑参数的选择。同时, 通过开启平滑项的选择功能(select = TRUE)对自由度过高的项进行自动惩罚, 以避免模型过拟合。最后通过gam.check函数对拟合的模型进行诊断, 通过对比有效自由度(effective degrees of freedom, EDF)与预设基维度(k)的关系来评估平滑项的设定是否充足。模型的显著性通过$P < 0.05$进行判定。EDF用于表征响应变量与解释变量之间非线性关系的复杂程度, 可通过EDF识别环境因子与多样性的关系类型: 当$P < 0.05$且EDF = 1时判定为线性关系; 当$P < 0.05$且EDF > 1时判定为非线性关系。

1.4.4 β多样性指数计算

本研究采用Jaccard相异性指数评估不同样点间物种组成差异。鉴于调查中稀有物种较多, 首先将原始丰度数据转换为存在/缺失(presence/absence, 1/0)矩阵, 随后使用vegan包(https://vegandevs.github.io/vegan/)计算Jaccard相异性指数, 表征样点间物种组成差异程度(斯幸峰等, 2017), 并将Jaccard总相异性分解为周转(turnover)和嵌套(nestedness)两个组分, 从而分别量化物种周转与物种嵌套对β多样性格局的相对贡献(Baselga, 2010)。β多样性采用Jaccard相异性指数及其分解组分衡量, 其计算公式如下:

$$\beta_{jac} = \frac{b+c}{a+b+c} \tag{5}$$

$$\beta_{jtu} = \frac{2\min(b,c)}{a+2\min(b,c)} \tag{6}$$

$$\beta_{jne} = \frac{|b-c|}{a+b+c} \times \frac{a}{a+2\min(b,c)} \tag{7}$$

其中, β_{jac}为Jaccard相异性指数; β_{jtu}为物种周转组分; β_{jne}为嵌套组分; a表示两个群落共有的物种数; b和c分别表示两个群落各自特有的物种数(Baselga, 2010; Podani & Schmera, 2011)。

1.4.5 环境距离衰减分析

通过距离衰减分析揭示环境梯度对叶蜂群落相似性的影响。数据预处理阶段, 采用vegan包对环境因子进行Z-score标准化(附录2), 以消除量纲干扰。经检验, 标准化后各变量均值趋近于0、标准差为1, 偏度与峰度较原始数据均无变化, 确认了数据转换的正确性。随后, 计算样点间的欧氏距离以量化环境差异, 并基于物种存在/缺失数据计算Jaccard相似性指数(Jaccard similarity index= $1-\beta_{jac}$)表征群落组成。研究共涉及53个样点, 两两配对生成1,378对距离数据。通过stats包的lm函数计算普通最小二乘线性回归(ordinary least squares linear regression)拟合群落相似性与环境距离之间的关系。用回归斜率(slope)量化群落相似性随环境差异增加而衰减的速率, 即叶蜂群落更替速率。用决定系数(R^2)及其对应的P值评估环境差异对群落相异性的解释强度及其统计显著性(Soininen et al., 2007; Dallas et al., 2024)。

1.4.6 Mantel检验

采用Mantel检验评估环境距离与群落相异性之间的相关性。为降低环境因子间多重共线性的潜在干扰, 在剔除高度相关变量后, 分别基于筛选后的环境变量与Jaccard相异性指数及其周转与嵌套组分构建距离矩阵。所有环境数据在分析前均进行标准化处理以消除量纲差异, 环境距离矩阵与群落相异矩阵统一基于欧氏距离计算。Mantel统计量(r)的显著性水平(P值)通过999次置换检验确定。同时, 计算环境因子间的Pearson相关系数以揭示其与叶蜂群落的关联(Heino & Tolonen, 2017; Huang, 2021)。采用置换多元方差分析(PERMANOVA, 基于vegan包adonis2函数)量化环境变量对群落组成变异的解

释率, 并通过999次置换检验评估其统计显著性。

2 结果

2.1 群落结构特征

本研究累计采集叶蜂成虫标本996头, 经鉴定隶属于9科61属120种(附录3), 本名录数据已上传至科学数据银行(ScienceDB, doi: 10.57760/sciencedb.34466)。表1显示了不同科个体数及属种多度, 其中叶蜂科标本数量达783头(占标本总数的78.61%), 共48属96种, 分别占群落总属数和总种数的78.69%和80.00%。

基于Hill数的分析结果, 随着q值由0增至5, 有效物种数由120种(q = 0)骤降至16种(q = 5), 总体衰减率达86.57%。其中, q = 0至q = 1阶段的衰减率达58.69%, 说明群落中存在大量低丰度物种; 当q = 2时, 有效物种数降至约28种(衰减率达76.19%)。此后在q ≥ 3时衰减趋于平缓(q = 3至q = 5仅进一步衰减4.45%), 表明群落结构呈现出典型的“长尾”分布特征(图2a)。

物种累积曲线(图2b)显示, 随着样本量的增加, 曲线斜率逐渐放缓, 但尚未达到饱和。个体数量排名前10位的优势种共占总个体数的约50% (图2d), 具体包括: 中华棒蜂(*Xyela sinicola*, 103头)、多变片爪叶蜂(*Darjilingia formosana*, 81头)、黑唇元叶蜂(*Taxonus attenatus*, 46头)、中华盔叶蜂(*Neocorymbas sinica*, 44头)、侧斑钩瓣叶蜂(*Macrophya latimaculana*, 43头)、格氏细锤角叶蜂(*Leptocimbex grahami*, 39头)、大窝狭眶叶蜂(*Linorbita foveatinus*, 36头)、游离方颜叶蜂(*Pachyprotasis erratica*, 36头)、脊突侧齿叶蜂(*Neostromboceros bicarinata*, 35头)和直脉槌腹叶蜂(*Tenthredo erectonervula*, 35头)。相比之下, 仅采集到1头标本的“单立种”数量庞大, 构成了丰度曲线延长的尾部。在属水平上, 单种属数量远高于多种属(图2c), 61个属中有44个属(占比72.13%)仅包含1个物种, 仅有极少数属表现出高的物种多度。

2.2 α多样性

2.2.1 分布格局

多样性指数分析结果显示(图3): 中高海拔梯度的Margalef丰富度指数高于高海拔梯度(P < 0.05), 但与其他海拔梯度之间差异不显著(P > 0.05)。Shannon-Wiener多样性指数和Simpson多样性指数呈现出相似的分布格局, 即高海拔梯度的指数值均显著低于中高海拔梯度和低海拔梯度(P < 0.05)。Pielou均匀度指数在各海拔梯度间的差异均未达到显著水平(P > 0.05)。

在时间动态方面, 5月的Margalef丰富度指数平均值高于3月、4月和6月, 但差异均不显著(P > 0.05), 仅7月的Margalef丰富度指数显著下降(P < 0.05)。Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数及Pielou均匀度指数在任意两个月份之间差异均不显著(P > 0.05)。

2.2.2 影响因素

广义可加模型模拟结果表明, 物种丰富度模型的偏差解释率为39.11%, 物种均匀度模型为17.43%, 物种多样性模型为6.39% (附录4)。在物种丰富度模型中, 海拔是非线性特征最突出的变量(EDF = 4.69,

表1 不同科叶蜂的个体数量及属种多度

Table 1 Number of individuals and taxonomic abundance of different families of sawfly insects

科 Family	个体数量 Number of individuals		属 Genus		种 Species	
	数量 Number	占比 Proportion (%)	数量 Number	占比 Proportion (%)	数量 Number	占比 Proportion (%)
叶蜂科 Tenthredinidae	783	78.61	48	78.69	96	80.00
棒蜂科 Xyelidae	103	10.36	1	1.64	1	0.83
锤角叶蜂科 Cimbicidae	44	4.42	2	3.28	5	4.17
三节叶蜂科 Argidae	30	3.01	3	4.92	11	9.17
树蜂科 Siricidae	28	2.81	1	1.64	1	0.83
松叶蜂科 Diprionidae	3	0.30	3	4.92	3	2.50
茎蜂科 Cephidae	2	0.20	1	1.64	1	0.83
残青叶蜂科 Athaliidae	2	0.20	1	1.64	1	0.83
项蜂科 Xiphydriidae	1	0.10	1	1.64	1	0.83
合计 Total	996	100.00	61	100.00	120	100.00

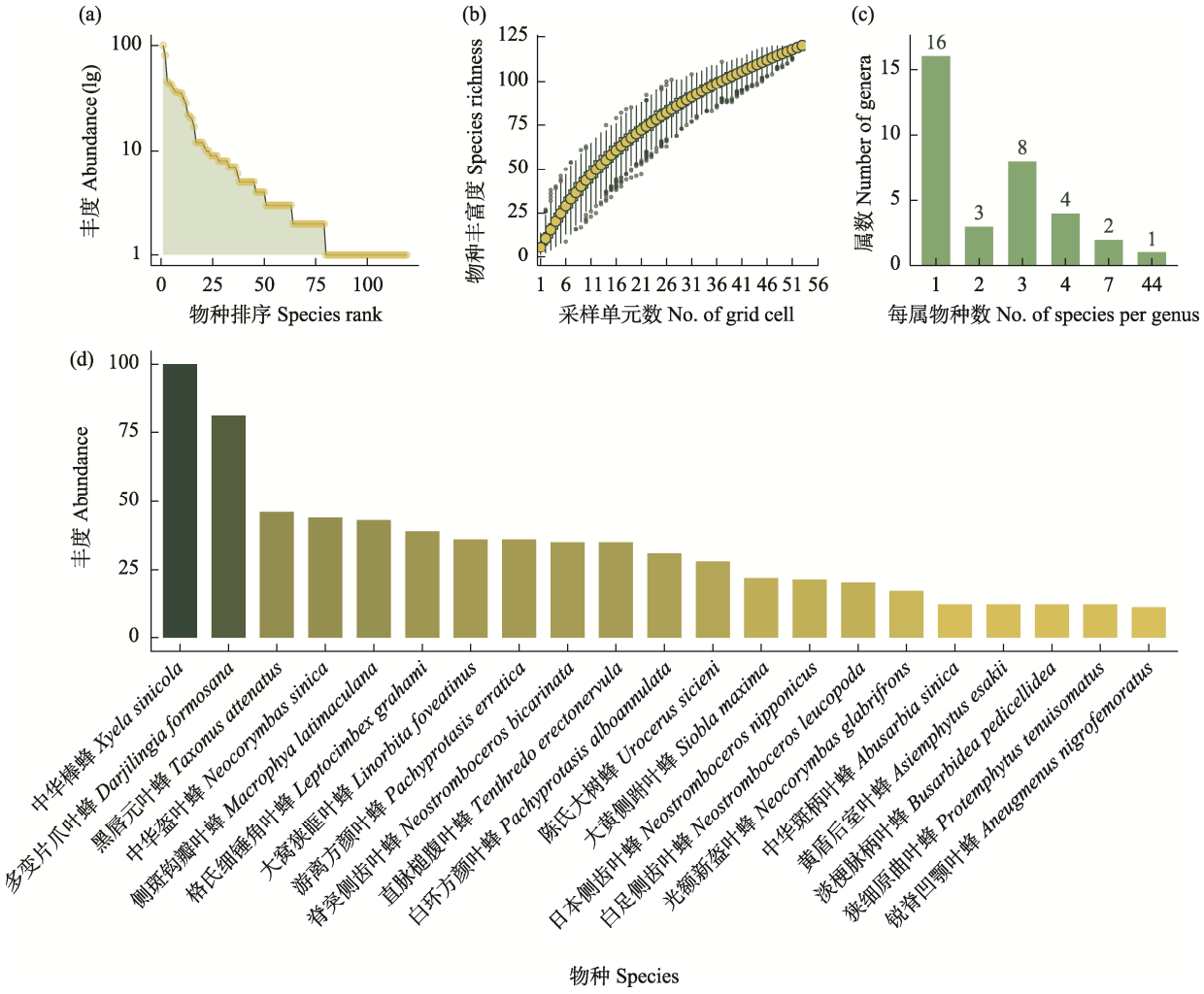


图2　叶蜂群落总体特征。(a)多度等级曲线; (b)物种累积曲线; (c)属种数量关系; (d)主要叶蜂物种(个体数 > 10)的个体数排序。

Fig. 2　General characteristics of the sawfly community. (a) Abundance rank curve; (b) Species accumulation curve; (c) Relationship between genus and species numbers; (d) Individual counts of major sawfly species (individuals > 10).

χ^2 = 22.02, P < 0.05), 物种丰富度随海拔梯度呈现出复杂的非线性响应(图4a)。在低海拔梯度, 海拔偏效应值为负, 物种丰富度整体处于较低水平。随着海拔升高, 偏效应值逐渐上升, 并在约500 m处出现首个局部峰值。其后曲线回落, 在700–800 m区间降至低谷, 该海拔段物种丰富度受海拔的抑制作用最为显著。随着海拔继续升高, 偏效应值持续上升, 并在1,100–1,200 m区间达到全梯度的主峰, 为物种丰富度的最适海拔范围。超过1,200 m后, 海拔偏效应值开始缓慢下降, 物种丰富度随之呈回落趋势, 但至1,600 m高海拔段仍维持在“高于中段低谷、低于主峰峰值的中等偏高水平”。

日相对湿度与物种丰富度之间表现为变化幅度较小的非线性关系(EDF = 1.41, χ^2 = 5.52, P < 0.05) (图4b)。整体响应幅度远低于海拔因子, 其对物种丰富度的驱动作用相对平缓。

日均温与物种丰富度之间的关系为“单峰型” (EDF = 1.76, χ^2 = 4.75, P < 0.05) (图4c), 即物种丰富度随温度升高先升后降: 低温区间(< 16℃)的偏效应值为负, 物种丰富度水平较低; 随温度升高, 偏效应值持续上升, 于18–22℃区间达到全梯度峰值, 为物种丰富度的最适温度范围; 超过22℃后, 偏效应值开始下降, 此时物种丰富度随温度进一步升高呈现衰退趋势, 表明在一定范围内升温有利于物种丰富度提升。

地面气压与物种丰富度(EDF = 1.54, χ^2 = 14.16,

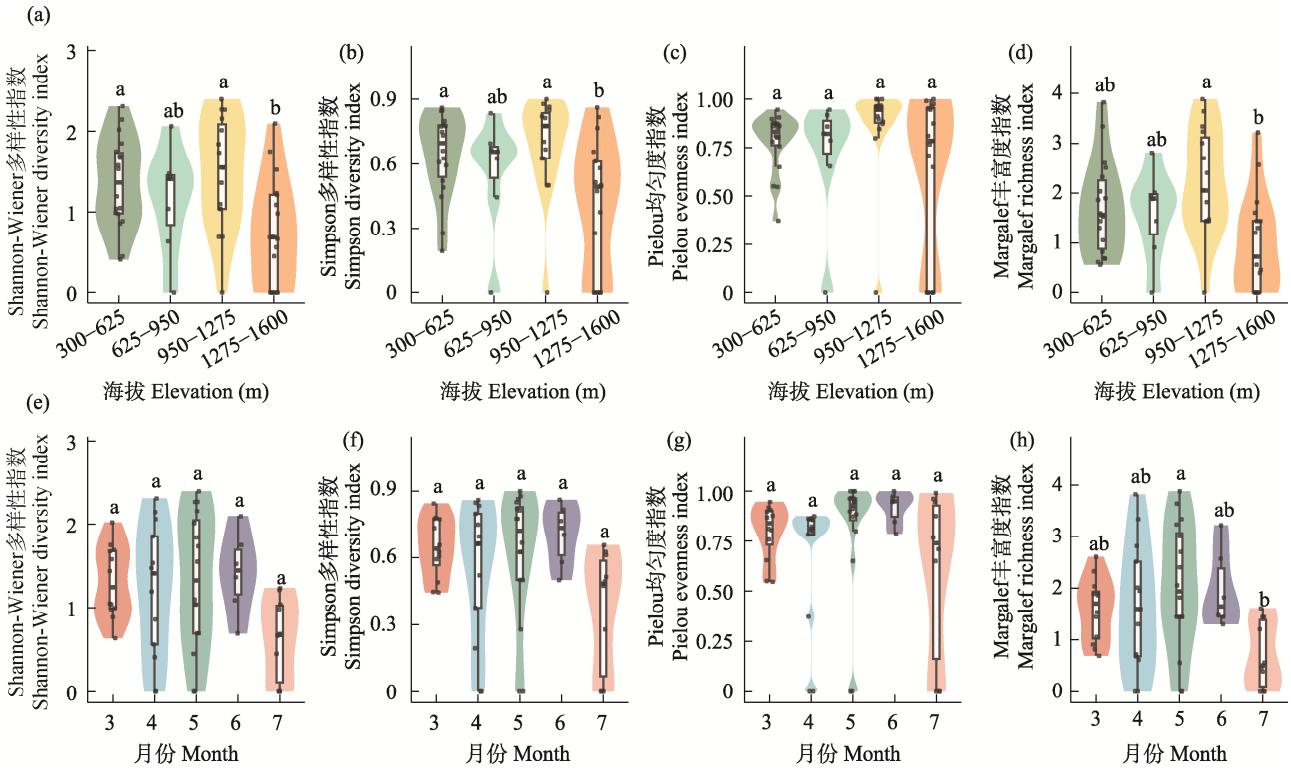


图3　α多样性指数的时空动态。(a–d)不同海拔梯度的多样性指数箱线图; (e–h)不同月份的多样性指数箱线图。不同小写字母表示组间差异显著($P < 0.05$, Tukey's HSD检验)。

Fig. 3　Spatiotemporal dynamics of α diversity indices. (a–d) Boxplots of diversity indices across different elevation gradients; (e–h) Boxplots of diversity indices across different months. Different lowercase letters indicate significant differences among groups ($P < 0.05$, Tukey's HSD test).

$P < 0.05$) (图4d)、海拔与群落均匀度(EDF = 0.78, $F = 0.43$, $P < 0.05$) (图4e)均呈现接近线性的显著正相关关系。在91.66–96.44 kPa地面气压及167–1,559 m海拔区间内, 偏效应值均随自变量升高而持续平稳抬升, 无临界阈值, 表明地面气压与海拔的升高分别对物种丰富度和群落均匀度具有促进作用。

采样单元gc5为归一化植被指数值较低的高杠杆异常点。保留该样点时, 归一化植被指数与均匀度呈现弱显著相关(EDF = 0.80, $F = 0.44$, $P < 0.05$); 剔除后, 二者关系转为不显著(EDF = 0.63, $F = 0.10$, $P = 0.26$), 表明该线性趋势的稳健性有限。

其余环境因子与各类多样性指数之间均未检出显著相关性。

2.3　β多样性

2.3.1　多样性格局及分解

在空间尺度上, 不同海拔梯度的组内样本差异水平均较高(图5a): 低海拔梯度为0.920 ± 0.113; 中海拔梯度为0.952 ± 0.094; 中高海拔梯度为0.910 ± 0.127; 高海拔梯度为0.877 ± 0.202。在时间尺度上(图5c), 3月为0.897 ± 0.101; 4月为0.927 ± 0.117; 5月为0.927 ± 0.126; 6月为0.852 ± 0.067; 7月为0.759 ± 0.295。对所有样本的Jaccard相异性指数分解结果显示, 物种周转是群落差异的主要来源。

本研究将不同尺度下的Jaccard相异性指数取平均值(附录5, 附录6)。海拔尺度的相异性指数随海拔间隔的增大而显著升高(附录5)。低海拔梯度与高海拔梯度之间的相异性指数接近1, 表明随着海拔跨度的增加, 物种组成差异显著加大。在相邻海拔梯度的成对比较中, 低海拔梯度与中海拔梯度的相异性为0.77, 中海拔梯度与中高海拔梯度为0.92, 中高海拔梯度与高海拔梯度为0.85。分解结果进一步表明, 不同海拔梯度之间的群落差异同样主要来源于物种周转。Venn图定量展示了各海拔梯度间的物种重叠情况(图5b): 4个海拔梯度仅共享1个物种, 且各海拔梯度的特有种数目均高于其与其他梯度共有物种的数目。

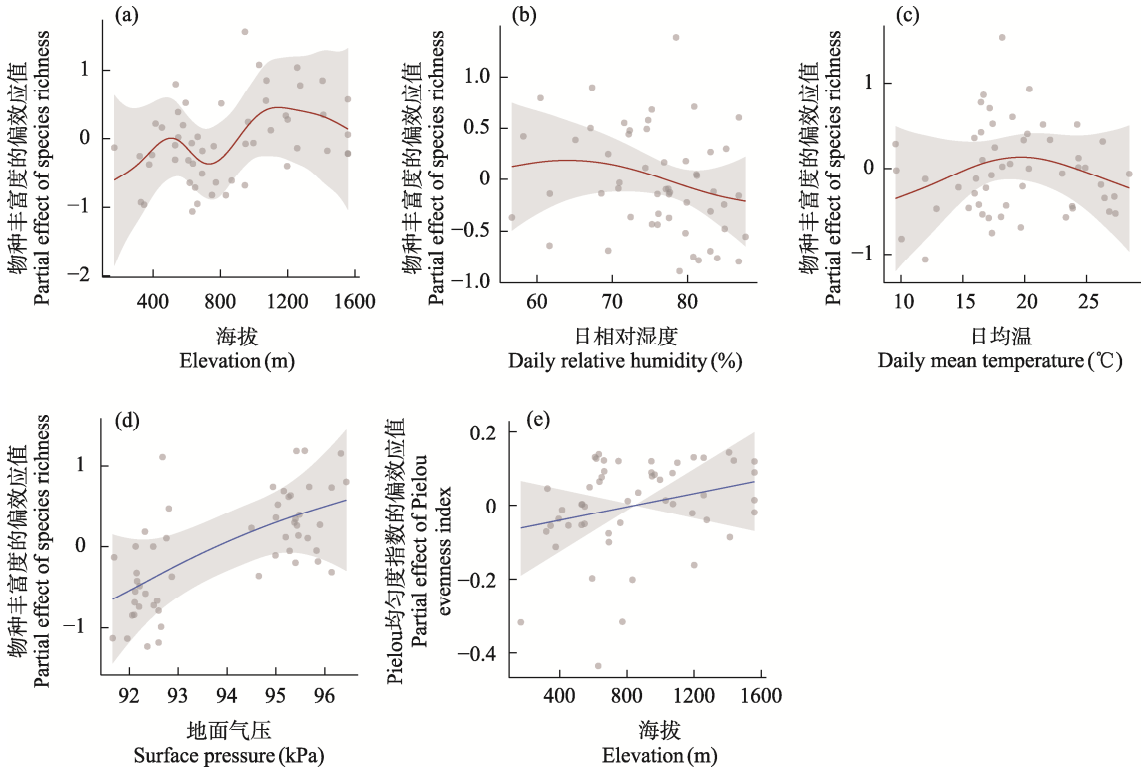


图4　环境因子对叶蜂α多样性指数影响的广义可加模型分析。实线代表拟合平滑曲线，灰色阴影为95%置信区间，散点为偏残差; EDF = 1表明关系接近线性，EDF > 1表明存在非线性关系，EDF = 0则表明该变量效应被模型压缩至趋近于零，几乎无解释力。

Fig. 4　Generalized additive model analysis illustrating the influences of environmental variables on α diversity indices of sawfly communities. Solid lines represent fitted smooth curves, grey shaded areas indicate 95% confidence intervals, and points represent partial residuals; EDF = 1 suggests an approximately linear relationship, EDF > 1 indicates a nonlinear relationship, and EDF = 0 implies that the variable effect has been shrunk by the model to near zero with negligible explanatory power.

时间尺度上的群落差异呈现出与海拔梯度相似的模式(附录6)。随着时间间隔的延长，群落差异逐渐增大: 3月与7月、4月与7月之间的相异性指数均为1，表明物种组成完全不重叠。相邻月份之间，3–4月的相异性为0.77，4–5月为0.92，5–6月为0.83，6–7月为0.86。图5c的相异性分解结果表明，季节间群落更替同样以物种周转为主导。这意味着随着季节推进和植物物候变化，适应不同季节的叶蜂类群发生快速替代。每个月的特有种数量均高于其与其他月份共享物种的数量(图5d)。

2.3.2　环境因子与β多样性

基于标准化环境因子的PERMANOVA分析结果显示，全部8个环境变量共同解释了叶蜂群落组成变异的24.96% ($R^2 = 0.25$, $P < 0.001$)，但仍有75.04%的群落变异未能被所测环境因子解释。这表明大部分变异可能由空间扩散限制、种间互作或其他未测环境因子所驱动。

Jaccard相似性指数与环境距离的线性回归(距离衰减)分析结果表明(图6a)，乌岩岭叶蜂群落相似性随环境距离增加而显著下降。回归斜率显著为负(slope = –0.02, $P < 0.001$)，模型整体显著($F = 124.2$, $P < 0.001$)。环境差异可解释群落组成变异的8.28%(调整后R^2 = 8.21%)。在由53个样点构成的1,378对样点组合中，模型截距为0.112，表明即便两个样方在所选环境因子上完全相同(环境距离为0)，其叶蜂群落的Jaccard相似性也仅0.112。

Mantel检验结果显示(图6b，附录7)，叶蜂群落总β多样性与多个环境因子呈显著相关($P < 0.05$)，其中地面气压的相关性最强($r = 0.276$, $P < 0.001$)，随后依次为海拔($r = 0.192$, $P < 0.001$)、日均温($r = 0.182$, $P < 0.001$)、风速($r = 0.177$, $P < 0.001$)和太阳总辐射($r = 0.108$, $P < 0.01$)，坡向($r = 0.059$, $P < 0.05$)亦达到显著水平。相比之下，归一化植被指数和日相对湿度的影响不显著。

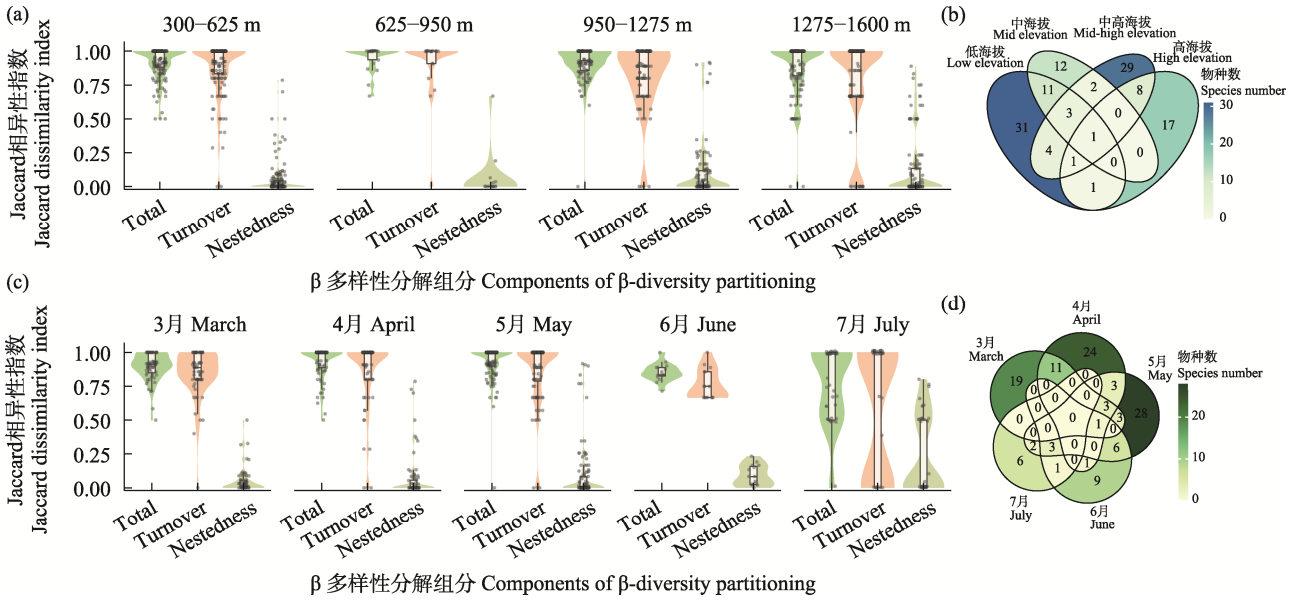


图5　β多样性指数的时空动态。(a)不同海拔梯度的Jaccard相异性及其分解; (b)不同海拔梯度间物种组成的Venn图; (c)不同月份的Jaccard相异性及其分解; (d)不同月份间物种组成的Venn图。Total: 总β多样性; Turnover: 周转组分; Nestedness: 嵌套组分。

Fig. 5　Spatiotemporal dynamics of β diversity indices. (a) Jaccard dissimilarity and its turnover and nestedness components across elevation gradients; (b) Venn diagram of species composition among elevation gradients; (c) Jaccard dissimilarity and its turnover and nestedness components across months; (d) Venn diagram of species composition among months. Total, Overall β diversity; Turnover, Turnover component; Nestedness, Nestedness component.

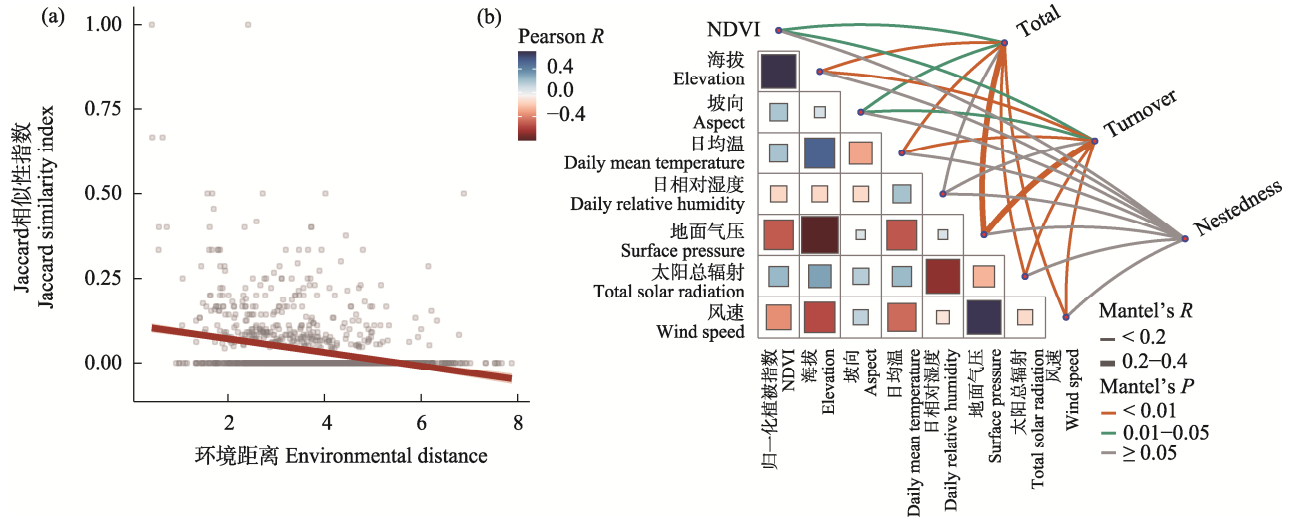


图6　叶蜂群落β多样性的距离衰减格局及其环境驱动效应。(a)叶蜂群落相似性随环境距离增加的衰减规律; (b)总β多样性及其组分与环境因子的Mantel关联(连线颜色代表Mantel检验的显著性水平，连线粗细代表Mantel's *r*值的大小，热图颜色代表环境因子间的Pearson相关系数)。

Fig. 6　Distance-decay patterns of sawfly community β diversity and the environmental driving effects. (a) Decay regulation of sawfly community similarity with increasing environmental distance; (b) Mantel correlations of overall β diversity and its components with environmental factors (line colors represent significance levels of Mantel tests, line widths represent the magnitudes of Mantel's *r* values, and heatmap colors represent Pearson correlation coefficients among environmental factors).

在组分分解中，周转组分的响应模式与总β多样性高度一致，除日相对湿度外，其余环境因子均与物种周转呈显著相关，大小依次为: 地面气压(r = 0.24, P < 0.001)、日均温(r = 0.18, P < 0.001)、海拔

($r = 0.18$, $P < 0.001$)、风速($r = 0.16$, $P < 0.001$)、太阳总辐射($r = 0.10$, $P < 0.001$)、归一化植被指数($r = 0.07$, $P < 0.05$)及坡向($r = 0.07$, $P < 0.05$)。嵌套组分与所有测试环境因子之间均未检出显著相关性($P > 0.05$), 其相关系数r均处于极低水平。

3 讨论

3.1 群落物种组成

本次调查共获得叶蜂标本996头, 经鉴定隶属9科61属120种, 显示出该区域较高的物种丰富度。群落丰度分布呈现典型的“长尾”结构, 即少数物种占据优势地位, 而多数物种个体数稀少。物种累积曲线呈现明显的渐近饱和趋势, 表明当前的采样强度已基本覆盖了该区域叶蜂群落的主体物种成分, 能够客观反映群落的本底特征。本研究可为区域叶蜂群落多样性研究奠定基础。未来宜扩大采样时空尺度, 以获取更全面的数据。

在乌岩岭所采的叶蜂标本中, 叶蜂科占绝对优势, 其个体数占总标本数的78.61%, 属数占78.69%, 种数占80.00%。作为广腰亚目中最大的科, 叶蜂科已描述物种约占叶蜂总科已知种的80% (魏美才, 2024)。该科在早期被子植物出现后不久便占据了叶部植食性生态位, 并与被子植物形成了古老而稳定的共生关系(Nyman et al., 2019)。乌岩岭植被群落中优势树种如甜槠、栲树和木荷(*Schima superba*)分布广泛(王义平, 2009)。该区域的丰富被子植物寄主资源无疑是叶蜂科在此地高度繁盛的重要原因之一。中华棒蜂是本次调查中个体数量最多的物种, 是棒蜂科中采集到的唯一种。所有个体均在同一采样日、乌岩岭山顶黄山松附近的小尺度范围内获得, 这很可能与其高度专化的生活史以及山顶松林以黄山松为优势树种有关。棒蜂科幼虫为松属(*Pinus*)雄球花的单食性取食者, 在雄球花内部以花粉为食(Blank, 2013)。从演化历史看, 自白垩纪以来全球针叶树多样性和丰度持续衰退, 棒蜂科现存物种多样性亦相对偏低(Jouault et al., 2021)。成虫出飞时间与寄主松树花期高度同步, 种群高峰往往集中在雄球花短暂的花粉释放阶段。在区域内早春松树花粉大量释放的短时间窗内, 大量成虫聚集于寄主树冠周围, 易在局部形成高密度种群。本次调查中, 中华棒蜂在乌岩岭山顶黄山松附近的高度集中分布, 可能是这一物候同步与集中取食策略的直接体现。

3.2 多样性分布

本研究分析了乌岩岭叶蜂群落在海拔梯度和时间尺度上的多样性分布。在海拔约1,300 m以下及3–7月各月之间, 叶蜂多样性指数和物种丰富度均无显著差异($P > 0.05$)。β多样性分解结果显示, 不同物种集合间的Jaccard相异性较高, 且空间周转对总β多样性的贡献远大于嵌套成分, 表明不同样线(样地、月份)间物种组成差异显著。各海拔区段和月份内的特有种数目均明显高于段间和月间的共有种。这可能与叶蜂生活史及区域内植被分布有关, 乌岩岭植被类型与优势类群沿海拔梯度呈明显更替(蔡壬侯, 1988; 王义平, 2009)。不同样线间植被组成本身差异显著, 从而提升了叶蜂群落间的Jaccard相异性。在时间维度上, 植食性昆虫的生活史与寄主植物物候往往存在高度协同进化关系, 这种物候同步性能够最大限度保障幼虫的取食与存活(van Asch & Visser, 2007)。另一方面, 叶蜂成虫期普遍较短, 通常仅持续数日(李泽建等, 2018; 钟义海等, 2023)。因此, 1,300 m以下及3–7月各月之间多样性指数维持在相对稳定的水平, 而物种组成则在空间与时间上持续更替。

Mantel检验结果表明, 乌岩岭叶蜂总β多样性及其周转组分受地面气压、海拔、日均温、风速和太阳总辐射等环境因子驱动($P < 0.05$), 但其解释率整体偏低(平均$r < 0.3$)。群落相似性随环境距离增加显著下降, 而距离衰减模型仅能解释约9%的群落变异($R^2 = 0.09$)。模型截距为0.112, 表明即便在所选环境因子完全相同(环境距离为0)的采样单元之间, 其叶蜂群落的Jaccard相似性值仍然较低。该结果说明存在其他驱动因素, 如扩散限制、历史过程或未被量化的生境异质性等, 有待进一步探索。

3.3 影响因素

进一步地, 本研究对非生物因子与物种多样性指数之间的关系进行了探究。在线性方面, 物种均匀度指数与地面气压呈显著相关, 而地面气压随海拔升高持续降低, 是高海拔环境变化的关键特征之一。地面气压在这里可被视为海拔综合效应的表征变量(Körner, 2007)。与前人研究相一致, 沿山地海拔梯度, 昆虫群落往往受到温度、地面气压及风速等与海拔密切相关的气候因子共同驱动, 其丰度、

多样性随海拔升高而下降, 并表现出明显的物种更替(Morris et al., 2015; Perillo et al., 2017)。在乌岩岭区域, 这些环境因子共同发挥环境过滤作用, 筛选出能够适应低温、低氧、高风速及生长季缩短等高海拔条件的叶蜂群落, 而多数物种在某一海拔阈值以上难以维持稳定种群。由此, 物种均匀度随着地面气压的升高而升高, 而地面气压随海拔升高不断降低。高海拔群落呈现少数种占优势, 这也可能解释了山顶样线叶蜂多样性急剧下降的现象。

本研究未检测到归一化植被指数与叶蜂群落物种丰富度或均匀度之间的显著关系($P > 0.05$), 这一结果与前期采样观察以及“较高植被覆盖度有利于维持叶蜂群落多样性”的预期有偏离。较高的归一化植被指数值意味着较大的叶面积指数、植被盖度, 可能对应更充足的植物资源和更复杂的生境结构(de la Iglesia Martinez & Labib, 2023)。资源供给增加和生境异质性提高, 能够为传粉性、植食性及捕食性节肢动物提供更多食物和微生境, 缓解种间竞争并促进物种共存(Haddad et al., 2011; Farooq et al., 2022)。已有研究也表明, 植被繁茂且结构复杂的生境斑块通常具有更高的昆虫物种多样性和功能群丰富度(Adams et al., 2020; Fernández-Tizón et al., 2020)。乌岩岭调查中, 植被覆盖度较高的采样单元采集到更多叶蜂个体, 但归一化植被指数与物种丰富度和均匀度均无显著相关性。这可能是由于大部分采集工作沿机耕路进行, 而这些区域可能受放牧、农业和交通等人类活动干扰, 形成了多种生境类型相互交织的镶嵌格局。不同叶蜂类群因生活史策略不同, 对这类人为改造生境的利用程度存在差异(Haslett, 1997; Hodkinson, 2005)。未来研究需设计更为多样的采样路线, 以降低此类生境带来的偏差。

物种丰富度与日均温之间呈显著“单峰型”的非线性关系, 过低或过高的温度条件下叶蜂丰富度均下降。叶蜂为完全变态昆虫, 其各发育阶段(卵、幼虫、蛹、成虫)的生长均需处于各自发育起点温度之上方能顺利完成。随温度升高, 叶蜂各虫态的发育历期显著缩短、发育速率加快, 但各虫态累积存活率下降、成虫寿命缩短, 低温和高温均会导致产卵量减少(徐川峰等, 2017)。当气温过低时, 积温不足会使个体难以完成从越冬蛹到成虫的羽化过程。同时, 在低温或阴雨天气, 我们的实地调查亦发现叶蜂活动显著减少。面对低温, 叶蜂有躲藏于树叶背面或草丛中以维持体温的现象。已有叶蜂生物学研究表明, 成虫的繁殖活动与产卵高峰通常出现在气温回升且趋于稳定的时期, 而当气温升高超过适宜阈值时, 成虫寿命缩短, 其交配行为也将受到抑制(白鹏华等, 2016; 乔方等, 2022), 显著降低了野外可见个体数和实际采集量。因此, 在适宜温度范围内, 环境条件既有利于叶蜂茧羽化为成虫, 也有利于其繁殖行为的发生, 调查者在这一温度区间开展采集工作, 更容易采获叶蜂。

昆虫多样性沿海拔梯度的分布模式复杂多样, 既可呈单峰模式, 也可在低海拔形成平台后下降, 或表现为多种非单调格局(Beck et al., 2017; Chatelain et al., 2020; Dolson & Kharouba, 2024)。本研究中, 叶蜂丰富度沿海拔分布出现多个局部峰谷。这可能与寄主植物沿海拔梯度的组成更替有关。叶蜂幼虫主要取食植物叶片, 许多类群具有较强的寄主植物专一性, 寄主转换也被认为是叶蜂生态分化的重要驱动力(Nyman et al., 2006)。因此, 叶蜂丰富度的局部峰值可能出现在适宜寄主植物丰富的海拔带, 而寄主植物缺失、数量下降或物候不匹配则可能导致局部低谷。后续研究可同步调查各海拔带寄主植物的组成、丰度与物候, 以探究其对叶蜂海拔分布格局的驱动作用。

3.4 研究局限性与未来展望

本研究揭示了乌岩岭叶蜂群落的多样性分布格局及其关键影响因素, 可为该区域的生物多样性保护提供科学依据。然而, 研究也存在以下局限性:

第一, 时间覆盖的非连续性。本研究为期两年的野外采样主要依据历史经验集中在春夏季叶蜂成虫的主要繁殖窗口期(李泽建等, 2018), 未覆盖8月之后的夏末及秋冬季。虽然多数叶蜂种类在夏季达到活动高峰, 但8–10月可能存在的晚发种类或第二、三代, 该时段的低丰度甚至零记录同样是叶蜂季节动态的重要组成部分。目前的数据缺失可能导致对群落物种丰富度的低估, 也可能忽视了夏末气温骤降等气候情况对其群落多样性的影响。

第二, 采样方法存在难以忽视的类群偏差。本研究采用的网捕法是一种主动采样技术, 其采集效率依赖于调查者的经验及当日的天气状况(如温度、

光照和风速)。对于飞行能力强、活动于冠层或高空的类群, 以及体型微小、栖息隐蔽的物种(李泽建等, 2018; 钟义海等, 2023; 魏美才, 2024), 网捕法的捕获效率相对较低。这种“捕获偏差”可能导致某些稀有或隐匿种的比例被低估, 从而影响对区域叶蜂群落的评估。

第三, 样线设置的代表性受限于地形与干扰因素。为保证调查的可操作性与可重复性, 本研究的样线主要布设于林区可通行的步道沿线。这种设计虽然提升了采样效率, 但也引入了误差。一方面, 步道沿线的“边缘效应”导致光热条件异于林内环境, 从而导致观测到的多样性数据可能高于或低于自然林内的水平(Gehlhausen et al., 2000)。另一方面, 人为干扰可能改变了道路两旁的植被组成, 导致部分对干扰敏感的植物难以生存, 使样线附近的叶蜂群落趋于单一, 且多由适应干扰环境的类群组成。

致谢: 非常感谢浙江乌岩岭国家级自然保护区管理中心各位领导, 尤其是刘西正高级工程师在叶蜂标本采集上给予的大力支持与热心帮助! 本文责任编委和评审专家提出了许多宝贵意见和建议, 在此一并致谢!

ORCID

刘萌萌 http://orcid.org/0000-0002-0985-5852
魏美才 http://orcid.org/0000-0002-6574-2000
李泽建 http://orcid.org/0000-0002-5436-6388

参考文献

Adams BJ, Li EJ, Bahlai CA, Meineke EK, McGlynn TP, Brown BV (2020) Local- and landscape-scale variables shape insect diversity in an urban biodiversity hot spot. Ecological Applications, 30, e02089.

Ayres MP, Lombardero MJ (2000) Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. Science of the Total Environment, 262, 263–286.

Bai PH, Liu BS, Feng YR, Yin HG, Zhang SF, Xu JY, Liu JQ (2016) Morphology and biology of *Pristiphora conjugata*. Forest Research, 29, 793–796. (in Chinese with English abstract) [白鹏华, 刘宝生, 冯友仁, 尹鸿刚, 张素芬, 许静杨, 刘家祺 (2016) 杨黑点叶蜂形态特征和生物学特性. 林业科学研究, 29, 793–796.]

Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Global Ecology and Biogeography, 19, 134–143.

Beck J, McCain CM, Axmacher JC, Ashton LA, Bärtschi F, Brehm G, Choi SW, Cizek O, Colwell RK, Fiedler K, Francois CL, Highland S, Holloway JD, Intachat J, Kadlec T, Kitching RL, Maunsell SC, Merckx T, Nakamura A, Odell E, Sang WG, Toko PS, Zamecnik J, Zou Y, Novotny V (2017) Elevational species richness gradients in a hyperdiverse insect taxon: A global meta-study on geometrid moths. Global Ecology and Biogeography, 26, 412–424.

Blank SM, Shinohara A, Altenhofer E (2013) The Eurasian species of *Xyela* (Hymenoptera, Xyelidae): Taxonomy, host plants and distribution. Zootaxa, 3629, 1–106.

Cai RH (1988) The horizontal and vertical distribution of main forests in Zhejiang Province. Journal of Hangzhou University (Nature Science), 15, 344–350. (in Chinese with English abstract) [蔡壬侯 (1988) 浙江省森林植被的水平分布与垂直分布. 杭州大学学报(自然科学版), 15, 344–350.]

Chatelain P, Le Cesne M, Elias M, Guilbert E, Soulier-Perkins A (2020) Elevational filtering and the evolution of planthoppers (Hemiptera, Fulgoromorpha) in Papua New Guinea. Biotropica, 52, 313–322.

Dallas TA, Holian LA, Ten Caten C (2024) Geographic and temporal distance-decay relationships across taxa. Oikos, 2024, e10269.

Damien M, Tougeron K (2019) Prey–predator phenological mismatch under climate change. Current Opinion in Insect Science, 35, 60–68.

Davis JS, Glover AN, Everson KM, Coyle DR, Linnen CR (2023) Identification, biology, and management of conifer sawflies (Hymenoptera: Diprioninae) in eastern North America. Journal of Integrated Pest Management, 14, 13.

de la Iglesia Martinez A, Labib SM (2023) Demystifying normalized difference vegetation index (NDVI) for greenness exposure assessments and policy interventions in urban greening. Environmental Research, 220, 115155.

Dickman M (1968) Some indices of diversity. Ecology, 49, 1191–1193.

Ding ZF, Hu HJ, Cadotte MW, Liang JC, Hu YM, Si XF (2021) Elevational patterns of bird functional and phylogenetic structure in the central Himalaya. Ecography, 44, 1403–1417.

Dolson SJ, Kharouba HM (2024) 30 years of terrestrial insect richness patterns across elevation: What have we learned? A global meta-analysis. Journal of Animal Ecology, 93, 1819–1829.

Farooq MO, Razaq M, Shah FM (2022) Plant diversity promotes species richness and community stability of arthropods in organic farming. Arthropod-Plant Interactions, 16, 593–606.

Fernández-Tizón M, Emmenegger T, Perner J, Hahn S (2020) Arthropod biomass increase in spring correlates with NDVI in grassland habitat. Science of Nature, 107, 42.

Forrest JR (2016) Complex responses of insect phenology to

climate change. Current Opinion in Insect Science, 17, 49–54.

Gehlhausen SM, Schwartz MW, Augspurger CK (2000) Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. Plant Ecology, 147, 21–35.

Haddad NM, Crutsinger GM, Gross K, Haarstad J, Tilman D (2011) Plant diversity and the stability of foodwebs. Ecology Letters, 14, 42–46.

Haslett JR (1997) Insect communities and the spatial complexity of mountain habitats. Global Ecology and Biogeography Letters, 6, 49–56.

Heino J, Tolonen KT (2017) Ecological drivers of multiple facets of beta diversity in a lentic macroinvertebrate metacommunity. Limnology and Oceanography, 62, 2431–2444.

Hodkinson ID (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: Species and community responses to altitude. Biological Reviews, 80, 489–513.

Huang HY (2021) linkET: Everything is Linkable. R package Version 0.0.3. https://github.com/Hy4m/linkET. (accessed on 2026-01-15)

Isaka Y, Sato T (2015) Species richness of sawfly-host plant associations at higher taxonomic levels. Entomological Research, 45, 294–304.

Jiang YP, Liu X, Pan XD, Lei ZP, Wu JS (2023) Community structure characteristics and species diversity of *Cyclobalanopsis pachyloma* in Wuyanling National Nature Reserve of Zhejiang. Fujian Agricultural Science and Technology, 54(12), 1–6. (in Chinese with English abstract) [江彦苹, 刘西, 潘向东, 雷祖培, 吴家森 (2023) 浙江乌岩岭国家级自然保护区毛果青冈群落结构特征及物种多样性. 福建农业科技, 54(12), 1–6.]

Jiao XD, Niu HL, Zhang XY, Ren XH, Lin ZJ, Tian XC, Zuo L (2025) Evaluation on the field efficacy of five pesticides on larvae of *Fenusella taianensis*. Journal of Shandong Forestry Science and Technology, 55(4), 83–86. (in Chinese with English abstract) [焦旭东, 牛辉陵, 张秀芸, 任学花, 藺志军, 田习财, 左罗 (2025) 5种药剂对台安丝潜叶蜂幼虫的田间防效评价. 山东林业科技, 55(4), 83–86.]

Jouault C, Aase A, Nel A (2021) Past ecosystems drive the evolution of the early diverged *Symphyta* (Hymenoptera: Xyelidae) since the earliest Eocene. Fossil Record, 24, 379–393.

Keylock CJ (2005) Simpson diversity and the Shannon-Wiener index as special cases of a generalized entropy. Oikos, 109, 203–207.

Kim JH (2019) Multicollinearity and misleading statistical results. Korean Journal of Anesthesiology, 72, 558–569.

Körner C (2007) The use of ‘altitude’ in ecological research. Trends in Ecology & Evolution, 22, 569–574.

Lai Y, Liu YH, Liu XY (2021) Elevational diversity patterns of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) uncovered with DNA barcoding in a biodiversity hotspot of Southwest China. Frontiers in Ecology and Evolution, 9, 778686.

Li DJ (2018) hillR: Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity and similarity through Hill numbers. Journal of Open Source Software, 3, 1041.

Li ZJ, Wei MC, Liu MM, Chen ML (2018) *Macrophya* Dahlbom in China. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [李泽建, 魏美才, 刘萌萌, 陈明利 (2018) 中国钩瓣叶蜂属志. 中国农业科学技术出版社, 北京.]

Liu X, Xiong YY, Lei ZP, Qin SD, Ying YX, He K, Si HK, Liu BQ, Gao HD (2025) Habitat conflicts and daily activity rhythms of Cabot’s tragopan, Elliot’s pheasant, and silver pheasant in Zhejiang Wuyanling Nature Reserve. Chinese Journal of Zoology, 60, 683–693. (in Chinese with English abstract) [刘西, 熊艳云, 雷祖培, 覃世迪, 应易炫, 何珂, 斯煌凯, 刘宝权, 高洪娣 (2025) 浙江乌岩岭保护区黄腹角雉、白颈长尾雉和白鹇日活动节律和栖息地冲突. 动物学杂志, 60, 683–693.]

Malm T, Nyman T (2015) Phylogeny of the symphytan grade of Hymenoptera: New pieces into the old jigsaw (fly) puzzle. Cladistics, 31, 1–17.

Margalef R (1958) Information theory in ecology. General Systems, 3, 36–71.

Morris EK, Caruso T, Buscot F, Fischer M, Hancock C, Maier TS, Meiners T, Müller C, Obermaier E, Prati D, Socher SA, Sonnemann I, Wäschke N, Wubet T, Wurst S, Rillig MC (2014) Choosing and using diversity indices: Insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. Ecology and Evolution, 4, 3514–3524.

Morris RJ, Sinclair FH, Burwell CJ (2015) Food web structure changes with elevation but not rainforest stratum. Ecography, 38, 792–802.

Nyman T, Farrell BD, Zinovjev AG, Vikberg V (2006) Larval habits, host-plant associations, and speciation in nematine sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae). Evolution. 60, 1622–1637.

Nyman T, Onstein RE, Silvestro D, Wutke S, Taeger A, Wahlberg N, Blank SM, Malm T (2019) The early wasp plucks the flower: Disparate extant diversity of sawfly superfamilies (Hymenoptera: ‘Symphyta’) may reflect asynchronous switching to angiosperm hosts. Biological Journal of the Linnean Society, 128, 1–19.

Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O’Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, Hannigan G, Hill M, Lahti L, Martino C, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2026) vegan: Community Ecology Package. R package Version 2.7.5. https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html. (accessed on 2026-01-10)

Perillo LN, de Siqueira Neves F, Antonini Y, Martins RP (2017) Compositional changes in bee and wasp communities

along neotropical mountain altitudinal gradient. PLoS ONE, 12, e0182054.

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

Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. Oikos, 120, 1625–1638.

Qiao F, Che LW, Xin Y, Wu XH, Sun YM, Cui J (2022) Biological characteristics of *Priophorus fulvostigmatus* (Hymenoptera: Tenthredinidae) on strawberry. Plant Protection, 48, 183–187. (in Chinese with English abstract) [乔方, 车丽雯, 辛月, 吴欣航, 孙艳梅, 崔娟 (2022) 草莓食叶害虫褐痣拟柞叶蜂生物学特性初步观察. 植物保护, 48, 183–187.]

Ran J (2025) Techniques for the prevention and control of insect pests on *Ulmus pumila* in the Guandi Mountain forest region. Forestry of Shanxi, (5), 54–55. (in Chinese) [冉娟 (2025) 关帝山林区白榆虫害防治技术. 山西林业, (5), 54–55.]

Schwartzberg EG, Jamieson MA, Raffa KF, Reich PB, Montgomery RA, Lindroth RL (2014) Simulated climate warming alters phenological synchrony between an outbreak insect herbivore and host trees. Oecologia, 175, 1041–1049.

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.]

Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. Ecography, 30, 3–12.

van Asch M, Visser ME (2007) Phenology of forest caterpillars and their host trees: The importance of synchrony. Annual Review of Entomology, 52, 37–55.

Wang YP (2009) Insects and Forest Health Assessment in Wuyanling, Zhejiang Province. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王义平 (2009) 浙江乌岩岭昆虫及其森林健康评价. 科学出版社, 北京.]

Wei MC (2024) Zhejiang Insect Fauna, Vol. 14: "Hymenoptera Symphyta". Science Press, Beijing. (in Chinese) [魏美才 (2024) 浙江昆虫志(第十四卷): 膜翅目"广腰亚目". 科学出版社, 北京.]

Wood SN (2011) Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. Journal of the Royal Statistical Society B: Statistical Methodology, 73, 3–36.

Wu GM, Fan JX, Li YH, Xu R, Zeng TX, Xu J (2020) Behavioral ecology of *Cephlica chuxiongica* (Hymenoptera: Pamphiliidae). Journal of Northwest Forestry University, 35(4), 115–119. (in Chinese with English abstract) [吴国梅, 樊佳星, 李永和, 徐荣, 曾廷潇, 徐进 (2020) 楚雄腮扁叶蜂行为生态学研究. 西北林学院学报, 35(4), 115–119.]

Xiao LF, Chen L, Labandeira CC, Azevedo-Schmidt L, Wang YJ, Ren D (2025) The modern pattern of insect herbivory predates the advent of angiosperms by 60 My. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 122, e2412036122.

Xu CF, Luo D, Yin LX, Liu XP (2017) Influence of temperature on the development and reproduction of the camphor sawfly, *Mesoneura rufonota* (Hymenoptera: Tenthredinidae). Acta Entomologica Sinica, 60, 1216–1225. (in Chinese with English abstract) [徐川峰, 骆丹, 殷立新, 刘兴平 (2017) 温度对樟叶蜂生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 60, 1216–1225.]

Xu H, Turlings TCJ (2018) Plant volatiles as mate-finding cues for insects. Trends in Plant Science, 23, 100–111.

Xu YY, Wang YD, Li LQ, Lu N, Zhu YB, Huang ZL, McLoughlin S (2024) Plant–insect interactions across the Triassic–Jurassic boundary in the Sichuan Basin, South China. Frontiers in Ecology and Evolution, 11, 1338865.

Zhao J (2025) Analysis of major pest and disease species and their damage to *Picea crassifolia* in the Qilian Mountains. Contemporary Horticulture, 48(22), 81–83. (in Chinese) [赵娟 (2025) 祁连山青海云杉主要病虫害种类及其为害分析. 现代园艺, 48(22), 81–83.]

Zhong YH, Wei MJ, Li ZJ (2023) *Pachyprotasis* Hartig in China. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [钟义海, 魏美才, 李泽建 (2023) 中国方颜叶蜂属志. 中国农业科学技术出版社, 北京.]

(责任编委: 陈圣宾　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025459

附录3　浙江乌岩岭叶蜂分布名录

Appendix 3　Checklist of sawfly distribution of Mt. Wuyanling in Zhejiang

一、棒蜂科

1.　中华棒蜂 *Xyela sinicola* Maa, 1947

分布: 浙江(乌岩岭、杭州市、丽水), 陕西, 江苏, 湖南, 福建, 香港。

二、残青叶蜂科

2.　黑胫残青叶蜂 *Athalia proxima* (Klug, 1815)

分布: 浙江(乌岩岭、丽水、舟山、缙云山、天目山、凤阳山、清凉峰、四明山、古田山、百山祖、大洋山), 安徽, 北京, 重庆, 福建, 广西, 广东, 贵州, 甘肃, 湖北, 海南, 湖南, 河南, 黑龙江, 吉林, 江西, 江苏, 陕西, 辽宁, 四川, 上海, 山东, 台湾, 西藏, 香港, 云南; 日本, 印度, 马来西亚, 印度尼西亚, 缅甸。

三、三节叶蜂科

3.　半刃黑毛三节叶蜂 *Arge compar* Konow, 1900

分布: 浙江(乌岩岭、天目山、清凉峰、九龙山), 安徽, 福建, 广东, 贵州, 河北, 湖北, 河南, 湖南, 江西, 江苏, 陕西, 四川, 山东。

4.　震旦黄腹三节叶蜂 *Arge aurora* Wei & Nie, 2014

分布: 浙江(乌岩岭、天目山、凤阳山、百山祖、莫干山、杭州、龙王山、清凉峰、四明山、长兴、丽水、大洋山), 内蒙古, 甘肃, 陕西, 山西, 山东, 河北, 河南, 江苏, 安徽, 湖北, 重庆, 四川, 上海, 福建, 江西, 湖南, 贵州, 广东, 广西。

5.　葛氏黄腹三节叶蜂 *Arge geei* Rohwer, 1912

分布: 浙江(乌岩岭、天目山、凤阳山、百山祖), 安徽, 北京, 重庆, 福建, 广东, 贵州, 甘肃, 广西, 湖南, 河南, 湖北, 河北, 江苏, 江西, 内蒙古, 宁夏, 陕西, 山西, 山东, 四川, 台湾。

6.　洪氏淡毛三节叶蜂 *Arge hongweii* Wei, 1999

分布: 浙江(乌岩岭、天目山、清凉峰、凤阳山、百山祖), 安徽, 福建, 广东, 广西, 湖南, 河南, 江西。

7.　姬瓣黄腹三节叶蜂 *Arge pseudopagana* Wei & Niu, 2010

分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山、天目山)。

8.　光唇黑毛三节叶蜂 *Arge similis* (Snellen van Vollenhoven, 1860)

分布: 浙江(乌岩岭、丽水、龙王山、天目山、凤阳山、衢州、四明山、遂昌、百山祖、大洋山), 安徽, 重庆, 福建, 贵州, 广东, 广西, 河南, 湖北, 江西, 四川, 陕西, 山东, 台湾, 湖南; 日本, 缅甸, 印度。

9.　脊颜红胸三节叶蜂 *Arge vulnerata* Mocsáry, 1909

分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山、百山祖), 安徽, 福建, 广东, 广西, 贵州, 湖北, 湖南, 河南, 江西, 吉林, 陕西, 四川, 台湾; 越南。

10.　黑毛截唇三节叶蜂 *Arge nigropilosis* Wei & Niu, 2010

分布: 浙江(乌岩岭、龙王山、天目山、凤阳山、衢州市、四明山、遂昌县、百山祖、丽水), 河南, 湖北, 福建, 湖南, 贵州, 广西, 广东, 海南。

11.　浙江似三节叶蜂 *Cibdela zhejiangia* Wei & Nie, 1998

分布: 浙江(乌岩岭、杭州市、龙王山、天目山、凤阳山、九龙山), 福建, 贵州, 广东, 广西, 河南, 湖北, 湖南。

12.　细角似三节叶蜂 *Cibdela tenuicornis* Wei, 2024

分布: 浙江(乌岩岭、龙王山、莫干山), 湖南。

13.　丽水脊颜三节叶蜂 *Sterictiphora lishui* Wei & Li, 2024

分布: 浙江(天目山、百山祖、凤阳山、乌岩岭)。

四、松叶蜂科

14.　红松吉松叶蜂 *Gilpinia pinicola* Xiao & Huang, 1985

分布: 浙江(乌岩岭), 黑龙江, 湖北, 湖南, 广东。

15.　龙塘大松叶蜂 *Macrodipirion longtangensis* Wei & Wang, 2024

分布: 浙江(乌岩岭、清凉峰)。

16.　双枝黑松叶蜂 *Nesodiprion biremis* (Konow, 1899)

分布: 浙江(乌岩岭、天目山、杭州、长兴、清凉峰、凤阳山、百山祖), 安徽, 福建, 贵州, 广东, 广西, 河南, 湖北, 江西, 湖南, 辽宁, 陕西, 四川, 山东, 云南。

五、锤角叶蜂科

17.　紫宝丽锤角叶蜂 *Abia formosa* Takeuchi, 1927

分布: 浙江(乌岩岭、天目山、清凉峰、丽水、百山祖、凤阳山), 吉林, 陕西, 安徽, 台湾, 福建, 湖南, 广东。

18.　波氏细锤角叶蜂 *Leptocimbex potanini* Semenov, 1896

分布: 浙江(乌岩岭), 辽宁, 甘肃, 陕西, 湖北, 湖南, 四川, 云南, 西藏, 广东, 广西; 缅甸, 越南。

19.　科氏细锤角叶蜂 *Leptocimbex konowi* (Mocsáry, 1904)

分布: 浙江(乌岩岭), 安徽, 湖南, 广西; 越南。

20.　瘤突细锤角叶蜂 *Leptocimbex tuberculatus* Malaise, 1939

分布: 浙江(乌岩岭、天目山、百山祖), 吉林, 辽宁, 甘肃, 陕西, 山西, 安徽, 湖北, 福建, 江西, 湖南, 四川, 广东。

21.　格氏细锤角叶蜂 *Leptocimbex grahami* Malaise, 1939

分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山、清凉峰、天目山、大洋山), 陕西, 河南, 湖北, 湖南, 四川, 贵州。

六、叶蜂科

（一）蕨叶蜂亚科

22. 中华斑柄叶蜂 *Abusarbia sinica* Wei & Nie, 1998
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、天目山、清凉峰、百山祖), 河南, 安徽, 四川, 福建, 湖南, 贵州, 广东, 广西。

23. 锐脊凹颚叶蜂 *Aneugmenus nigrofemoratus* Wei & Niu, 2013
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、凤阳山、百山祖), 福建, 江西, 湖南, 重庆, 四川, 广西, 贵州。

24. 日本凹颚叶蜂 *Aneugmenus japonicus* Rohwer, 1910
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、莫干山、天目山、凤阳山、四明山), 安徽, 福建, 广东, 广西, 贵州, 河南, 湖南, 江苏, 江西, 陕西, 台湾; 日本, 俄罗斯。

25. 淡梗脉柄叶蜂 *Busarbidea pedicellidea* Wei & Nie, 1998
分布: 浙江(乌岩岭、安吉、天目山), 安徽, 广西。

26. 浙江拟齿角叶蜂 *Edenticornia zhejiangensis* Wei & Nie, 1998
分布: 浙江(乌岩岭、莫干山、天目山、凤阳山、龙王山、清凉峰、四明山), 安徽, 福建, 贵州, 广东, 广西, 河北, 河南, 湖南, 湖北, 江西, 山东, 天津; 越南。

27. 中华脊额叶蜂 *Kulia sinensis* (Forsius, 1927)
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、湖州、天目山、龙王山、百山祖、凤阳山、清凉峰、四明山), 安徽, 北京, 重庆, 福建, 广东, 广西, 贵州, 甘肃, 河北, 河南, 湖北, 湖南, 江苏, 江西, 辽宁, 内蒙古, 山东, 四川, 云南; 韩国, 日本。

28. 大窝狭眶叶蜂 *Linorbita foveatinus* (Wei, 1997)
分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山), 湖南。

29. 白足侧齿叶蜂 *Neostromboceros leucopoda* Rohwer, 1916
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、凤阳山、天目山), 安徽, 重庆, 福建, 甘肃, 贵州, 广东, 广西, 河南, 湖北, 湖南, 江西, 四川, 陕西, 台湾, 云南; 越南, 日本。

30. 圆额侧齿叶蜂 *Neostromboceros circulofrons* Wei, 2002
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、天目山、凤阳山), 陕西, 湖北, 福建, 江西, 湖南, 重庆, 贵州, 广东, 广西。

31. 日本侧齿叶蜂 *Neostromboceros nipponicus* Takeuchi, 1941
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、龙王山、天目山、清凉峰、四明山), 陕西, 河北, 山东, 河南, 安徽, 湖北, 重庆, 四川, 福建, 江西, 湖南, 贵州, 云南, 广东, 广西; 日本。

32. 脊突侧齿叶蜂 *Neostromboceros bicarinata* Wei, 2006
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、天目山、百山祖), 湖南, 贵州。

33. 白唇侧齿叶蜂 *Neostromboceros leucopoda* Rohwer, 1916
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、凤阳山、天目山、百山祖), 安徽, 重庆, 福建, 贵州, 广东, 广西, 甘肃, 湖南, 河南, 江西, 陕西, 四川, 台湾, 云南; 越南, 日本。

（二）短叶蜂亚科

34. 凤阳短叶蜂 *Rocalia fengyang* Wei, 2024
分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山)。

（三）枝角叶蜂亚科

35. 丽水拟栉叶蜂 *Priophorus lishui* Wei, 2024
分布: 浙江(乌岩岭、丽水)。

36. 斜缝拟栉叶蜂 *Priophorus xiefeng* Wei, 2024
分布: 浙江(乌岩岭、清凉峰、凤阳山), 安徽。

（四）平背叶蜂亚科

37. 白跗狭背叶蜂 *Ametastegia leucotarsis* Wei, 1999
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、四明山), 安徽, 福建, 广东, 贵州, 河南, 湖南, 江西。

38. 黄盾后室叶蜂 *Asiemphytus esakii* (Takeuchi, 1933)
分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山、天目山、龙王山、清凉峰、大盘山、百山祖、乌岩岭), 安徽, 重庆, 福建, 贵州, 河南, 湖南, 湖北, 四川, 台湾, 江西; 日本。

39. 细角狭腹叶蜂 *Athlophorus graciloides* Malaise, 1947
分布: 浙江(乌岩岭、天目), 台湾, 福建, 湖南, 广西。

40. 黄胫秋叶蜂 *Apethymus xanthotibialis* Wei, 2007
分布: 浙江(乌岩岭、百山祖、凤阳山), 湖北, 湖南, 广东, 广西。

41. 亚美曲叶蜂 *Emphytus nigritibialis* (Rohwer, 1911)
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、四明山、丽水、湖州市、凤阳山), 安徽, 甘肃, 贵州, 宁夏, 河北, 河南, 江苏, 吉林, 陕西, 湖南, 福建, 山西, 香港, 四川; 韩国, 俄罗斯, 日本。

42. 张氏斑腹叶蜂 *Empria zhangi* Wei & Yan, 2009
分布: 浙江(乌岩岭、百山祖、清凉峰、天目山、丽水), 甘肃, 陕西, 湖南, 广西。

43. 斑翅圆颊叶蜂 *Parallantus maculipennis* Wei & Nie, 1998
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、清凉峰), 福建, 江西; 越南。

44. 天目原曲叶蜂 *Protemphytus tianmunicus* Wei & Nie, 1998
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、清凉峰、古田山), 安徽, 湖北, 福建, 湖南。

45. 狭细原曲叶蜂 *Protemphytus tenuisomatus* Wei & Nie, 2002
分布: 浙江(乌岩岭、百山祖、莫干山、清凉峰、天目山、丽水), 湖北, 湖南, 海南。
46. 粗角大曲叶蜂 *Macremphytus crassicornis* Wei, 1997
分布: 浙江(乌岩岭、天目山), 甘肃, 陕西, 安徽, 河南, 湖南, 四川, 贵州, 广西。
47. 黄股蔡氏叶蜂 *Caiina xanthofemorata* Wei, 2024
分布: 浙江(乌岩岭、百山祖)。
48. 中华小唇叶蜂 *Clypea sinica* Wei, 1997
分布: 浙江(乌岩岭、莫干山、天目山、清凉峰、凤阳山、四明山、古田山、百山祖), 安徽, 重庆, 福建, 贵州, 广西, 河南, 湖北, 湖南, 江西, 四川, 云南。
49. 多变片爪叶蜂 *Darjilingia formosana* (Rohwer, 1916)
分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山、天目山、清凉峰、丽水、百山祖), 重庆, 福建, 贵州, 广东, 广西, 湖南, 湖北, 江西, 四川, 台湾, 云南。
50. 浙江歧爪叶蜂 *Nagamasaia stenoscutella* Wei & Li, 2024
分布: 浙江(乌岩岭)。
51. 红环元叶蜂 *Taxonus annulicornis* Takeuchi, 1940
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、天目山、莫干山、龙王山、清凉峰、四明山、凤阳山、百山祖), 陕西, 江苏, 安徽, 福建, 江西, 湖南, 湖北。
52. 黑唇元叶蜂 *Taxonus attenatus* (Rohwer, 1921)
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、凤阳山、雁荡山、清凉峰、四明山、丽水、湖州、九龙山), 福建, 重庆, 贵州, 广西, 甘肃, 湖北, 湖南, 河南, 江苏, 四川, 陕西, 云南。
53. 天目元叶蜂 *Taxonus tianmunicus* Wei & Nie, 1998
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、清凉峰、丽水、百山祖), 安徽; 越南。
54. 蓬莱元叶蜂 *Taxonus formosacola* (Rohwer, 1916)
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、莫干山、龙王山、清凉峰、四明山、凤阳山、百山祖), 安徽, 福建, 贵州, 广东, 广西, 河南, 湖北, 台湾, 江西, 湖南, 四川, 陕西; 越南。
55. 黄股伪平叶蜂 *Pseudallantus flatoclypea* (Zhu & Wei, 2008)
分布: 浙江(乌岩岭、百山祖、丽水莲都区、凤阳山、大洋山), 湖南, 陕西, 甘肃。
56. 极致雅叶蜂 *Stenemphytus superbus* Wei & Nie, 1999
分布: 浙江(乌岩岭、松阳、丽水、百山祖), 四川, 福建, 湖南。
57. 单环纵脊叶蜂 *Xenapatidea monomera* Wei, 1999
分布: 浙江(乌岩岭), 河南, 福建, 湖南, 贵州, 广东, 广西。

（五）突瓣叶蜂亚科

58. 杏突瓣叶蜂 *Nematus prunivorous* Xiao, 1995
分布: 浙江(乌岩岭、千岛湖), 福建。
59. 浙江槌缘叶蜂 *Pristiphora zhejiangensis* Wei, 1995
分布: 浙江(乌岩岭、百山祖), 湖南, 贵州。

（六）叶蜂亚科

60. 花腹钝颊叶蜂 *Aglaostigma colorigaster* Liu, Li & Wei, 2024
分布: 浙江(乌岩岭、百山祖、凤阳山、大洋山), 湖南, 江西。
61. 景宁钝颊叶蜂 *Aglaostigma jingningica* sp. nov. (另文发表)
分布: 浙江(乌岩岭、景宁)。
62. 海龙钝颊叶蜂 *Aglaostigma zhanghailongi* sp. nov. (另文发表)
分布: 浙江(乌岩岭)。
63. 黑胫钝颊叶蜂 *Aglaostigma nigrotibia* sp. nov. (另文发表)
分布: 浙江(乌岩岭)。
64. 歪唇隐斑叶蜂 *Lagidina trimaculata* (Cameron, 1876)
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、凤阳山、天目山、清凉峰、四明山、古田山、百山祖), 安徽, 湖北, 四川, 福建, 江西, 湖南, 贵州, 广东, 广西。
65. 黑足隐斑叶蜂 *Lagidina nigripes* Wei & Nie, 2002
分布: 浙江(乌岩岭), 陕西, 河南, 安徽, 重庆。
66. 双突异颚叶蜂 *Conaspidia bicuspis* Malaise, 1945
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、百山祖), 安徽, 湖北, 湖南, 江西, 广东。
67. 王氏异颚叶蜂 *Conaspidia wangi* Wei, 2015
分布: 浙江(乌岩岭), 贵州。
68. 光额新盔叶蜂 *Neocorymbas glabrifrons* Wei & Zhang, 2009
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、凤阳山), 湖南, 广西, 福建。
69. 中华盔叶蜂 *Neocorymbas sinica* Wei & Ouyang, 1997
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、天目山、凤阳山), 陕西, 安徽, 湖北, 福建, 江西, 湖南, 四川, 贵州。

70. 黑色小臀叶蜂 *Colochela nigrata* Wei, 2015
分布: 浙江(乌岩岭、天目山), 湖北, 安徽, 湖南, 重庆, 广西。
71. 白环钩瓣叶蜂 *Macrophya albannulata* Wei & Nie, 1998
分布: 浙江(乌岩岭、松阳县、四明山、天目山、龙王山、凤阳山、清凉峰、古田山、百山祖), 陕西, 重庆, 四川, 安徽, 湖北, 福建, 湖南, 江西, 贵州, 广东, 广西。
72. 白唇钩瓣叶蜂 *Macrophya alboclypea* Liu, Li & Wei, 2025
分布: 浙江(乌岩岭)。
73. 江西钩瓣叶蜂 *Macrophya jiangxiensis* Li, Zhang & Wei, 2023
分布: 浙江(乌岩岭), 江西。
74. 侧斑钩瓣叶蜂 *Macrophya latimaculana* Li, Dai & Wei, 2013
分布: 浙江(乌岩岭、百山祖), 江西, 贵州, 福建。
75. 寡斑钩瓣叶蜂 *Macrophya oligomaculella* Wei & Zhu, 2009
分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山、天目山), 福建, 湖南, 江西, 广西, 四川。
76. 缨鞘钩瓣叶蜂 *Macrophya pilotheca* Wei & Ma, 1997
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、百山祖、古田山、凤阳山), 安徽, 福建, 江西, 湖南, 广西。
77. 凹颜钩瓣叶蜂 *Macrophya depressina* Wei, 2005
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、百山祖), 福建, 江西, 湖南, 贵州。
78. 童氏钩瓣叶蜂 *Macrophya tongi* Wei & Ma, 1997
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、天目山、百山祖), 陕西, 安徽, 湖南, 江西, 广西。
79. 白环方颜叶蜂 *Pachyprotasis alboannulata* Forsius, 1935
分布: 浙江(乌岩岭、松阳县、遂昌县、天目山、百山祖), 甘肃, 河南, 湖南, 湖北, 江西, 四川, 云南; 缅甸, 印度。
80. 南岭方颜叶蜂 *Pachyprotasis nanlingia* Wei, 2006
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、凤阳山、古田山、百山祖), 江西, 湖南, 福建, 广西, 贵州, 重庆。
81. 锥角方颜叶蜂 *Pachyprotasis sublicornis* Malaise, 1945
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、古田山), 安徽, 福建, 河南, 陕西, 湖北, 湖南, 江西, 贵州, 四川, 广东, 广西, 云南; 缅甸, 印度。
82. 红褐方颜叶蜂 *Pachyprotasis rufinigripes* Wei & Nie, 1998
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、安吉、凤阳山), 湖南。
83. 游离方颜叶蜂 *Pachyprotasis erratica* (Smith, 1874)
分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山、天目山), 吉林, 陕西, 福建, 湖南, 贵州, 四川, 台湾; 日本, 俄罗斯。
84. 李氏方颜叶蜂 *Pachyprotasis lii* Wei & Nie, 1998
分布: 浙江(乌岩岭、临安区、松阳县、百山祖、凤阳山), 福建, 湖南。
85. 小条方颜叶蜂 *Pachyprotasis lineatella* Wei & Nie, 1999
分布: 浙江(乌岩岭、天目山), 河北, 河南, 陕西, 山西, 湖北, 湖南, 江西, 贵州。
86. 色拉方颜叶蜂 *Pachyprotasis sellata* saggata Malaise, 1945
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、凤阳山、古田山), 北京, 辽宁, 吉林, 甘肃, 陕西, 河北, 山西, 河南, 湖北, 湖南, 江西, 广西, 四川, 贵州, 云南, 福建, 安徽; 缅甸。
87. 黄腹凹唇叶蜂 *Perineura xanthogaster* Wei & He, 2009
分布: 浙江(乌岩岭、天目山), 湖北, 江西, 湖南。
88. 大黄侧跗叶蜂 *Siobla maxima* Turner, 1920
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、清凉峰、凤阳山、百山祖), 陕西, 河南, 湖北, 广西, 江西, 安徽, 湖南, 贵州, 上海, 福建; 越南, 缅甸, 日本。
89. 直脉槌腹叶蜂 *Tenthredo erectonervula* Wei & Nie, 2003
分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山、天目山、百山祖), 福建, 广西, 贵州, 广东, 湖南, 江西。
90. 林氏槌腹叶蜂 *Tenthredo lini* Wei & Nie, 2003
分布: 浙江(乌岩岭、九龙山、凤阳山、丽水、百山祖), 福建, 江西, 湖南, 贵州, 广东, 广西。
91. 侧斑槌腹叶蜂 *Tenthredo mortivaga* Marlatt, 1898
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、杭州、龙泉、衢州、凤阳山、四明山、松阳、百山祖), 甘肃, 陕西, 安徽, 江西, 江苏, 福建, 湖南, 广西; 日本。
92. 室带槌腹叶蜂 *Tenthredo nubipennis* Malaise, 1945
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、松阳、溪口、凤阳山、丽水、百山祖), 陕西, 安徽, 湖北, 福建, 湖南, 江西, 重庆, 贵州, 广东, 广西。
93. 文氏槌腹叶蜂 *Tenthredo weni* Wei & Niu, 2013
分布: 浙江(乌岩岭、百山祖), 江西, 广西; 老挝。
94. 变色平斑叶蜂 *Tenthredo melanotarsus* Cameron, 1876
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、堇县、百山祖、九龙山), 福建, 广西, 湖南, 上海; 尼泊尔, 不丹, 印度。
95. 宽斑环角叶蜂 *Tenthredo margaretella* (Rohwer, 1916)
分布: 浙江(乌岩岭、庆元、凤阳山、松阳、天目山), 安徽, 重庆, 贵州, 广西, 福建, 河南, 湖南, 台湾, 江西, 四川; 印度, 缅甸。

96. 脊盾横斑叶蜂 *Tenthredo pompilina* Malaise, 1945
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、龙王山、凤阳山、清凉峰、凤阳山), 陕西, 河南, 安徽, 江西, 湖南, 四川, 贵州, 广西, 云南, 西藏; 缅甸, 印度。
97. 分附顺角叶蜂 *Tenthredo malimilova* Wei, 2005
分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山、古田山、百山祖), 福建, 湖南, 贵州, 广东, 广西, 海南; 越南。
98. 双环斑翅叶蜂 *Tenthredo flavobalteata* Cameron, 1876
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、百山祖、凤阳山、九龙山), 河南, 上海, 福建, 湖北, 湖南, 江西, 重庆, 四川, 贵州, 香港。
99. 中华平斑叶蜂 *Tenthredo sinensis* Mallach, 1933
分布: 浙江(乌岩岭、丽水、天目山、凤阳山), 陕西, 河南, 安徽, 湖北, 湖南, 贵州, 广东, 广西。
100. 丽水短角叶蜂 *Tenthredo lishui* Wei & Niu, 2024
分布: 浙江(乌岩岭、白云山、百山祖)。
101. 光额横带叶蜂 *Tenthredo nitidifrontalia* Wei & Zhang, 2013
分布: 浙江(乌岩岭、松阳、天目山、百山祖), 湖南, 广西。
102. 短条短角叶蜂 *Tenthredo vittipleuris* Malaise, 1945
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、凤阳山), 陕西, 河南, 安徽, 湖北, 湖南, 四川, 贵州, 云南; 缅甸。
103. 平盾宽蓝叶蜂 *Tenthredo pseudolasurea* Wei & Nie, 2003
分布: 浙江(乌岩岭、松阳县), 重庆, 福建。
104. 刻附槌腹叶蜂 *Tenthredo pseudocylindrica* Wei & He, 2008
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、凤阳山、九龙山、百山祖), 安徽, 湖北, 江西, 湖南, 广西。
（七）等节叶蜂亚科
105. 三色真片叶蜂 *Eutomostethus tricolor* Malaise, 1934
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、清凉峰、凤阳山、丽水、舟山), 安徽, 北京, 重庆, 福建, 贵州, 广东, 广西, 甘肃, 河北, 河南, 湖北, 湖南, 江西, 吉林, 辽宁, 陕西, 山东, 四川, 山西, 台湾, 云南, 西藏; 俄罗斯, 日本, 韩国。
106. 光腹真片叶蜂 *Eutomostethus glabrogaster* Wei, 2024
分布: 浙江(清凉峰、凤阳山), 安徽, 湖南, 福建, 广西。
107. 皱颜真片叶蜂 *Eutomostethus rugosulus* Wei, 2003
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、舟山、丽水), 福建。
108. 白肩异角叶蜂 *Revatra albotegula* Wei, 2024
分布: 浙江(乌岩岭、龙王山、清凉峰、天目山), 安徽, 福建。
（八）蔺叶蜂亚科
109. 中华叶刃叶蜂 *Monophadnoides sinicus* Wei, 2003
分布: 浙江(乌岩岭、舟山、岱山、天目山、凤阳山), 安徽, 福建, 湖南, 贵州。
110. 黄斑叶刃叶蜂 *Monophadnoides xanthomaculus* Wei, 2024
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、清凉峰、丽水、凤阳山), 安徽, 江西, 湖南, 福建。
111. 长齿真片叶蜂 *Eutomostethus longidentus* Wei, 2003
分布: 浙江(乌岩岭、杭州、凤阳山、丽水、遂昌、松阳、湖州), 河北, 河南, 安徽, 四川, 福建, 江西, 湖南, 贵州, 广西。
112. 台湾真片叶蜂 *Eutomostethus formosanus* (Enslin, 1911)
分布: 浙江(乌岩岭、宁波、天目山、舟山、杭州、清凉峰、衢州、丽水、古田山), 安徽, 北京, 重庆, 福建, 广东, 广西, 贵州, 河南, 湖南, 湖北, 江苏, 江西, 四川, 上海, 台湾, 云南, 海南。
（九）长背叶蜂亚科
113. 亚兰长背叶蜂 *Strongylogaster yalanae* Wei, 2024
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、百山祖)。
114. 角突窗胸叶蜂 *Thrinax goniata* (Wei, 1997)
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、龙王山、浦江、百山祖), 重庆, 四川, 福建, 湖南, 广东。
（十）大基叶蜂亚科
115. 黑尾大基叶蜂 *Beleses stigmaticalis* Cameron, 1876
分布: 浙江(乌岩岭, 百山祖), 安徽, 甘肃, 河南, 河北, 湖北, 湖南, 江西, 上海, 四川, 陕西, 天津。
116. 钝颚基叶蜂 *Beleses atrofemorata* Turner, 1920
分布: 浙江(乌岩岭、凤阳山、百山祖), 江西, 福建, 湖南, 贵州, 广东, 广西; 越南, 老挝。
117. 短距大基叶蜂 *Beleses brachycalcar* Wei, 2005
分布: 浙江(乌岩岭、松阳县、遂昌县), 贵州, 湖北, 陕西。
七、树蜂科
118. 陈氏大树蜂 *Urocerus sicieni* Maa, 1949
分布: 浙江(乌岩岭、天目山、松阳县), 广西。
八、项蜂科
119. 红头异跗项蜂 *Hyperxiphia ruficephala* Wei, 2019
分布: 浙江(乌岩岭, 百山祖)。
九、茎蜂科

120. 红腹亚旋茎蜂 *Neosyrista rufiabdominalis* (Wei & Nie, 1996)

分布: 浙江(乌岩岭、天目山、龙泉市), 湖南, 江西。

张海龙, 聂海燕, 刘萌萌, 魏美才, 李泽建 (2026) 浙江乌岩岭叶蜂多样性分布及影响因素. 生物多样性, 34, 25459. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025459

附录4　乌岩岭叶蜂群落多样性指数与环境因子的广义可加模型分析结果汇总

Appendix 4　Summary of generalized additive models for diversity indices and environmental factors of sawfly communities in Mt. Wuyanling

环境变量 Environmental variables	丰富度指数 Richness index			Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index			Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index		
	E	χ^2	*P*	*E*	*F*	*P*	*E*	*F*	*P*
归一化植被指数	0.00	0.00	0.75	0.62	0.18	0.11	0.63	0.10	0.26
海拔	4.69	22.02	0.04*	0.00	0.00	0.86	0.78	0.43	0.02*
坡向	0.00	0.00	0.87	0.00	0.00	0.90	1.09	0.23	0.17
日均温	1.76	4.75	0.04*	0.00	0.00	0.77	0.00	0.00	0.45
日相对湿度	1.41	5.52	0.02*	0.46	0.09	0.18	0.00	0.00	0.43
地面气压	1.54	14.16	2e-04***	0.00	0.00	0.48	0.00	0.00	0.46
太阳短波辐射	0.00	0.00	0.43	0.00	0.00	0.65	0.00	0.00	0.98
风速	0.00	0.00	0.68	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	0.64

E: 有效自由度(EDF), 用于表征响应变量与解释变量之间非线性关系的复杂程度。由于物种丰富度模型服从泊松分布且尺度参数固定为1, 其平滑项的显著性采用χ^2统计量进行检验; 其余多样性指数模型均服从高斯分布, 采用*F* (方差比率检验, *F*-statistic)统计量进行检验。EDF ≈ 1表明关系接近线性, EDF > 1表明存在非线性关系, EDF ≈ 0则表明该变量效应被模型压缩至趋近于0、几乎无解释力。χ^2与*F*值的大小反映了各环境因子对模型拟合贡献的强弱(* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$)。

E, Effective degrees of freedom (EDF), characterize the complexity of nonlinear relationships between response variables and explanatory variables. Since the species richness model follows a Poisson distribution with the scale parameter fixed at 1, the significance of its smooth terms was tested using the Chi-square test statistic (χ^2). All other diversity index models followed a Gaussian distribution and were tested using the *F*-statistic (variance ratio test). EDF ≈ 1 indicates a nearly linear relationship; EDF > 1 suggests a nonlinear relationship; EDF ≈ 0 indicates that the variable's effect has been penalized to near zero, contributing almost no explanatory power. The magnitudes of χ^2 and *F* values reflect the relative contribution strength of each environmental factor to model fit (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$).

张海龙, 聂海燕, 刘萌萌, 魏美才, 李泽建 (2026) 浙江乌岩岭叶蜂多样性分布及影响因素. 生物多样性, 34, 25459. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025459

附录5　不同海拔梯度间β多样性及其周转和嵌套组分

Appendix 5　Beta diversity and its turnover and nestedness components among elevational gradients

对比梯度 Contrast gradient	总β多样性 Total β-diversity	周转 Turnover	嵌套 Nestedness
高海拔 vs 低海拔	0.961	0.943	0.018
高海拔 vs 中海拔	0.982	0.982	0.000
高海拔 vs 中高海拔	0.848	0.783	0.066
低海拔 vs 中海拔	0.773	0.651	0.122
低海拔 vs 中高海拔	0.901	0.897	0.005
中海拔 vs 中高海拔	0.915	0.885	0.031

张海龙, 聂海燕, 刘萌萌, 魏美才, 李泽建 (2026) 浙江乌岩岭叶蜂多样性分布及影响因素. 生物多样性, 34, 25459. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025459

附录6　不同月份间β多样性及其周转和嵌套组分

Appendix 6　Beta diversity and its turnover and nestedness components among months

月份对比 Monthly contrast	总β多样性 Total β-diversity	周转 Turnover	嵌套 Nestedness
4月 vs 7月	1.000	1.000	0.000
4月 vs 6月	0.968	0.950	0.018
4月 vs 3月	0.769	0.746	0.023
4月 vs 5月	0.918	0.911	0.006
7月 vs 6月	0.862	0.800	0.062
7月 vs 3月	1.000	1.000	0.000
7月 vs 5月	0.911	0.737	0.174
6月 vs 3月	0.982	0.976	0.007
6月 vs 5月	0.833	0.688	0.146
3月 vs 5月	0.911	0.896	0.016

附录7　环境因子与叶蜂群落β多样性及其组分的Mantel检验结果

Appendix 7　Mantel test results for the relationships between environmental factors and beta diversity and its components of sawfly communities

环境变量 Environmental variables	总β多样性 Total β-diversity	周转 Turnover	嵌套 Nestedness
归一化植被指数	0.068	0.074*	–0.063
海拔	0.192***	0.176***	–0.122
坡向	0.059*	0.069*	–0.062
日均温	0.182***	0.181***	–0.139
日相对湿度	0.036	0.028	–0.014
地面气压	0.276***	0.241***	–0.154
太阳总辐射	0.108**	0.105***	–0.077
风速	0.177***	0.162***	–0.111

表中数值为Mantel相关系数*r*, 物种矩阵采用Jaccard距离, 环境矩阵采用欧氏距离, 置换检验次数为999次(* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$)。

Values in the table represent Mantel correlation coefficient *r*. Species matrix used Jaccard distance, environmental matrix used Euclidean distance, and the number of permutations was 999 (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$).

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 25441, pages 1–14
doi: 10.17520/biods.2025441
cstr: 32101.14.biods.2025441

•研究报告•

暖温带森林土壤原生生物功能类群对凋落物与根系资源变化的差异性响应

胡莎莎[1,2], 李志鹏[2*], 张卫信[4], 姚海凤[2,3], 马磊[4], 张晓[5], 刘晓静[6], 龚鑫[2], 孙新[1,2], 傅声雷[4*]

1. 福建农林大学生命科学学院, 福州 350002; 2. 中国科学院城市环境研究所城市环境与健康重点实验室/福建省流域生态重点实验室, 福建厦门 361021; 3. 中国科学院大学, 北京 100049; 4. 河南大学, 郑州 450046; 5. 西北农林科技大学, 陕西杨凌 712100; 6. 河南内乡宝天曼国家级自然保护区管理局, 河南内乡 474350

摘要: 植物光合产物主要以地上凋落物和根系输入的形式进入土壤, 为地下食物网提供物质与能量。原生生物作为土壤生物多样性的核心组分, 在微生物调控方面发挥重要作用。然而, 凋落物与根系输入对土壤原生生物多样性与群落结构的影响及机制并不清楚。本研究基于宝天曼森林生态系统国家野外科学观测研究站连续6.5年的资源控制实验(移除凋落物与灌木和阻断乔木根系), 应用环境DNA宏条形码技术分析了食细菌者、食真核生物者、杂食者和食碎屑者4类原生生物功能群对植物资源变化的响应。结果表明, 不同原生生物功能群对植物资源变化的响应存在显著差异。总体上, 移除凋落物显著降低了各原生生物功能群的丰富度, 其降幅约为33.7%–47.7% ($P < 0.05$)。移除凋落物通过降低细菌和真菌丰富度对各原生生物功能类群丰富度产生“自下而上”的影响, 其中, 食细菌者与食真核生物者主要与细菌丰富度下降有关, 食碎屑者与真菌丰富度下降有关, 而杂食者类群则受到细菌和真菌丰富度下降的共同驱动。阻断根系的作用相对较弱, 且阻断灌木根系和乔木根系的效应在不同原生生物功能类群中存在明显差异。阻断乔木根系降低了多个类群的丰富度, 并通过增加土壤含水量间接提高了食真核生物者和食碎屑者丰富度。总体而言, 凋落物与根系资源通过不同路径共同调控土壤原生生物丰富度, 不同原生生物功能类群对两类植物资源的差异化响应, 与其受到土壤性质与微生物资源的差异化调控密切相关。本研究通过揭示原生生物对植物资源输入的响应差异模式, 强调原生生物在连接地上–地下过程、维持土壤微食物网稳定性中的关键作用, 为深入理解土壤生态系统中原生生物的功能机制提供依据。

关键词: 资源调控实验; 原生生物功能类群; 环境DNA; 土壤食物网; 暖温带落叶阔叶林

胡莎莎, 李志鹏, 张卫信, 姚海凤, 马磊, 张晓, 刘晓静, 龚鑫, 孙新, 傅声雷 (2026) 暖温带森林土壤原生生物功能类群对凋落物与根系资源变化的差异性响应. 生物多样性, 34, 25441. doi: 10.17520/biods.2025441; cstr: 32101.14.biods.2025441.
Hu SS, Li ZP, Zhang WX, Yao HF, Ma L, Zhang X, Liu XJ, Gong X, Sun X, Fu SL (2026) Divergent responses of protist functional groups to litter and root resource changes in a warm-temperate forest. Biodiversity Science, 34, 25441. doi: 10.17520/biods.2025441; cstr: 32101.14.biods.2025441.

Divergent responses of protist functional groups to litter and root resource changes in a warm-temperate forest

Shasha Hu[1,2], Zhipeng Li[2*], Weixin Zhang[4], Haifeng Yao[2,3], Lei Ma[4], Xiao Zhang[5], Xiaojing Liu[6], Xin Gong[2], Xin Sun[1,2], Shenglei Fu[4*]

1 *College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China*
2 *Key Laboratory of Urban Environment and Health/Fujian Key Laboratory of Watershed Ecology, Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen, Fujian 361021, China*
3 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*
4 *Henan University, Zhengzhou 450046, China*
5 *Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China*

收稿日期 Received: 2025-11-05; 接受日期 Accepted: 2026-04-22
基金项目: 国家自然科学基金(32301430; 32361143523)和国家重点研发计划(2023YFF1304601) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32301430; 32361143523) and National Key Research and Development Program of China (2023YFF1304601)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: zpli@iue.ac.cn; fsl@vip.henu.edu.cn

6 *Baotianman National Nature Reserve Administration, Neixiang, Henan 474350, China*

ABSTRACT

Aims: Plant photosynthetic products enter soil primarily through litter and root inputs, providing material and energy for belowground food webs. As a key component of soil biodiversity, protists play a crucial role in microbial regulation. However, the effects and mechanisms of litter and root inputs on the structure and diversity of soil protist communities remain unclear.

Methods: Based on a six-and-a-half-year resource manipulation experiment including litter removal and root deprivation at the Baotianman Forest Ecosystem National Observation and Research Station, eDNA metabarcoding was used to analyze the responses of four protist functional groups (bacterivores, eukaryvores, omnivores, and detritivores) to changes in plant resource inputs.

Results: Litter removal significantly reduced the richness of all protist functional groups, with declines ranging from 33.7% to 47.7% ($P < 0.05$). Litter removal exerted strong bottom-up negative effects on richness of protists by reducing bacterial and fungal richness. Specifically, bacterivores and eukaryvores were primarily associated with declines in bacterial richness, detritivores were mainly linked to reductions in fungal richness, whereas omnivores were jointly driven by decreases in both bacterial and fungal richness. The effects of root deprivation were relatively weaker, and the impacts of the two root resource types differed markedly among protist functional groups. Tree root deprivation exerted direct negative effects on the richness of multiple protist groups (except detritivores), while indirectly exerting positive effects on eukaryvores and detritivores by increasing soil moisture. By comparison, shrub root deprivation mainly promoted fungal richness, thereby indirectly exerting positive effects on omnivores and detritivores. Litter and root resources jointly regulate soil protist diversity through distinct pathways, and the differential responses of protist functional groups to these two plant resource inputs are closely linked to their contrasting effects on soil properties and microbial resources.

Conclusions: These findings reveal the diverse responses of protists to changes in plant resource inputs and highlight their crucial roles in linking aboveground and belowground processes, maintaining micro-food web stability, thereby providing new insights into the functional mechanisms of protists in soil ecosystems.

Key words: resource manipulation experiment; functional groups of protists; environmental DNA; soil foodweb; warm temperate deciduous broad leaved forest

植物生物量约有70%–90%进入土壤，支撑着土壤食物网的结构与功能，是物质循环和能量流动的基础(Zieger et al., 2015)。植物地上部分的凋落物(尤其是叶片)是植物资源输入土壤的重要形式，不仅是土壤有机质的来源，也为土壤生物提供栖息地和食物来源，在连接地上–地下生态过程方面起到了重要的作用(Zhou et al., 2023)。此外，植物根系同样是土壤有机质的重要来源(Bradford, 2016)。根系资源包括死根与根际沉积物(rhizodeposition)。根际沉积物主体是活根分泌物，由小分子有机物质组成，包括糖类、氨基酸、有机酸、脂肪酸和次生代谢产物等，是土壤生物的重要养分和能量来源(Zhalnina et al., 2018)。并且植物根系分泌化合物可能通过塑造特殊的根际微生物环境间接影响土壤生物群落的组成和功能(Zhao et al., 2021)。已有研究表明，根际分泌物能通过调节细菌与真菌的多样性与群落组成，进一步影响原生生物的组成与功能并重塑细菌、真菌与原生生物之间的相关关系(Fang et al., 2024)。然而，在森林生态系统中，凋落物与根系资源往往同时持续输入，使得两类植物资源对土壤食物网的独立作用难以区分。此外，不同植物功能群(如乔木、灌木和草本)在根系分布深度、周转速率以及根际沉积物等方面存在显著差异，从而可能对土壤食物网产生不同影响(Shao et al., 2016)。相较于乔木更深的根系以及稳定的资源输入，灌木根系多分布于土壤表层，其根系输入更易直接影响表层土壤生物类群。植物输入的资源首先被分解者(细菌和真菌)利用，随后逐级传递至更高营养级，如原生生物及中小型土壤动物等(Nguyen et al., 2021)。目前，尽管已有大量研究通过同位素标记、植物资源调控等手段探究凋落物和根系资源对土壤真菌、细菌以及土壤动物的影响(Li et al., 2022; Zhu et al., 2022)，但原生生物作为土壤食物网的重要组分，其多样性和群落结构对不同植物资源输入方式，尤其是来自不同植物功能群根系资源变化的依赖关系，目前尚不清楚。

原生生物是指除动物、植物与真菌之外的真核生物类群，主要以单细胞形式存在，广泛分布于各

类生态系统中(Burki et al., 2020)。原生生物营养习性复杂, 主要包括光合自养型类群、动植物寄生型类群以及自由生活型类群(Geisen et al., 2017)。土壤中大部分的原生生物都是自由生活型消费者, 包括食细菌者、杂食者、食真核生物者和食碎屑者, 通过选择性捕食细菌、真菌、部分真核生物或有机碎屑, 在土壤食物网中占据不同生态位并承担不同的生态功能(Geisen et al., 2017)。不同原生消费者类群对凋落物及根系资源的依赖程度可能存在很大差异。例如, 凋落物的分解主要由真菌驱动, 以真菌为食的原生生物类群可能更依赖凋落物资源。另外, 细菌则更多分布于植物根际环境(Feng et al., 2025), 因此食细菌者则可能更依赖根系资源。杂食者由于兼食细菌和真菌, 可能同时受凋落物和根系资源的共同影响。目前, 针对不同原生消费者类群对凋落物与根系资源的依赖性差异的实证研究仍然匮乏。

在生态学研究中, 碎屑输入与去除实验(detritus input and removal treatments, DIRT)是一种经典的长期野外操纵实验。该实验通过系统地增加或减少植物凋落物与根系输入, 探究地上与地下资源对土壤有机质积累、微生物群落结构以及土壤生物多样性的影响(Fu et al., 2017)。此外, 由于凋落物与根系资源的持续输入往往会掩盖两者的独立作用, DIRT实验通过系统移除凋落物输入, 在保留根系或阻断根系的同时, 为区分地上地下资源对土壤食物网的相对作用提供了理想手段。目前相关研究多集中于土壤有机质含量以及土壤微生物群落对植物资源输入控制的响应, 基于DIRT实验探讨植物资源输入对原生生物群落的影响仍鲜有开展。

宝天曼国家级自然保护区地处暖温带向北亚热带的过渡区, 植被类型主要为暖温带落叶阔叶林, 凋落物资源与生物多样性十分丰富, 是进行植物资源调控相关研究的理想场所。本研究依托宝天曼森林生态系统国家野外科学观测研究站, 该站点位于中国东部南北样带的关键过渡区, 是以暖温带落叶阔叶林为代表的典型森林生态系统长期定位研究平台。自2016年起在站内建立固定样地并持续开展移除凋落物与根系控制的实验。相关处理经长期维护, 以确保实验的连续性与稳定性。通过为期6.5年的资源控制实验, 结合环境DNA技术, 对宝天曼国家级自然保护区内土壤原生生物群落结构与丰富度进行分析, 拟回答以下科学问题: (1)移除凋落物和阻断灌木和乔木根系处理对原生生物多样性和群落结构的相对作用大小如何? (2)不同原生生物功能类群(食细菌者、杂食者、食真核生物者和食碎屑者)对不同植物资源的依赖性有何差异?

1 材料与方法

1.1 研究区域与样地设计

研究地点位于宝天曼森林生态系统国家野外科学观测研究站(111°47′–112°04′ E, 33°20′–33°36′ N), 是暖温带向北亚热带的过渡区, 气候类型属大陆季风性气候, 海拔约1,400 m, 年平均温度为10.05℃, 年降水量为936 mm, 降水主要集中在7–9月。土壤类型以山地黄棕壤为主。该地区的优势乔木树种主要有栓皮栎(*Quercus variabilis*)、短柄枹(*Q. glandulifera* var. *brevipetiolata*)和华山松(*Pinus armandii*), 优势灌木树种主要有桦叶荚蒾(*Viburnum betulifolium*)、接骨木(*Sambucus williamsii*)、连翘(*Forsythia suspensa*)等(李铭杰等, 2025; 牛晓栋等, 2025)。

于2016年11月, 在研究区内选取4片植被类型一致的30 m × 30 m矩形样地, 样地间保持充足空间距离, 以规避处理间潜在的相互干扰。每片30 m × 30 m样地内均设置4个10 m × 10 m实验单元, 用于开展凋落物与灌木根系资源的复合控制实验, 4个单元的处理组合分别为: 保留凋落物-保留灌木根系、保留凋落物-阻断灌木根系、移除凋落物-保留灌木根系、移除凋落物-阻断灌木根系, 所有10 m × 10 m实验单元中的乔木根系均维持自然状态, 不作人为处理。其中, 移除凋落物处理通过人工清理样方表层全部凋落物实现, 阻断灌木根系则采用拔除灌木植株的方式完成, 上述处理均每月实施一次, 以保障处理效应的稳定性。为进一步探究阻断乔木根系的影响, 在每个10 m × 10 m单元外围增设2个1.5 m × 2 m小实验单元, 沿样方边缘挖掘深度1 m、宽度20 cm的壕沟, 嵌入PVC板以阻断根系输入后回埋土壤, 这两个小单元分别对应保留凋落物与移除凋落物处理, 灌木均保留。综上, 本实验共设置6种处理, 每个处理含4个重复样地, 实验处理细节示意图以及样地照片见图1和附录1, 样地空间示意图如图2所示。

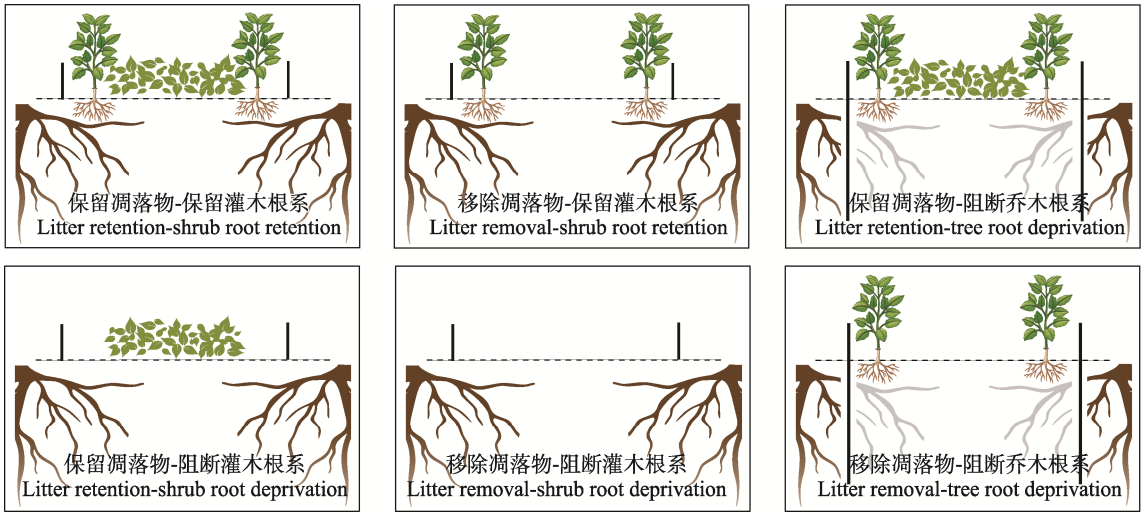


图1　移除凋落物、阻断乔木根系和阻断灌木根系的复合处理示意图
Fig. 1　Diagram of combined treatment of litter removal, tree root deprivation and shrub root deprivation

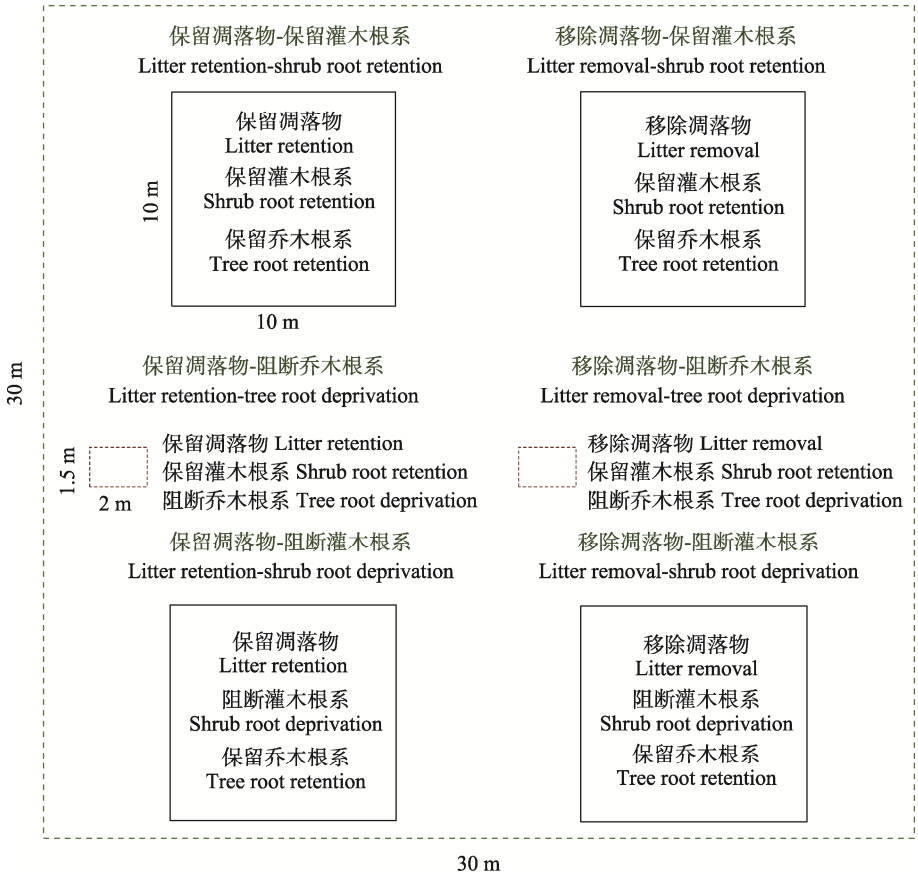


图2　实验样地设置空间示意图
Fig. 2　Spatial schematic diagram of the experimental plot design

1.2　样品采集与分析测定

在经过6年半的处理后，于2023年6月进行样品采集。采用直径为5 cm的土钻，采集0–10 cm深度的土壤。在每个处理样方内采用五点取样法采集5钻土壤混合为1份土壤样品，运回实验室在–20℃冰箱中保存以维持微生物活性，共计24份复合样品。

1.2.1 土壤理化分析

每份样品准确称量10 g新鲜土壤, 置于105℃烘箱中烘干至恒重, 通过前后质量差计算含水率。剩余土壤经风干、研磨和过筛后用于其余理化因子的测定。取2.5 g干土以10 : 1 (*w*/*v*) 水土比制成悬液后使用pH计(PHS-3C, 上海电气科学仪器有限公司, 中国)测定土壤pH。采用H_2SO_4-$HClO_4$消解法处理土壤样品, 使用钼锑抗比色法, 通过分光光度计(UV1800, 上海菁华科技仪器有限公司, 中国)测定土壤总磷(total phosphorus, TP)含量。土壤总碳(total carbon, TC)、总氮(total nitrogen, TN)和总硫(total sulfur, TS)含量使用CNS元素分析仪(Elemental Analyzer System Vario MACRO Cube, Langenselbold, Germany)测定。

1.2.2 扩增子测序

1.2.2.1 DNA提取与扩增

称取0.5 g混匀的新鲜土壤, 使用土壤纯化试剂盒MP Fast DNA Spin Kit for soil (MP Biomedicals, Solon, OH, USA)提取DNA。使用NanoDrop ND-2000分光光度计(Thermo Fisher Scientific, USA)检测提取的DNA浓度和质量。根据不同土壤生物类群的遗传特征选择不同的分子标记基因扩增片段, 细菌以引物对515F (5′-GTGCCAGCMGCCGCGG-3′)和907R (5′-CCGTCAATTCMTTTRAGTTT-3′)扩增16S rRNA基因的V4–V5高变区(Adams et al., 2013); 对于真菌, 使用引物对ITS1F (5′-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3′)和ITS2R (5′-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3′)扩增ITS1区域 (Adams et al., 2013); 对于原生生物, 以引物对TAReuk454 FWD1 (5′-CCAGCASCYGCGGTAATTCC-3′)和TAReukREV3 (5'-ACTTTCGTTCTTGATYRA-3')扩增18S rRNA基因的V4区(Stoeck et al., 2010)。

18S rRNA基因和ITS1区的PCR扩增条件为: 95℃预变性3 min; 95℃变性30 s, 55℃退火30 s, 72℃延伸45 s, 共35个循环; 72℃延伸10 min, 4℃保存。16S rRNA基因的PCR扩增条件为: 95℃预变性5 min; 95℃变性30 s, 58℃退火30 s, 72℃延伸30 s, 共35个循环; 72℃延伸10 min。18S rRNA和16S rRNA的20 μL反应体系包括0.4 μL TransStart® FastPfu DNA聚合酶(Transgen Biotech Co., Ltd., Beijing, China)、4 μL 5 × TransStart® FastPfu缓冲液、2 μL dNTPs、每种引物各0.8 μL (5 μM)、0.2 μL BSA (2 mg/mL)、2 μL DNA模板和9.8 μL灭菌ddH_2O。ITS的20 μL反应体系包括0.2 μL Premix Taq™ DNA聚合酶(Takara Biotechnology, Dalian, China)、4.0 μL 10 × 缓冲液、2 μL dNTPs、每种引物各0.8 μL (5 μM)、0.2 μL BSA (2 mg/mL)、2 μL DNA模板和10 μL灭菌ddH_2O。PCR产物从2%琼脂糖凝胶中回收, 使用AxyPrep DNA凝胶提取试剂盒(Axygen Biosciences, Union City, USA)进行纯化, 最后通过Quantus™荧光仪(Promega, USA)定量测试DNA浓度。在MiSeq® PE 300平台(Majorbio Bio-Pharm Technology Co. Ltd., Shanghai, China)上进行高通量测序。

1.2.2.2 序列数据处理与分类鉴定

使用QIIME2 (Quantitative Insights Into Microbial Ecology)系统、FLASH v1.2.11软件和FASTP v0.19软件对原始序列进行质控、过滤和拼接以用于后续分析(Caporaso et al., 2010)。使用DADA2对序列进行去噪、去除嵌合体并生成精确的扩增子序列变体(amplicon sequence variants, ASVs)。PR^2数据库(v4.5)、SILVA rRNA数据库(v138)和UNITE数据库(v8.0)分别用于真核生物、细菌和真菌的分类鉴定(Bolyen et al., 2019)。抽平后最终得到33,178个真核ASVs、16,436个真菌ASVs和89,459个细菌ASVs。本研究中细菌、真菌和原生生物的丰富度均使用ASV丰富度(ASV richness)表示。

1.3 原生生物功能群划分

自由生活型的原生生物消费者ASVs被划分为食细菌者(bacterivores)、兼性杂食者(omnivores)、食真核生物者(eukaryvores)与食碎屑者(detritivores) (Adl et al., 2019; Oliverio et al., 2020)。食细菌者是土壤原生生物的优势类群, 主要以细菌为食。杂食者除摄取细菌外还摄食真核生物以及一些后生动物。食真核生物者包括一些体型较大的原生生物, 主要捕食其他真核生物, 包括真菌、原生生物与后生动物。食碎屑者主要以有机质碎屑为食而不需要任何额外的猎物, 也被称为腐生型原生生物。鉴于通常同一属的原生生物具有相同的营养功能, 本研究优先在属水平上划分营养功能群, 而对于未能可靠鉴定至属水平的ASVs, 则根据其所属科或目已明确报道的营养策略进行功能归类。原生生物的营养功能划分主要参考Adl等(2019)的系统综述。

1.4 数据分析

本研究所有统计分析均使用R 4.4.3 (R Core Team, 2025)完成。全文用ASVs丰富度代表土壤生物群落(原生生物、细菌和真菌)的局部类群多样性(α多样性)。鉴于在同一样地内各处理间可能存在空间自相关性, 我们构建了线性混合模型, 将样地设置为随机效应。在所有分析中, 随机效应均不显著。为了模型简约性, 我们采用了一般线性模型。通过双因素方差分析(two-way analysis of variance, ANOVA)评估移除凋落物、阻断根系及其交互作用对土壤理化性质和微生物资源以及原生生物丰富度的影响。以上统计分析均基于平方根转换数据, 以满足正态分布与方差齐性要求。采用基于冗余分析的层次分解分析(analytic hierarchy process), 定量评估凋落物与根系资源对土壤理化性质、微生物资源丰富度以及原生生物功能类群丰富度的相对贡献。利用rdacca.hp包计算各处理的独立贡献比例, 以评估不同植物资源的相对重要性。基于线性模型估计的边际均值, 进一步计算阻断灌木和阻断乔木根系相对于保留根系对4类原生生物功能类群的效应值大小, 效应值以对数尺度上的处理差异表示(log response ratio, LRR)。采用基于ASV丰度数据计算的Bray-Curtis距离表征群落不相似性, 并将其作为原生生物的β多样性指标。使用主坐标分析(principal coordinate analysis, PCoA)检验不同凋落物和根系处理下原生生物功能群组成的差异。进一步使用置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)统计检验不同处理间群落结构差异的显著性。使用piecewiseSEM包中的psem函数构建分段结构方程模型(piecewise structural equation modeling, PSEM), 分析移除凋落物与阻断根系对不同原生生物类群丰富度的直接与间接影响路径。

2 结果

2.1 凋落物和根系处理对土壤理化性质与微生物资源丰富度的影响

双因素方差分析结果表明, 移除凋落物和阻断根系对土壤理化性质和微生物资源的影响存在显著差异(表1)。其中, 移除凋落物显著影响土壤总碳、总氮、总磷、总硫含量以及细菌和真菌丰富度, 而阻断根系处理仅对土壤含水率和细菌丰富度具有显著影响。具体而言, 在所有根系处理下, 移除凋落物均显著降低了土壤总碳、总氮、总磷和总硫含量(表1, 图3, $F_{1,17–20}$ = 4.72–21.00, P < 0.05), 同时显著降低了真菌丰富度(表1, 图3D, $F_{1,20}$ = 20.22, P < 0.001), 只在保留根系和阻断乔木根系处理下, 显著降低了细菌丰富度(表1, 图3H, $F_{1,17}$ = 27.75, P < 0.001)。阻断根系处理的效应相对较弱, 在两种凋落物处理下, 阻断乔木根系显著增加了含水量(图3A, $F_{2,20}$ = 4.42, P < 0.05)。在移除凋落物条件下, 阻断灌木根系显著提高了细菌丰富度(表1, 图3H, $F_{2,17}$ =

表1 基于双因素方差分析(ANOVA)的移除凋落物和阻断根系对土壤理化性质和微生物资源丰富度的影响。加粗字体代表差异显著(P < 0.05)。

Table 1 Effects of litter removal and root deprivation on soil physicochemical properties and microbial resource richness based on two-way analysis of variance (ANOVA). Bold font indicates significant differences (P < 0.05). TP, Total phosphorus; TC, Total carbon; TN, Total nitrogen; TS, Total sulfur.

土壤理化性质及微生物资源丰富度 Soil properties and microbial resources richness	移除凋落物 Litter removal (df = 1)		阻断根系 Root deprivation (df = 2)		交互作用 Interaction (df = 2)	
	F	P	F	P	F	P
含水率 Moisture content (%)	3.42	0.08	**4.42**	**< 0.05**	0.68	0.52
酸碱度 pH	0.22	0.65	0.58	0.57	2.37	0.12
总碳 TC (g/kg)	**6.29**	**< 0.05**	1.88	0.18	1.75	0.20
总氮 TN (g/kg)	**21.00**	**< 0.001**	2.51	0.11	1.85	0.18
总磷 TP (g/kg)	**5.76**	**< 0.05**	0.47	0.63	0.17	0.84
总硫 TS (g/kg)	**4.72**	**< 0.05**	0.0001	0.10	0.31	0.74
真菌丰富度 Fungal richness	**20.22**	**< 0.001**	2.74	0.09	0.55	0.59
细菌丰富度 Bacterial richness	**27.75**	**< 0.001**	3.55	0.05	**3.76**	**< 0.05**

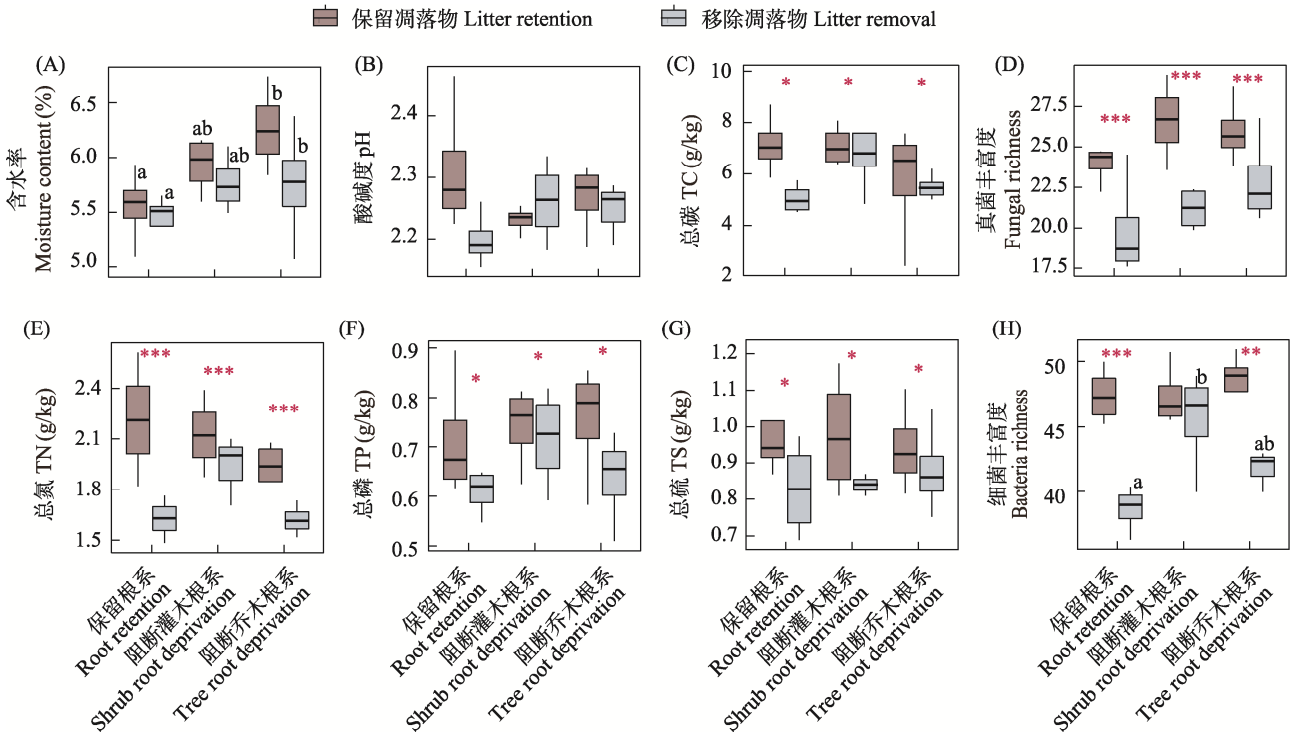


图3　移除凋落物和阻断根系对土壤理化性质和微生物资源丰富度的影响。不同字母表示不同根系处理间存在显著差异; 星号表示不同凋落物处理间存在显著差异。* $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$。**

Fig. 3　Effects of litter removal and root deprivation on soil physicochemical properties and microbial resource richness. Different letters indicate significant differences among root treatments; asterisks indicate significant differences between litter treatments. *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$. TP, Total phosphorus; TC, Total carbon; TN, Total nitrogen; TS, Total sulfur.

3.76, $P < 0.05$)。

层次分解分析结果显示, 移除凋落物对大多数土壤理化性质指标具有更高的独立解释量, 尤其在土壤总碳、总氮、总磷和总硫含量以及细菌和真菌丰富度中(附录2)。相比之下, 阻断根系处理的独立解释量整体较低, 仅在土壤含水率以及pH中有更高的独立解释量。

2.2　凋落物和根系处理对不同功能群原生生物丰富度的影响

双因素方差分析结果表明, 凋落物和根系处理对原生生物丰富度的影响因功能群而异(表2)。具体而言, 在保留根系处理下, 移除凋落物显著降低了4个原生动物功能类群的丰富度(表2, 图4, $F_{1,19}$ = 9.75–54.52, $P < 0.01$); 在阻断灌木根系处理下, 凋落物移除仅显著降低了食细菌者和杂食者丰富度(图4, $P < 0.05$); 而在阻断乔木根系处理下, 凋落物移除显著降低了食细菌者、食真核生物者和杂食者丰富度(图4, $P < 0.05$)。根系处理对4个功能群影响较小(表2, 图4, $F_{2,17–19}$ = 0.38–7.40, $P < 0.05$)。在保留凋落物处理下, 阻断根系对食真核生物者和食碎屑者均无显著影响(图4, $P > 0.05$)。阻断灌木根系处理下食细菌者丰富度显著高于阻断乔木根系($P < 0.05$), 但二者与保留根系处理均无显著差异(图4A, $P > 0.05$); 阻断乔木根系处理下杂食者丰富度显著低于保留根系($P < 0.05$), 二者与阻断灌木根系处理无显著差异(图4C, $P > 0.05$)。在移除凋落物处理下, 阻断灌木根系显著增加了食真核生物者和食碎屑者丰富度($P < 0.05$), 其中, 食真核生物者丰富度在阻断乔木根系处理下显著低于阻断灌木根系($P < 0.05$), 而与保留根系处理无显著差异(图4B, $P > 0.05$); 食碎屑者丰富度在阻断乔木根系下与保留根系和阻断灌木根系均无显著差异(图4D, $P > 0.05$); 阻断乔木根系还导致食细菌者丰富度显著低于阻断灌木根系处理、杂食者丰富度显著低于保留根系处理(图4, $P < 0.05$)。

层次分解分析结果表明, 移除凋落物对4类原生生物功能类群的丰富度变异的解释量均高于阻断根系(22.32%–72.85%), 根系处理的独立解释量

表2　基于双因素方差分析(ANOVA)的移除凋落物和阻断根系对不同原生生物功能类群丰富度的影响。加粗字体代表差异显著($P < 0.05$)。

Table 2　Effects of litter removal and root deprivation on the richness of different protists functional groups based on two-way analysis of variance (ANOVA). Bold font indicates significant differences ($P < 0.05$).

原生生物功能类群 Functional groups of protists	移除凋落物 Litter removal ($df = 1$)		阻断根系 Root deprivation ($df = 2$)		交互作用 Interaction ($df = 2$)	
	F	P	F	P	F	P
食细菌者 Bacterivores	**44.30**	**< 0.001**	**6.20**	**< 0.01**	0.38	0.70
食真核生物者 Eukaryvores	**30.59**	**< 0.001**	**7.40**	**< 0.01**	**4.12**	**< 0.05**
杂食者 Omnivores	**54.52**	**< 0.001**	**4.76**	**< 0.05**	0.27	0.77
食碎屑者 Detritivores	**9.75**	**< 0.01**	2.73	0.09	**4.16**	**< 0.05**

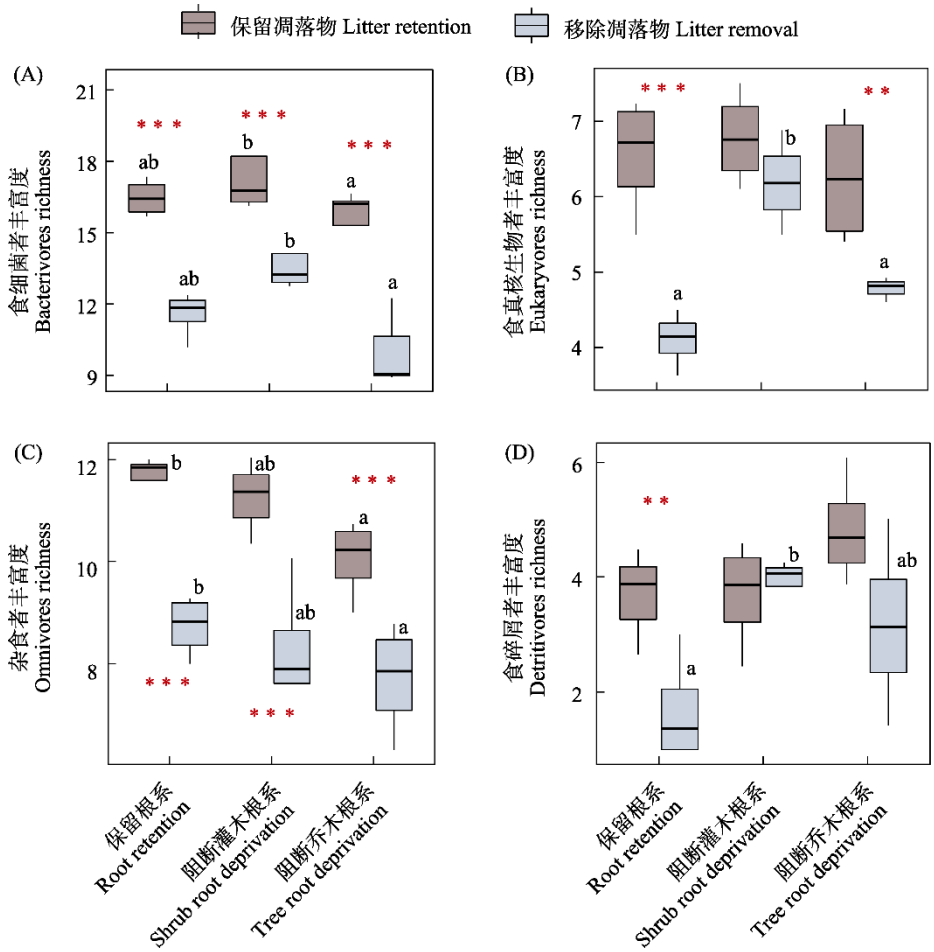


图4　移除凋落物和阻断根系对食细菌者(A)、食真核生物者(B)、杂食者(C)和食碎屑者(D)丰富度的影响。不同字母表示不同根系处理间存在显著差异; 星号表示不同凋落物处理间存在显著差异。* $P < 0.001$,** $P < 0.01$, * $P < 0.05$。**

Fig. 4　Effects of litter removal and root deprivation on the richness of bacterivore (A), eukaryvore (B), omnivore (C), and detritivore (D) protists. Different letters indicate significant differences among root treatments. Asterisks denote significant differences between litter treatments. *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

仅为2.92%–18.01% (附录3)。基于效应量分析进一步探究不同凋落物处理下阻断乔木与灌木根系对原生生物丰富度的影响，其格局与方差分析结果类似(附录4)。

2.3　凋落物和根系处理对原生生物群落结构的影响

凋落物处理与根系处理共同影响了不同原生生物功能类群的群落组成，但其效应大小在功能群之间存在显著差异(图5)。对食细菌者而言，不同处

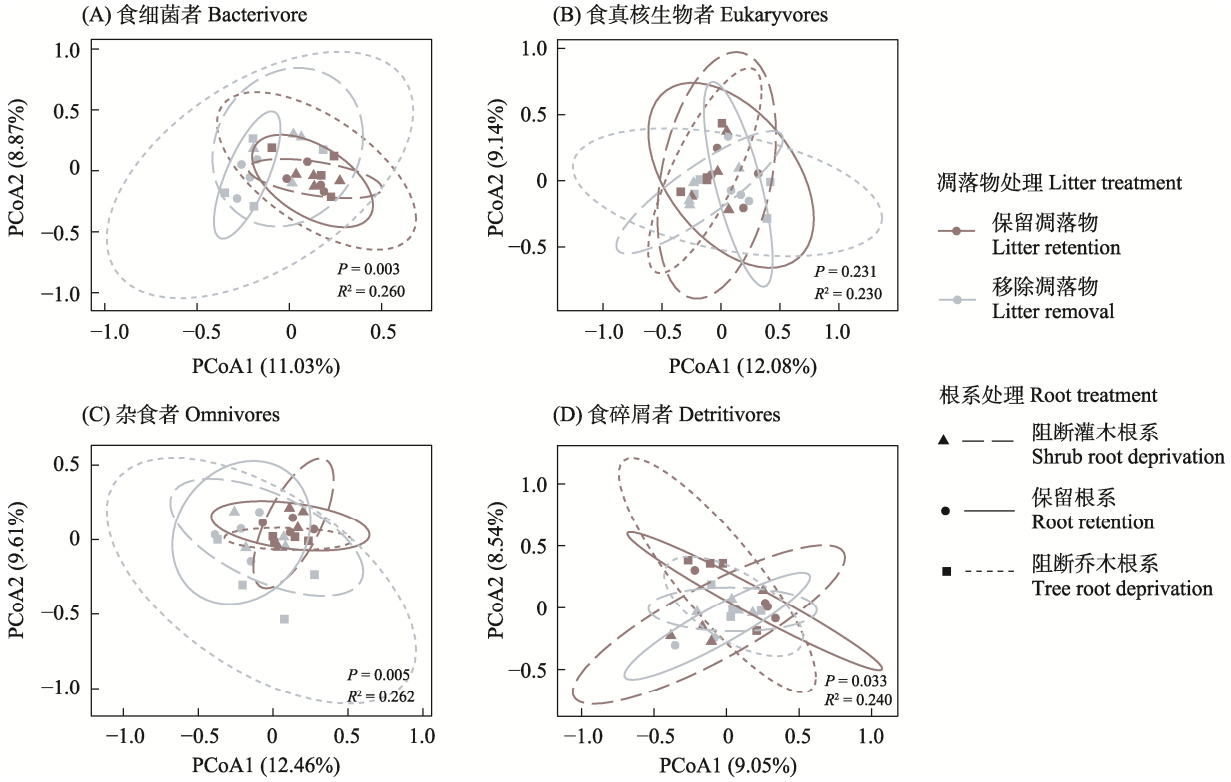


图5　移除凋落物和阻断根系处理下食细菌者、食真核生物者、杂食者和食碎屑者群落组成的主坐标分析(PCoA)。颜色表示凋落物处理，点形状和椭圆线型表示根系处理。椭圆表示95%的置信区间；R^2表示移除凋落物和阻断根系对群落组成变异的解释度。

Fig. 5　Principal coordinate analysis (PCoA) of community composition of bacterivores, eukaryvores, omnivores, and detritivores protist under litter removal and root deprivation. Colors indicate litter treatments, while point shapes and ellipse line types represent root treatments. Ellipses denote 95% confidence intervals. R^2 indicates the proportion of variation in community composition explained by litter removal and root deprivation.

理下群落组成差异显著(P = 0.003, R^2 = 0.260)，其中移除凋落物导致群落发生明显分离，并伴随离散度的增加，而不同根系处理之间的群落分离程度相对较弱。相比之下，食真核生物者在不同凋落物和根系处理下的群落组成差异不显著(P = 0.231)。杂食者群落组成在不同处理间表现出显著差异(P = 0.005, R^2 = 0.262)，移除凋落物与保留凋落物之间的群落分离最为明显，并且在移除凋落物的条件下，阻断乔木根系导致群落发生明显分化。食碎屑者群落组成同样受到凋落物和根系处理的显著影响(P = 0.033, R^2 = 0.240)，移除凋落物和阻断根系处理导致群落往不同方向分化。总体而言，不同原生生物功能类群的群落组成对不同凋落物与根系处理的响应存在显著差异，其中食细菌者、杂食者和食碎屑者表现出明显的群落重组，而食真核生物者群落结构相对稳定。

2.4　凋落物和根系处理对原生生物的影响途径

结构方程模型结果显示，凋落物和根系处理通过改变土壤理化性质与细菌和真菌丰富度，间接调控了不同原生生物功能类群的丰富度(图6)。移除凋落物和阻断根系的影响途径存在显著差异。移除凋落物主要通过土壤理化性质和微生物资源间接影响原生生物功能群。具体而言，移除凋落物通过降低土壤总硫含量和细菌丰富度，间接减少了食细菌者的丰富度(图6A)；通过降低土壤含水率和细菌丰富度，间接抑制了食真核生物者的丰富度(图6B)；通过降低真菌和细菌丰富度以及土壤总硫含量降低了杂食者的丰富度(图6C)；而通过降低真菌丰富度，间接减少了食碎屑者的丰富度(图6D)。

阻断乔木根系直接降低了食细菌者、食真核生物者和杂食者丰富度，但对食碎屑者丰富度无显著效应；阻断灌木根系直接降低了杂食者丰富度(图6)。

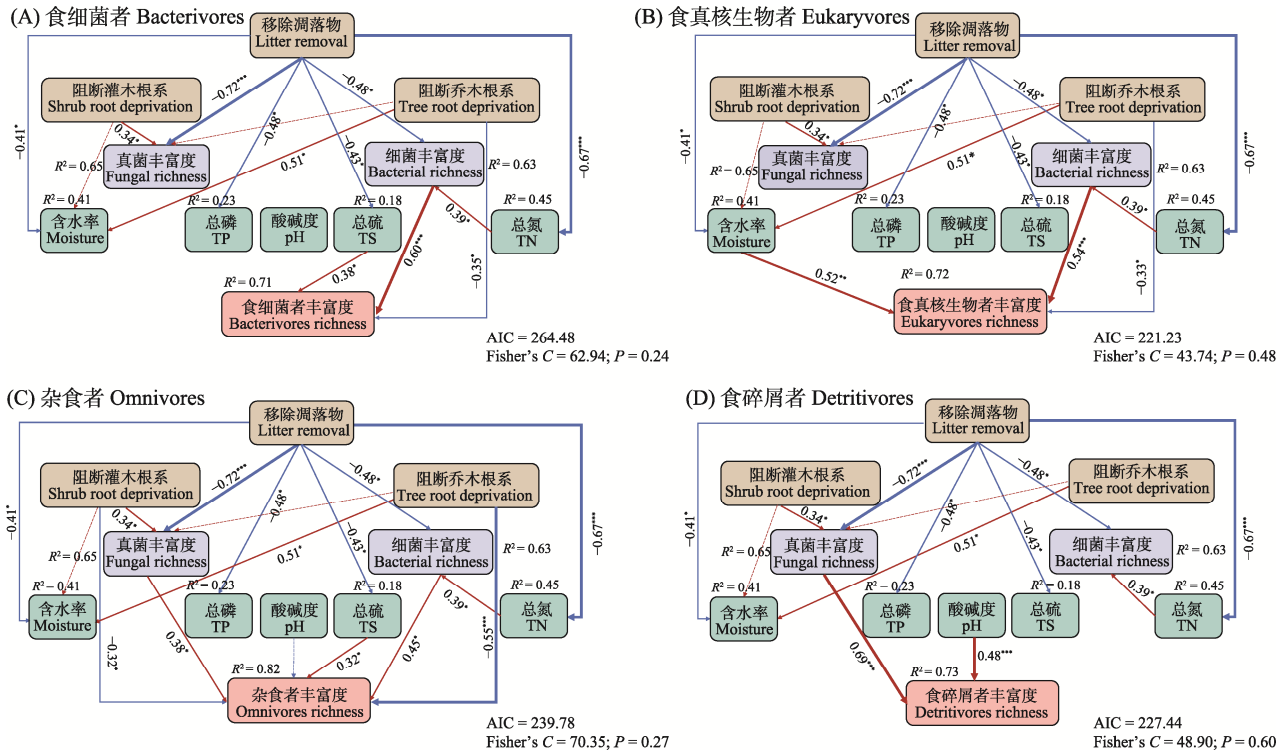


图6　分段结构方程模型(PSEM)展示移除凋落物、阻断根系、土壤理化性质和微生物资源对土壤原生生物功能类群丰富度的直接和间接影响。红色箭头表示正相关性，蓝色箭头表示负相关性；实线表示显著($P < 0.05$)，虚线表示不显著($P > 0.05$)。* $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$。线条旁的数值是标准化路径系数；线条的粗细表示路径系数的显著程度；作用越强线条越粗。R^2表示模型中各变量对土壤理化性质、微生物资源以及原生生物功能类群丰富度变化的解释度。TC：总碳；TN：总氮；TS：总硫；TP：总磷。**

Fig. 6　Piecewise structural equation models (PSEM) showing the direct and indirect effects of litter removal, root deprivation, and soil physicochemical properties and microbial resources on the richness of soil protist functional groups. Red arrows indicate positive correlations, and blue arrows indicate negative correlations. Solid lines represent significant effects ($P < 0.05$), whereas dashed lines represent non-significant effects ($P > 0.05$). *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$. Values adjacent to arrows indicate standardized path coefficients. Line thickness indicates the significance of path coefficients; thicker lines represent stronger effects. R^2 indicates the proportion of variance in soil physicochemical properties, microbial resources and protist functional group richness explained by the model variables. TC, Total carbon; TN, Total nitrogen; TS, Total sulfur; TP, Total phosphorus.

此外，阻断乔木根系通过提高含水率对食真核生物者产生了间接正向影响；阻断灌木根系通过提高真菌丰富度对杂食者和食碎屑者的丰富度产生了间接正向影响(图6)。

总体而言，移除凋落物与阻断根系对除食碎屑者外的大部分类群的丰富度均有负面效应。另外，移除凋落物的负面效应基本上大于阻断根系，而两种处理对杂食者的影响效应相当(表3，图6)。

3　讨论

3.1　移除凋落物对原生生物功能群的影响

总体而言，移除凋落物普遍导致了4类原生生物功能类群丰富度不同程度的下降。原生生物丰富度的下降对应的是移除凋落物后土壤总碳、总氮、总磷、总硫含量与细菌和真菌丰富度的下降，这表明凋落物是土壤有机质和营养元素的重要来源，其分解释放的养分不仅直接供给微生物生长，也通过调节微生物数量和组成间接影响原生捕食者类群(Sanderman et al., 2008; Juhos et al., 2021)。类似地，一项在北欧落叶林中开展的DIRT实验发现移除凋落物导致土壤碳浓度显著降低(Fekete et al., 2014)。分段结构方程模型结果显示，移除凋落物的负面效应一方面通过降低细菌丰富度传递，反映细菌是食细菌者主要的食物来源，移除凋落物导致的细菌丰富度下降，从而对捕食细菌型原生生物产生了“自下而上”的负面影响(Nguyen et al., 2021)。除了细菌通道，移除凋落物的负面效应还通过影响真菌丰富度实现，即移除凋落物对食碎屑者的负面效应主要

表3　分段结构方程模型(PSEM)中移除凋落物及阻断根系对原生生物功能类群丰富度显著的直接、间接及总效应

Table 3　Significant direct, indirect, and total effects of litter removal and root deprivation on the richness of protist functional groups in the piecewise structural equation models (PSEM)

原生生物功能类群 Functional groups of protists	效应 Effects	移除凋落物 Litter removal	阻断灌木根系 Shrub root deprivation	阻断乔木根系 Tree root deprivation
食细菌者 Bacterivores	直接效应 Direct effects	0	0	–0.35
	间接效应 Indirect effects	–0.61	0	0
	总效应 Total effects	–0.61	0	–0.35
食真核生物者 Eukaryvores	直接效应 Direct effects	0	0	–0.33
	间接效应 Indirect effects	–0.61	0	0.27
	总效应 Total effects	–0.61	0	–0.06
杂食者 Omnivores	直接效应 Direct effects	0	–0.32	–0.55
	间接效应 Indirect effects	–0.77	0.13	0
	总效应 Total effects	–0.77	–0.19	–0.55
食碎屑者 Detritivores	直接效应 Direct effects	0	0	0
	间接效应 Indirect effects	–0.49	0.23	0
	总效应 Total effects	–0.49	0.23	0

0表示未检测到显著效应。

0 indicates no significant effect detected.

由真菌丰富度下降所介导。真菌不仅可直接作为原生生物的食物来源，其分解有机质产生的代谢产物还能为食碎屑者提供可利用资源(Beni et al., 2014)。杂食者丰富度在移除凋落物处理中的下降同时由细菌与真菌丰富度下降共同介导。这反映了杂食者食物来源广泛，因此其对植物资源控制的响应表现为受多种资源影响。

在本研究中，移除凋落物通过降低土壤含水率进一步显著影响了食真核生物者，而未对其他功能类群产生显著作用。这表明，土壤水分对原生生物影响具有明显的功能类群特异性。相较于食细菌者、杂食者和食碎屑者，食真核生物者通常体型较大、活动范围更广，对土壤孔隙中水膜的依赖程度更高(Stefan et al., 2014)。因此，移除凋落物导致表层土壤水分下降，可能破坏了土壤孔隙中水膜的连续性，从而限制其移动和捕食效率。

而除了作为养分与能量资源，凋落物在维持稳定的土壤微环境中也发挥着重要作用(Bonkowski & Clarholm, 2012)。凋落物层的存在能够通过减少地表蒸发和拦截太阳辐射，缓冲土壤温度与水分的波动，从而为土壤生物提供相对稳定的微环境(Ogée & Brunet, 2002)。在本研究中，移除凋落物导致土壤含水率普遍下降，尽管仅呈边缘显著($P < 0.1$)。值得注意的是，土壤含水率的降低在阻断根系处理中更为明显。这可能是由于阻断根系削弱了植物根系的吸水作用，使得土壤含水量损失主要受蒸发过程的调控，因此在此条件下凋落物覆盖对土壤保水的作用更为关键。此外，新鲜及部分分解的落叶覆盖可防止降雨直接冲刷土壤表面，减少雨滴对土壤团聚体的破坏及侵蚀作用，有助于维持良好的土壤结构，为微生物提供缓冲与保护(Frey et al., 1999; Geddes & Dunkerley, 1999)。相应地，凋落物的移除削弱甚至消除了这种物理与微气候层面的保护效应，从而加剧土壤环境的不稳定性，使对水分连续性和空间结构依赖更强的食真核生物者受到更显著的负面影响。

3.2　根系处理对原生生物功能群的影响

尽管根系同样是碳输入的重要途径(Doblas-Miranda et al., 2009)，但本研究显示阻断根系对原生生物丰富度的效应明显弱于移除凋落物的影响。部分原因可能与阻断根系对土壤养分并未产生显著影响有关，反映了该研究林分可能处于成熟阶段且碳氮库较稳定(Noh et al., 2012)。结果显示，阻断乔木根系降低了食细菌者、食真核生物者和杂食者类群的丰富度，但这种负效应并未通过细菌或真菌丰富度介导，而是表现为直接的影响。这表明阻断乔木根系对这3个类群的负面影响可能由其他未测定因素介导。例如，乔木根系分泌物为土壤微生物提供高活性的碳源，而阻断根系后，分泌物的减少会削弱相关微生物代谢活性，从而降低原生生物的

食物质量(Fanin & Bertrand, 2016; 桑昌鹏等, 2017)。此外, 根系(特别是乔木)作为吸水器官, 其阻断减弱了植物蒸腾作用, 在一定程度上改善了土壤水分条件, 有利于依赖水分迁移和摄食的原生生物(Fu et al., 2015)。与上述研究类似, 本研究发现乔木根系阻断提高了土壤含水率, 对食真核生物者产生了正向的驱动作用, 然而该效应被阻断乔木根系的直接负效应抵消, 最终表现为阻断乔木根系对食真核生物丰富度影响不显著。阻断灌木根系对食细菌者和杂食者丰富度整体上未表现出显著影响。然而, 在移除凋落物条件下, 阻断灌木根系显著提高了食真核生物者和食碎屑者的丰富度。与此相反, 已有研究表明, 亚热带森林中清除林下植被会抑制土壤真菌的生物量(肖意等, 2021)。本研究出现的不同结果, 可能由于本研究中移除凋落物降低了地上有机质与养分输入, 从而加剧植物根系与微生物之间的养分竞争, 而阻断灌木根系缓解了这种竞争, 使微生物及其捕食者获得更多可利用资源与生存空间, 从而促进其丰富度(Kelly et al., 2007; 郝由之等, 2020)。

另一方面, 阻断灌木根系产生的死亡细根残体可作为碎屑输入, 在资源匮乏的情况下为微生物提供关键的额外资源(Scott-Denton et al., 2006; Huang & Spohn, 2015)。与前人结果类似, 本研究中阻断灌木根系通过提高真菌丰富度, 对杂食者和食碎屑者产生间接的正向影响。真菌既是杂食者的重要食物来源, 其增加可支持杂食者的生长; 同时, 作为主要分解者, 真菌能够将植物碎屑转化为更易被食碎屑型原生生物利用的资源形式, 从而促进该类群的丰富度。这些结果同时表明, 凋落物资源某种程度上缓解了根系与原生生物的互作关系。值得注意的是, 尽管分段结构方程模型揭示了阻断灌木根系通过真菌途径对杂食者的间接正效应, 其对杂食者同时还存在一条直接的负向作用路径。两种方向相反的作用在总体上可能部分抵消, 从而导致总体上未检测到杂食者丰富度对阻断灌木根系的显著响应。尽管两类根系的解释量均较低, 但其相对贡献在不同原生生物功能类群间存在差异, 表明了两类根系在资源输入途径上的差异。此外, 需要说明的是, 本研究中阻断灌木根系处理是通过拔除灌木根系完成, 客观上同时去除了其地上凋落物与地下根系部分。然而, 在宝天曼森林生态系统野外科学观测研究站的成熟落叶阔叶林中, 林下灌木生物量较低, 其凋落物在总体凋落物输入中的占比相对有限。因此, 在本研究中, 灌木去除的效应主要体现为灌木根系的作用。

阻断根系对原生生物相对较弱的效应可能反映了凋落物资源对原生生物群落来说更加重要, 凋落物不仅提供大量资源还在维持微环境稳定性方面发挥重要作用。另一个重要的原因是阻断根系引起的有机残体积累、真菌丰富度增加以及含水率上升, 在一定程度上缓解了活根资源减少带来的负面影响。此外, 乔木根系与灌木根系之间可能存在功能互补关系, 这种互补作用共同削弱了仅阻断其中某一种根系所带来的负面效应。值得注意的是, 相较于其余类群, 杂食者类群受移除凋落物和阻断根系的负面效应相当, 反映了该类群对凋落物和根系资源的依赖性均较高。这意味着杂食者类群在连接地上-地下生态系统的物质循环以及维持食物网稳定中可能具有重要的作用。

综上, 地上凋落物与地下根系资源通过不同途径共同调控土壤原生生物的丰富度与群落结构, 并且移除凋落物对原生生物的效应强于阻断根系。移除凋落物主要通过减少微生物资源以及降低土壤养分水平产生显著负面效应, 而阻断根系则同时表现为直接的负面效应以及通过提高真菌丰富度和土壤含水率所产生间接正向效应。不同原生生物功能群对植物资源改变的敏感性差异反映了其生态功能与营养类型的特异性。本研究结果揭示了植物凋落物和根系资源输入通过影响土壤含水率、土壤养分环境, 以及改变土壤细菌和真菌丰富度等作用而对不同原生生物功能类群的调控作用, 从而揭示了植物资源输入在维持土壤微食物网稳定性中的重要作用。

致谢: 衷心感谢河南大学的李稳、中国科学院城市环境研究所的唐仲辉在采样过程中对本文的帮助。

ORCID

李志鹏 https://orcid.org/0000-0001-5122-2322
张卫信 https://orcid.org/0000-0001-9656-9522
姚海凤 https://orcid.org/0000-0001-5217-2152

张晓 https://orcid.org/0000-0002-2633-2455
龚鑫 https://orcid.org/0000-0002-8043-9173
孙新 https://orcid.org/0000-0002-3988-7847
傅声雷 https://orcid.org/0000-0003-1231-3461

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.

Adl SM, Bass D, Lane CE, Lukeš J, Schoch CL, Smirnov A, Agatha S, Berney C, Brown MW, Burki F, Cárdenas P, Čepička I, Chistyakova L, Del Campo J, Dunthorn M, Edvardsen B, Eglit Y, Guillou L, Hampl V, Heiss AA, Hoppenrath M, James TY, Karnkowska A, Karpov S, Kim E, Kolisko M, Kudryavtsev A, Lahr DJG, Lara E, Le Gall L, Lynn DH, Mann DG, Massana R, Mitchell EAD, Morrow C, Park JS, Pawlowski JW, Powell MJ, Richter DJ, Rueckert S, Shadwick L, Shimano S, Spiegel FW, Torruella G, Youssef N, Zlatogursky V, Zhang Q (2019) Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology, 66, 4–119.

Beni A, Soki E, Lajtha K, Fekete I (2014) An optimized HPLC method for soil fungal biomass determination and its application to a detritus manipulation study. Journal of Microbiological Methods, 103, 124–130.

Bolyen E, Rideout JR, Dillon MR, Bokulich NA, Abnet CC, Al-Ghalith GA, Alexander H, Alm EJ, Arumugam M, Asnicar F, …, Warren J, Weber KC, Williamson CHD, Willis AD, Xu ZZ, Zaneveld JR, Zhang Y, Zhu Q, Knight R, Caporaso JG (2019) Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2. Nature Biotechnology, 37, 852–857.

Bonkowski M, Clarholm M (2012) Stimulation of plant growth through interactions of bacteria and protozoa: Testing the auxiliary microbial loop hypothesis. Acta Protozoologica, 55, 237–247.

Bradford MA (2016) Re-visioning soil food webs. Soil Biology and Biochemistry, 102, 1–3.

Burki F, Roger AJ, Brown MW, Simpson AGB (2020) The new tree of eukaryotes. Trends in Ecology & Evolution, 35, 43–55.

Caporaso JG, Kuczynski J, Stombaugh J, Bittinger K, Bushman FD, Costello EK, Fierer N, Peña AG, Goodrich JK, Gordon JI, Huttley GA, Kelley ST, Knights D, Koenig JE, Ley RE, Lozupone CA, McDonald D, Muegge BD, Pirrung M, Reeder J, Sevinsky JR, Turnbaugh PJ, Walters WA, Widmann J, Yatsunenko T, Zaneveld J, Knight R (2010) QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. Nature Methods, 7, 335–336.

Doblas-Miranda E, Sánchez-Piñero F, González-Megías A (2009) Different structuring factors but connected dynamics shape litter and belowground soil macrofaunal food webs. Soil Biology and Biochemistry, 41, 2543–2550.

Fang K, Kou YP, Tang N, Liu J, Zhang XY, He HL, Xia RX, Zhao WQ, Li DD, Liu Q (2024) Differential responses of soil bacteria, fungi and protists to root exudates and temperature. Microbiological Research, 286, 127829.

Fanin N, Bertrand I (2016) Aboveground litter quality is a better predictor than belowground microbial communities when estimating carbon mineralization along a land-use gradient. Soil Biology and Biochemistry, 94, 48–60.

Fekete I, Kotroczó Z, Varga C, Nagy PT, Várbíró G, Bowden RD, Tóth JA, Lajtha K (2014) Alterations in forest detritus inputs influence soil carbon concentration and soil respiration in a central-european deciduous forest. Soil Biology and Biochemistry, 74, 106–114.

Feng B, Chen L, Lou JY, Wang M, Xiong W, Sun RB, Ouyang Z, Sun ZG, Zhao BZ, Zhang JB (2025) Rhizosphere Cercozoa reflect the physiological response of wheat plants to salinity stress. Soil Ecology Letters, 7, 240268.

Frey SD, Elliott ET, Paustian K (1999) Bacterial and fungal abundance and biomass in conventional and no-tillage agroecosystems along two climatic gradients. Soil Biology and Biochemistry, 31, 573–585.

Fu XL, Guo DL, Wang HM, Dai XQ, Li ML, Chen FS (2017) Differentiating between root- and leaf-litter controls on the structure and stability of soil micro-food webs. Soil Biology and Biochemistry, 113, 192–200.

Fu XL, Wang JL, Di YB, Wang HM (2015) Differences in fine-root biomass of trees and understory vegetation among stand types in subtropical forests. PLoS ONE, 10, e0128894.

Geddes N, Dunkerley D (1999) The influence of organic litter on the erosive effects of raindrops and of gravity drops released from desert shrubs. Catena, 36, 303–313.

Geisen S, Mitchell EAD, Wilkinson DM, Adl S, Bonkowski M, Brown MW, Fiore-Donno AM, Heger TJ, Jassey VEJ, Krashevska V, Lahr DJG, Marcisz K, Mulot M, Payne R, Singer D, Anderson OR, Charman DJ, Ekelund F, Griffiths BS, Rønn R, Smirnov A, Bass D, Belbahri L, Berney C, Blandenier Q, Chatzinotas A, Clarholm M, Dunthorn M, Feest A, Fernández LD, Foissner W, Fournier B, Gentekaki E, Hájek M, Helder J, Jousset A, Koller R, Kumar S, La Terza A, Lamentowicz M, Mazei Y, Santos SS, Seppey CVW, Spiegel FW, Walochnik J, Winding A, Lara E (2017) Soil protistology rebooted: 30 fundamental questions to start with. Soil Biology and Biochemistry, 111, 94–103.

Hao YZ, Zhao JY, Lu M, Wang Q, Peng WQ, Chen Z (2020) Effect of plant roots on river bank stabilization after composite vegetation planting. Journal of Hydroecology, 41(3), 42–50. (in Chinese with English abstract) [郝由之, 赵进勇, 路明, 王琦, 彭文启, 陈卓 (2020) 复合植被根系作用对生态岸坡稳定性的影响. 水生态学杂志, 41(3), 42–50.]

Huang WJ, Spohn M (2015) Effects of long-term litter manipulation on soil carbon, nitrogen, and phosphorus in a temperate deciduous forest. Soil Biology and Biochemistry, 83, 12–18.

Juhos K, Madarász B, Kotroczó Z, Béni Á, Makádi M, Fekete I (2021) Carbon sequestration of forest soils is reflected by changes in physicochemical soil indicators—A comprehensive discussion of a long-term experiment on a detritus manipulation. Geoderma, 385, 114918.

Kelly JJ, Favila E, Hundal LS, Marlin JC (2007) Assessment of soil microbial communities in surface applied mixtures of illinois river sediments and biosolids. Applied Soil Ecology, 36, 176–183.

Li MJ, Niu BL, Chen ZC, Liu YC, Liu SR (2025) Effects of tree species diversity on soil organic carbon in natural forests of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* in Baotianman. Acta Ecologica Sinica, 45, 10687–10697. (in Chinese with English abstract) [李铭杰, 牛保亮, 陈志成, 刘彦春, 刘世荣 (2025) 树种多样性对宝天曼天然栎林土壤有机碳的影响. 生态学报, 45, 10687–10697.]

Li Z, Bluhm SL, Scheu S, Pollierer MM (2022) Amino acid isotopes in functional assemblages of Collembola reveal the influence of vertical resource heterogeneity and root energy supply on trophic interactions in soil food webs. Soil Biology and Biochemistry, 174, 108815.

Nguyen BT, Chen QL, Yan ZZ, Li CY, He JZ, Hu HW (2021) Distinct factors drive the diversity and composition of protistan consumers and phototrophs in natural soil ecosystems. Soil Biology and Biochemistry, 160, 108317.

Niu XD, Chen ZC, Yan CY, Niu BL, Liu SR (2025) A dataset of half-hour meteorological observations at Henan Baotianman Forest Ecosystem National Observation and Research Station (2015–2023). China Scientific Data, 10(1), 294–304. (in Chinese with English abstract) [牛晓栋, 陈志成, 闫崇宇, 牛保亮, 刘世荣 (2025) 2015–2023年河南宝天曼森林生态系统国家野外科学观测研究站半小时尺度气象数据集. 中国科学数据(中英文网络版), 10(1), 294–304.]

Noh NJ, Chung H, Ryu SR, Son Y, Lee SK, Yoon TK, Yang AR, Kim J (2012) Changes in soil properties of *Abies holophylla* and *Quercus*-dominated stands 4 years after trenching. Scandinavian Journal of Forest Research, 27, 597–604.

Ogée J, Brunet Y (2002) A forest floor model for heat and moisture including a litter layer. Journal of Hydrology, 255, 212–233.

Oliverio AM, Geisen S, Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Turner BL, Fierer N (2020) The global-scale distributions of soil protists and their contributions to belowground systems. Science Advances, 6, eaax8787.

R Core Team (2025) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/. (accessed on 2026-03-23)

Sanderman J, Baldock JA, Amundson R (2008) Dissolved organic carbon chemistry and dynamics in contrasting forest and grassland soils. Biogeochemistry, 89, 181–198.

Sang CP, Wan XH, Yu ZP, Wang MH, Lin Y, Huang ZQ (2017) Effects of litter and root exclusion on soil microbial community composition and function of four plantations in subtropical sandy coastal plain area, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 28, 1184–1196. (in Chinese with English abstract) [桑昌鹏, 万晓华, 余再鹏, 王民煌, 林宇, 黄志群 (2017) 凋落物和根系去除对滨海沙地土壤微生物群落组成和功能的影响. 应用生态学报, 28, 1184–1196.]

Scott-Denton LE, Rosenstiel TN, Monson RK (2006) Differential controls by climate and substrate over the heterotrophic and rhizospheric components of soil respiration. Global Change Biology, 12, 205–216.

Shao YH, Wang XL, Zhao J, Wu JP, Zhang WX, Neher DA, Li YX, Lou YP, Fu SL (2016) Subordinate plants sustain the complexity and stability of soil micro-food webs in natural bamboo forest ecosystems. Journal of Applied Ecology, 53, 130–139.

Stefan G, Cornelia B, Jörg R, Michael B (2014) Soil water availability strongly alters the community composition of soil protists. Pedobiologia, 57, 205–213.

Stoeck T, Bass D, Nebel M, Christen R, Jones MDM, Breiner HW, Richards TA (2010) Multiple marker parallel tag environmental DNA sequencing reveals a highly complex eukaryotic community in marine anoxic water. Molecular Ecology, 19, 21–31.

Xiao Y, Chen HX, Qiu LJ, Zhang Y, Wan SZ (2021) Effects of understory removal on soil microbial community composition in subtropical *Phyllostachys edulis* plantations. Chinese Journal of Applied Ecology, 32, 3089–3096. (in Chinese with English abstract) [肖意, 陈慧娴, 邱丽君, 张扬, 万松泽 (2021) 林下植物剔除对毛竹林土壤微生物群落结构的影响. 应用生态学报, 32, 3089–3096.]

Zhalnina K, Louie KB, Hao Z, Mansoori N, Da Rocha UN, Shi S, 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.

Zhao CC, Guo EH, Shao YH, Zhang WX, Zhang CL, Liu YC, Li Y, Zou XM, Fu SL (2021) Impacts of litter addition and root presence on soil nematode community structure in a young *Eucalyptus* plantation in Southern China. Forest Ecology and Management, 479, 118633.

Zhou Z, Lu JZ, Preiser J, Widyastuti R, Scheu S, Potapov A (2023) Plant roots fuel tropical soil animal communities. Ecology Letters, 26, 742–753.

Zhu HQ, Gong L, Luo Y, Tang JH, Ding ZL, Li XC (2022) Effects of litter and root manipulations on soil bacterial and fungal community structure and function in a Schrenk's spruce (*Picea schrenkiana*) forest. Frontiers in Plant Science, 13, 849483.

Zieger SL, Eissfeller V, Maraun M, Scheu S (2015) Incorporation of carbon and nitrogen from leaf litter differing in structural compounds into soil microarthropods of a deciduous forest. Pedobiologia, 58, 219–227.

(责任编委: 吴东辉　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025441

胡莎莎，李志鹏，张卫信，姚海凤，马磊，张晓，刘晓静，龚鑫，孙新，傅声雷 (2026) 暖温带森林土壤原生生物功能类群对凋落物和根系资源变化的差异性响应. 生物多样性, 34, 25441. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods. 2025441.


保留凋落物−保留灌木根系


保留凋落物−阻断灌木根系


移除凋落物−保留灌木根系

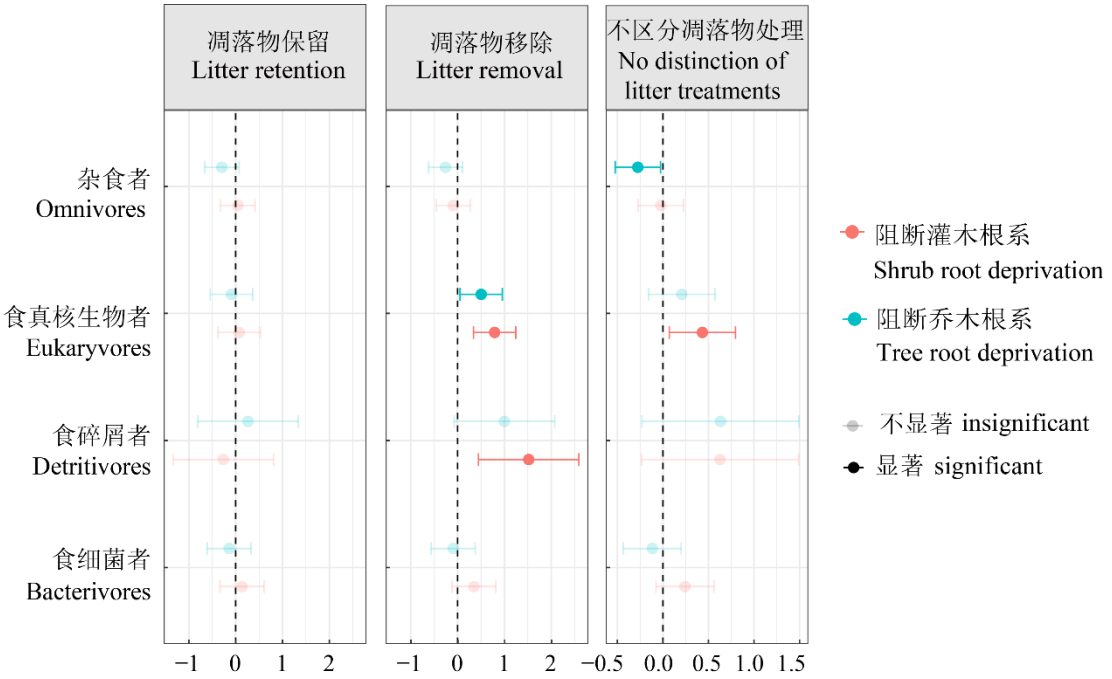

移除凋落物−阻断灌木根系


保留凋落物−阻断乔木根系


移除凋落物−阻断乔木根系

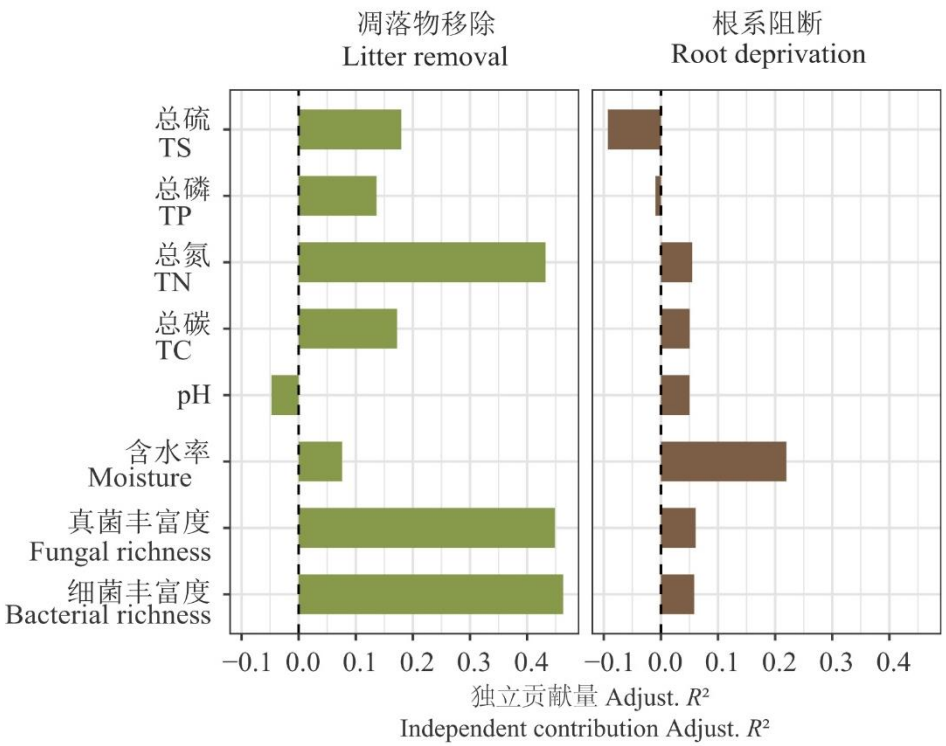
附录 1　实验样地照片

Appendix 1　Photos of experimental plots



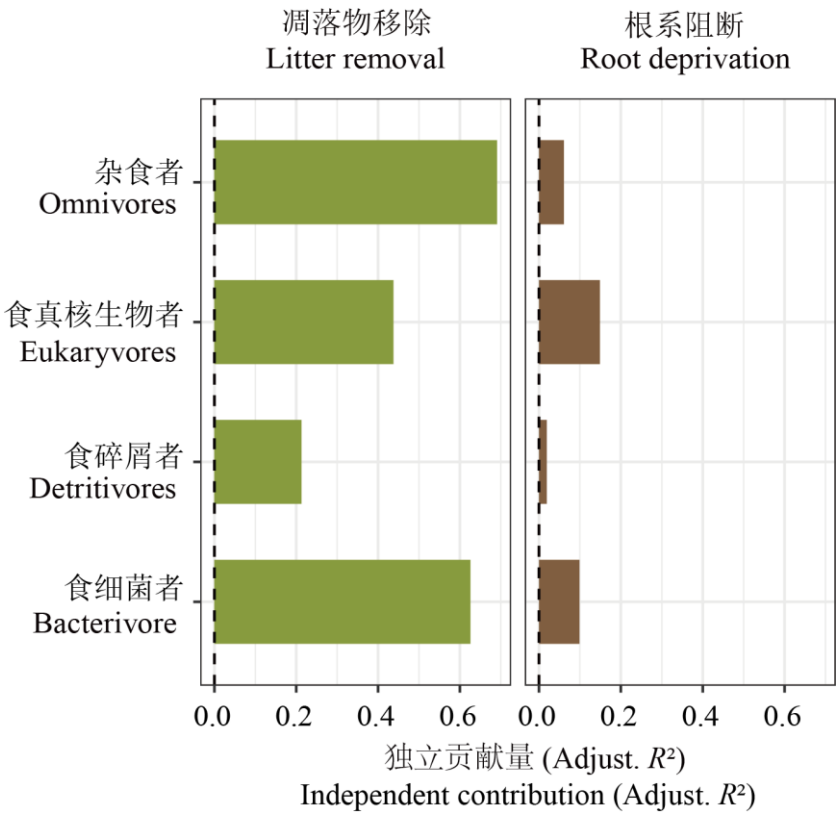
附录 2　阻断灌木根系和乔木根系相对于保留根系对杂食者、食真核生物者、食碎屑者和食细菌者丰富度的效应。实心点表示效应显著($P < 0.05$)，误差线表示效应值的 95%置信区间。

Appendix 2　Effects of shrub and tree root deprivation relative to root retention on the richness of omnivores, eukaryvores, detritivores, and bacterivores. Solid points indicate statistically significant effects (P<0.05), and error bars represent 95% confidence intervals.



附录 3　基于冗余分析(RDA)的层次方差分解分析(rdacca.hp)结果。调整 R^2表示在控制其他处理并综合考虑各处理共同作用的影响下，移除凋落物和阻断根系对土壤理化性质和微生物资源多样性的独立贡献。

Appendix 3　Results of hierarchical partitioning based on redundancy analysis (RDA) performed with the rdacca.hp package. Adjusted R^2 values indicate the independent contribution of litter removal and root deprivation to soil physicochemical properties and microbial resource diversity, estimated by averaging effects across all possible predictor combinations.



附录 4　基于冗余分析(RDA)的层次方差分解分析(rdacca.hp)结果。调整 R^2表示在控制其他处理并综合考虑各处理共同作用的影响下，移除凋落物和阻根系断对原生生物各功能类群丰富度的独立贡献。

Appendix 4　Results of hierarchical partitioning based on redundancy analysis (RDA) performed with the rdacca.hp package. Adjusted R^2 values indicate the independent contribution of litter removal and root deprivation to the richness of each protist functional group, estimated by averaging effects across all possible predictor combinations.

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 26152, pages 1–17
doi: 10.17520/biods.2026152
cstr: 32101.14.biods.2026152

•研究报告•

第三极特有果树光核桃的起源与扩散历史

孔星[1,2,3], 孙向前[1,2,3], 赵本琴[1,2,3], 龚洵[2], 蔡杰[1], 刘杰[1,2*]

1. 中国科学院昆明植物研究所西南野生生物种质资源库, 昆明 650201; 2. 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201; 3. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 光核桃(*Prunus mira*)是栽培桃(*P. persica*)的野生近缘种, 局限分布于第三极地区的横断山与喜马拉雅, 兼具独特的生态适应性与重要的经济价值, 但其起源及扩散历史尚不明确。本研究基于746份光核桃的质体基因组(ptDNA)与核糖体DNA (nrDNA)序列, 结合谱系地理学分析与物种分布模拟, 重建了该物种的演化历史。群体遗传结构分析显示, 尽管nrDNA数据集无明显的遗传聚类, 但质体基因组包括3个显著分化的遗传分支(Clade A、B、C)。其中, Clade A与Clade B分布于滇西北和藏东南, 而Clade C集中分布于四川西部。分化时间估算表明, 光核桃起源于约8.69 Ma, 3个分支于上新世中期(3.64–4.56 Ma)分化, 这可能与青藏高原隆升及亚洲季风气候增强有关。遗传多样性分析显示, Clade A与Clade B的遗传多样性中心及私有单倍型高值区位于滇西北, 而Clade C的多样性中心则位于川西; 同时, 这两个区域也是光核桃nrDNA多样性和特有性中心, 且为不同历史时期潜在分布较为稳定的地区。由此, 我们推测这两个区域为光核桃末次冰盛期的独立避难所。种群动态历史分析进一步检测到, Clade A和Clade C约在1,500年前(唐朝)和600年前(明朝)经历了有效种群规模快速扩张, 这一动态与区域内茶马古道的兴衰历史吻合。综上所述, 我们推测光核桃应起源于滇西北与川西地区, 并沿茶马古道扩散至藏东南及喜马拉雅地区。本研究在系统解析光核桃起源与扩散历史的同时, 也为其种质资源的有效保护与可持续利用提供了科学依据。

关键词: 第三极; 光核桃; 质体基因组; 母系起源; 谱系地理学; 生态位模拟

孔星, 孙向前, 赵本琴, 龚洵, 蔡杰, 刘杰 (2026) 第三极特有果树光核桃的起源与扩散历史. 生物多样性, 34, 26152. doi: 10.17520/biods.2026152; cstr: 32101.14.biods.2026152.
Kong X, Sun XQ, Zhao BQ, Gong X, Cai J, Liu J (2026) Origin and dispersal history of Tibetan peach in the Third Pole. Biodiversity Science, 34, 26152. doi: 10.17520/biods.2026152; cstr: 32101.14.biods.2026152.

Origin and dispersal history of Tibetan peach in the Third Pole

Xing Kong[1,2,3], Xiangqian Sun[1,2,3], Benqin Zhao[1,2,3], Xun Gong[2], Jie Cai[1], Jie Liu[1,2*]

1 *Germplasm Bank of Wild Species, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China*
2 *CAS Key Laboratory for Plant and Biodiversity of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China*
3 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*

ABSTRACT

Aims: Tibetan peach (*Prunus mira*) is an endemic wild relative of cultivated peach distributed in the Third Pole, primarily within the Himalaya and Hengduan Mountains biodiversity hotspots. It possesses unique ecological adaptability and significant economic value. This study aims to investigate the population structure and genetic diversity of *P. mira*, reconstruct its origin and dispersal history, and identify glacial refugia, thereby providing a scientific basis for the conservation and sustainable utilization of this wild peach germplasm resource.

Methods: We analyzed 746 individuals of *P. mira* from Xizang, Yunnan, and Sichuan, covering the entire species range. Whole plastid genome and nuclear ribosomal DNA sequences were used to investigate genetic diversity and phylogeographic structure, estimate divergence times, and infer population demographic history. Additionally, we

收稿日期 Received: 2026-04-25; 接受日期 Accepted: 2026-05-15
基金项目: 国家重点研发计划(2024YFD1200704)、国家自然科学基金(41971071)、国家留学基金委访问学者项目(202304910135)、中国科学院“西部之光”人才项目和云南省“万人计划”人才项目(YNWR-QNBJ-2020-293) Supported by the National Key R&D Program of China (2024YFD1200704), National Natural Science Foundation of China (41971071), the China Scholarship Council (202304910135), the CAS “Light of West China” Program, and the Top-notch Young Talents Project of Yunnan Provincial “Ten Thousand Talents Program” (YNWR-QNBJ-2020-293)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liujie@mail.kib.ac.cn

conducted species distribution modeling to assess stable potential distribution areas of *P. mira* from the past to the future.
Results: Population structure analyses suggested that there was no clear genetic structure in the nrDNA dataset, whereas the plastome recognized three distinct clades (Clade A, Clade B, and Clade C) within *P. mira* populations, indicating that *P. mira* comprised three distinct maternal lineages. Notably, geographical distribution patterns showed that Clade C exhibited a narrow distribution, mainly concentrated in the western Sichuan. While Clade A and Clade B had a similar geographic range in the northwestern Yunnan and southeastern Xizang. Divergence time estimates indicated that the *P. mira* originated around 8.69 Ma, with its three clades diverged in the middle Pliocene (3.64–4.56 Ma), which might be related to the uplift of the Tibetan Plateau and the intensification of the Asian Summer Monsoon. Genetic diversity analysis identified northwestern Yunnan as the genetic diversity core and private haplotype hotspot for Clade A and Clade B, and western Sichuan as the diversity center for Clade C. Moreover, the observation that these two regions exhibited high and unique nrDNA diversity, and together maintained relatively stable potential distributions across multiple historical periods, supported their role as independent refugia during the last glacial period. Population demographic analysis further showed that Clade A and Clade C experienced significant population expansion approximately 1,500 and 600 years ago, respectively, which was consistent with the rise and fall of the Tea Horse Road in the region. Collectively, these findings suggested that *P. mira* originated in northwestern Yunnan and western Sichuan, and subsequently expanded westward to southeastern Xizang and the Himalaya, likely along the ancient Tea Horse Road.
Conclusion: By combining molecular phylogeography with species distribution modeling, this study provides a coherent framework for understanding the complex evolutionary history of *P. mira*. The results reveal three distinct maternal lineages within the species, identify two independent glacial refugia (northwestern Yunnan and western Sichuan), and suggest that the ancient Tea Horse Road may have served as a dispersal corridor facilitating the westward expansion of *P. mira* into southeastern Xizang and the Himalaya. Together, this study not only provides new insights into the evolutionary history of *P. mira* and a scientific basis for the conservation and sustainable utilization of its genetic resources, but also establishes a new research paradigm for using phylogeographic approaches to explore biological distribution shifts driven by the synergistic effects of natural processes and human activities.
Key words: Third Pole; *Prunus mira*; plastid genome; maternal origin; phylogeography; ecological niche modelling

第三极(Third Pole)指以青藏高原为主体, 包含周边横断山脉、喜马拉雅山脉及部分中亚山地所构成的地理单元(Qiu, 2008; Liu et al., 2022), 囊括了4个全球生物多样性热点地区, 即中国西南山地、喜马拉雅、印缅地区和中亚山地。该区域平均海拔为4,054 m, 总面积达342万km^2 (Liu et al., 2022)。作为全球海拔最高、范围最大且生态组成最为独特的生态系统, 第三极孕育了极为丰富且高度特有的生物多样性。该地区分布有约18,000种维管植物, 其中特有植物约3,600种, 占总数的20% (Liu et al., 2022)。与此同时, 区域内生境类型多样, 人类活动历史悠久, 栽培作物种类也极为丰富, 包括青稞(*Hordeum vulgare* var. *coeleste*)、小麦(*Triticum aestivum*)、油菜(*Brassica napus*)、荞麦(*Fagopyrum esculentum*)、鸡爪谷(*Eleusine coracana*)等数十个物种, 而且蔬菜与果树种质资源分别包括20个科60余种和22个科180余种(顾茂芝, 1999)。其中, 光核桃(*Prunus mira*, 异名: *Amygdalus mira*)、藏杏(*P. holosericea*)等西藏特有的果树野生近缘种, 不仅是研究高原植物生态适应的理想材料, 也具有重要的育种与经济价值。然而, 目前对该地区特有果树起源与扩散历史的研究不够深入, 严重制约了其种质资源的科学保护与可持续利用。

光核桃(附录1)为第三极特有的果树(图1), 是栽培桃(*Prunus persica*)的野生近缘种(Hodel et al., 2021; Wang et al., 2021; Cao et al., 2022), 被列为国家二级重点保护野生植物(https://www.forestry.gov.cn/c/www/lczc/10746.jhtml)。该物种俗称“西藏桃”, 藏语称“康布”, 隶属于蔷薇科李属(*Prunus*), 为落叶乔木, 分布于第三极的喜马拉雅和横断山区, 包括西藏东南部、云南西北部及四川西部等地(图1); 生长于海拔2,000–3,500 m的高山灌丛、针阔叶混交林及山坡林缘(汪祖华和庄恩及, 2001; Gu & Barthlomew, 2003)。光核桃富含多种维生素、矿物质、油脂及不饱和脂肪酸, 具有抗炎作用(Zhou et al., 2022); 同时还具有耐寒、耐贫瘠、耐盐碱和抗病等优良特性(Wang et al., 2021; Cao et al., 2022), 是桃品种改良和砧木选育的理想材料。此外, 西藏自治区林芝市每年在光核桃花期举办“桃花节”, 有效推动了当地旅游业的发展(曾秀丽等, 2011)。因此, 光

核桃不仅具有重要的科研与育种价值, 还兼具经济效益与文化意义, 是探究区域特有果树起源的理想对象。

近年来, 随着群体遗传学和基因组学方法的快速发展, 围绕光核桃系统和遗传多样性的研究取得了新进展。在系统发育方面, 早期研究基于DNA片段推测光核桃与栽培桃的亲缘关系较近(Shi et al., 2013; Yazbek & Oh, 2013), Hodel等(2021)通过系统发育基因组学进一步确认了其与栽培桃的姐妹关系。群体遗传学方面, 早期研究(Guan et al., 2014; Li et al., 2014; Tian et al., 2015)利用低分辨率的分子标记(amplified fragment length polymorphism, AFLP; random amplified polymorphic DNA, RAPD; inter-simple sequence repeat, ISSR), 对有限样本(83份、15份、30份)进行了分析, 发现光核桃存在较高的遗传变异。Bao等(2017, 2024)分别利用SSR标记(21个种群, 420份样本)和质体基因组(plastid genome) DNA片段(32个种群, 577份样本, 覆盖西藏、四川、云南), 从核基因组与质体基因组层面揭示了光核桃的群体结构, 发现海拔是驱动其遗传分化的核心因素, 地理屏障限制了基因流, 并证实该物种存在显著的谱系地理结构及3个冰期避难所。在基因组学研究方面, Wang等(2021)利用全基因组单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)标记对光核桃进行分析, 检测到其在低温及高紫外线环境下的正向选择信号, 并进一步确认光核桃为栽培桃最近的野生近缘种。Cao等(2022)通过重建桃(*Prunus persica*)及其4个野生近缘种的系统发育框架, 将光核桃与其他野生桃类群的分化时间推定在约11.5 Ma, 并指出其高海拔群体蕴含丰富的抗性遗传资源。Li等(2025)基于全球1,020份桃种质资源的泛变异组与泛基因组分析, 进一步发现栽培桃最可能的野生祖先为光核桃。尽管上述研究取得了重要进展, 但目前仍存在地理采样覆盖不全(多集中于局部区域)和缺乏大样本量的质体全基因组分析等不足, 光核桃的起源地点、分化时间及扩散路径仍未得到完整阐明。

质体是植物特有的细胞器, 其基因组因具有单亲遗传(多为母系)、单倍体、无重组(或重组频率极低)、拷贝数高且易于分离等特性, 加之进化速率适中, 已被广泛用于植物谱系地理学及系统发育关系重建等研究(Bock, 2007; Weiss & Ferrand, 2007)。自20世纪80年代以来, 质体DNA片段在谱系地理学中得到日益广泛的应用, 这类片段也被有效用于追踪植物种群的冰期避难所、迁移路线及遗传结构(Avise, 2000; Petit et al., 2003)。近年来, 随着高通量测序技术的发展, 质体基因组已被应用于被子植物的系统发育重建。如Li HT等(2021)通过质体基因组构建了完整的被子植物科级系统发育框架; Fu等(2026)则基于质体基因组对荨麻科89%的属重建了该科的系统发育关系。近年来, 质体基因组也开始在谱系地理学中得到应用。例如, Xue等(2021)基于60个种群322个个体的质体基因组数据, 揭示了无距耧斗菜(*Aquilegia ecalcarata*)复合群的遗传分化与第四纪气候波动及地理异质性之间的关联。Wakhungu 等 (2026) 对芒苞草 (*Acanthochlamys bracteata*)的研究揭示了其遗传分化并识别了气候避难所, 为该濒危物种的保护提供了科学依据。而结合核糖体DNA (nrDNA)序列数据, 则能够同时整合母系与双亲遗传信息, 从而提供更为全面的物种演化图景。二者联合既可相互验证系统发育关系的可靠性, 又能在出现核质冲突时检测到杂交渐渗或不完全谱系分选等关键演化过程(Duan et al., 2023)。例如, Song等(2024)基于两个分子标记, 通过谱系地理学分析, 探讨了喙核桃(*Carya sinensis*)的跨境保护策略。Khan等(2025)则利用该组合研究了水麻(*Debregeasia orientalis*)在中国西南地区的谱系演化历史, 结果表明复杂的地表格局在物种演化进程中发挥了关键作用。

本研究在光核桃全面系统调查取样的基础上, 基于746份样本的质体基因组及核糖体DNA (nrDNA)序列数据, 对光核桃开展了分子谱系地理学分析, 并结合物种分布模拟, 系统解析了该物种的起源与扩散历史。具体研究目标如下: (1)明确光核桃种群的遗传结构特征, 揭示其遗传多样性分布格局; (2)估算种内支系分化时间, 重建种群历史动态, 推断其历史扩散路线; (3)预测未来气候变化情景下光核桃潜在适生区的分布变化。本研究试图阐明光核桃的起源与演化历史, 为我国桃属(*Amygdalus*)种质资源的科学保育与可持续管理提供理论指导, 并为运用谱系地理学方法探索“自然–人文”协同驱动下的生物分布变迁提供可循范式。

1 材料与方法

1.1 植物材料和数据收集

在中国植物图像库(Plant Photo Bank of China, PPBC, http://ppbc.iplant.cn/)、中国数字植物标本馆(Chinese Virtual Herbarium, CVH, http://www.cvh.ac.cn/)、全球生物多样性信息网路(Global Biodiversity Information Facility, GBIF, https://www.gbif.org/)等网站查询光核桃的照片和标本记录等, 并结合文献报道的信息, 整合成光核桃的分布点信息(图1)。基于分布点信息开展野外调查, 在采样时, 相邻居群间原则上不小于50 km, 每个居群内个体间距离不低于100 m。在野外考察过程中, 详细记录每个个体的经纬度、海拔、行政区划等信息。选择干净、幼嫩且无明显病虫害的叶片作为DNA分子材料, 放置在分子材料纸袋中, 随后用硅胶材料干燥保存。每个个体采集1–2份凭证标本, 保存于中国科学院昆明植物研究所标本馆(Herbarium of Kunming Institute of Botany (KUN), Chinese Academy of Sciences)。

从2018年到2023年, 课题组相关人员陆续在云南、西藏、四川地区采集到99个居群(图1, 附录2)。本研究中, 从每个居群选取4–6个个体, 共计445个个体。此外, 从NCBI (National Center for Biotechnology Information, https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)下载有详细地理位置信息的光核桃基因组数据, 包含301个个体(Wang et al., 2021)。整合这两部分数据, 得到746份样本, 取样范围覆盖了光核桃的整个分布区(图1)。由于文献中的数据有一定的地理偏差, 为了能在群体尺度开展分析, 用ArcGIS Pro v2.9.2 (ESRI, Redlands, CA, USA)对来自NCBI的样品重新定义群体, 将距离20 km以内的样本合并为一个居群, 最终得到42个居群(附录2)。

1.2 DNA提取及测序

每个个体选取约0.20 g硅胶干燥的叶片材料, 采用改良的CTAB法(Doyle & Doyle, 1987; 刘杰和高连明, 2011)提取总DNA, 进而用1%琼脂糖凝胶电泳和Nano Drop® ND-2000分光光度计(Thermo Fisher Scientific, Wilmington, DE, USA)检测DNA的质量和浓度, 检测合格的样品送至安诺优达基因科技公司进行建库测序。建库时, 先将DNA样本打断成200–500 bp的片段, 使用NEBNext Ultra II DNA Library Prep Kit for Illumina (New England BioLabs, Massachusetts, USA)构建DNA文库。随后在华大智造(MGI) DNBSEQ-T7测序平台(中国深圳)上进行双端150 bp (PE150)测序, 测序深度为25 ×, 每个样本的平均数据产出量约为7 Gb。

此外, 以检索式("*Prunus*" OR "*Prunus mira*" OR "*Amygdalus mira*") AND ("genomic")在Google

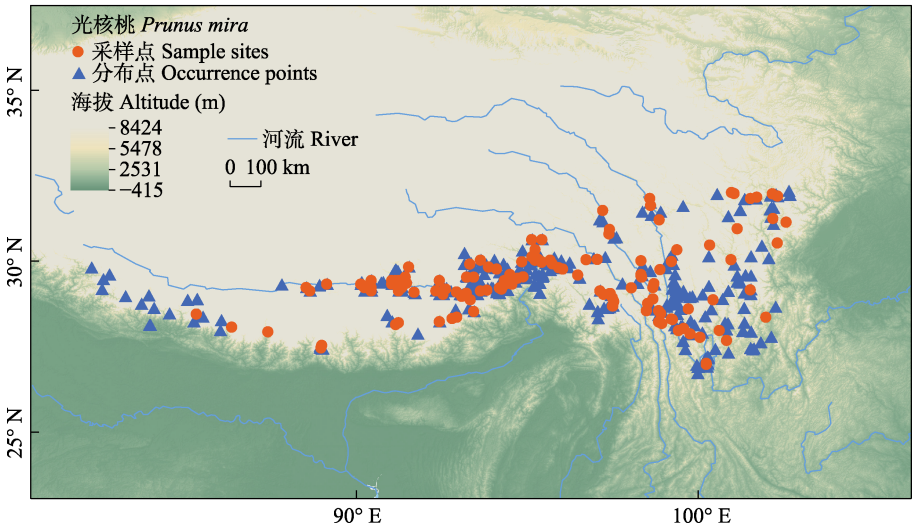


图1 光核桃的采样点与分布点示意图。分布点数据来源于中国植物图像库(PPBC, http://ppbc.iplant.cn/)、中国数字植物标本馆(CVH, http://www.cvh.ac.cn/)、全球生物多样性信息网络(GBIF, https://www.gbif.org/)及相关文献。

Fig. 1 Sample sites and occurrence points of *Prunus mira*. Occurrence data were obtained from the Plant Photo Bank of China (PPBC, http://ppbc.iplant.cn/), Chinese Virtual Herbarium (CVH, http://www.cvh.ac.cn/), Global Biodiversity Information Facility (GBIF, https://www.gbif.org/), and relevant literature.

Scholar中查找光核桃群体基因组学研究的文献, 并依据文中链接从NCBI等数据库获取其重测序数据。用SRA Toolkit v3.0.2 (https://github.com/ncbi/sra-tools.wiki.git)工具下载sra格式的基因序列, 将下载的.sra文件在Linux系统中用fasterq-dump-orig和pigz v2.3 (https://zlib.net/pigz/)命令脚本转换、压缩成fasta格式的文件。

1.3 质体基因组及nrDNA序列的组装、注释

以光核桃质体基因组(序列号: NC_014697.1)和圆叶樱桃(*Prunus mahaleb*) nrDNA序列(序列号: MT796547)作为参考序列, 使用GetOrganelle v1.7.7.0提取、组装完整的质体基因组和nrDNA序列(Jin et al., 2020)。对于不成环的质体基因组, 使用Bandage v0.8.1 (Wick et al., 2015)手动解析组装图中的分支路径并提取环状序列。最后, 将所有序列导入Geneious Prime v2022.02软件中检查、注释(Kearse et al., 2012), 并用插件MAFFT v7.3进行比对, 生成矩阵文件用于后续分析(Katoh & Standley, 2013)。最终分别新获得了746条质体基因组和nrDNA序列。

1.4 单倍型筛选及遗传结构分析

将质体基因组和nrDNA序列矩阵导入DnaSP v6 (Rozas et al., 2017)筛选单倍型类型。为全面揭示质体基因组数据集中的遗传变异, 开展了两种分析: “忽略和考虑”插入/缺失(INDEL)位点, 后者分析中将“Sites with gaps/missing”参数设置为“Considered”。为重建单倍型间的系统发育关系, 选择光核桃的近缘种栽培桃、甘肃桃(*Prunus kansuensis*)、山桃(*P. davidiana*)、扁桃(*P. dulcis*)及小果蔷薇(*Rosa cymosa*)为外类群(附录3)。使用jModelTest v2.1.7软件(Posada, 2008), 基于赤池信息准则(AIC)选择GTR + I + G (即GTR + Gamma分布 + 不变位点)为最优核苷酸替换模型。采用RAxML v8.2.12 (Stamatakis, 2014)构建最大似然(maximum likelihood, ML)树, 自举重复次数设为1,000次。同时使用MrBayes v3.2.7a (Ronquist et al., 2012)构建贝叶斯(Bayesian inferences, BI)树。最后, 利用在线平台iTOL (Interactive Tree of Life, https://itol.embl.de)对系统发育树进行可视化展示。

为了探究光核桃物种内样本间的聚类关系, 基于筛选出的光核桃质体基因组和nrDNA序列矩阵, 使用Popart v1.7 (Leigh et al., 2015)的Templeton Crandall Singh (TCS) Network算法构建不同单倍型间的网状进化关系。通过R软件的adegenet包进行主成分分析(principal component analysis, PCA), 并用ggplot可视化。用Structure v2.3.4 (Pritchard et al., 2000)进行个体指派分析, 参数设置为K = 1–10, Length of burn-in-period = 50,000, Number of MCMC replications after burn in = 100,000。最佳K值通过STRUCTURE HARVESTER在线网站(https://taylor0.biology.ucla.edu/structureHarvester/)来确定。此外, 对考虑了插入/缺失位点的质体基因组数据集, 也采用上述方法构建单倍型的ML树, 并进行PCA分析, 比较聚类情况是否有变化。

1.5 遗传多样性及遗传分化

基于质体基因组和nrDNA序列, 在DnaSP v6 (Rozas et al., 2017)中计算光核桃物种、分支、群体水平的单倍型多样性(haplotype diversity, H_d)、核苷酸多样性(nucleotide diversity, π), 平均核苷酸差异数(average number of nucleotide, K)。为展示遗传多样性的空间格局, 用ArcGIS Pro v2.9.2 (ESRI, Redlands, CA, USA)绘制物种和分支水平的单倍型地理分布图。此外, 对H_d和π两个遗传多样性参数, 在ArcGIS Pro v2.9.2中使用反距离权重(inverse distance weighted, IDW)法进行空间插值分析。为了进一步检验各分支间和各单倍型间的遗传差异, 将筛选出的单倍型导入MEGA-X计算遗传距离(p-distance) (Kumar et al., 1994), 使用R软件的Pheatmap包通过热图可视化结果。

1.6 群体分化和历史动态分析

为估算光核桃及其主要遗传分支的分化时间, 本研究选取蔷薇目中桑科、荨麻科以及蔷薇科内蔷薇亚科、苹果亚科和李亚科的代表物种作为外类群(附录3)。基于上述外类群及本研究鉴定获得的26个质体基因组单倍型, 在BEAST v1.10.4软件(Drummond & Rambaut, 2007)中进行分歧时间估算。分析中设置了4个化石校准点: (1)蔷薇目的分化时间设为101.05 Ma (Wang et al., 2009); (2)李亚科的分化时间设为55 Ma (Li et al., 2011a); (3)蔷薇科的分化时间设为48.6 Ma[①]; (4)苹果亚科的分化时间设为45 Ma (Velasco et al., 2010)。

① Edelman DW (1975) The Eocene Germer Basin Flora of South-Central Idaho. Master’s thesis, University of Idaho, Moscow, USA.

在BEAUti v1.8 (Drummond et al., 2012)中设置分析参数: 采用非相关性对数宽松分子钟(uncorrelated lognormal relaxed clock), 以GTR模型作为核苷酸替换模型, 分子演化速率设为1.0×10^{-9} mutations·site^{-1}·year^{-1} (Zurawski et al., 1984)。马尔可夫链蒙特卡洛(Markov Chain Monte Carlo, MCMC)链长设为8亿代, 将生成的文件导入BEAST v1.10.4运行。结果文件使用Tracer v1.7.2 (Rambaut et al., 2018)进行检查, 确保所有参数的有效样本量(effective sample size, ESS)均大于200, 以判定收敛。

为推断光核桃不同分支的种群历史动态, 基于质体基因组数据, 采用与前述分歧时间估算相同的分析框架及参数设置(非相关性对数宽松分子钟、GTR模型、1.0×10^{-9} mutations·site^{-1}·year^{-1}), 但在BEAST v1.10.4中将MCMC链长设为20,000,000代。运行结果在Tracer v1.7.2中评估, 确保ESS值均大于200。最后, 通过贝叶斯天际线重建(Bayesian skyline reconstruction, BSP), 分别将时间范围限定为15,000年和1,500年, 以比较不同分支的有效种群规模变化历史。

1.7 生态位模拟

本研究的生态位模拟分析遵从我们前期工作的框架(Wambulwa et al., 2025; Fan et al., 2026)。其中, 物种分布数据汇总自野外考察、在线数据库及已发表文献(附录2; Wang et al., 2021), 而环境数据则直接来自Wambulwa等(2025)和Fan等(2026)。为降低过拟合风险, 在ArcGIS Pro v2.9.2中对各分支分布点进行了稀疏化处理(移除5 km内的邻近点), 并以当前分布范围外扩200 km作为分析区域。全球高程数据与3个时期(当前、末次冰盛期及2100年RCP8.5)的19个生物气候因子(附录4)分别下载自全球行政区域数据库(GADM, https://gadm.org/)和WorldClim数据库(https://www.worldclim.org/)。通过SDMtoolbox v2.3插件去除高相关性因子后, Clade A、Clade B及Clade C最终保留的环境变量数量分别为5个(bio1、bio3、bio4、bio14、bio15)、4个(bio1、bio3、bio15、bio17)和5个(bio1、bio3、bio4、bio15、bio17) (附录5)。采用MaxEnt v3.4.1软件(Phillips et al., 2006)对各分支进行生态位模拟, 模型精度通过接收者操作特征(receiver operator characteristic, ROC)曲线和曲线下面积(areas under receiver operator characteristic curves, AUC)来共同进行评估, 以AUC > 0.8作为模型拟合优良的判定标准(附录6)。各分支在不同时期的模拟结果最终导入ArcGIS Pro v2.9.2进行空间可视化展示。

2 结果

2.1 单倍型多样性及群体遗传结构

在746个光核桃质体基因组中, 不考虑插入/缺失变异的情况下, 检测到26个单倍型; 当考虑插入/缺失后, 单倍型数量增加至59个。质体基因组单倍型系统发育分析显示, ML和BI系统发育树的拓扑结构一致(图2b), 光核桃的所有单倍型形成一个单系, 并分为3个具有高支持的主要支系, 且有较高的支持率, 分别命名为Clade A、Clade B和Clade C分支, 其中Clade A和Clade B为姐妹分支, Clade C为早期分化分支。STRUCTURE分析结果显示, 最佳K值为3 (附录7a), 此时, Clade A、Clade B、Clade C呈现独立的遗传分组, 与单倍型系统发育分析结果吻合(图2d)。单倍型PCA结果显示, 前2个主成分累计解释了77.76%的遗传变异, 并将3个支系清晰地划分为3个独立的聚类簇, 分别对应于系统发育树中的3个分支(图2c)。单倍型网络图的分析结果与上述聚类模式相一致, 清晰呈现出3个显著的分支。不同分支之间的突变步数均大于27步, 而各分支内部单倍型间的突变步数仅为1–3步, 这进一步支持了光核桃种群划分为3个分支的聚类结果(图2a)。此外, 基于包含插入/缺失变异的数据集构建的ML/BI系统发育树及主成分分析结果, 也进一步验证了上述聚类模式(附录8)。基于此, 本研究将光核桃明确划分为3个分支(图2, 附录8)。

从地理分布上看, 3个分支有一定的地理分异。Clade A和Clade B分布相似, 主要分布于滇西北和西藏东南部, Clade C主要分布于四川地区, 少部分个体分布到西藏东南部和滇西北(图3, 附录9)。就单倍型分布而言, 在不考虑插入/缺失变异的质体基因组数据集中, Clade A (单倍型H1–H9)分布最广, 私有单倍型集中在西藏东南部(2个), 部分在滇西北(2个)和川西(1个); Clade B (单倍型H10–H16)的分布区基本和Clade A重叠, 包含4个私有单倍型(云南地区2个、西藏地区2个); Clade C (单倍型H17–H26)

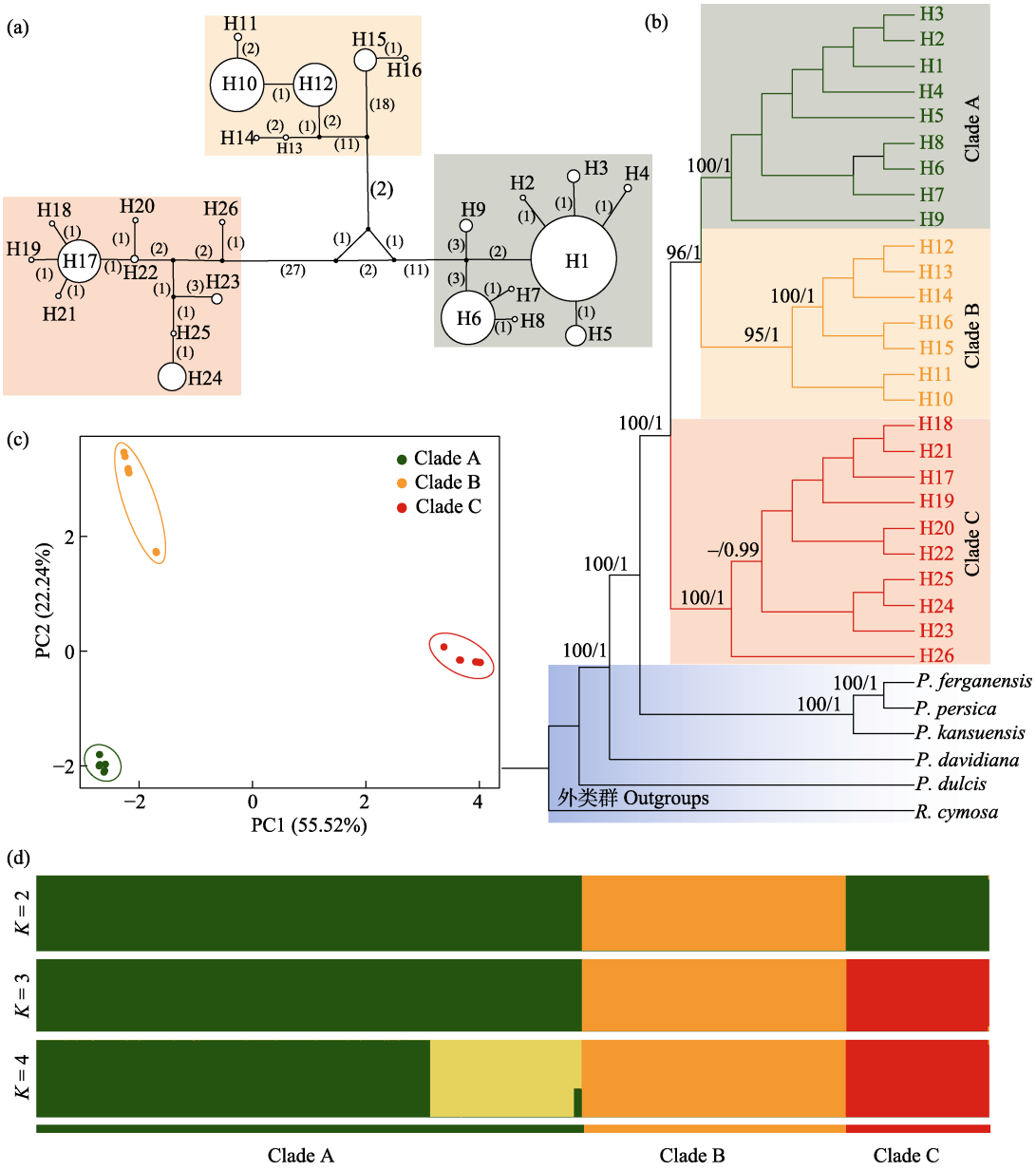


图2　基于光核桃质体基因组的系统发育关系和群体结构分析结果，不同颜色代表3个分支(绿色代表Clade A；橙色代表Clade B；红色代表Clade C)。(a)基于Templeton Crandall Singh (TCS)法构建的单倍型网络图(Network)。圆圈大小与单倍型频率成正比，圆圈间短线上标注的数字表示突变步数；(b)利用最大似然法(ML)和贝叶斯推断法(BI)构建的不同单倍型间的系统发育关系，节点处标注了自展值(BS > 95%)和后验概率(PP > 0.95)；(c)基于质体基因组数据的主成分分析(PCA)结果；(d) STRUCTURE分析的个体贝叶斯指派结果(*K* = 2–4)。外类群：*P. ferganensis*：新疆桃；*P. persica*：栽培桃；*P. kansuensis*：甘肃桃；*P. davidiana*：山桃；*P. dulcis*：扁桃；*R. cymosa*：小果蔷薇。

Fig. 2　Phylogenetic relationships and population structure of *Prunus mira* as revealed by plastid genome data, different colors represent three clades (green represents Clade A; orange represents Clade B; red represents Clade C). (a) Haplotype network generated using the Templeton Crandall Singh (TCS) approach. Circle sizes reflect the relative frequencies of haplotypes, and the numbers of mutational steps between pairs of haplotypes are indicated along the connecting lines. (b) Maximum likelihood (ML) and Bayesian Inference (BI) phylogenetic tree. Branches of the three major clades are color-coded, with bootstrap values (BS > 95%) and posterior probabilities (PP > 0.95) shown at the corresponding nodes. (c) Principal component analysis (PCA) plot of haplotypes, illustrating genetic differentiation among the three clades. (d) Bayesian population assignment results from STRUCTURE at *K* = 2–4, where each individual is represented as a vertical bar partitioned into *K* colored segments representing membership coefficients. Outgroups: *Prunus ferganensis*, *P. persica*, *P. kansuensis*, *P. davidianas*, *P. dulcis* and *Rosa cymosa*.

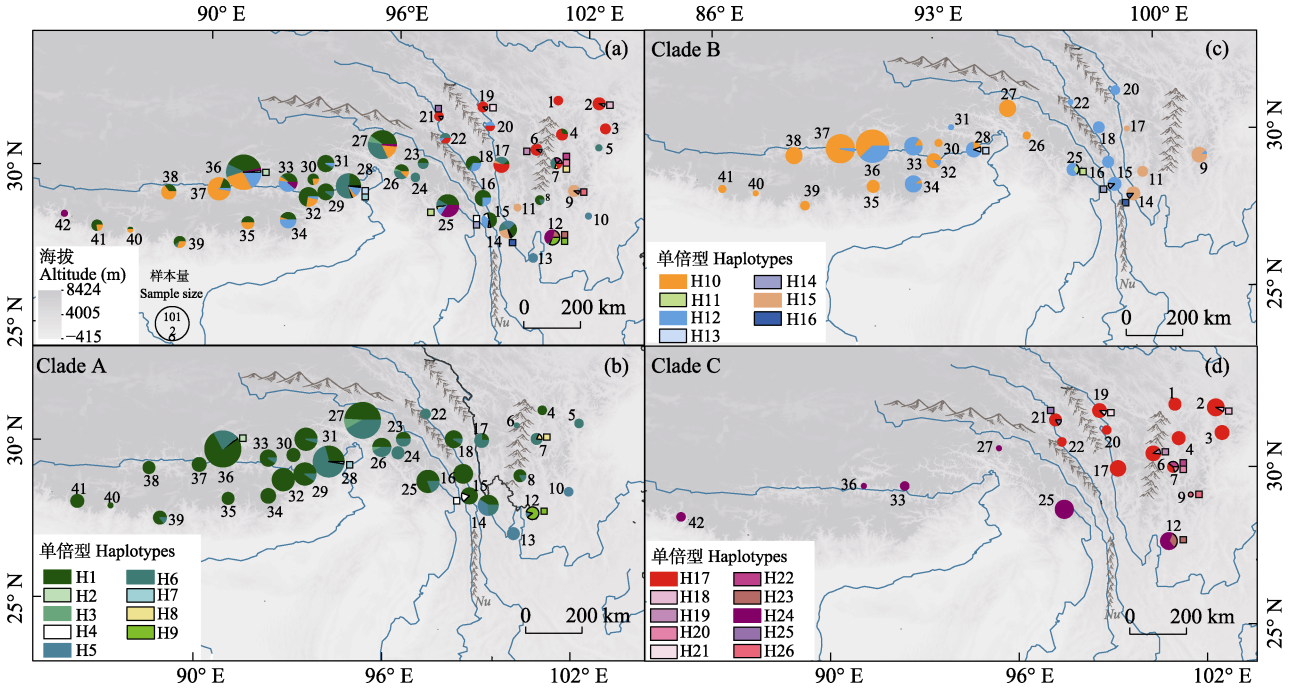


图3　光核桃质体基因组单倍型地理分布。物种水平(a)及不同分支((b) Clade A; (c) Clade B; (d) Clade C)中单倍型的空间分布格局。饼图中不同颜色代表不同的单倍型类型，饼图大小与对应单倍型的样本量成正比。各饼图旁附带的柱状图(条形图)用于指示该群体中所含有的特有单倍型类型及其数量。蓝色线条代表河流。地图上标注了有隔离作用的山脉引自Liu等(2022)。

Fig. 3　Geographical distribution of haplotypes of *Prunus mira* based on plastid genome data. The figure illustrates the spatial distribution patterns of haplotypes across species (a) and different clades, including Clade A (b), Clade B (c) and Clade C (d). Different colors within each pie chart represent distinct haplotype types, and the area of each pie chart is proportional to the sample size of the corresponding haplotype. The bars adjacent to each pie chart indicate the types and numbers of private haplotypes present in each population. Blue lines represent rivers. The map marks mountain ranges that act as a barrier according to Liu et al. (2022).

地理分布较狭窄，主要集中在四川地区，仅有少部分分布到云南和西藏地区，7个私有单倍型集中在川西地区，1个在滇西北。在考虑插入/缺失变异后单倍型的地理分布呈现相似的结果，但私有单倍型增加，不同分支的单倍型聚集区域更为明显，Clade A和Clade B的私有单倍型集中在滇西北地区(21个)，其次是西藏东南部的林芝市、山南市(7个)，最后是四川西南部(2个)，而Clade C的私有单倍型主要分布在横断山北部的川西高原地区(11个)，少部分分散在滇西北(3个)和西藏东南部地区(1个)。

nrDNA数据集揭示的遗传结构较弱(附录10)。具体而言，该数据集共包含31个单倍型，其中私有单倍型14个(附录11)，但系统发育分析(ML/BI)各分支的支持率较低，无法形成清晰的分组关系(附录10)。PCA分析显示样本呈离散分布，未见明显聚类。STRUCTURE分析虽支持最佳K值为4，但也未能分辨出明确的遗传聚类(附录7b，附录10)。单倍型网络分析显示，大多数单倍型间的突变步数只有一步，各单倍型间呈现复杂的嵌套结构，无明显的谱系聚类(附录10)。单倍型地理分布图显示(附录11)，各居群单倍型多样性较高，私有单倍型主要分布在四川(7个)和西藏(6个)，仅有1个分布在云南。

2.2　遗传多样性及遗传分化

基于nrDNA序列的光核桃单倍型多样性(H_d = 0.87, π = 4.30 × 10^{-4})高于质体基因组的结果(H_d = 0.79, π = 1.60 × 10^{-4})。在质体基因组的不同分支中，Clade A的遗传多样性最低(H_d = 0.50, π = 1.00 × 10^{-5}, K = 2.19)，而Clade B最高(H_d = 0.59, π = 1.00 × 10^{-4}, K = 15.07), Clade C (H_d = 0.54 , π = 2.00 × 10^{-5}, K = 2.91)介于二者之间(附录12)。考虑插入/缺失后，各分支的单倍型多样性有所上升(附录12)。

在基于质体基因组计算的光核桃不同居群的遗传多样性结果中(图4，附录13)，位于川西高原地区的居群7 (H_d = 0.82，四川甘孜藏族自治州雅江县)

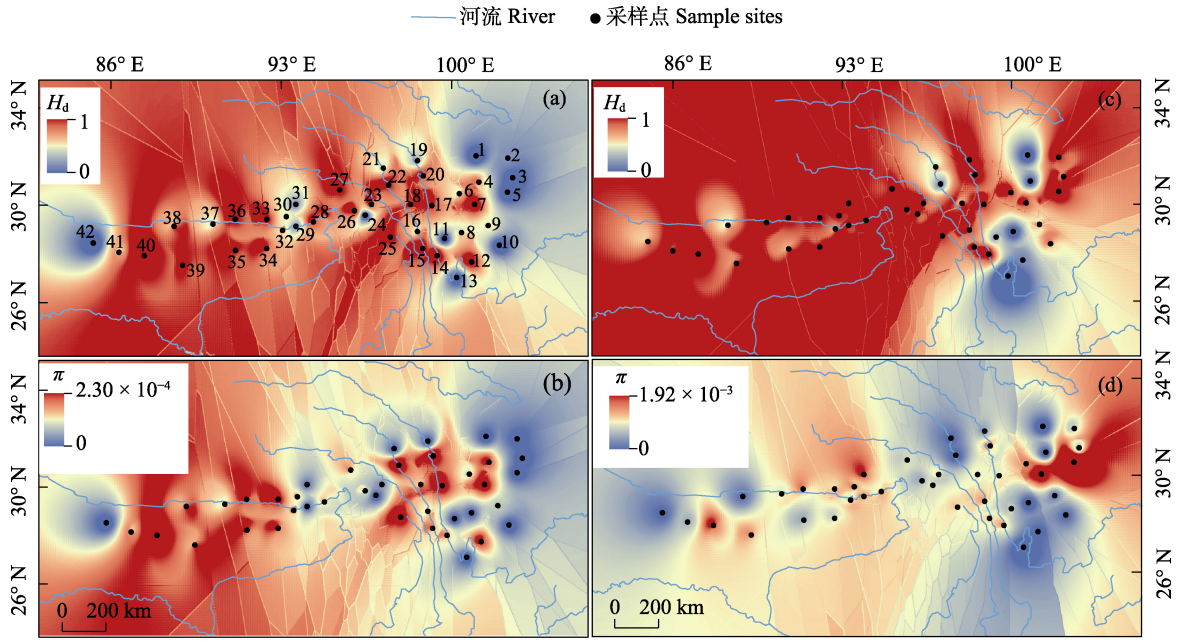


图4　基于反距离权重(IDW)法的光核桃不同数据集的遗传多样性空间插值。(a)和(b)分别基于质体基因组数据展示各居群单倍型多样性(H_d)和核苷酸多样性(π)。(c)和(d)分别基于核糖体DNA (nrDNA)展示各居群的单倍型多样性(haplotype diversity, H_d)和核苷酸多样性(nucleotide diversity, π)。颜色梯度代表多样性数值的高低。从蓝色到红色表示多样性数值逐渐升高。

Fig. 4　Spatial interpolation of genetic diversity of *Prunus mira* using the inverse distance weighting (IDW) method based on different datasets. (a) and (b) present the haplotype diversity (H_d) and nucleotide diversity (π) of each population based on plastid genome data, respectively. (c) and (d) show the spatial distribution of H_d and π based on nuclear ribosomal DNA (nrDNA) sequences, respectively. Diversity values are represented by a color ramp ranging from blue (low) to red (high).

和位于滇西北地区的居群14 (H_d = 0.82, 云南迪庆藏族自治州德钦县)有最高的单倍型多样性; 位于川西高原地区的居群2 (H_d = 0.17, 四川阿坝州金川县), 藏东南雅鲁藏布江中下游的居群29 (H_d = 0.18, 西藏自治区林芝市米林县), 居群31 (H_d = 0.18, 西藏自治区林芝市工布江达县)遗传多样性较低; 位于藏东南雅鲁藏布江上游的居群40 ($\pi = 2.30 \times 10^{-4}$, K = 36, 西藏自治区日喀则市定结县)和位于藏东地区的居群22 ($\pi = 2.00 \times 10^{-4}$, K = 32.11, 西藏自治区昌都市察雅县)有最高的核苷酸多样性和平均核苷酸差异数; 位于川西高原的居群2 ($\pi = 1.06 \times 10^{-6}$, K = 0.17, 四川阿坝州金川县)有最低的核苷酸多样性和平均核苷酸差异数。在基于nrDNA计算的光核桃不同的居群的遗传多样性结果中, 位于川西高原的居群20 (H_d = 0.93, 四川省甘孜白玉县)和位于滇西北地区的居群14 (H_d = 0.90, 云南迪庆藏族自治州德钦县)有较高的单倍型多样性; 位于川西高原的居群5 ($\pi = 1.92 \times 10^{-3}$, K = 10.67, 四川甘孜藏族自治州康定市捧塔乡)有最高的核苷酸多样性和平均核苷酸差异数; 位于川西高原的居群1 (H_d = 0.33, $\pi = 6.00 \times 10^{-5}$, K = 0.33, 四川阿坝州壤塘县)有最低的遗传多样性。遗传多样性的空间差值结果显示(图4), 在三江并流区域(滇西北)和藏东南雅鲁藏布江中下游区域的居群显示出较高的遗传多样性, 而四川西部和南部的居群显示出较低的遗传多样性。

遗传分化估算结果显示, 光核桃各分支间存在显著的遗传分化(附录14), Clade C与Clade A间的分化最高(F_{ST} = 0.90), Clade A和Clade B之间的分化最低(F_{ST} = 0.68)。与分支间的遗传分化相似, 质体基因组单倍型遗传距离的热图分析结果显示(附录15), 分组间单倍型的遗传距离大于分组内, 其中Clade C的单倍型与其他分支差异最大(2.82×10^{-4}至3.59×10^{-4})。在nrDNA数据集中, 单倍型间的遗传距离较小, 但部分分布在川西高原地区的单倍型(H28–H31)与其他单倍型存在较大的遗传距离(1.50×10^{-3})。

2.3　谱系分化时间估计算及种群历史动态

基于质体基因组的分化时间分析表明(图5b):

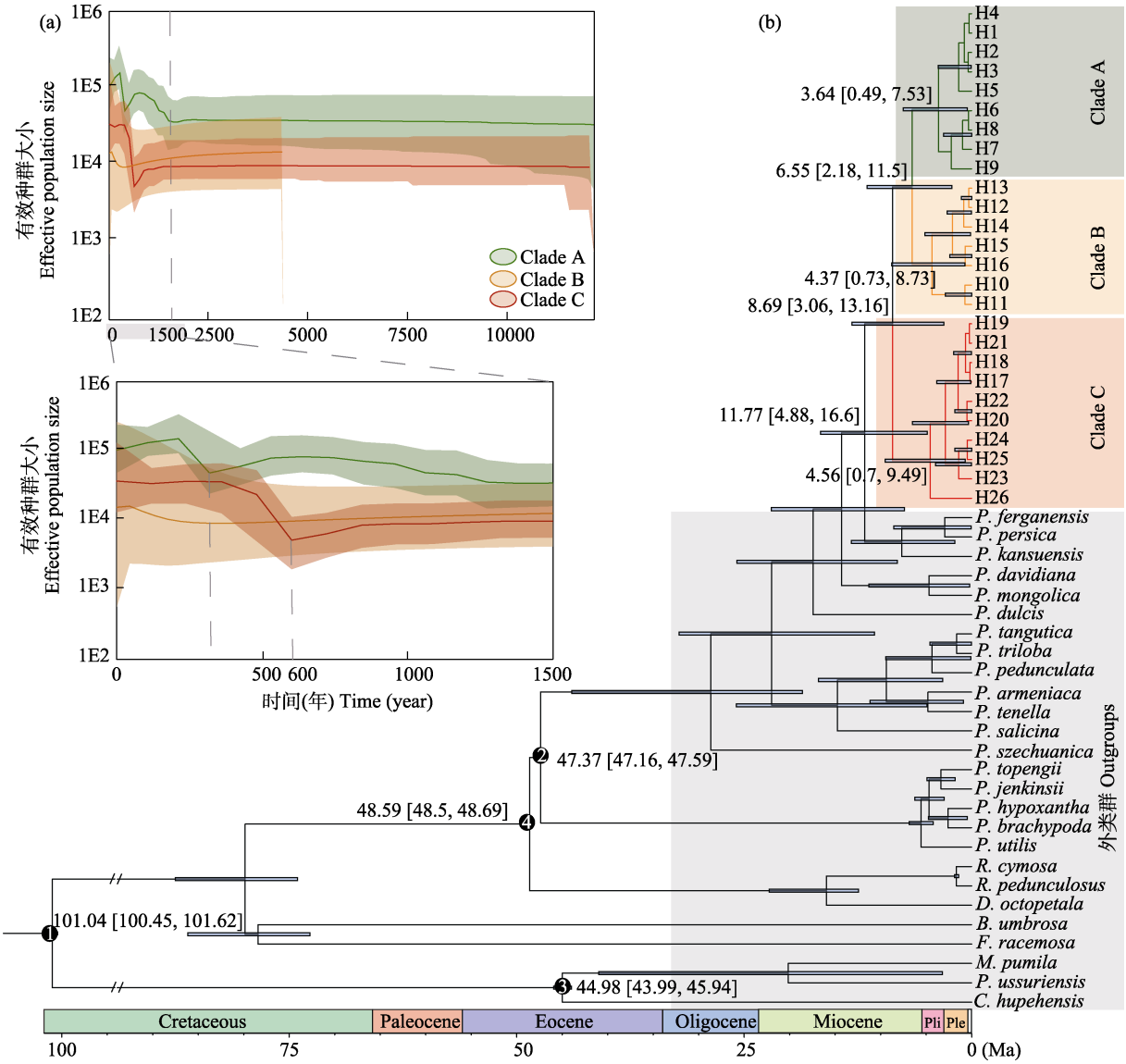


图5　基于光核桃质体基因组的不同分支群体动态历史与分化时间。(a)不同分支的贝叶斯天际线图。图中实线表示有效种群大小的中位估计值，浅色阴影区域表示95%最高后验密度区间(highest posterior density, HPD)，横坐标代表时间，纵坐标代表不同时期的有效种群大小，绿色代表Clade A，橙色代表Clade B，红色代表Clade C。(b)基于单倍型构建的分歧时间树。节点上方数字表示分化时间(Ma)，节点上的蓝色横条和括号内数值表示分化时间的95% HPD，带序号的黑色圆点指示化石标定点，灰色阴影区域代表所用到的外类群。除李属(*Prunus*)外，还包含小果蔷薇(*Rosa cymosa*)、密毛纤细悬钩子(*Rubus pedunculosus*)、仙女木(*Dryas octopetala*)、双尖芒麻(*Boehmeria umbrosa*)、聚果榕(*Ficus racemosa*)、苹果(*Malus pumila*)、秋子梨(*Pyrus ussuriensis*)和湖北山楂(*Crataegus hupehensis*)。Pli：上新世(Pliocene)；Ple：更新世(Pleistocene)。

Fig. 5　Population demography and divergence times of different clades of *Prunus mira* based on plastid genome data. (a) Bayesian skyline plots for different clades. Solid lines represent the median estimates of effective population sizes, with light-shaded areas indicating the 95% highest posterior density intervals (HPD). The horizontal axis represents time, and the vertical axis represents the effective population size at different periods. Different colors denote distinct clades (green represents Clade A; orange represents Clade B; red represents Clade C). (b) Divergence time tree based on haplotypes. Numbers above nodes indicate divergence times (Ma), and blue bars at nodes and values in brackets represent the 95% HPD. The gray shaded areas represent the outgroups used, including species of *Prunus* spp. and *Rosa cymose*, *Rubus pedunculosus*, *Dryas octopetala*, *Boehmeria umbrosa*, *Ficus racemosa*, *Malus pumila*, *Pyrus ussuriensis*, and *Crataegus hupehensis*. Black circles with numbers denote fossil calibration points. Pli, Pliocene; Ple, Pleistocene.

蔷薇目共同祖先的分化时间约为101.04 Ma (95%最高后验密度区间(highest posterior density, HPD): 100.45–101.62 Ma)，其下的苹果亚科与蔷薇亚科分别约为44.98 Ma (95% HPD: 43.99–45.94 Ma)和

48.59 Ma (95% HPD: 48.50–48.69 Ma), 后者与化石标定点时间高度吻合。在属下水平, 光核桃与其他桃亚属物种的分化始于中新世中期, 约11.77 Ma (95% HPD: 4.88–16.60 Ma); 3个分支的共同祖先出现在约8.69 Ma (95% HPD: 3.06–13.16 Ma)。其中, Clade C最早分化, 约4.56 Ma (95% HPD: 0.70–9.49 Ma), 随后为Clade B (约4.37 Ma; 95% HPD: 0.73–8.78 Ma)和Clade A (约3.64 Ma; 95% HPD: 0.49–7.53 Ma)。

BSP分析结果显示(图5a), 光核桃不同分支在很长一段时间内种群大小均处于动态平衡之中, 直至约1,500年前才出现明显变化。具体而言: Clade A的有效种群规模经历了快速扩张, 随后在约500年前发生了一次收缩, 之后再次快速扩张; Clade C的有效种群规模相对稳定, 但在约600年前经历了一次瓶颈效应, 此后虽发生快速扩张, 但扩张幅度有限; 相比之下, Clade B的种群规模长期保持动态平衡, 直至近200年才呈现轻微增长。

2.4 生态位模拟

生态位模拟结果显示, 所有模型在不同时期的AUC值均大于0.80, 表明模拟结果具有较高的可信度(附录6)。在环境变量贡献度方面, bio1 (年平均气温)对光核桃各分支潜在分布的贡献最大(44%–85.7%), 其次为降水相关变量bio17 (最旱季降水量), 表明温度是影响不同时期光核桃各分支潜在分布区变化的主导气候因子, 而降水的贡献相对较小(附录5)。从时空动态来看(图6): 自末次冰盛期至当前, 各分支的潜在适生区面积均呈扩张趋势。就未来变化趋势而言, Clade A与Clade B在西藏雅鲁藏布江中游区域呈现适生区扩张, 而在三江并流区则略有收缩; 相比之下, Clade C从过去到未来的适生区面积持续扩张。

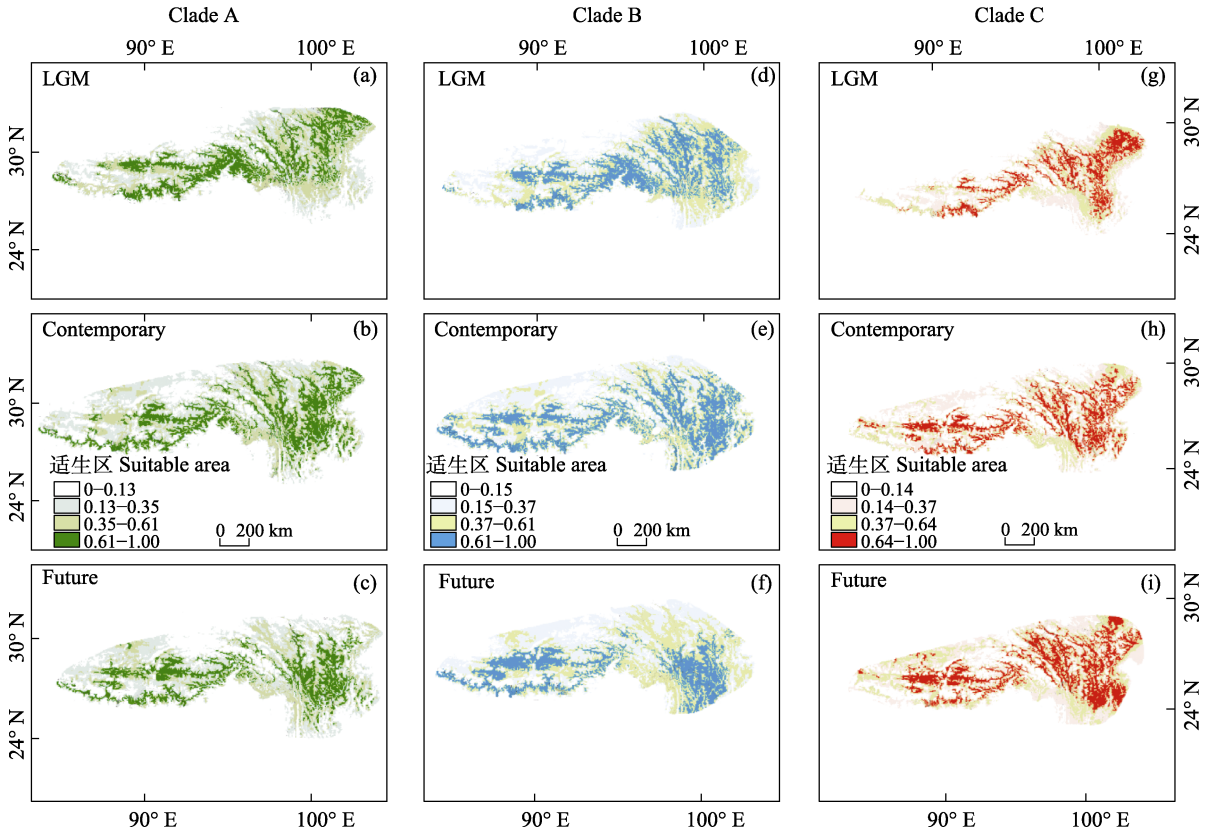


图6 光核桃不同分支在不同时期的潜在分布区。图中每一列代表一个分支(Clade A、B、C), 每一行代表一个气候时期(LGM、Contemporary、Future)。颜色梯度从深到浅表示生境适宜度由高到低。LGM: 末次冰盛期; Contemporary: 现代(1970–2000)气候情景; Future: 未来(2081–2100) RCP8.5高排放情景。

Fig. 6 Potential distribution areas of different clades of *Prunus mira* under different climatic periods. Each column represents a clade (Clade A, B, and C), and each row represents a climatic period (LGM, Contemporary, and Future). The color ramp from dark to light represents habitat suitability from high to low. LGM, Last Glacial Maximum; Contemporary, Contemporary (1970–2000) climate scenarios; Future, Future (2081–2100) RCP8.5 high-emission scenario.

3 讨论

3.1 光核桃的谱系分化及其成因

地质历史事件造成的地理隔离通常是驱动物种谱系分化的关键因素(Hewitt, 2000; Favre et al., 2015)。光核桃在横断山区表现出显著的谱系分化, 解析其形成机制是理解该物种演化历史的关键。基于质体基因组的群体遗传结构分析(ML/BI系统发育树、单倍型网络分析、STRUCTURE分析、主成分分析)结果显示, 光核桃种群存在3个显著分化的谱系分支(Clade A、Clade B、Clade C), 分支间遗传分化程度较高(F_{ST} > 0.25) (图2, 附录8, 附录14, 附录15)。这一发现与Bao等(2017)基于SSR标记的研究结果相似, 该研究同样将西藏分布的21个光核桃群体划分为3个遗传类群, 并指出群体间存在显著的遗传分化, 但需注意不同标记所揭示的遗传聚类之间并无直接对应关系。然而, Bao等(2024)基于5个叶绿体DNA片段对577个个体进行谱系地理学分析后, 提出了不同的群体分化格局: 作者将32个光核桃群体划分为雅鲁藏布江和横断山两个谱系, 检测到22个单倍型, 单倍型间变异步数为1–4。值得注意的是, 该研究未检测到与本研究相对应的3个显著分支, 且其单倍型间的突变步数较少, 分辨率较低。上述差异可能源于分子标记的解析度不同: 全质体基因组比少数叶绿体片段能提供更多变异位点, 从而揭示更精细的谱系结构(Xue et al., 2021; Song et al., 2024)。本研究正是基于这一优势, 检测到了此前未发现的3分支谱系结构。

3个分支中, Clade C分化最为显著, 其分布集中于川西高原, 与另外2个分支在地理上被沙鲁里山等天然屏障分隔(图3, 附录9, 附录16)。地理隔离是限制基因流、促进谱系分化的关键因素(Loveless & Hamrick, 1984)。类似现象也见于同域分布的芒苞草, 其分布于川西炉霍县的Group C与其他两个分支遗传分化显著, 形成独立的进化显著单元, 推测是由山脉等地理屏障阻碍基因流所致(Wakhungu et al., 2026)。同样, 在喜马拉雅红豆杉(*Taxus wallichiana*) (Liu et al., 2013)、桃儿七(*Sinopodophyllum hexandrum*) (Li et al., 2011b)、西川红景天(*Rhodiola alsia*) (Gao et al., 2012)的谱系地理研究中, 怒山、唐古拉山脉等地理屏障(附录16)也被认为是驱动种内分化的关键因素。综上, Clade C的遗传独特性可能源于沙鲁里山等山脉阻隔导致的基因流受限。

地质活动不仅驱动了桃属物种的种间分化, 也塑造了光核桃的种内演化格局。光核桃与近缘种甘肃桃、新疆桃的分化时间约为11.77 Ma (图5b), 该时期与青藏高原快速隆升相吻合, 且与Cao等(2022)基于SNP数据得到的分化时间(11.5 Ma)高度一致, 进一步支持了地质活动可能驱动桃属物种分化的假说。在种内水平, 3个主分支间的分化时间介于6.55–8.69 Ma之间, 各分支内部的进一步多样化时间约为3.64–4.56 Ma (图5b), 该时期恰逢横断山区剧烈的地质变化(Royden et al., 2008; Favre et al., 2015); 与此同时, 亚洲季风系统也在此期间显著增强(An et al., 2001; Spicer et al., 2020), 表明地质与气候事件的耦合可能共同驱动了光核桃的种内谱系分化。值得关注的是, 尽管Clade A与Clade B在遗传上显著分化, 两者在横断山区却呈现同域分布格局(图5b)。我们推测, 两个分支最初因地质活动导致的种群隔离而发生分化, 此后可能在自然因素(如气候变化)或人为因素(如人类扩散)的影响下发生二次接触。由于本研究使用的质体基因组为母系遗传, 我们得以揭示这一“遗传上分化、空间上混合”的分布格局; 未来需结合核基因组数据, 通过基于模型的复杂演化情景模拟, 以更全面地解析其遗传混合与分化模式。类似的复杂演化模式在横断山区已有报道, 如胡桃属(*Juglans*) (Liu et al., 2026)和红豆杉属(*Taxus*) (Qin et al., 2023)等研究均发现了相似的分化与混合格局。

值得关注的是, 尽管本研究基于质体基因组检测到光核桃的3个谱系分支(Clade A、B、C), 但nrDNA序列数据并未检测到这一谱系分化格局(附录10, 附录11, 附录15)。质体基因组与nrDNA在谱系信号上的不一致性在植物中普遍存在, 通常被视为杂交、叶绿体捕获或不完全谱系分选的证据(Wendel & Doyle, 1998; Duan et al., 2023)。首先, 质体基因为母系单亲遗传, 有效种群较小, 对地理隔离和遗传漂变更敏感, 能更早记录谱系分化事件; 而nrDNA为双亲遗传, 有效种群较大, 谱系筛选过程更为缓慢, 在分化时间相对较近或存在二次基因交流的情况下, 难以形成单系结构(Petit & Excoffier,

2009)。其次, nrDNA作为多拷贝基因, 若一致性进化不完全或存在种间杂交渐渗, 其信号可能掩盖真实的谱系分化历史(Álvarez & Wendel, 2003)。值得注意的是, 红景天属(*Rhodiola*)在横断山区的快速分化研究同样揭示了此类系统发育没有冲突, 并指出不完全谱系分选和渐渗杂交是主要驱动因素(You et al., 2022)。此外, 横断山区复杂的地质气候历史导致种群快速分化与二次接触, 而全新世以来的人类活动可能加速了不同谱系混合的进程, 使得核基因被均质化, 质体基因组则保留了历史隔离的印迹。综上, 光核桃的"质体三谱系"格局反映了该物种在横断山区的快速地理分化, 而nrDNA信号的非同步性可能源于不完全谱系分选、一致性进化不完全或后期基因交流的干扰。未来需结合单拷贝核基因、全基因组SNP等数据, 基于模型的方法进一步验证具体的演化成因。

3.2 光核桃的冰期避难所与起源地

冰期避难所是物种在历史时期持续存活的区域, 识别此类区域对揭示物种起源与扩散历史至关重要(Hewitt, 2000)。典型避难所内的种群因长期存续而积累较高的遗传多样性和特有性, 冰期后向周边扩张, 通过奠基者效应形成中心高、边缘低的多样性梯度(Barton & Charlesworth, 1984; Eckert et al., 2008)。本研究基于质体基因组和nrDNA数据集发现, 西藏东南部、滇西北及川西地区的单倍型多样性和核苷酸多样性均高于其他区域, 单倍型数量的分布格局与此一致(图3, 图4, 附录11)。私有单倍型则集中分布于滇西北和川西地区(质体基因组12个, nrDNA 8个), 符合冰期避难所的典型特征。从分支水平来看, Clade A和Clade B的多样性和特有性中心位于滇西北, 而Clade C则集中于川西(图3, 图4)。此外, 物种分布模拟结果显示, 这些区域从末次冰盛期至今一直是光核桃稳定的潜在分布区(图6)。因此, 本研究推断滇西北和川西应为光核桃的冰期避难所。然而, 目前的数据尚难以区分Clade A和Clade B的避难所位置, 未来需在区域尺度上开展更精细的研究。值得一提的是, 横断山区是植物冰期避难所的集中分布区(Qiu et al., 2011; Ding et al., 2020; Wambulwa et al., 2025), 而本研究将光核桃的避难所更精确地指向滇西北和川西地区。这两个区域在此前多个物种的谱系地理学(Li et al., 2011b; Liu et al., 2013)和孢粉学(唐领余和沈才明, 1996)研究中亦被证实为植物冰期避难所。

相比之下, 雅鲁藏布江中下游地区虽具有较高的遗传多样性和少量私有单倍型(图3, 图4), 但其私有单倍型仅有3个(H2、H7、H13), 且与邻近单倍型之间的突变步数只有1步, 不符合长期隔离的避难所特征。我们认为, 该地区较高的遗传多样性可能源于人类协助扩散后3个分支的光核桃在西藏呈现的同域分布格局, 这符合高多样性区域作为"熔炉" (melting pot)的特征(Petit et al., 2003); 而该地区出现的私有单倍型, 更可能是在近期种群扩张过程中由"基因冲浪" (gene surfing)效应所产生(Excoffier & Ray, 2008)。因此, 本研究不支持Bao等(2024)雅鲁藏布江中游地区作为光核桃冰期避难所的观点, 而研究结论的相悖, 可能是由于本研究增加了分子标记的解析度和地理取样密度, 从而检测到了更为精细的谱系结构。

3.3 茶马古道对光核桃扩散的影响

物种的现代分布格局是长时间尺度自然过程与全新世以来人为活动协同塑造的结果(Ellis, 2011; Feng et al., 2024)。其中, 地质变迁与气候波动主要驱动了物种的原始谱系分化及冰期避难所的形成; 而随着人类文明的兴起, 人为干扰深刻影响并重塑了物种的现今分布格局。特别是古代贸易路线(如茶马古道、丝绸之路)作为植物长距离扩散的重要媒介, 显著改变了经济植物的遗传格局与地理边界(Spengler, 2020)。本研究推测, 光核桃的3个谱系分支(Clade A、B、C)的冰期避难所均位于滇西北和川西地区(图3, 图4), 而连接这些区域与西藏的茶马古道(始于唐代, 距今约1,405年; 极盛于明代, 距今约655年)可能为其向西藏的扩散提供了重要通道(Freeman & Ahmed, 2011; 陆晗昱, 2023)。遗传证据支持这一推论: 从避难所向西藏方向, 光核桃的单倍型多样性呈递减趋势(图4), 且避难所区域分布有大量特有单倍型(图3, 附录9, 附录11), 暗示了从东向西的扩散历史。群体动态分析进一步显示, Clade A分支约在1,500年前(对应唐代茶马古道兴起初期)开始扩张, 而Clade C分支约在600年前(对应明代茶马古道鼎盛期)发生快速扩张(图5), 这与茶马古道先形成滇藏干线、后向川西辐射的历史进程相吻合。此外, 光核桃的现存分布区覆盖了该贸易路线

的大部分区域, 西藏地区甚至保留有大量古树(Li Y et al., 2021), 表明其在该地区有着悠久的栽培历史。综上, 本研究推断, 茶马古道在光核桃从横断山避难所向西藏地区扩散的过程中可能发挥了关键作用。这一研究范式可推广至其他与古代贸易路线或人类迁徙相关的物种, 帮助揭示其分布扩张背后的人为驱动因素。通过整合遗传多样性与历史人文路径, 能够更系统地识别人类活动在生物地理格局形成中的长期作用。该方法为深入理解“自然–人文”协同作用下的生物分布变迁提供了可循范式。

4 结论

本研究基于光核桃全分布区采样, 利用分子谱系地理学和物种分布模拟, 系统解析了光核桃的遗传结构、遗传多样性分布格局及演化历史。光核桃质体基因组具有3个显著分化的谱系, 分支间的分化可能与区域内的地质和气候历史有关, 其中川西高原的支系(Clade C)因沙鲁里山等地理屏障阻隔而与另外两个分支长期隔离; 滇西北和藏东南的支系(Clade A和Clade B)虽遗传上显著分化, 却在横断山区呈现同域分布格局, 且在nrDNA中无明显的遗传分化, 反映了“隔离-混合”的演化模式。滇西北和川西地区是遗传多样性和特有性的中心, 也是长期稳定的分布区, 推断应该是光核桃的冰期避难所。茶马古道的兴衰与不同分支的扩张时间吻合, 暗示该古道在其向西扩散过程中可能发挥了关键作用。因此, 本研究推断滇西北和川西是光核桃的起源地, 其沿着茶马古道逐渐向西扩散至西藏东南部及喜马拉雅南坡, 形成了当前分布格局。本研究从母系遗传视角揭示了自然过程(地质隆升、气候变化)与人为活动(贸易路线介导的扩散)在塑造物种遗传格局中的协同作用, 为通过谱系地理学方法解析“自然–人文”协同驱动下的生物分布变迁提供了新的研究范式。保护实践上, 滇西北的Clade A与Clade B种群遗传多样性最高且面临未来气候变暖导致的适生区缩减风险, 建议作为优先保护类群, 同时关注Clade C川西地区的遗传独特性。研究检测到了核-质的不一致性, 未来需结合核基因组数据与高分辨率气候模型, 进一步解析分支间的分化混合模式及对未来气候变化的响应。

致谢: 感谢中国科学院昆明植物研究所野生种质资源库分子生物学中心和iFlora高性能计算中心(iFlora HPC Center)对分子实验和数据分析的支持; 感谢本课题组成员李珂、李志鹏、刘福吕、王凤英等、“中国科学院大学生创新实践训练计划”成员对光核桃野外考察和分布点数据整理工作的协助; 感谢樊鹏振、朱光福、宋晓玉、齐海玲等在数据分析过程中提出的宝贵建议。

ORCID

孔星 https://orcid.org/0009-0002-0325-4404
孙向前 https://orcid.org/0009-0009-3657-4640
赵本琴 https://orcid.org/0009-0000-9671-8196
龚洵 https://orcid.org/0000-0003-1705-6935
蔡杰 https://orcid.org/0000-0003-1627-3700
刘杰 https://orcid.org/0000-0003-4356-1943

参考文献

Álvarez I, Wendel JF (2003) Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. Molecular Phylogenetics and Evolution, 29, 417–434.

An ZS, Kutzbach JE, Prell WL, Porter SC (2001) Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan Plateau since Late Miocene times. Nature, 411, 62–66.

Avise JC (2000) Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard University Press, Cambridge, USA.

Bao FH, Bao WQ, Ao D, Chen JX, Wuyun TN, Bai YE, He YH, Wang L (2024) Genetic diversity and phylogeography of the endemic species *Prunus mira* in the Qinghai-Tibetan Plateau. BMC Plant Biology, 24, 1215.

Bao WQ, Wuyun TN, Li TZ, Liu HM, Jiang ZM, Zhu XC, Du HY, Bai YE (2017) Genetic diversity and population structure of *Prunus mira* (Koehne) from the Tibet Plateau in China and recommended conservation strategies. PLoS ONE, 12, e0188685.

Barton NH, Charlesworth B (1984) Genetic revolutions, founder effects, and speciation. Annual Review of Ecology and Systematics, 15, 133–164.

Bock R (2007) Cell and Molecular Biology of Plastids. Springer, Berlin, Germany.

Cao K, Peng Z, Zhao X, Li Y, Liu KZ, Arus P, Fang WC, Chen CW, Wang XW, Wu JL, Fei ZJ, Wang LR (2022) Chromosome-level genome assemblies of four wild peach species provide insights into genome evolution and genetic basis of stress resistance. BMC Biology, 20, 139.

Ding WN, Ree RH, Spicer RA, Xing YW (2020) Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world’s richest temperate alpine flora. Science, 369, 578–581.

Doyle JJ, Doyle JL (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochemical

Bulletin, 19, 11–15.

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

Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. Molecular Biology and Evolution, 29, 1969–1973.

Duan L, Fu L, Chen HF (2023) Phylogenomic cytonuclear discordance and evolutionary histories of plants and animals. Science China: Life Sciences, 66, 2946–2948.

Eckert CG, Samis KE, Lougheed SC (2008) Genetic variation across species' geographical ranges: The central-marginal hypothesis and beyond. Molecular Ecology, 17, 1170–1188.

Ellis EC (2011) Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences, 369, 1010–1035.

Excoffier L, Ray N (2008) Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration. Trends in Ecology & Evolution, 23, 347–351.

Fan PZ, Zhu GF, Wambulwa MC, Milne RI, Wu ZY, Luo YH, Shahi Shavvon R, Jump AS, Maity D, Gao LM (2026) Genetic origins and climate-induced erosion in economically important Asian walnuts. Conservation Biology, 40, e70125.

Favre A, Päckert M, Pauls SU, Jähnig SC, Uhl D, Michalak I, Muellner-Riehl AN (2015) The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas. Biological Reviews, 90, 236–253.

Feng X, Peterson AT, Aguirre-López LJ, Burger JR, Chen X, Papeş M (2024) Rethinking ecological niches and geographic distributions in face of pervasive human influence in the Anthropocene. Biological Reviews, 99, 1481–1503.

Freeman M, Ahmed S (2011) Tea Horse Road: China's Ancient Trade Road to Tibet. River Books, Bangkok.

Fu XG, Liu J, Milne RI, Monro AK, Liu SY, Tian Q, Stull GW, Kipkoech A, Yi TS, Li DZ, Wu ZY (2026) A robust phylogenomic framework supports a revised intrafamilial classification of Urticaceae. Plant Diversity, 48, 289–306.

Gao QB, Zhang DJ, Duan YZ, Zhang FQ, Li YH, Fu PC, Chen SL (2012) Intraspecific divergences of *Rhodiola alsia* (Crassulaceae) based on plastid DNA and internal transcribed spacer fragments. Botanical Journal of the Linnean Society, 168, 204–215.

Gu C, Barthlomew B (2003) Rosaceae (Amygdaloideae). In: Flora of China, Vol. 9 (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 396–434. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Gu MZ (1999) Diversity of crop germplasm resources in Xizang and its protection and management status and prospect. Tibetan Journal of Agricultural Sciences, 21(1), 1–7. (in Chinese with English abstract) [顾茂芝 (1999) 西藏作物种质资源多样性及其保护管理现状与展望. 西藏农业科技, 21(1), 1–7.]

Guan FC, Wang SP, Li RQ, Peng M, Meng FJ (2014) Genetic diversity of wild peach (*Prunus mira* Koehne kov et. kpst) from different altitudes in the Tibetan Plateau by pollen morphous and RAPD markers. HortScience, 49, 1017–1022.

Hewitt G (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature, 405, 907–913.

Hodel RGJ, Zimmer E, Wen J (2021) A phylogenomic approach resolves the backbone of *Prunus* (Rosaceae) and identifies signals of hybridization and allopolyploidy. Molecular Phylogenetics and Evolution, 160, 107118.

Jin JJ, Yu WB, Yang JB, Song Y, de Pamphilis CW, Yi TS, Li DZ (2020) GetOrganelle: A fast and versatile toolkit for accurate *de novo* assembly of organelle genomes. Genome Biology, 21, 241.

Katoh K, Standley DM (2013) MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. Molecular Biology and Evolution, 30, 772–780.

Kearse M, Moir R, Wilson A, Stones-Havas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A, Markowitz S, Duran C, Thierer T, Ashton B, Meintjes P, Drummond A (2012) Geneious basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. Bioinformatics, 28, 1647–1649.

Khan R, Wu ZY, Sun ZY, Mambo WW, Kipkoech A, Ahmad M, Luo YH, Li ZH, Li DZ, Liu J (2025) Heterogeneous landscape shaped the phylogeographical pattern of *Debregeasia orientalis* (Urticaceae) in southwestern China. Botanical Journal of the Linnean Society, boaf094.

Kumar S, Tamura K, Nei M (1994) MEGA: Molecular evolutionary genetics analysis software for microcomputers. Bioinformatics, 10, 189–191.

Leigh JW, Bryant D, Nakagawa S (2015) POPART: Full-feature software for haplotype network construction. Methods in Ecology and Evolution, 6, 1110–1116.

Li HT, Luo Y, Gan L, Ma PF, Gao LM, Yang JB, Cai J, Gitzendanner MA, Fritsch PW, Zhang T, Jin JJ, Zeng CX, Wang H, Yu WB, Zhang R, van der Bank M, Olmstead RG, Hollingsworth PM, Chase MW, Soltis DE, Soltis PS, Yi TS, Li DZ (2021) Plastid phylogenomic insights into relationships of all flowering plant families. BMC Biology, 19, 232.

Li TF, Liu JR, Xie YN, Wang QY, Meng FJ (2014) Analysis of genetic diversity in *Prunus mira* Koehne ex Sargent populations using AFLP markers. Plant Systematics and Evolution, 300, 475–482.

Li Y, Arús P, Wu JL, Zhu GR, Fang WC, Chen CW, Wang XW, Cao K, Wang LR (2025) Panvariome and pangenome of 1,020 global peach accessions shed light on evolution patterns, hidden natural variations, and efficient gene discovery. Molecular Plant, 18, 995–1013.

Li Y, Cao K, Li N, Zhu GR, Fang WC, Chen CW, Wang XW, Guo J, Wang Q, Ding TY, Wang J, Guan LP, Wang JX, Liu KZ, Guo WW, Arús P, Huang SW, Fei ZJ, Wang LR (2021)

Genomic analyses provide insights into peach local adaptation and responses to climate change. Genome Research, 31, 592–606.

Li Y, Smith T, Liu CJ, Awasthi N, Yang J, Wang YF, Li CS (2011a) Endocarps of *Prunus* (Rosaceae: Prunoideae) from the early Eocene of Wutu, Shandong Province, China. Taxon, 60, 555–564.

Li Y, Zhai SN, Qiu YX, Guo YP, Ge XJ, Comes HP (2011b) Glacial survival east and west of the "Mekong–Salween Divide" in the Himalaya-Hengduan Mountains region as revealed by AFLPs and cpDNA sequence variation in *Sinopodophyllum hexandrum* (Berberidaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 59, 412–424.

Liu J, Gao LM (2011) Comparative analysis of three different methods of total DNA extraction used in *Taxus*. Guihaia, 31, 244–249. (in Chinese with English abstract) [刘杰, 高连明 (2011) 红豆杉属植物三种不同总DNA提取方法的分析比较. 广西植物, 31, 244–249.]

Liu J, Milne RI, Zhu GF, Spicer RA, Wambulwa MC, Wu ZY, Boufford DE, Luo YH, Provan J, Yi TS, Cai J, Wang H, Gao LM, Li DZ (2022) Name and scale matter: Clarifying the geography of Tibetan Plateau and adjacent mountain regions. Global and Planetary Change, 215, 103893.

Liu J, Möller M, Provan J, Gao LM, Poudel RC, Li DZ (2013) Geological and ecological factors drive cryptic speciation of yews in a biodiversity hotspot. New Phytologist, 199, 1093–1108.

Liu J, Qi HL, Fan PZ, Liu CM, Wu ZY, Luo YH, Milne RI, Khan R, Gao LM, Wang YH (2026) Tracing the Holocene hybrid origin of cultivated walnut in southwestern China. Forestry Research, 6, e018.

Loveless MD, Hamrick JL (1984) Ecological determinants of genetic structure in plant populations. Annual Review of Ecology and Systematics, 15, 65–95.

Lu HY (2023) Analysis into development of the ancient Tea Horse Road in the southwest of China and the multi-ethnic culture communication. Intercultural Communication Studies, (1), 54–82. (in Chinese with English abstract) [陆晗昱 (2023) 试论西南茶马古道的发展与多民族文化交流. 跨文化传播研究, (1), 54–82.]

Petit RJ, Aguinagalde I, de Beaulieu JL, Bittkau C, Brewer S, Cheddadi R, Ennos R, Fineschi S, Grivet D, Lascoux M, Mohanty A, Müller-Starck G, Demesure-Musch B, Palmé A, Martín JP, Rendell S, Vendramin GG (2003) Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. Science, 300, 1563–1565.

Petit RJ, Excoffier L (2009) Gene flow and species delimitation. Trends in Ecology & Evolution, 24, 386–393.

Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling, 190, 231–259.

Posada D (2008) jModelTest: Phylogenetic model averaging. Molecular Biology and Evolution, 25, 1253–1256.

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics, 155, 945–959.

Qin HT, Möller M, Milne R, Luo YH, Zhu GF, Li DZ, Liu J, Gao LM (2023) Multiple paternally inherited chloroplast capture events associated with *Taxus* speciation in the Hengduan Mountains. Molecular Phylogenetics and Evolution, 189, 107915.

Qiu J (2008) China: The Third pole. Nature, 454, 393–396.

Qiu YX, Fu CX, Comes HP (2011) Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora. Molecular Phylogenetics and Evolution, 59, 225–244.

Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G, Suchard MA (2018) Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. Systematic Biology, 67, 901–904.

Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Systematic Biology, 61, 539–542.

Royden LH, Burchfiel BC, van der Hilst RD (2008) The geological evolution of the Tibetan Plateau. Science, 321, 1054–1058.

Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio JC, Guirao-Rico S, Librado P, Ramos-Onsins SE, Sánchez-Gracia A (2017) DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. Molecular Biology and Evolution, 34, 3299–3302.

Shi S, Li JL, Sun JH, Yu J, Zhou SL (2013) Phylogeny and classification of *Prunus sensu lato* (Rosaceae). Journal of Integrative Plant Biology, 55, 1069–1079.

Song XY, Wambulwa MC, Milne R, Mambo WW, Wu ZY, Li ZH, Luo YH, Vu DD, Cai J, Zhu GF, Li ZP, Cai L, Li DZ, Liu J (2024) Deep plastid phylogeographic divergence of beaked hickory (*Carya sinensis*) calls for transboundary conservation in a biodiversity hotspot. Tree Genetics & Genomes, 20, 50.

Spengler RN (2020) Fruit from the Sands: The Silk Road Origins of the Foods We Eat. University of California Press, Oakland, USA.

Spicer RA, Farnsworth A, Su T (2020) Cenozoic topography, monsoons and biodiversity conservation within the Tibetan Region: An evolving story. Plant Diversity, 42, 229–254.

Stamatakis A (2014) RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. Bioinformatics, 30, 1312–1313.

Tang LY, Shen CM (1996) Vegetation history and climatic characteristics of the Late Cenozoic on the Tibetan Plateau. Acta Micropalaeontologica Sinica, 13, 321–337. (in Chinese with English abstract) [唐领余, 沈才明 (1996) 青藏高原晚新生代植被史及其气候特征. 微体古生物学报, 13, 321–337.]

Tian Y, Xing C, Cao Y, Wang C, Guan FC, Li RQ, Meng FJ (2015) Evaluation of genetic diversity on *Prunus mira* Koehne by using ISSR and RAPD markers. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 29, 1053–1061.

Velasco R, Zharkikh A, Affourtit J, Dhingra A, Cestaro A, Kalyanaraman A, Fontana P, Bhatnagar SK, Troggio M, Pruss D, Salvi S, Pindo M, Baldi P, Castelletti S, Cavaiuolo M, Coppola G, Costa F, Cova V, Dal Ri A, Goremykin V, Komjanc M, Longhi S, Magnago P, Malacarne G, Malnoy M, Micheletti D, Moretto M, Perazzolli M, Si-Ammour A, Vezzulli S, Zini E, Eldredge G, Fitzgerald LM, Gutin N, Lanchbury J, Macalma T, Mitchell JT, Reid J, Wardell B, Kodira C, Chen ZT, Desany B, Niazi F, Palmer M, Koepke T, Jiwan D, Schaeffer S, Krishnan V, Wu CJ, Chu VT, King ST, Vick J, Tao QZ, Mraz A, Stormo A, Stormo K, Bogden R, Ederle D, Stella A, Vecchietti A, Kater MM, Masiero S, Lasserre P, Lespinasse Y, Allan AC, Bus V, Chagné D, Crowhurst RN, Gleave AP, Lavezzo E, Fawcett JA, Proost S, Rouzé P, Sterck L, Toppo S, Lazzari B, Hellens RP, Durel CE, Gutin A, Bumgarner RE, Gardiner SE, Skolnick M, Egholm M, Van de Peer Y, Salamini F, Viola R (2010) The genome of the domesticated apple (*Malus* × *domestica* Borkh.). Nature Genetics, 42, 833–839.

Wakhungu DA, Li ZP, Kipkoech A, Wambulwa MC, Oyebanji OO, Milne RI, Dudley C, Mambo WW, Xu B, Liu J (2026) Phylogeographic perspectives on conserving the endangered monotypic genus *Acanthochlamys* (Velloziaceae). Conservation Genetics Resources, 18, 20.

Wambulwa MC, Zhu GF, Luo YH, Wu ZY, Provan J, Cadotte MW, Jump AS, Wachira FN, Gao LM, Yi TS, Cai J, Wang H, Li DZ, Liu J (2025) Incorporating genetic diversity to optimize the plant conservation network in the Third Pole. Global Change Biology, 31, e70122.

Wang HC, Moore MJ, Soltis PS, Bell CD, Brockington SF, Alexandre R, Davis CC, Latvis M, Manchester SR, Soltis DE (2009) Rosid radiation and the rapid rise of angiosperm-dominated forests. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 106, 3853–3858.

Wang X, Liu SJ, Zuo H, Zheng WK, Zhang SS, Huang Y, Pingcuo GS, Ying H, Zhao F, Li YR, Liu JW, Yi TS, Zan YJ, Larkin RM, Deng XX, Zeng XL, Xu Q (2021) Genomic basis of high-altitude adaptation in Tibetan *Prunus* fruit trees. Current Biology, 31, 3848–3860.

Wang ZH, Zhuang EJ (2001) China Fruit-plant Monograph (Peach Flora). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [汪祖华, 庄恩及 (2001) 中国果树志(桃卷). 中国林业出版社, 北京.]

Weiss S, Ferrand N (2007) Phylogeography of Southern European Refugia. Springer, Dordrecht, Netherlands.

Wendel JF, Doyle JJ (1998) Phylogenetic incongruence: Window into genome history and molecular evolution. In: Molecular Systematics of Plants II: DNA Sequencing (eds Soltis DE, Soltis PS, Doyle JJ), pp. 265–296. Springer, Boston.

Wick RR, Schultz MB, Zobel J, Holt KE (2015) Bandage: Interactive visualization of *de novo* genome assemblies. Bioinformatics, 31, 3350–3352.

Xue C, Geng FD, Li JJ, Zhang DQ, Gao F, Huang L, Zhang XH, Kang JQ, Zhang JQ, Ren Y (2021) Divergence in the *Aquilegia ecalcarata* complex is correlated with geography and climate oscillations: Evidence from plastid genome data. Molecular Ecology, 30, 5796–5813.

Yazbek M, Oh SH (2013) Peaches and almonds: Phylogeny of *Prunus* subg. *Amygdalus* (Rosaceae) based on DNA sequences and morphology. Plant Systematics and Evolution, 299, 1403–1418.

You JL, Lougheed SC, Zhao Y, Zhang GJ, Liu WS, Lu F, Wang YG, Zhang WJ, Yang J, Qiong L, Song ZP (2022) Comparative phylogeography study reveals introgression and incomplete lineage sorting during rapid diversification of *Rhodiola*. Annals of Botany, 129, 185–200.

Zeng XL, Liao R, Cui HJ (2011) Conception of development and utilization of peach tourism resources in Xizang. Tibet's Science & Technology, 33(4), 31–34. (in Chinese) [曾秀丽, 廖嵘, 崔惠军 (2011) 西藏桃旅游资源开发利用的构想. 西藏科技, 33(4), 31–34.]

Zhou Y, Zhang JW, Chen WY, Li XL, Fu K, Sun WJ, Liang Y, Xu M, Zhang J, Fan G, Yin HX, Wang Z (2022) Identification of hair growth promoting components in the kernels of *Prunus mira* koehne and their mechanism of action. Molecules, 27, 5242.

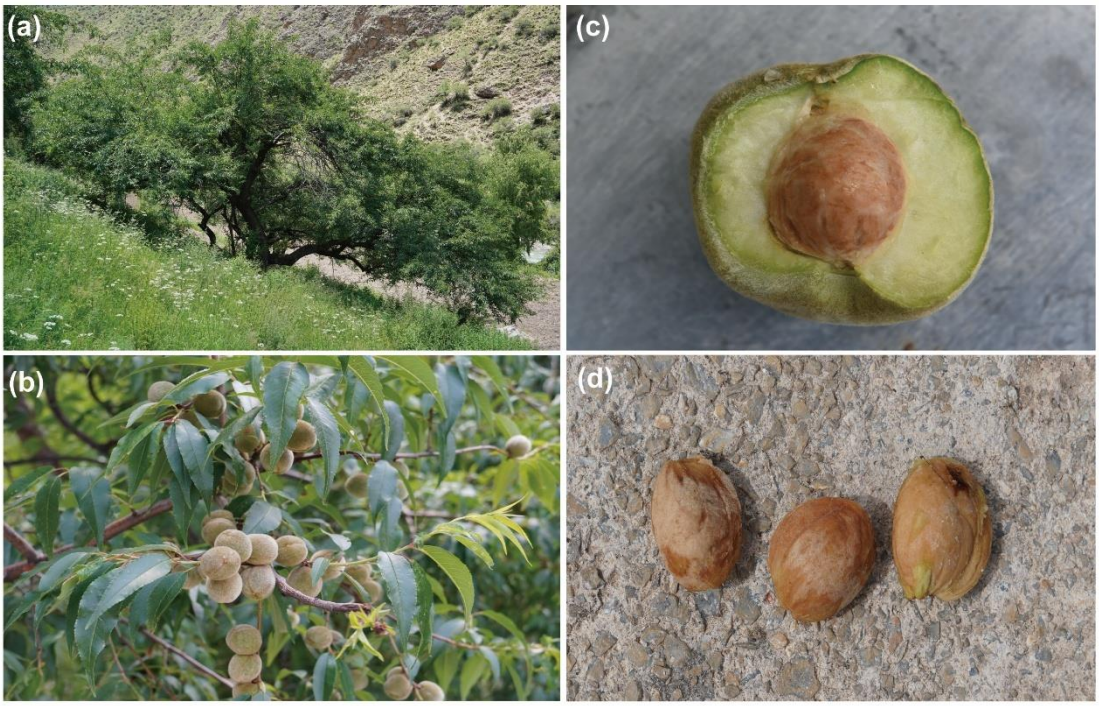
Zurawski G, Clegg MT, Brown AHD (1984) The nature of nucleotide sequence divergence between barley and maize chloroplast DNA. Genetics, 106, 735–749.

(责任编委: 王伟　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026152

孔星，孙向前，赵本琴，龚洵，蔡杰，刘杰 (2026) 第三极特有果树光核桃的起源与扩散历史. 生物多样性, 34, 26152. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026152.



附录 **1**　光核桃的生境及形态特征。**(a)**生境；**(b)**果枝；**(c)**果实；**(d)**种子。

Appendix 1　Habitat and morphological characteristics of *Prunus mira.* (a) Habitat; (b) Fruiting branch; (c) Fruit; (d) Seed.

附录 2 第三极采集的 746 份光核桃样品信息表

Appendix 2 Sampling information of 746 individuals from *Prunus mira* in the Third Pole

Code	N	Pop. code	Latitude	Longitude	Altitude	Location	Source
PAS	3	1	101.03	31.95	2971	四川阿坝州壤塘县石里乡	This study
PSZ	3	1	100.95	31.98	3038	四川甘孜州色达县歌乐沱乡扎日村	This study
AMM	3	2	102.30	31.87	2742	四川阿坝藏族羌族自治州马尔康市马尔康镇	This study
PAJ	3	2	101.69	31.84	2462	四川阿坝州金川县观音桥镇	This study
PAM	3	2	102.15	31.94	2534	四川阿坝州马尔康市马尔康镇	This study
RPM	3	2	101.51	31.80	2807	四川阿坝藏族羌族自治州壤塘县蒲西乡蒲西村	This study
JFM	4	3	102.16	31.22	2959	四川阿坝藏族羌族自治州金川县卡撒乡山埂子村	This study
XDM	4	3	102.55	31.11	2729	四川阿坝藏族羌族自治州小金县大坝村	This study
DXM	10	4	101.12	30.92	4695	四川甘孜藏族自治州道孚县布日倭村	This study
PTM	3	5	102.29	30.50	2388	四川甘孜藏族自治州康定市捧塔乡桐林村	This study
LJM	10	6	100.31	30.44	3179	四川甘孜藏族自治州理塘县君坎乡哇乃村	This study
YHA	10	7	100.94	30.01	3296	四川甘孜藏族自治州雅江县河口镇	This study
DJM	6	8	100.41	28.84	3462	四川省甘孜稻城县巨龙乡各瓦村至巨龙乡途中	This study
GJA	10	9	101.50	29.13	3159	四川甘孜藏族自治州九龙县汤古村 G248 国道	This study
SMA	3	10	101.96	28.33	2333	四川凉山彝族自治州冕宁县里庄镇黄泥村 G248 国道两旁	This study
PXD	4	11	99.69	28.57	2530	云南迪庆香格里拉市东旺乡	This study
PLM	9	12	100.59	27.94	2826	四川凉山州木里依吉乡	This study

Code	N	Pop. code	Latitude	Longitude	Altitude	Location	Source
PLN	10	12	100.81	27.65	3150	云南丽江宁蒗泸沽湖	This study
PLB	3	13	100.21	26.95	2466	云南丽江白沙古镇	This study
YLA	3	13	100.21	26.98	2554	云南丽江玉龙纳西族自治县玉龙村西南 218 米	This study
DTP	4	14	99.40	27.94	2570	云南迪庆藏族自治州德钦县拖顶傈僳族乡	This study
PDT	4	14	99.55	28.00	2869	云南迪庆尼西汤堆	This study
PGQ	10	14	99.74	27.84	3300	四川甘孜乡城县青麦乡	This study
XLA	6	14	100.03	27.74	2833	云南迪庆香格里拉市洛吉乡九龙村干沟组	This study
DZA	3	15	99.22	28.26	2806	云南迪庆藏族自治州德钦县 G214（西景线）追达村	This study
PDF	3	15	98.88	28.44	2880	云南迪庆德钦飞来寺	This study
PDS	3	15	99.19	28.28	2793	云南迪庆德钦书松村	This study
PDY	3	15	98.91	28.15	2175	云南迪庆德钦县云岭乡沙中村	This study
PDZ	3	15	98.82	28.52	2466	云南迪庆德钦扎卡道班	This study
PYY	3	15	98.82	28.19	2186	云南迪庆德钦县云岭乡永支村	This study
CCS	4	16	98.46	28.52	2406	西藏林芝市察隅县察瓦龙乡龙普村	This study
MMA	4	16	98.65	28.86	2345	西藏昌都市芒康县木许乡木许村	This study
MYA	4	16	98.68	29.31	3505	西藏昌都市芒康县玉隆村 G214 旁	This study
PMQ	4	16	98.65	29.20	3494	西藏昌都市芒康曲孜卡乡	This study
ZGA	4	16	98.50	28.73	2853	西藏昌都市左贡县碧土乡卡树	This study
BTM	5	17	99.19	29.96	3183	四川省甘孜巴塘县夏邛镇巴邛西村	This study
PMB	4	17	98.86	29.72	3048	西藏昌都市芒康县邦达乡	This study
PSG	10	17	99.35	30.30	3321	四川甘孜州巴塘县	This study
MZA	3	18	98.32	29.50	3110	西藏昌都市芒康县扎顶典布 Y570 乡道旁	This study
PCM	3	18	98.30	29.58	3145	西藏昌都市芒康县如美镇	This study

Code	N	Pop. code	Latitude	Longitude	Altitude	Location	Source
PMC	4	18	98.30	29.98	3574	西藏昌都市芒康市措瓦乡	This study
PXC	3	18	98.30	29.55	3860	西藏昌都市芒康县登巴村	This study
ZYA	4	18	98.02	29.19	3301	西藏昌都市左贡县扎玉镇地库村	This study
DAM	4	19	98.56	31.80	3426	四川甘孜藏族自治州德格县县城附近山坡上	This study
PJG	4	19	98.58	31.60	3097	西藏昌都市江达县岗托镇	This study
BDM	6	20	98.83	31.18	3177	四川省甘孜白玉县建设镇滴水岩景区至基东途中	This study
PKA	6	21	97.18	31.45	3311	西藏昌都市卡若区阿捏塘	This study
CXP	4	22	97.38	30.90	3262	西藏昌都市察雅县新卡乡热多	This study
CZP	4	22	97.36	30.77	3058	西藏昌都市察雅县吉塘镇村庄旁	This study
LGA	4	23	97.02	30.02	3194	西藏昌都市八宿县拉根乡绕巴村	This study
PCB	4	23	96.69	30.01	3715	西藏昌都市八宿县同空村	This study
PBM	6	24	96.45	29.56	3586	西藏林芝市波密县米美村	This study
CCP	2	25	97.40	29.02	2898	西藏林芝市察隅县古玉乡罗马村	This study
GYA	2	25	97.39	29.02	2901	西藏林芝市察隅县古玉乡罗马村	This study
LCS	2	25	97.48	28.66	2578	西藏自治区林芝市察隅县电厂桥（水电站附近）	This study
PCS	4	25	97.46	28.90	2703	西藏林芝市察隅县桑曲基地	This study
PLC	2	25	97.46	28.66	2321	西藏林芝市察隅县	This study
PSJ	4	25	97.50	28.78	3623	西藏林芝市察隅县桑久村	This study
XCZ	4	25	97.50	28.80	2788	西藏林芝市察隅县竹瓦根镇	This study
CY	19	25	97.20	29.00	2773	西藏	Wang et al., 2021

Code	N	Pop. code	Latitude	Longitude	Altitude	Location	Source
GYX	2	25	97.10	29.10	3219	西藏	Wang et al., 2021
PBK	4	26	95.70	29.89	3306	西藏林芝市波密县卡达村	This study
PBX	4	26	96.01	29.74	3019	西藏林芝市波密县新公	This study
QDA	4	26	95.64	30.00	2763	西藏林芝市波密县倾多镇应冬	This study
ZMA	4	26	95.89	29.78	2892	西藏林芝市波密县扎木镇娘那村和达兴村	This study
GXA	3	27	95.38	29.95	2595	西藏林芝市波密县古乡雪瓦卡村	This study
GXP	3	27	95.39	29.94	2585	西藏林芝市波密县雪瓦卡村	This study
PBT	4	27	95.11	30.10	2142	西藏林芝市波密县通麦	This study
PLD	6	27	94.81	29.95	2538	西藏林芝市林芝县东久曲	This study
PLS	3	27	95.29	30.02	2463	西藏林芝市林芝县索通村	This study
BM	41	27	95.20	30.10	3030	西藏	Wang et al., 2021
LZ	3	27	95.20	30.00	2689	西藏	Wang et al., 2021
STCK	1	27	95.20	30.30	2200	西藏	Wang et al., 2021
YP	2	27	95.40	30.60	3139	西藏	Wang et al., 2021
TM-1	1	27	95.10	30.60	2067	西藏	Wang et al., 2021
ST	1	27	95.20	30.30	2200	西藏	Wang et al., 2021
BZA	4	28	94.69	29.47	2986	西藏自治区林芝市巴宜区贡母村到扎朗村途中	This study
LDA	4	28	94.52	29.30	4180	西藏自治区林芝市米林县派乡到丹娘乡途中	This study
LQA	4	28	94.50	29.42	3045	西藏自治区林芝市米林县羌纳乡到林芝机场高速途中	This study

Code	N	Pop. code	Latitude	Longitude	Altitude	Location	Source
LZA	4	28	94.46	29.58	3026	西藏林芝市巴宜区林芝镇（真巴村、达则村）	This study
MLA	4	28	94.32	29.29	2951	西藏林芝市米林县米林镇（热嘎村、雪卡村）	This study
PMM	4	28	94.16	29.19	2969	西藏林芝市米林县米林村	This study
PNZ	3	28	94.20	29.16	3002	西藏林芝市米林县南伊沟到扎贡沟	This study
PZA	4	28	94.85	29.51	2961	西藏林芝市米林县派镇（多雄村、玉松村）	This study
XSM	3	28	94.22	29.15	3192	西藏林芝市米林市南伊珞巴民族乡	This study
809	6	28	94.30	29.40	3019	西藏	Wang et al., 2021
GBZY	2	28	94.20	29.20	2946	西藏	Wang et al., 2021
SSZY	8	28	94.20	29.20	2855	西藏	Wang et al., 2021
LLA	6	29	93.79	29.12	3018	西藏林芝市米林县里龙乡（甲帮村、卧龙村）	This study
ML	15	29	93.60	29.10	2970	西藏	Wang et al., 2021
APZY	5	30	93.20	29.50	3366	西藏	Wang et al., 2021
OBC	4	30	93.40	29.50	3312	西藏	Wang et al., 2021
GZA	6	31	94.07	29.74	3160	西藏林芝市林芝县更章门巴族乡更章村	This study
PGB	6	31	93.84	29.80	3176	西藏林芝市工布江达县百巴镇	This study
PGP	5	31	93.29	29.88	3481	西藏林芝市工布江达县帕朗莎村	This study
BSC	5	31	93.60	30.00	3445	西藏	Wang et al., 2021
DGA	4	32	93.19	29.03	3157	西藏林芝市朗县洞嘎镇（洛村、卓村）	This study
LXA	4	32	92.90	29.07	3151	西藏林芝市朗县朗镇（冲康村、托麦村）	This study
PLY	4	32	93.30	28.84	4682	西藏林芝市朗县来义村	This study
PXL	4	32	93.05	28.94	3427	西藏林芝市朗县拉多乡	This study

Code	N	Pop. code	Latitude	Longitude	Altitude	Location	Source
SM	13	32	93.40	28.50	3567	西藏	Wang et al., 2021
ARA	4	33	92.58	29.15	3301	西藏山南市加查县安饶镇安饶村	This study
PJL	4	33	92.50	29.10	3394	西藏山南市加查县拉绥乡	This study
GR	1	33	92.40	29.40	4011	西藏	Wang et al., 2021
JC	6	33	92.30	29.10	3215	西藏	Wang et al., 2021
LX	12	33	92.50	29.00	3124	西藏	Wang et al., 2021
LZP	6	34	92.91	28.33	3177	西藏山南市隆子县准八乡	This study
PLJ	6	34	92.77	28.29	3229	西藏山南市隆子县加玉乡	This study
DLM	8	34	92.40	28.20	3545	西藏	Wang et al., 2021
LBM	6	35	91.20	28.17	3546	西藏山南市洛扎县边巴乡	This study
PLL	6	35	91.12	28.12	3162	西藏山南市洛扎县拉康镇	This study
PBG4	4	36	91.10	29.40	3076	西藏昌都市八宿县嘎玛村 72 拐	This study
PQX	6	36	91.66	29.06	3888	西藏山南市琼结县下水乡	This study
SYA	4	36	91.44	29.33	3618	西藏山南市扎囊县桑耶镇（乃卡村、鲁康、隆嘎村）	This study
CJL	7	36	91.10	29.40	3870	西藏	Wang et al., 2021
LSSYY	10	36	91.20	29.40	3650	西藏	Wang et al., 2021
GDS	1	36	91.50	29.80	3800	西藏	Wang et al., 2021
MZ2	5	36	91.40	29.50	3866	西藏	Wang et al., 2021
MZ	7	36	91.40	29.50	3890	西藏	Wang et al., 2021
NM	2	36	91.10	29.40	3732	西藏	Wang et al., 2021

Code	N	Pop. code	Latitude	Longitude	Altitude	Location	Source
NMSR	6	36	91.10	29.40	3719	西藏	Wang et al., 2021
PBG	9	36	91.10	29.40	3898	西藏	Wang et al., 2021
QSS	5	36	91.10	29.40	3775	西藏	Wang et al., 2021
SYS-1	1	36	91.30	29.20	3516	西藏	Wang et al., 2021
XSS	8	36	91.00	29.30	4084	西藏	Wang et al., 2021
ZBS	9	36	91.00	29.40	3802	西藏	Wang et al., 2021
ZN	7	36	91.20	29.10	3764	西藏	Wang et al., 2021
ZYB	11	36	91.20	29.40	4063	西藏	Wang et al., 2021
DL	2	37	90.40	29.40	4029	西藏	Wang et al., 2021
GG	10	37	90.40	29.10	3814	西藏	Wang et al., 2021
LKZ	10	37	90.20	29.20	3698	西藏	Wang et al., 2021
NMDSC	2	37	90.10	29.30	3823	西藏	Wang et al., 2021
QSJZ	9	37	90.40	29.20	3768	西藏	Wang et al., 2021
QSNMC	7	37	90.40	29.20	3600	西藏	Wang et al., 2021
QSXTHC	2	37	90.20	29.20	3669	西藏	Wang et al., 2021
AMLQ	10	38	89.10	29.30	3806	西藏	Wang et al., 2021
XYDDJG-1	1	38	88.60	29.10	2744	西藏	Wang et al., 2021
XSMZJC-5	1	38	88.60	29.10	2744	西藏	Wang et al., 2021
ZS	5	38	88.50	29.20	3758	西藏	Wang et al., 2021
PRX	4	39	88.93	27.43	2840	西藏日喀则下亚东乡	This study
RZT	6	39	88.95	27.51	3244	西藏日喀则市亚东县上亚东乡卓木雪	This study

Code	N	Pop. code	Latitude	Longitude	Altitude	Location	Source
DXP	2	40	87.38	27.90	2601	西藏日喀则市定结县陈塘镇雪雄玛村	This study
DQM	9	41	86.32	28.04	3439	西藏日喀则市定日县绒辖乡曲嘎	This study
PRJ	3	42	85.28	28.42	2902	西藏日喀则市吉隆镇吉隆沟	This study

孔星，孙向前，赵本琴，龚洵，蔡杰，刘杰 (2026) 第三极特有果树光核桃的起源与扩散历史. 生物多样性, 34, 26152. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026152.

附录 3　基于质体基因组和 nrDNA 数据集构建的系统发育关系所采用的外类群信息表

Appendix 3　List of Rosales species for outgroups from NCBI

Genbank number	Species	DNA type (plastid genome, pt DNA)
NC_036990	*Boehmeria umbrosa*	ptDNA
NC_054155	*Crataegus hupehensis*	ptDNA
NC_073102	*Dryas octopetala*	ptDNA
NC_028185	*Ficus racemosa*	ptDNA
MW115599	*Malus pumila*	ptDNA
MW662618	*Prinsepia utilis*	ptDNA
MH700954	*Prunus armeniaca*	ptDNA
NC_068700	*Prunus brachypoda*	ptDNA
NC_039735	*Prunus davidiana*	ptDNA
MT019559	*Prunus dulcis*	ptDNA
NC_053881	*Prunus hypoxantha*	ptDNA
NC_068604	*Prunus jenkinsii*	ptDNA
NC_023956	*Prunus kansuensis*	ptDNA
MH727485	*Prunus mongolica*	ptDNA
MG869261	*Prunus pedunculata*	ptDNA
NC_047442	*Prunus salicina*	ptDNA
NC_066423	*Prunus szechuanica*	ptDNA
MK780039	*Prunus tangutica*	ptDNA
MH727487	*Prunus tenella*	ptDNA
MH748555	*Prunus triloba*	ptDNA
NC_068683	*Pygeum topengii*	ptDNA
NC_041461	*Pyrus ussuriensis*	ptDNA
NC_051550	*Rosa cymosa*	ptDNA
NC_080345	*Rubus pedunculosus*	ptDNA
MK798146	*Prunus ferganensis*	ptDNA
NC_014697	*Prunus persica*	ptDNA
MT937127	*Prunus avium*	nrDNA
MT796547	*Prunus mahaleb*	nrDNA
MT796549	*Prunus serotina*	nrDNA
MT796505	*Rosa canina*	nrDNA

孔星, 孙向前, 赵本琴, 龚洵, 蔡杰, 刘杰 (2026) 第三极特有果树光核桃的起源与扩散历史. 生物多样性, 34, 26152. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026152.

附录 4　用于光核桃不同谱系的分布模拟的 19 个环境变量

Appendix 4　Environmental variables used to conduct ecological niche modelling of *Prunus mira*

Code	Environmental variable
Bio1	Annual Mean Temperature
Bio2	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))
Bio3	Isothermality (Bio2/Bio7) (*100)
Bio4	Temperature Seasonality (standard deviation ×100)
Bio5	Max Temperature of Warmest Month
Bio6	Min Temperature of Coldest Month
Bio7	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)
Bio8	Mean Temperature of Wettest Quarter
Bio9	Mean Temperature of Driest Quarter
Bio10	Mean Temperature of Warmest Quarter
Bio11	Mean Temperature of Coldest Quarter
Bio12	Annual Precipitation
Bio13	Precipitation of Wettest Month
Bio14	Precipitation of Driest Month
Bio15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)
Bio16	Precipitation of Wettest Quarter
Bio17	Precipitation of Driest Quarter
Bio18	Precipitation of Warmest Quarter
Bio19	Precipitation of Coldest Quarter

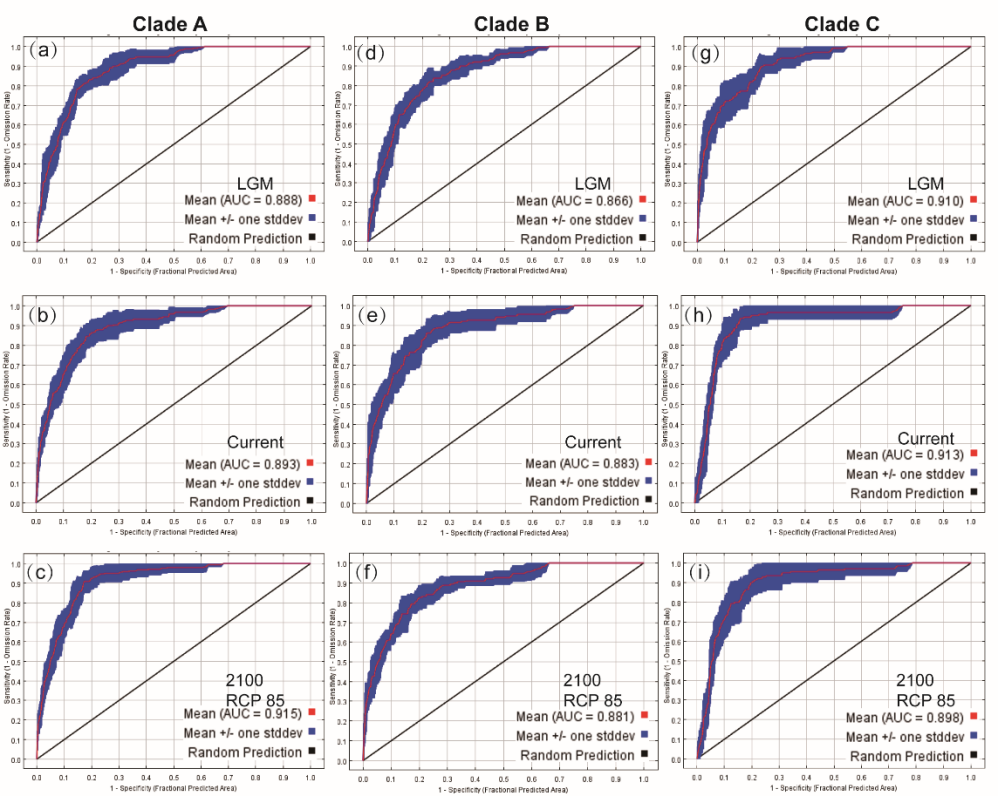
附录 5　用于光核桃各分支分布模拟的环境变量

Appendix 5　The environment variables used to conduct ecological niche modelling for *Prunus mira*

Clades	Period	VariaBle	Percent contribution	Permutation importance	Period	VariaBle	Percent contribution	Permutation importance	Period	VariaBle	Percent contribution	Permutation importance
Clade A	LGM	bio1	81.3	52.2	Current	bio1	81	61.9	2100 RCP85	bio1	72.3	48.1
		bio14	7.7	24.3		bio17	7.6	8		bio17	7.8	16.8
		bio15	5.5	13.5		bio2	3.8	10.9		bio3	5.9	7.6
		bio4	4.5	8.3		bio15	3.1	8.2		bio7	5.9	9.4
		bio3	1	1.6		bio13	2.6	7.3		bio15	4.5	8.4
						bio3	1.9	3.7		bio16	1.9	5.3
										bio2	1.7	4.4
Clade B		bio1	76.5	44		bio1	67.9	71.2		bio1	50.5	47.7
		bio17	14.8	40		bio3	11.9	7.1		bio3	21.8	10.3
		bio15	7.2	9.5		bio17	11.3	13.5		bio18	12.2	29.4
		bio3	1.5	6.5		bio15	4.5	4.6		bio14	5.2	3.8
						bio2	4.3	3.7		bio7	5.1	1.9
										bio15	4.1	5
										bio2	1.2	1.9
Clade C	LGM	bio1	76.7	54.9	Current	bio1	84.5	85.7	2100 RCP85	bio1	51	58.5
		bio17	8.7	29.8		bio17	6.4	5.5		bio17	21.4	24.4
		bio3	8.4	9.1		bio3	5.4	1.6		bio16	17.9	9.5
		bio4	5.7	4.5		bio4	1.8	0		bio2	4.8	1.3

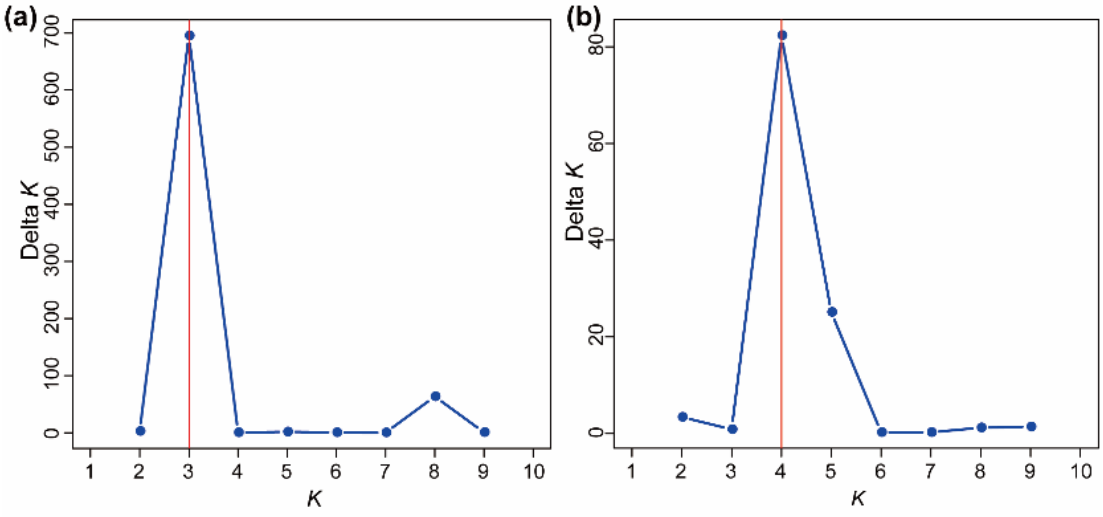
Clades	Period	VariaBle	Percent contribution	Permutation importance	Period	VariaBle	Percent contribution	Permutation importance	Period	VariaBle	Percent contribution	Permutation importance
		bio15	0.5	1.7		bio2	1.3	1.2		bio3	2.4	2
						bio18	0.5	5.6		bio7	1.6	3.2
						bio15	0.2	0.5		bio15	0.8	1

孔星，孙向前，赵本琴，龚洵，蔡杰，刘杰 (2026) 第三极特有果树光核桃的起源与扩散历史. 生物多样性, 34, 26152. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026152.



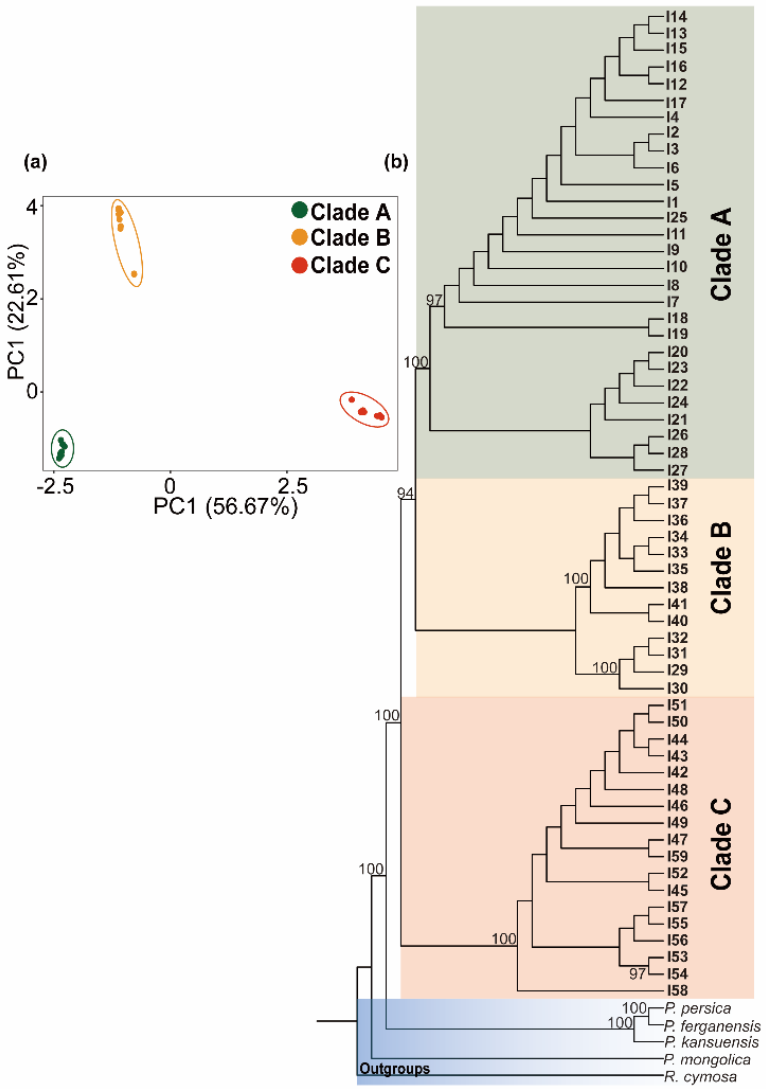
附录 **6** 核桃 3 个分支 Maxent 模型模拟结果模型精度统计。采用接收者操作特征曲线(receiver operator characteristic, ROC)和曲线下面积(areas under receiver operator characteristic curves, AUC)来共同进行评估。

Appendix 6 Statistical analysis of Maxent model accuracy simulation results from three Clades of *Prunus mira*. Evaluation is conducted jointly using receiver operator characteristic (ROC) and the areas under receiver operator characteristic curves (AUC).



附录 7　光核桃的质体基因组和 nrDNA 序列的 STRUCTURE 分析 STRUCTURE 分析 delta K 值图。(a) 质体基因组的最佳 K 值为 3；(b) nrDNA 数据集的最佳 K 值为 4。

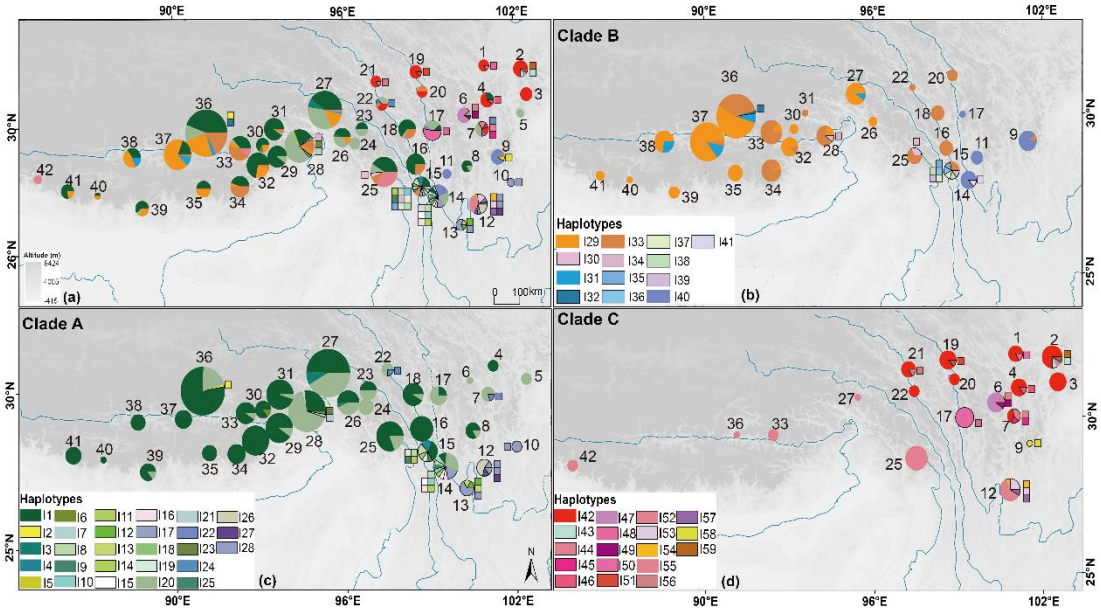
Appendix 7　Plot shows delta K values for different K values tested in STRUCTURE analyses based on complete plastid genome and nrDNA sequences. (a) The optimal K value for the plastid genome is 3; (b) the ideal K value for the nrDNA sequences is 4.



附录 **8**　基于光核桃质体基因组的系统发育关系和群体结构分析结果(考虑插入/缺失)。(a) 基于质体基因组数据的主成分分析（PCA）结果；(b) 利用最大似然法 (ML)和贝叶斯法 (BI)推断的不同单倍型间的系统发育关系，节点处标注了自展值（BS > 95%）和后验概率（PP > 0.95），不同颜色代表三个分支。

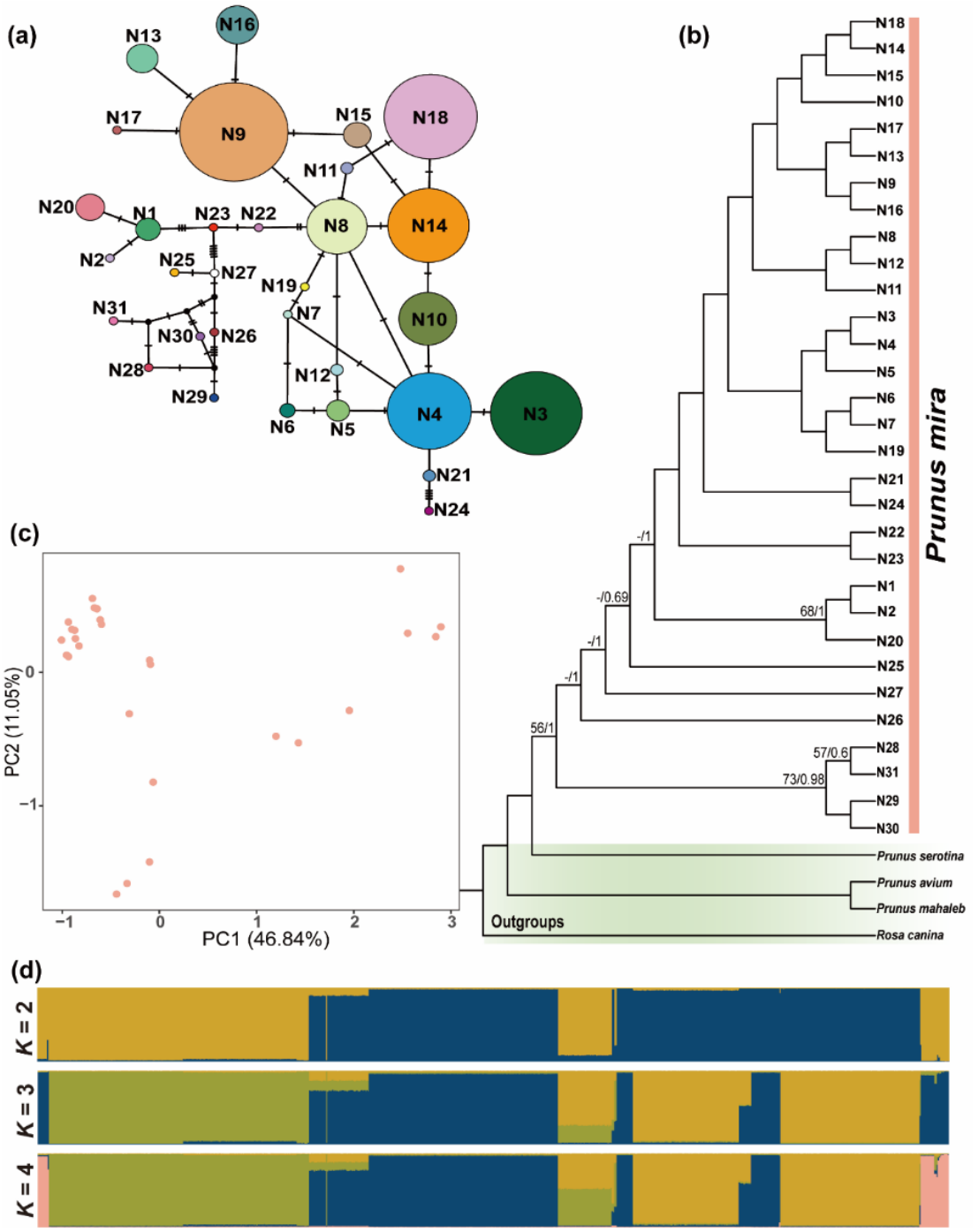
Appendix 8　Phylogenetic relationships and population structure of *Prunus mira* as revealed by plastid genome data (INDEL considered). (a) Principal Component Analysis (PCA) plot of haplotypes, illustrating genetic differentiation among the three clades. (b) Maximum Likelihood (ML) and Bayesian Inference (BI) phylogenetic tree. Branches of the three major clades are color-coded, with bootstrap values (BS > 95%) and posterior probabilities (PP > 0.95) shown at the corresponding nodes.

孔星，孙向前，赵本琴，龚洵，蔡杰，刘杰 (2026) 第三极特有果树光核桃的起源与扩散历史. 生物多样性, 34, 26152. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026152.



附录 **9** 基于光核桃质体基因组变异的单倍型地理分布(考虑插入/缺失)。图中展示了光核桃所有样本及不同分支（Clade A、B、C）中单倍型的空间分布格局。饼图中不同颜色代表不同的单倍型类型，饼图面积大小与对应单倍型的样本量成正比。各饼图旁附带的柱状图（条形图）用于指示该群体中所含有的特有单倍型类型及其数量。

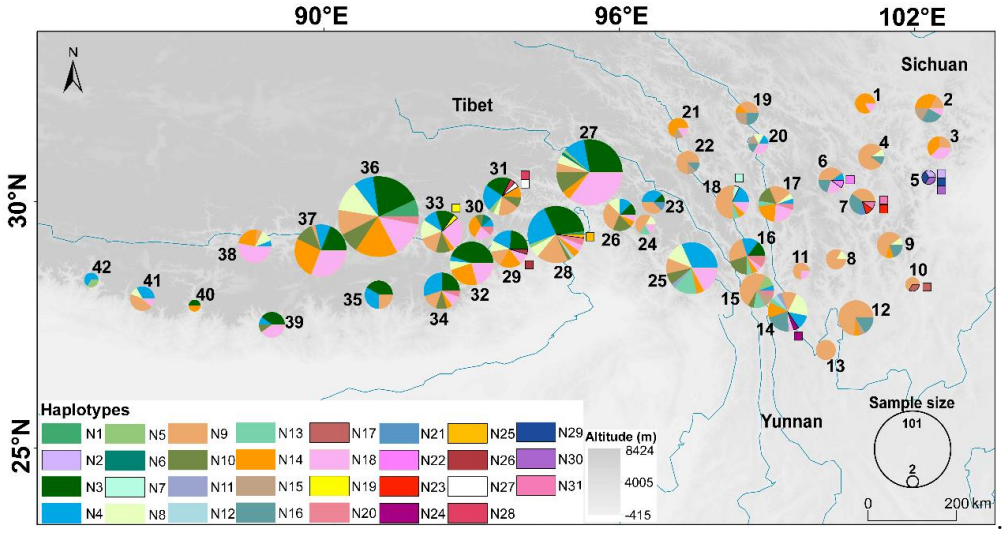
Appendix 9 Geographical distribution of haplotypes of *Prunus mira* based on plastid genome data (INDEL considered). The figure illustrates the spatial distribution patterns of haplotypes across all samples and different clades (Clade A, B, C). Different colors within each pie chart represent distinct haplotype types, and the area of each pie chart is proportional to the sample size of the corresponding haplotype. The bars adjacent to each pie chart indicate the types and numbers of private haplotypes present in each population.



附录 **10** 基于光核桃 nrDNA 序列的系统发育关系和遗传结构分析结果。(a) 基于 TCS 法构建的单倍型网络图 (Network)，饼图大小与单倍型频率成正比，饼图间短线上标注的数字表示突变步数; (b) 利用最大似然法 (ML)和贝叶斯法 (BI)推断的不同单倍型间的系统发育关系，节点处标注了自展值（BS > 50%）和后验概率（PP > 0.60），不同颜色代表三个分支；(c) 基于质体基因组数据的主成分分析（PCA）结果; (d) 基于贝叶斯方法的 STRUCTURE 分析的个体指派结果（K = 2–4）。

Appendix 10 Phylogenetic relationships and population structure of *Prunus mira* as revealed by nrDNA sequences. (a) Haplotype network generated using the TCS approach. Pie chart sizes reflect the relative frequencies of haplotypes, and the numbers of mutational steps between pairs of haplotypes are indicated along the connecting lines. (b) Maximum Likelihood (ML) and Bayesian Inference (BI) phylogenetic tree. Branches of the three major clades are color-coded, with bootstrap values (BS > 50%) and posterior probabilities (PP > 0.60) shown at the corresponding

nodes. (c) Principal Component Analysis (PCA) plot of haplotypes, illustrating genetic differentiation among the three clades. (d) Bayesian population assignment results from STRUCTURE at K = 2, 3, and 4, where each individual is depicted as a vertical bar partitioned into K colored segments that correspond to its estimated membership coefficients.



附录 **11**　基于光核桃 nrDNA 数据集的单倍型地理分布图。图中展示了光核桃所有样本的单倍型的空间分布格局。饼图中不同颜色代表不同类型的单倍型，饼图面积大小与对应单倍型的样本量成正比。各饼图旁附带的柱状图（条形图）用于指示该群体中所含有的特有单倍型类型及其数量。

Appendix 11　Geographical distribution of haplotypes of *Prunus mira* based on nrDNA dataset. The figure illustrates the spatial distribution patterns of haplotypes across all samples. Different colors within each pie chart represent distinct haplotype types, and the area of each pie chart is proportional to the sample size of the corresponding haplotype. The bars along each pie chart indicate the types and numbers of private haplotypes present in each population.

附录 **12** 基于不同数据集计算各分支遗传多样性结果。单倍型数量以及单倍型多样性列后括号中的数字分别代表在考虑质体基因组 INDEL 变异后筛选出的单倍型数量以及遗传多样性结果

Appendix 12 Diversity of each clade based on ptDNA and nrDNA sequences. The number in parentheses after the number of haplotype and haplotype diversity column indicates the haplotype number and genetic diversity result when considering INDEL variation respectively.

Type	样本量 Number of samples (N)	单倍型数量 Number of haplotypes (N_h)	单倍型多样性 Haplotype diversity (H_d)	核苷酸多样性 Nucleotide diversity (π)	平均核苷酸差异数 Number of average nucleotide difference (K)
ptDNA	746	26 (59)	0.79 (0.81)	1.60×10^{-4}	24.20
Clade A	427	10 (27)	0.50 (0.53)	1.00×10^{-5}	2.19
Clade B	207	7 (13)	0.59 (0.66)	1.00×10^{-4}	15.07
Clade C	112	10 (18)	0.54 (0.74)	2.00×10^{-5}	2.91
nrDNA	746	31	0.87	4.30×10^{-4}	2.42

附录 **13** 基于不同数据集计算的光核桃不同居群的遗传多样性。括号外、括号内分别代表基于质体基因组和 nrDNA 数据集的计算结果

Appendix 13 Genetic diversity of different populations of *Prunus mira* based on different datasets. Values outside and inside parentheses are derived from the plastid genome and nrDNA datasets, respectively.

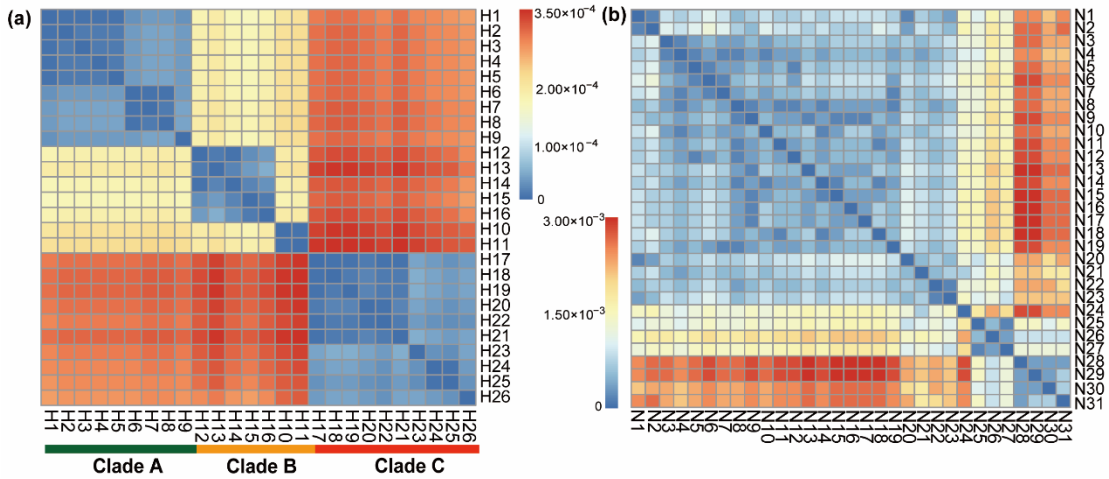
Pop code	Haplotype diversity (H_d)	Nucleotide diversity (π)	Number of average nucleotide difference (K)
1	1.00 (0.33)	0.00 (6.00×10^{-5})	0.00 (0.33)
2	0.17 (0.83)	1.06×10^{-6} (2.90×10^{-4})	0.17 (1.64)
3	1.00 (0.75)	0 (2.50×10^{-4})	0.00 (1.39)
4	0.47 (0.38)	1.40×10^{-4} (7.00×10^{-5})	22.40 (0.40)
5	1.00 (1.00)	0 (1.920×10^{-3})	0.00 (10.67)
6	0.38 (0.82)	7.00×10^{-5} (4.00×10^{-4})	10.80 (2.20)
7	0.82 (0.80)	1.90×10^{-4} (8.00×10^{-4})	29.64 (4.47)
8	0.33 (0.33)	1.00×10^{-5} (6.00×10^{-5})	2.33 (0.33)
9	0.38 (0.64)	6.00×10^{-5} (1.60×10^{-4})	9.16 (0.91)
10	1.00 (0.67)	0.00 (1.20×10^{-4})	0.00 (0.67)
11	1.00 (0.50)	0.00 (2.70×10^{-4})	0.00 (1.50)
12	0.73 (0.45)	1.50×10^{-4} (1.10×10^{-4})	23.91 (0.59)
13	1.00 (1.00)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)
14	0.82 (0.90)	1.00×10^{-4} (4.00×10^{-4})	15.07 (2.24)
15	0.71 (0.75)	1.00×10^{-4} (3.40×10^{-4})	15.61 (1.90)
16	0.40 (0.82)	8.00×10^{-5} (3.90×10^{-4})	13.03 (2.17)
17	0.64 (0.84)	1.80×10-4 (3.10×10^{-4})	29.04 (1.70)
18	0.52 (0.71)	1.00×10-4 (3.00×10^{-4})	15.09 (1.66)
19	0.25 (0.82)	1.58×10^{-6} (2.20×10^{-4})	0.25 (1.21)
20	0.60 (0.93)	1.90×10^{-4} (4.20×10^{-4})	30.60 (2.33)
21	0.33 (0.60)	1.00×10^{-5} (1.20×10^{-4})	1.67 (0.67)
22	0.68 (0.46)	2.00×10^{-4} (9.00×10^{-5})	32.11 (0.50)
23	0.57 (0.79)	3.00×10^{-5} (3.30×10^{-4})	4.00 (1.82)
24	1.00 (0.80)	0.00 (2.80×10^{-4})	0.00 (1.53)
25	0.71 (0.84)	1.80×10^{-4} (3.40×10^{-4})	29.07 (1.87)
26	0.70 (0.80)	7.00×10^{-5} (2.40×10^{-4})	11.23 (1.34)
27	0.70 (0.76)	9.00×10^{-5} (2.80×10^{-4})	14.18 (1.55)
28	0.62 (0.81)	8.00×10^{-5} (3.70×10^{-4})	12.55 (2.05)
29	0.18 (0.83)	8.01×10^{-6} (4.00×10^{-4})	1.27 (2.20)
30	0.39 (0.86)	9.00×10^{-5} (4.10×10^{-4})	14.00 (2.28)
31	0.18 (0.83)	2.00×10^{-5} (5.50×10^{-4})	3.60 (3.07)
32	0.43 (0.72)	1.00×10^{-4} (3.40×10^{-4})	15.28 (1.88)
33	0.70 (0.87)	1.70×10^{-4} (3.60×10^{-4})	26.35 (1.98)
34	0.57 (0.78)	1.20×10^{-4} (3.00×10^{-4})	18.97 (1.70)
35	0.55 (0.71)	1.20×10^{-4} (2.40×10^{-4})	19.64 (1.35)
36	0.71 (0.88)	1.40×10^{-4} (4.20×10^{-4})	22.21 (2.31)

Pop code	Haplotype diversity (H_d)	Nucleotide diversity (π)	Number of average nucleotide difference (K)
37	0.35 (0.79)	8.00×10^{-5} (3.10×10^{-4})	12.53 (1.73)
38	0.47 (0.63)	1.10×10^{-4} (1.40×10^{-4})	16.94 (0.77)
39	0.60 (0.73)	1.10×10^{-4} (3.90×10^{-4})	17.67 (2.16)
40	1.00 (1.00)	2.30×10^{-4} (5.40×10^{-4})	36.00 (3.00)
41	0.39 (0.75)	9.00×10^{-5} (2.30×10^{-4})	14.00 (1.28)
42	1.00 (0.67)	0.00 (1.20×10^{-4})	0.00 (0.67)

附录 **14**　基于光核桃质体基因组计算的不同分支间的遗传分化系数

Appendix 14　Genetic divergence among three clades based on plastid genome from *Prunus mira*

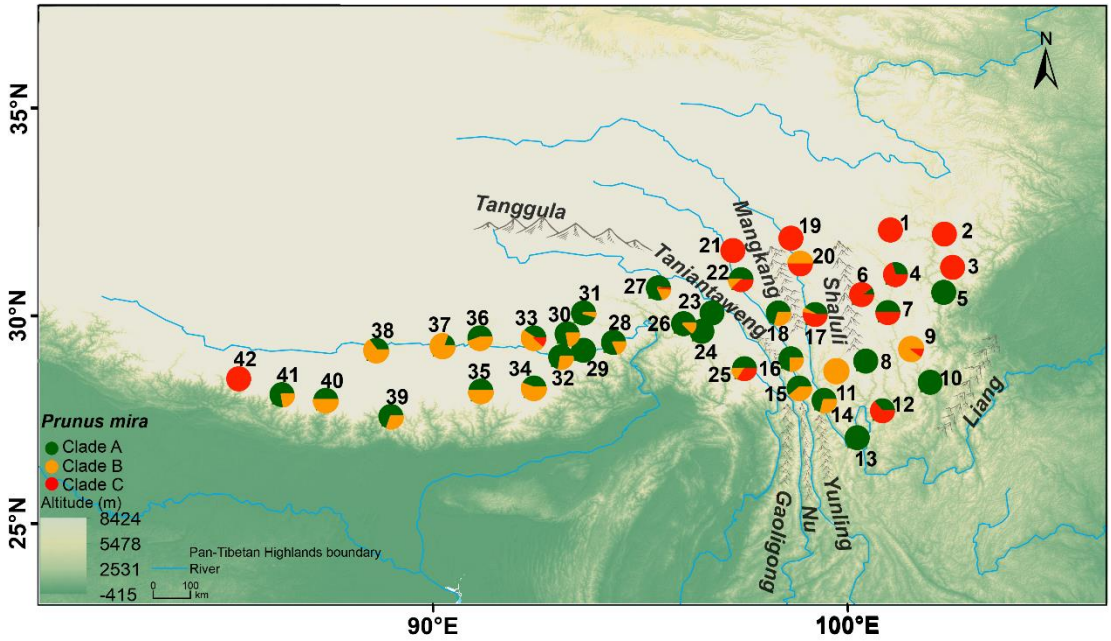
Comparison	F_{ST} ($P < 0.01$)
Clade A vs. Clade B	0.68
Clade A vs. Clade C	0.90
Clade B vs. Clade C	0.81



附录 **15**　基于光核桃质体基因组和 nrDNA 的单倍型遗传距离热图。(a) 质体基因组; (b) nrDNA 数据集。

Appendix 15　Heat map of haplotype genetic distance in *Prunus mira* based on plastid genome (ptDNA) and nrDNA, respectively (a) ptDNA; (b) nrDNA.

孔星，孙向前，赵本琴，龚洵，蔡杰，刘杰 (2026) 第三极特有果树光核桃的起源与扩散历史. 生物多样性, 34, 26152. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026152.



附录 **16**　基于质体基因组划分的光核桃三个支系的分布。图中饼图内不同颜色代表光核桃不同支系，绿色代表 Clade A，橙色代表 Clade B，红色代表 Clade C。图中还展示了光核桃分布区的主要山脉。山脉的位置引自前人的研究(Liu et al., 2022)。

Appendix 16　Distribution of three *Prunus mira* clades based on the plastid genome dataset. Each pie chart represents a sampling locality, with the proportion of each color indicating the relative abundance of the corresponding clade: green = Clade A, orange = Clade B, and red = Clade C. The map also outlines the main mountain ranges within the distribution range of *P. mira*. Mountain locations are adapted from Liu et al. (2022).

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (6): 25452, pages 1–10
doi: 10.17520/biods.2025452
cstr: 32101.14.biods.2025452

•生物编目•

邓世纬(S. W. Teng) 1930–1936年植物标本采集及其科学价值

顾怀毅, 白新祥, 李美君*

贵州大学林学院, 贵阳 550025

摘要: 植物标本对植物分类学研究至关重要, 20世纪初我国科学界才开始自主开展区域性植物调查和标本采集。20世纪30年代贵州籍植物采集家邓世纬的植物采集活动正是在这一背景下展开的, 梳理邓世纬采集的植物标本, 对理解我国尤其是贵州省早期植物采集历史具有重要意义。本研究通过整理馆藏标本的物种名称、采集地点及日期等原始数据, 对邓世纬采集植物的名实进行校正, 并重新核查了采集人、采集地点和采集日期信息。结果表明: 1930年3月至1936年10月, 邓世纬共参与采集了2,968号(含4,778份)植物标本, 涵盖184科878属1,913种植物, 主要采自贵州省、江苏省和湖北省。通过标本记录整理出邓世纬1930–1936年的采集路线, 并首次展示了邓世纬及助手的珍贵影像。我们建议对未明确物种的标本再次进行鉴定, 以便进一步挖掘这批标本的潜在价值。本研究可为中国早期植物采集历史以及贵州省植物资源研究提供数据支持。

关键词: 邓世纬; 贵州省; 采集路线; 植物标本; 采集历史

顾怀毅, 白新祥, 李美君 (2026) 邓世纬(S. W. Teng) 1930–1936年植物标本采集及其科学价值. 生物多样性, 34, 25452. doi: 10.17520/biods.2025452; cstr: 32101.14.biods.2025452.
Gu HY, Bai XX, Li MJ (2026) S. W. Teng's plant specimen collections in 1930–1936 and their scientific value. Biodiversity Science, 34, 25452. doi: 10.17520/biods.2025452; cstr: 32101.14.biods.2025452.

S. W. Teng's plant specimen collections in 1930–1936 and their scientific value

Huaiyi Gu, Xinxiang Bai, Meijun Li*

College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China

ABSTRACT

Aims: The collection of plant specimens is crucial for taxonomic research. It was not until the early 20th century that China's scientific community began independently conducting regional plant surveys and specimen collection. The botanical collecting activities of Shiwei (S. W.) Teng, a Guizhou-born plant collector in the 1930s, unfolded against this backdrop. Examining the plant specimens collected by S. W. Teng holds significant importance for understanding the early history of botanical collecting in China, particularly in Guizhou Province.

Methods: We corrected the botanical names of specimens collected by S. W. Teng by collating primary data such as species names, collection sites, and dates from herbarium collections, and re-verified information regarding collectors, collection locations, and collection dates.

Results: From March 1930 to October 1936, S. W. Teng participated in collecting a total of 2,968 plant specimens (comprising 4,778 individual specimens), representing 1,913 plant species across 878 genera and 184 families. These specimens were primarily collected from Guizhou, Jiangsu, and Hubei provinces. By analyzing the specimen records, S. W. Teng's collection routes from 1930 to 1936 were reconstructed, and rare photographs of S. W. Teng and his assistants were presented for the first time.

Conclusion: We recommend that unidentified specimens should undergo re-identification to further explore the potential value of those specimens. This study provides data support for research on the history of early plant collection

收稿日期 Received: 2025-11-11; 接受日期 Accepted: 2026-03-18
基金项目: 国家自然科学基金(32260782) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32260782)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 59787607@qq.com

in China and the botanical resources of Guizhou Province.
Key words: S. W. Teng; Guizhou Province; collection route; plant specimen; collection history

植物标本是科学与自然保护的重要基石, 通过系统记录植物的形态、分布及遗传信息, 可为物种分类、生态研究、生物多样性保护提供关键依据。标本既是追踪环境变迁的历史档案, 也是教育与文化传承的实物载体, 同时也为农业、医药等领域挖掘资源潜力提供了有力保障。在遵循可持续伦理的前提下, 标本作为跨越时空的“自然备忘录”, 既守护着濒危物种的生存证据, 也为应对未来未知挑战储备了宝贵的数据与希望。19世纪40–50年代西方国家已在我国进行植物采集工作, 直到20世纪初, 中国科学界才逐渐摆脱西方主导, 开始自主开展区域性调查(吴征镒, 1953; 《中国植物学会五十年》编写组, 1985; 王瑞江, 2022; 徐子雯, 2023)。彼时中央研究院、静生生物调查所等机构相继成立, 致力于推动植物学、动物学的本土研究, 而西南地区因地形复杂、交通不便、生物资源丰富, 成为植物学家关注的重点。此前, 西方传教士已在此持续进行标本采集, 但系统性调查仍属空白(王培善和王筱英, 1988)。

贵州地处中国西南腹地, 喀斯特地貌发育典型, 气候多样, 其独特的地理格局孕育了丰富的植物资源, 但因交通闭塞、经济落后, 导致贵州省植物科学调查长期滞后。早在16–17世纪, 基督教、天主教等教会的传教士就在我国大量考察矿产、动物和植物(熊源新和曹威, 2017)。在19–20世纪, 受殖民扩张和传教活动影响, 许多欧洲人长期在贵州进行采集, 其中有职业采集者、传教士、军官和商人等, 他们的足迹遍布全省主要地区甚至深入到当时常人所不能及的区域(罗桂环, 1994; 屈小玲, 2014)。在这100多年间, 西方人在贵州采集了大量标本, 后续根据这些标本发表了众多新分类群, 如新属异唇苣苔属(*Allocheilos*)和辐花苣苔属(*Thamnocharis*), 以及新种野迎春(*Jasminum mesnyi*)、滇黔蒲儿根(*Sinosenecio bodinieri*)、贵州卵叶报春(*Primula esquirolii*)、黔西报春(*P. cavaleriei*)、贵州半蒴苣苔(*Hemiboea cavaleriei*)、贵州石蝴蝶(*Petrocosmea cavaleriei*)等(熊源新和曹威, 2017)。20世纪30年代初, 随着国民政府实际控制贵州并着手开发西南, 本土植物科学考察开始获得一定的政策支持。在此背景下, 当时的自然历史博物馆(现江苏省中国科学院植物研究所)组织了一次针对贵州省的植物考察活动, 而邓世纬也借此契机跟随该团学习植物采集(胡宗刚, 2017)。

邓世纬(1913–1936)为贵州清镇市人(图1), 1930年还在读中学时就被贵州省教育厅派遣跟随来自南京的自然历史博物馆考察团学习, 采集结束后又被派赴南京, 在自然历史博物馆植物组跟随蒋英先生学习两年, 参与标本室管理及野外采集工作, 两年期满留任该馆植物标本室管理员(胡宗刚, 2017)。1935年, 邓世纬返回贵州, 任安顺府志局调查员, 调查安顺附近各县植物, 标本均寄到中山大学农林植物研究所进行鉴定。1936年春, 邓世纬受聘为中山大学农林植物研究所贵州调查员, 陈焕镛先生亲自函请贵州省政府资助其在黔调查。邓世纬率调查队先在黔中贵阳、龙里等地采集, 8月23日启程深入黔西南各县采集, 10月13日, 随行的助理杨昌汉和技工徐方才先后感染恶性疟疾病亡, 邓世纬也在返回途中与助手黄孜文相继染疾并于17日病亡, 剩下的3人也在此后病逝(王瑞江, 2022), 本次事件成为我国近代以来植物科学研究领域最为悲壮的一次意外事故!

本文基于邓世纬生平记录、标本以及地图数据, 全面收集、识别标本信息, 整理和分析中国数字植



图1 邓世纬与杨昌汉合影。左图: 杨昌汉(左)和邓世纬(右)合影; 右图: 1936年7月1日邓世纬(左)和杨昌汉(右)与采集的植物合影。照片由杨昌汉后人提供。

Fig. 1 Shiwei (S. W.) Teng and Changhan (C. H.) Yang in a photo. Left, C. H. Yang (left) and S. W. Teng (right); Right, S. W. Teng (left) and C. H. Yang (right) with collected plants on July 1, 1936. Photos provided by C. H. Yang's descendants.

物标本馆(Chinese Virtual Herbarium, CVH, https://www.cvh.ac.cn/)内所有能获取的邓世纬采集的植物标本，以还原其在1930–1936年参与过的所有植物调查活动的采集路线，科学评估其采集植物标本的价值与贡献。

1 研究方法

1.1 数据来源

标本数据源自中国数字植物标本馆，数据收集截至2026年1月，共收集整理2,968号(含4,778份)邓世纬参与采集的植物标本(表1，附录1)。从这些数据中提取物种名称、采集地点以及采集日期等原始记录信息，结合查找到的相关采集人的档案材料，综合开展本研究(林春蕊等, 2008; 王仁赞等, 2012)。

1.2 数据分析

1.2.1 植物名实核准

在原始标本记录的基础上，综合*Flora of China*、《中国植物志》、《贵州植物志》及最新研究文献对植物名实进行核准。

1.2.2 地名考证

根据馆藏标本和文献记录的详细程度，标本采集地一般确定至县级行政区，部分确定至镇、村。20世纪30年代地名标注以邮政式拼音(postal spelling system)为主，由于地名拼写受到地方方言的影响，在一定程度上存在拼写不规范、口语化等问题，使地名考证较为困难。因此在确定地名过程中还需多方考证、结合采集时间印证地名的准确性，并根据我国行政区划变更情况，更换成最新地区行政区划地名。

1.2.3 植物标本名录编制

石松类和蕨类植物采用PPG I分类系统(PPG I, 2016)、裸子植物采用杨永裸子植物系统(Yang et al., 2022)、被子植物采用APG IV系统(APG IV, 2016)对邓世纬采集植物标本进行名录编制。

表1 邓世纬所采植物标本收藏机构基本信息

Table 1 Basic information of the herbarium for Shiwei Teng's plant specimens

序号 No.	标本馆名称及代码 Herbarium name and code	份数 Sheets	标本馆地点 Herbarium location
1	中国科学院华南植物园标本馆 Herbarium, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (IBSC)	2,346	中国广东广州 Guangzhou, Guangdong, China
2	江苏省中国科学院植物研究所标本馆 Herbarium, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences (NAS)	776	中国江苏南京 Nanjing, Jiangsu, China
3	广西植物研究所标本馆 Herbarium, Guangxi Institute of Botany (IBK)	752	中国广西桂林 Guilin, Guangxi, China
4	中国科学院植物研究所标本馆 Herbarium, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (PE)	358	中国北京 Beijing, China
5	中国科学院昆明植物研究所标本馆 Herbarium, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (KUN)	187	中国云南昆明 Kunming, Yunnan, China
6	厦门大学生命科学学院植物标本室 Herbarium, School of Life Sciences, Xiamen University (AU)	166	中国福建厦门 Xiamen, Fujian, China
7	四川大学生命科学学院植物标本室 Herbarium, College of Life Sciences, Sichuan University (SZ)	114	中国四川成都 Chengdu, Sichuan, China
8	华南师范大学生命科学学院植物标本室 Herbarium, School of Life Sciences, South China Normal University (SN)	26	中国广东广州 Guangzhou, Guangdong, China
9	中山大学植物标本室 Herbarium of Sun Yat-sen University (SYS)	20	中国广东广州 Guangzhou, Guangdong, China
10	北京大学生物系植物标本室 Herbarium, Department of Biology, Peking University (PEY)	10	中国北京 Beijing, China
11	南京大学生命科学学院植物标本室 Herbarium, School of Life Sciences, Nanjing University (N)	9	中国江苏南京 Nanjing, Jiangsu, China
12	西北农林科技大学生命科学学院植物标本馆 Herbarium, College of Life Sciences, Northwest A&F University (WUK)	6	中国陕西杨凌 Yangling, Shaanxi, China
13	中国科学院武汉植物园标本馆 Herbarium, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (HIB)	4	中国湖北武汉 Wuhan, Hubei, China
14	中国科学院沈阳应用生态研究所标本馆 Herbarium of Northeast China, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences (IFP)	2	中国辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning, China
15	哈佛大学阿诺德树木园植物标本馆 Herbarium of the Arnold Arboretum, Harvard University Herbaria (A)	1	美国马萨诸塞州剑桥 Cambridge, Massachusetts, US
16	密苏里植物园植物标本馆 Missouri Botanical Garden Herbarium (MO)	1	美国密苏里州路易斯 Saint Louis, Missouri, US

2 结果

2.1 采集时间

收集到的2,968号(含4,778份)植物标本数据中, 记录详细采集日期的有4,714份, 有49号(含64份)标本没有记录采集时间或者记录时间有误且无从考证, 其中包括2份长柄蹄盖蕨(*Athyrium longius*) (邓世纬 51048)和2份贵州叉蕨(*Tectaria kweichowensi*) (邓世纬 1655)的模式标本。本文将邓世纬的植物采集活动划分为3个阶段: 第一阶段是1930年3月至1931年3月, 第二阶段是1931年3月至1934年12月, 第三阶段是1935年1月至1936年10月(图2)。

2.1.1 第一阶段(1930年3月至1931年3月): 跟随自然历史博物馆考察团采集时期

这一阶段邓世纬主要是跟随蒋英先生带领的考察团学习, 充当向导和助手。这批标本虽未提及邓世纬的名字, 但他作为考察团的一员也发挥了重要作用, 他也凭借此次经历踏上了成为植物采集工作者的道路。此次采集可谓是邓世纬植物采集生涯的启蒙阶段。

1930年3月25日, 邓世纬于安顺县(今安顺市西秀区)采集到婆婆纳(*Veronica polita*)、来江藤(*Brandisia hancei*)的标本, 5月1日采集到黄苞大戟(*Euphorbia sikkimensis*)共计3号标本。同年, 自然历史博物馆组织了一次针对贵州的生物资源调查工作。植物组于1930年6月24日从贵阳出发, 先后经过龙里(今黔南布依族苗族自治州(以下简称黔南州)龙里县)、八寨(今黔东南苗族侗族自治州(以下简称黔东南州)丹寨县)、独山(今黔南州独山县),、安龙(今黔西南布依族苗族自治州(以下简称黔西南州)安龙县)、兴义(今黔西南州兴义市)、关岭(今安顺市关岭县)等地, 最后返回贵阳(详细采集路线见附录2)。本次采集工作于1931年3月结束, 历时约10个月, 共采集植物标本2,000余号(含20,000余份) (胡宗刚, 2017)。

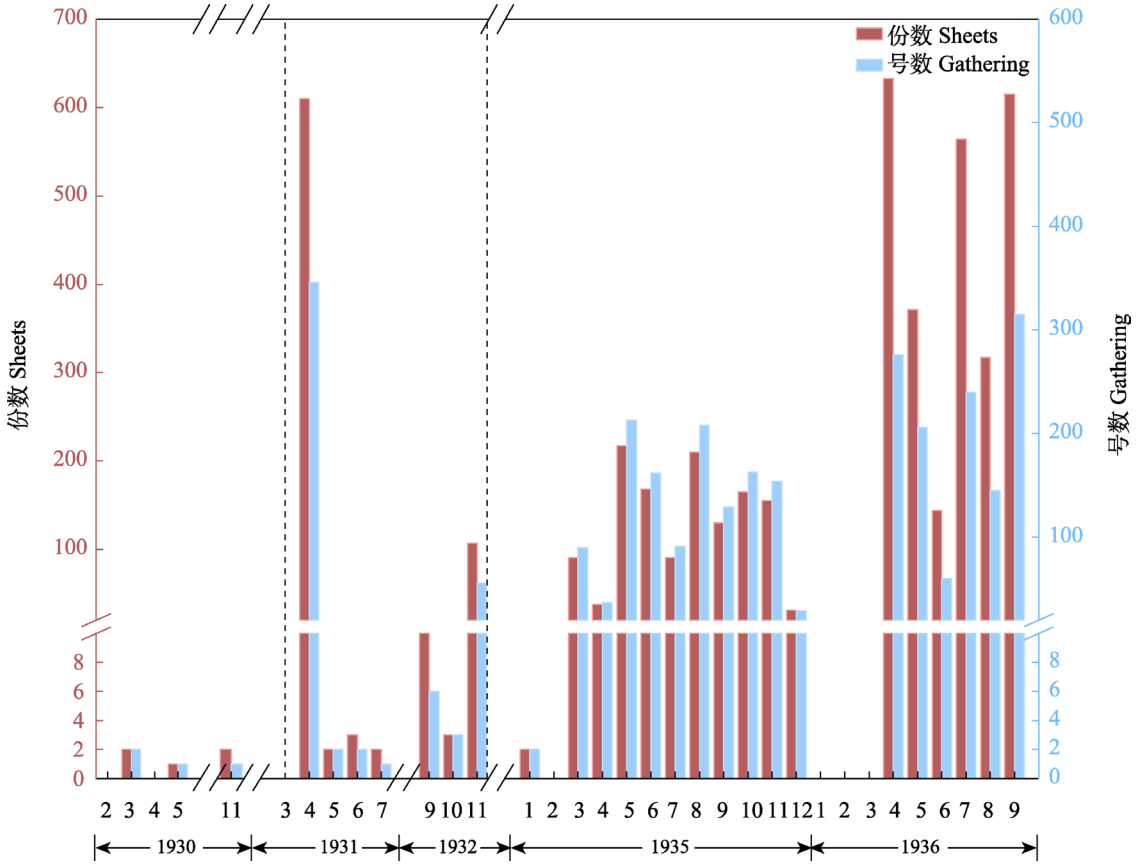


图2 邓世纬采集植物标本的不同阶段
Fig. 2 Stages of the specimen collection in China by Shiwei (S. W.) Teng

2.1.2 第二阶段(1931年3月至1934年12月): 赴南京求学时期

这一阶段邓世纬除了在南京学习外, 主要参与了该馆江西调查团的采集活动, 之后还前往江苏连云港市和湖北武汉市进行植物调查, 在此期间共采集了417号(含744份)植物标本, 其中包括2号模式标本。

1931年3月, 自然历史博物馆调查团的贵州考察结束后, 邓世纬被贵州省教育厅派赴南京求学, 跟随蒋英先生等人一起返回, 在自然历史博物馆学习。1931年4–7月邓世纬与植物采集家陈长年先生在南京周边共同采集植物标本共计347号(含617份), 其中包括独花兰(*Changnienia amoena*) (陈长年, 邓君 193)和宝华山虾脊兰(*Calanthe cheniana*) (Chen & Teng 154)的模式标本。

1932年6月, 自然历史博物馆开启江西省的植物调查, 6月6日蒋英先生率队携采集员邓世纬和技工陈绍良等人自南京出发, 两日后抵达南昌市, 在赣东到达临川(今抚州市临川区)、宜黄(今抚州市宜黄县)等地采集。赣东调查完毕后, 调查团便向赣西进发, 到达高安(今宜春市高安市)、永修(今九江市永修县)等地采集, 并于9月5日返回南京(详细采集路线见附录3)。此次共采集标本1,000余号, 但标本采集签均未提及邓世纬(胡宗刚, 2017), 遂未纳入本文统计。

1932年10月, 邓世纬前往江苏连云港市云台山进行采集, 目前共保存有3号标本, 同年11月又前往湖北武汉市采集植物, 主要在武昌(今武汉市武昌区)、汉阳(今武汉市汉阳区)等地采集, 共计56号(含107份)标本。

2.1.3 第三阶段(1935年1月至1936年10月): 在黔率队调查时期

(1) 1935年1月至1936年3月任安顺府志局调查员时期。1935年, 邓世纬作为安顺府志局调查员, 一直往返于安顺县及临近的几个县进行采集工作, 共采集植物标本1,321号(含1,350份), 其中包括1号模式标本, 这为之后被聘请为中山大学农林植物研究所贵州调查员, 为陈焕镛先生采集植物标本积累了丰富的经验。

1935年3–4月, 邓世纬在安顺县城附近采集。5月6日在当时普定县干河(今安顺市西秀区干河村)采集, 于5月18日回到安顺县并一直在安顺县城附近采集。6月7日到达清镇县(今贵阳市清镇市)并一直在站街席关村(今清镇市席关村)、龙滩河(今清镇市龙滩河村)等地采集。6月24日在九龙山(今贵阳市观山湖区百花湖镇九龙山)附近采集到贵州红山茶(*Camellia kweichowensis*) (邓世纬 693)的模式标本。7月16日返回到安顺县城, 8月20日到达普定县大弄(今六盘水市六枝特区大用镇附近), 往郎岱县(今六盘水市六枝特区)方向进行采集, 8月24日返回普定县。8月28日启程返回安顺县城, 后于9月16日到达清镇县青龙山(今清镇市青龙山街道青龙山公园)附近进行采集。9月26日由清镇县往平坝县方向采集, 并于28日回到清镇县城。10月5–21日在清镇近郊进行采集。10月26日到平坝县进行采集, 11月1日返回关岭县, 之后于11月11日去往镇宁县, 停留两天后返回关岭县(详细采集路线见附录4)。

(2) 1936年3–10月邓世纬任中山大学农林植物研究所贵州调查员时期。这一时期邓世纬开始主导植物标本采集工作, 在这短短的8个月内, 邓世纬及其团队共采集植物标本1,221号(含2,620份), 其中20号被作为新分类群的模式标本在之后相继发表, 而且多个分类群的种加词是以邓世纬的名字命名, 以致敬他为我国植物分类研究做出的卓越贡献。近年来仍有以邓世纬命名的新分类群被发表, 如世纬堇菜(*Viola shiwei*) (Li et al., 2022)。

1936年春, 邓世纬被聘为中山大学农林植物研究所贵州调查员(附录5), 为陈焕镛先生采集贵州的植物标本, 在此阶段邓世纬的采集范围覆盖了今贵阳市、安顺市和黔西南州部分地区。1936年4月12日, 邓世纬来到贵筑县(今贵阳市云岩区和南明区), 并在黔灵山(今云岩区黔灵山公园)采集到以邓世纬命名的世纬盾蕨(*Neolepisorus dengii*) (邓世纬 90002)的模式标本。4月21日, 邓世纬从贵筑县往朱昌堡(今观山湖区朱昌镇)方向进行采集; 21–28日在清镇县内先后采集到贵州虾脊兰(*Calanthe tsoongiana* var. *guizhouensis*) (邓世纬 90131)、世纬小檗(*Berberis tengii*) (S. W. Teng 90155)等的模式标本(详细采集路线见附录4)。

1936年5月2日至6月20日邓世纬都在清镇县近郊进行采集, 并采集到倒卵叶猕猴桃(*Actinidia obovata*) (邓世纬 90347)、贵州缫丝花(*Rosa*

kweichowensis) (邓世纬 90392)等的模式标本。之后到达息烽县(今贵阳市息烽县), 6月30日至7月6日都在息烽县西望山(今息烽县西山镇西望山)附近进行采集(图3), 并于7月4日在西望山采集到毛枝桂樱(*Laurocerasus phaeosticta* f. *puberula*) (邓世纬 90529)的模式标本。7月11–14日在养龙司镇(今息烽县养龙司镇)、息烽县南望山(今息烽县温泉镇南望山)等地进行采集。7月23日回到清镇县, 之后一直在清镇县城附近进行采集。

1936年8月23日, 邓世纬一行7人赴黔西南进行采集, 于8月29日从清镇县出发, 途经安顺县、关岭县, 于9月1日到达贞丰县; 9月9日从贞丰县城赶到腊龙(今贞丰县那郎村)附近, 并采集到荨麻叶巴豆(*Croton urticifolius*) (邓世纬 90788)的模式标本, 11–14日在贞丰县大湾(今贞县大湾村)附近活动, 并采集到田林细子龙(*Amesiodendron tienlinense*) (邓世纬 90817)、合萼半蒴苣苔(*Hemiboea gamosepala*) (邓世纬 90837)等的模式标本; 15日采集队由大湾途经罗炎(今望谟县乐元镇)往王母(今望谟县城)方向进行采集, 19–21日在王母、平郎(今望谟县平亮村)一带进行采集, 并于20日在王母采集到长梗罗伞(*Brassaiopsis glomerulata* var. *longipedicellata*) (邓世纬 90995)的模式标本, 23日采集到贵州喜鹊苣苔(*Ornithoboea feddei*) (邓世纬 91032)的模式标本(附录4)。由于当时正值夏秋交替之际, 而望谟县属于南北盘江交汇处的干热河谷气候, 天气炎热, 舟车劳顿, 随行的队员感染恶性疟疾, 10月13日, 其助理杨昌汉和技工徐方才先后病亡。邓世纬不得不放弃采集工作, 但不幸的是在返回途中, 其与助手黄孜文也相继感染疾病, 于17日病逝, 余下的3人也在此后相继病亡。



图3 邓世纬在息烽县采集植物(照片由杨昌汉后人提供)
Fig. 3 Shiwei (S. W.) Teng collected plants in Xifeng County (Photos provided by Changhan Yang's descendants)

2.2 采集地点

邓世纬参与采集的所有植物标本中, 共计3,751份能判断出采集地点, 对应现在的行政区划地图, 涉及贵州省13个县级行政区, 其中清镇市1,230份、息烽县351份、西秀区282份、贞丰县260份、云岩区203份、关岭布依族苗族自治县202份、望谟县192份、平坝区107份、普定县96份、南明区71份、观山湖区17份、六枝特区10份、镇宁布依族苗族自治县10份。湖北省的采集地点均在武汉市, 其中武昌区53份、汉阳区40份、江汉区14份。江苏省的采集地点大多都聚集在南京市(610份), 少数在连云港市(3份)。在江西省还采集了1份无法确定其具体地点的标本。在贵州的植物采集中, 清镇市与息烽县的数量最为突出, 这主要得益于邓世纬是清镇市人, 熟悉当地环境, 加之清镇市毗邻其工作的安顺市, 因此在担任安顺府志局调查员期间常赴清镇采集。

2.3 采集类群

本文对收集到的4,778份植物标本进行了名实核准, 但仍有167份只能确定到属, 8份无法确定。经统计, 采集的植物标本以种子植物为主, 兼顾蕨类、苔藓类, 共计184科878属1,913种(附录1)。其中采集标本数量较多的科为菊科(350份)、豆科(337份)、蔷薇科(276份), 单个物种标本数量最多的为马尾松(*Pinus massoniana*) (8号, 含22份)。同时还采集了兰科、杜鹃花科、山茶科等西南特色植物, 以及天麻(*Gastrodia elata*)、杜仲(*Eucommia ulmoides*)等药用植物。

基于邓世纬采集的25号(含32份)植物标本共发表了23个新分类群(表2), 其中包括世纬盾蕨(现接受名盾蕨*Lepisorus ovatus*)、世纬小檗、独花兰等。

表2　邓世纬采集模式标本基本信息

Table 2　Basic information of type specimen collected by Shiwei Teng

序号 No.	标本号 Specimen number	种名 Species name	模式标本类型 Type status	馆藏机构 Herbarium	来源 References
1	陈长年, 邓君 193	独花兰 *Changnienia amoena* S. S. Chien	后选模式标本 Lectotype 等模式标本 Isotype	PE	钱崇澍, 1935
2	Chen & Teng 154	宝华山虾脊兰 *Calanthe cheniana* Hand.-Mazz. (现接受名: 虾脊兰 *Calanthe discolor* Lindl.)	合模式标本 Syntype	PE	Handel-Mazzetti, 1936
3	邓世纬 51048	长柄蹄盖蕨 *Athyrium longius* Ching	合模式标本 Syntype	PE	秦仁昌, 1940
4	邓世纬 90995	长梗罗伞 *Brassaiopsis glomerulata* var. *longipedicellata* H. L. Li (现接受名: 罗伞 *Brassaiopsis glomerulata* (Blume) Regel)	副模式标本 Paratype	IBK	李惠林, 1942
5	邓世纬 91032	*Sinoboea microcarpa* Chun (现接受名: 贵州喜鹊苣苔 *Ornithoboea feddei* (H. Lév.) Burtt)	等模式标本 Isotype	NAS	陈焕镛, 1946
6	邓世纬 90380	*Didymocarpus secundiflorus* Chun (现接受名: 清镇报春苣苔 *Primulina secundiflora* (Chun) Mich. Möller & A. Weber)	等模式标本 Isotype	PE	陈焕镛, 1946
7	邓世纬 90422	粉绿钻地风 *Schizophragma integrifolium* var. *glaucescens* Rehder	合模式标本 Syntype	NAS	陈焕镛, 1954
8	邓世纬 90397	尖顶耳蕨 *Polystichum excellens* Ching	副模式标本 Paratype	PE	秦仁昌, 1958
9	邓世纬 90189	伞房荚蒾 *Viburnum corymbiflorum* P. S. Hsu et S. C. Hsu	等模式标本 Isotype	NAS, IBK	徐炳声, 1966
10	邓世纬 90817	田林细子龙 *Amesiodendron tienlinensis* H. S. Lo (现接受名: 细子龙 *Amesiodendron chinense* (Merr.) Hu)	副模式标本 Paratype	IBK	罗献瑞和陈德昭, 1979
11	邓世纬 90181, 邓世纬 693	贵州红山茶 *Camellia kweichowensis* Hung T. Chang (现接受名: 滇山茶 *Camellia reticulata* Lindl.)	主模式标本 Holotype 副模式标本 Paratype	SYS	张宏达, 1981
12	邓世纬 90392	贵州缫丝花 *Rosa kweichowensis* T. T. Yu & T. C. Ku	主模式标本 Holotype	PE	俞德浚和谷粹芝, 1981
13	邓世纬 1655	贵州叉蕨 *Tectaria kweichowensis* Ching & Chu H. Wang (现接受名: 洛克三叉蕨 *Tectaria rockii* C. Chr.)	主模式标本 Holotype 等模式标本 Isotype	PE	秦仁昌和王铸豪, 1981
14	邓世纬 90846	柔毛尖叶悬钩子 *Rubus acuminatus* var. *puberulus* T. T. Yu & L. T. Lu	副模式标本 Paratype	PE, NAS	俞德浚和陆玲娣, 1982
15	邓世纬 90874	薄叶楼梯草 *Elatostema tenuifolium* W. T. Wang	等模式标本 Isotype	IBK	王文采, 1982
16	邓世纬 90002	世纬盾蕨 *Neolepisorus dengii* Ching et P. S. Wang (现接受名: 盾蕨 *Lepisorus ovatus* (Wall. ex Bedd.) C. F. Zhao, R. Wei & X. C. Zhang)	主模式标本 Holotype 等模式标本 Isotype	PE, NAS	秦仁昌和刑公侠, 1983
17	邓世纬 90788	*Croton urticifolius* Y. T. Chang & Q. T. Chen (现接受名: 荨麻叶巴豆 *Croton cnidophyllus* Radcl.-Sm. & Govaerts)	等模式标本 Isotype	IBK	张永田, 1983
18	邓世纬 90837	合萼半蒴苣苔 *Hemiboea gamosepala* Z. Yu Li	等模式标本 Isotype	IBK	李振宇, 1983
19	邓世纬 90347	倒卵叶猕猴桃 *Actinidia obovata* Chun ex C. F. Liang	等模式标本 Isotype	IBK	梁畴芬等, 1984
20	邓世纬 90396, 邓世纬/S. W. Deng 90396	光蕊滇黔石蝴蝶 *Petrocosmea martinii* var. *leiandra* W. T. Wang (现接受名: 光蕊石蝴蝶 *Petrocosmea leiandra* (W. T. Wang) Z. J. Qiu)	主模式标本 Holotype 等模式标本 Isotype	IBK	王文采, 1984
21	邓世纬 90529	毛枝桂樱 *Laurocerasus phaeosticta* f. puberula Yü et Lu (现接受名: 腺叶桂樱 *Prunus phaeosticta* (Hance) Maxim.)	副模式标本 Paratype	PE	陆玲娣, 1984
22	邓世纬 90131	贵州虾脊兰 *Calanthe tsoongiana* var. *guizhouensis* Z. H. Tsi	等模式标本 Isotype	IBK	吉占和, 1985
23	S. W. Teng 90155	世纬小檗 *Berberis tengii* Harber	主模式标本 Holotype 等模式标本 Isotype	A, MO	Harber, 2020

3　邓世纬采集植物标本的科学价值

3.1　邓世纬采集标本在中国植物采集中的地位

邓世纬参与的一系列植物采集工作是中国近代植物学从“西学东渐”转向“本土实践”的标志性事件。他先后在贵州、江苏、江西、湖北等地参与植物调查, 所采集的植物标本是中国近代早期植物调查的珍贵遗产, 对研究中国植物采集历史具有重要意义。邓世纬在贵州境内的采集也是贵州早期最重要的采集活动之一, 据统计, 近百位国内早期植物

学工作者中, 仅有6人在贵州采集过植物标本(徐来富, 2009), 而邓世纬作为贵州本土采集家, 凭借丰富的采集经验, 调查成果斐然。邓世纬的采集是中山大学农林植物研究所对贵州植物的一次重要调查, 他虽不幸病逝未能完成调查任务, 但同为贵州籍的植物采集家陈少卿先生毅然赶赴贵州为其操办后事, 并完成其三年调查工作。邓世纬采集的标本当时送往中山大学农林植物研究所进行鉴定, 并保存于静生生物调查所, 时过境迁, 几经周折, 这一批植物标本大部分被中国科学院华南植物园标本馆(IBSC)和江苏省中国科学院植物研究所标本馆(NAS)等标本馆保存(表1)。这批标本是贵州早期系统性植物调查的重要成果, 为贵州省植物分类学研究奠定了重要基础。所采标本后经陈焕镛、胡先骕、俞德浚、方文培、秦仁昌、王文采、王培善等人深入研究, 不仅为《中国植物志》的编撰提供了关键标本材料, 也直接推动了《贵州植物志》的编撰。现今的技术已可通过研究标本中蕴含的分子生物学信息挖掘生态环境演变的情况以及生物多样性的变化(Fordham et al., 2020), 因此邓世纬采集的标本至今仍是研究贵州生态环境演变和生物多样性保护的基础资料。

3.2 邓世纬采集标本的学术贡献与保护启示

1935–1936年, 恰值战争时期, 部分地区政局动荡, 科考活动频繁受到干扰, 科考人员的生命安全都难以保障。受战争影响, 采集经费紧张, 团队缺乏专业设备, 加之此次考察未能预先规划详细采集路线, 只能依靠地方向导和当地村民的指引进行采集。同时贵州地形复杂, 考察重点又集中于未开发的原始林区, 交通极为不便, 主要依靠步行和马帮运输, 多雨潮湿的气候也给植物标本的保存带来很大困难。尽管面临诸多挑战, 邓世纬团队仍坚持不懈地开展植物采集工作, 并取得了重大成果。邓世纬自中学时代起便投身植物研究, 最终将生命奉献于此项事业, 其不畏艰险、坚忍不拔的精神与事迹, 激励了一代又一代的植物学工作者。

致谢: 感谢陈正军先生提供的杨昌汉后人信息, 感谢杨昌汉后人提供的影像资料; 感谢上海辰山植物园钟鑫先生关于独花兰标本采集人的考证信息。

ORCID

顾怀毅 https://orcid.org/0009-0006-7899-0042

参考文献

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.

Chang HD (1981) A Taxonomy of the Genus *Camellia*, pp. 61–62. Editorial Staff of the Journal of Sun Yatsen University, Guangzhou. (in Chinese) [张宏达 (1981) 山茶属植物的系统研究, 61–62页. 中山大学学报编辑部, 广州.]

Chang YT (1983) Materiae ad Floram Euphorbiacearum Sinensium (II). Guihaia, 3, 171–176. (in Chinese) [张永田 (1983) 中国大戟科植物志资料(二). 广西植物, 3, 171–176.]

Chien SS (1935) *Changnienia*, a new genus of Orchidaceae. Contributions from the Biological Laboratory of the Science Society of China (Botanical Series), 10, 89–92. (in Chinese) [钱崇澍 (1935) 独花兰属(新属). 中国科学社生物研究所论文集(植物学篇), 10, 89–92.]

Ching RC (1940) New ferns from Kwangsi. Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology: Botany, 10, 173–182. (in Chinese) [秦仁昌 (1940) 广西蕨类新植物. 静生生物调查所汇报(植物学), 10, 173–182.]

Ching RC (1958) Icones Filicum Sinicarum, Vol. 5, pl. 234. Science Press, Beijing (in Chinese) [秦仁昌 (1958) 中国蕨类植物图谱(第五卷), 图版234. 科学出版社, 北京.]

Ching RC, Shing KH (1983) A monographic revision of the fern genus *Neolepisorus* Ching. Acta Phytotaxonomica Sinica, 21, 266–276. (in Chinese with English abstrac) [秦仁昌, 刑公侠 (1983) 中国盾蕨属的订正研究. 植物分类学报, 21, 266–276.]

Ching RC, Wang CH (1981) Breviarum plantarum novarum Aspidiacearum Sinicarum. Acta Phytotaxonomica Sinica, 19, 118–130. (in Chinese) [秦仁昌, 王铸豪 (1981) 中国三叉蕨科新植物纲要. 植物分类学报, 19, 118–130.]

Chun WY (1946) Gesneriacearum Plantae Novae Sinicarum. Sunyatsenia, 6, 271–304. (in Chinese) [陈焕镛 (1946) 中国苦苣苔科新植物. 中山专刊, 6, 271–304.]

Chun WY (1954) A census and preliminary study of the Chinese Hydrangeoideae. Acta Phytotaxonomica Sinica, 3, 101–205. (in Chinese) [陈焕镛 (1954) 绣球亚科资料的研究. 植物分类学报, 3, 101–205.]

Fordham DA, Jackson ST, Brown SC, Huntley B, Brook BW, Dahl-Jensen D, Gilbert MTP, Otto-Bliesner BL, Svensson A, Theodoridis S, Wilmshurst JM, Buettel JC, Canteri E, McDowell M, Orlando L, Pilowsky JA, Rahbek C, Nogues-Bravo D (2020) Using paleo-archives to safeguard biodiversity under climate change. Science, 369, eabc5654.

Group for the Compilation of the Fifty Years History in the Botanical Society of China (1985) Fifty Years in the

Botanical Society of China. Chinese Journal for the History of Science and Technology, 6(2), 50–55, 49. (in Chinese) [《中国植物学会五十年》编写组 (1985) 中国植物学会五十年. 中国科技史料, 6(2), 50–55, 49.]

Handel-Mazzetti H (1936) Kleine Beiträge zur Kenntnis der Flora von China. Österreichische Botanische Zeitschrift, 85, 213–228.

Harber J (2020) The Berberis of China and Vietnam: A Revision. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri.

Hsu PS (1966) Some new plants of Chinese *Viburnum*. Acta Phytotaxonomica Sinica, 11, 67–90. (in Chinese) [徐炳声 (1966) 中国荚蒾属(*Viburnum*)的新植物. 植物分类学报, 11, 67–90.]

Hu ZG (2017) Early History of the Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences (Nanjing Botanical Garden Mem. Sun Yat-sen), pp. 123–128. Shanghai Jiao Tong University Press, Shanghai. (in Chinese) [胡宗刚 (2017) 江苏省中国科学院植物研究所南京中山植物园早期史, 123–128页. 上海交通大学出版社, 上海.]

Li HL (1942) The Araliaceae of China. Sargentia, (2), 1–137. (in Chinese) [李惠林 (1942) 中国五加科植物. 萨金特氏研究论文集, (2), 1–137.]

Li XC, Wang ZW, Wang Q, Ge BJ, Chen B, Yu P, Zhong X (2022) *Viola shiweii*, a new species of *Viola* (Violaceae) from karst forest in Guizhou, China. PhytoKeys, 196, 63–89.

Li ZY (1983) Taxa Nova *Hemiboea* (Gesneriaceae). Acta Phytotaxonomica Sinica, 21, 194–203. (in Chinese) [李振宇 (1983) 半蒴苣苔属新分类群. 植物分类学报, 21, 194–203.]

Liang CF, Chen YC, Wang YS (1984) Actinidiaceae. In: Flora of Reipublicae Popularis Sinicae (Delecti Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae), Tomus 49(2), pp. 267, 323–324. Science Press, Beijing. (in Chinese) [梁畴芬, 陈永昌, 王育生 (1984) 猕猴桃科. 中国植物志(中国科学院中国植物志编辑委员会) (第49卷第2分册), 267页, 323–324页. 科学出版社, 北京.]

Lin CR, Liu Y, He CX, Shen XL, Zou R, Yu XX (2008) Statistics and analysis of digital information in the herbarium of Guangxi Institute of Botany. Guihaia, 28, 278–284. (in Chinese with English abstract) [林春蕊, 刘演, 何成新, 沈晓琳, 邹蓉, 于息息 (2008) 广西植物标本馆标本数字化信息统计与分析. 广西植物, 28, 278–284.]

Lo HS, Chen TC (1979) Notes on Chinese Sapindaceae. Acta Phytotaxonomica Sinica, 17(2), 30–39. (in Chinese) [罗献瑞, 陈德昭 (1979) 中国无患子科简记. 植物分类学报, 17(2), 30–39.]

Lu LT (1984) A study on the taxonomy of the genus *Laurocerasus* in China. Bulletin of Botanical Research, 4(4), 37–59. (in Chinese with English abstract) [陆玲娣 (1984) 中国桂樱属植物的分类研究. 植物研究, 4(4), 37–59.]

Luo GH (1994) Botanical expeditions and collections made by westerners in China since the Qing Dynasty. Chinese Journal for the History of Science and Technology, 15(2), 17–31. (in Chinese with English abstract) [罗桂环 (1994) 近代西方人在华的植物学考察和收集. 中国科技史料, 15(2), 17–31.]

PPG I (2016) A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. Journal of Systematics and Evolution, 54, 563–603.

Qu XL (2014) The lines of westerners collected mountain plants in Southwest Region of China in modern times. Journal of Chinese Culture, (6), 16–22, 191. (in Chinese with English abstract) [屈小玲 (2014) 近代西方人进入中国西南地区采集山地植物线路考略. 中华文化论坛, (6), 16–22, 191.]

Tsi ZH (1985) Taxa nova Orchidacearum Sinicarum. Acta Phytotaxonomica Sinica, 23, 385–389. (in Chinese) [吉占和 (1985) 兰科新植物. 植物分类学报, 23, 385–389.]

Wang PS, Wang XY (1988) A brief history on the botanical exploration of Guizhou Province. Guizhou Science, 6(1), 19–21. (in Chinese with English abstract) [王培善, 王筱英 (1988) 贵州植物学考察、研究简史. 贵州科学, 6(1), 19–21.]

Wang RJ (2022) A concise introduction to the plant taxonomy and specimen collection in China. Guihaia, 42(S1), 62–70. (in Chinese with English abstract) [王瑞江 (2022) 中国植物分类及标本采集史简述. 广西植物, 42(S1), 62–70.]

Wang RZ, Li SJ, Zhang DX (2012) Statistical analyses of vascular plant specimen data from the herbarium of South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (IBSC). Journal of Tropical and Subtropical Botany, 20, 634–641. (in Chinese with English abstract) [王仁赞, 李世晋, 张奠湘 (2012) 中国科学院华南植物园标本馆维管植物标本数据统计分析. 热带亚热带植物学报, 20, 634–641.]

Wang WT (1982) Taxa nova Pellioniae Elatostematisque e Sina. Bulletin of Botanical Research, 2(1), 1–31. (in Chinese) [王文采 (1982) 赤车属和楼梯草属新分类群. 植物研究, 2(1), 1–31.]

Wang WT (1984) Notulae De Gesneriaceae Sinensibu (v). Bulletin of Botanical Research, 4(1), 9–35. (in Chinese) [王文采 (1984) 中国苦苣苔科的研究(五). 植物研究, 4(1), 9–35.]

Wu CY (1953) The historical development and current status of botany in China. Chinese Science Bulletin, (2), 12–20. (in Chinese) [吴征镒 (1953) 中国植物学历史发展的过程和现况. 科学通报, (2), 12–20.]

Xiong YX, Cao W (2017) Review of researches on plant taxonomy in Guizhou. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 36(1), 1–11. (in Chinese with English abstract) [熊源新, 曹威 (2017) 贵州植物分类学研究概述. 山地农业生物学报, 36(1), 1–11.]

Xu LF (2009) Wild Herbaceous Flowers in Guizhou, pp. 1–2. Guizhou Science and Technology Publishing House,

Guiyang. (in Chinese) [徐来富 (2009) 贵州野生草本花卉, 1–2页. 贵州科技出版社, 贵阳.]

Xu ZW (2023) Research on Approaches to Science Enlightenment in Modern China. PhD dissertation, Jilin University, Changchun. (in Chinese with English abstract) [徐子雯 (2023) 近代中国科学启蒙的路径研究. 博士学位论文, 吉林大学, 长春.]

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.

Yu TS, Ku TC (1981) Taxa nova Rosacearum Sinicarum (III). Bulletin of Botanical Research, 1(4), 1–33. (in Chinese) [俞德浚, 谷粹芝 (1981) 中国蔷薇科植物分类之研究(三). 植物研究, 1(4), 1–33.]

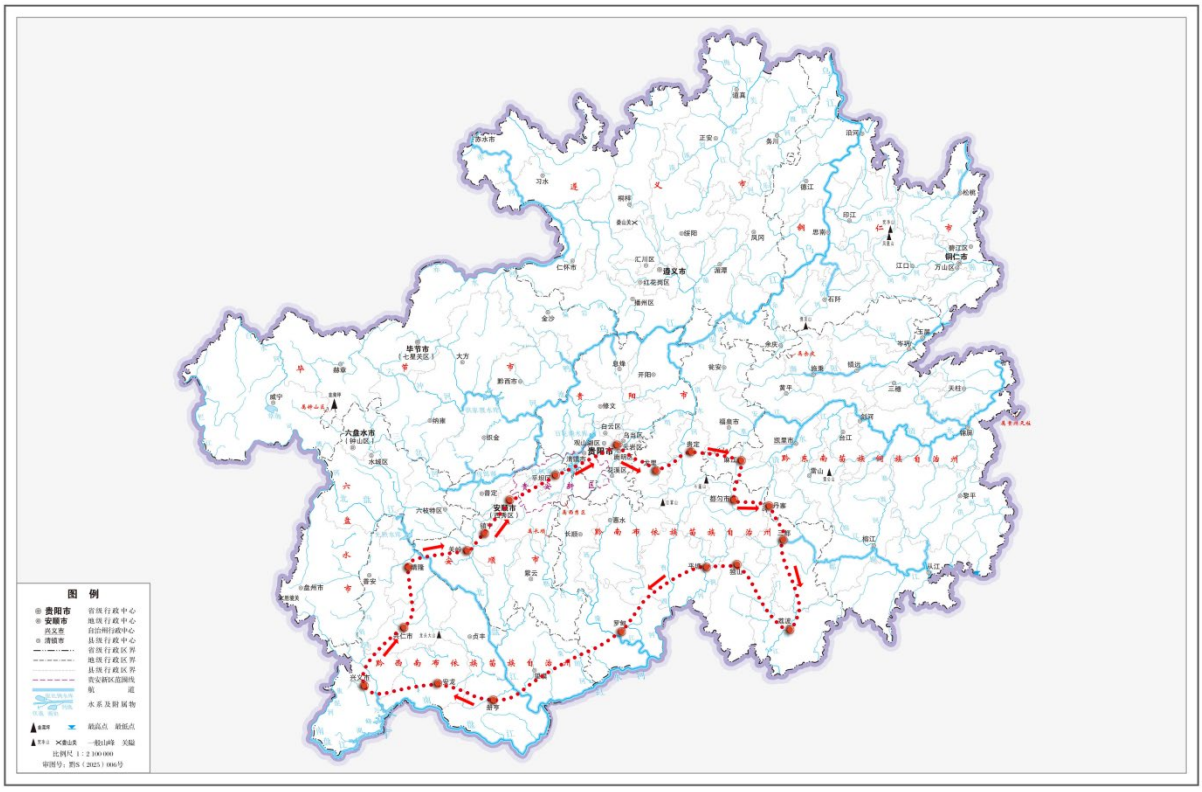
Yu TS, Lu LT (1982) Taxa nova Rosacearum sinicarum (IV). Acta Phytotaxonomica Sinica, 20, 295–310. (in Chinese) [俞德浚, 陆玲娣 (1982) 中国蔷薇科植物分类之研究(四). 植物分类学报, 20, 295–310.]

(责任编委: 陈又生 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025452

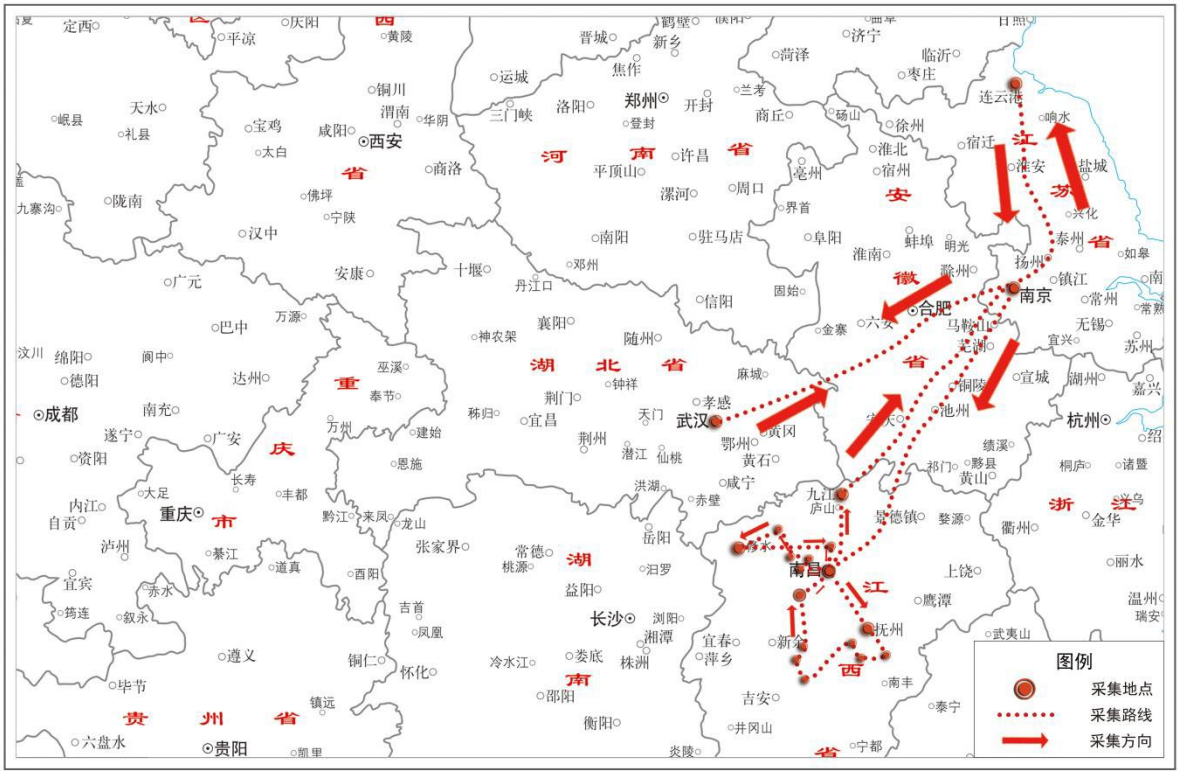
顾怀毅，白新祥，李美君 (2026) 邓世纬(S. W. Teng) 1930–1936 年植物标本采集及其科学价值. 生物多样性, 34, 25452. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025452



附录2　1930年6月至1931年3月邓世纬采集路线图

Appendix 2　Map of collection routes by S. W. Teng (June 1930–March 1931)

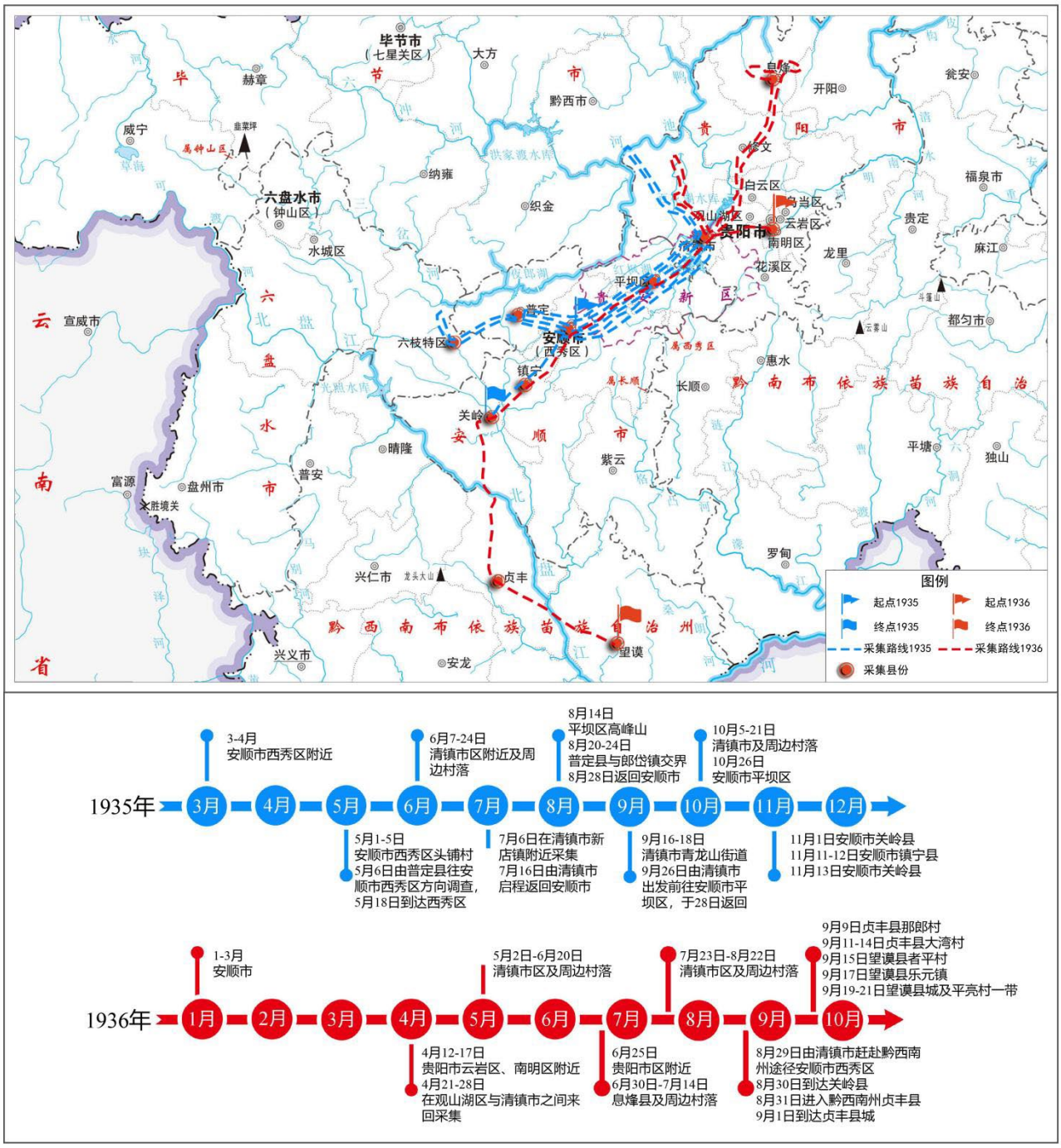
顾怀毅, 白新祥, 李美君 (2026) 邓世纬(S. W. Teng) 1930–1936 年植物标本采集及其科学价值. 生物多样性, 34, 25452. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025452



附录3　1932年6–11月邓世纬采集路线图

Appendix 3　Map of collection routes by S. W. Teng (June–November 1932)

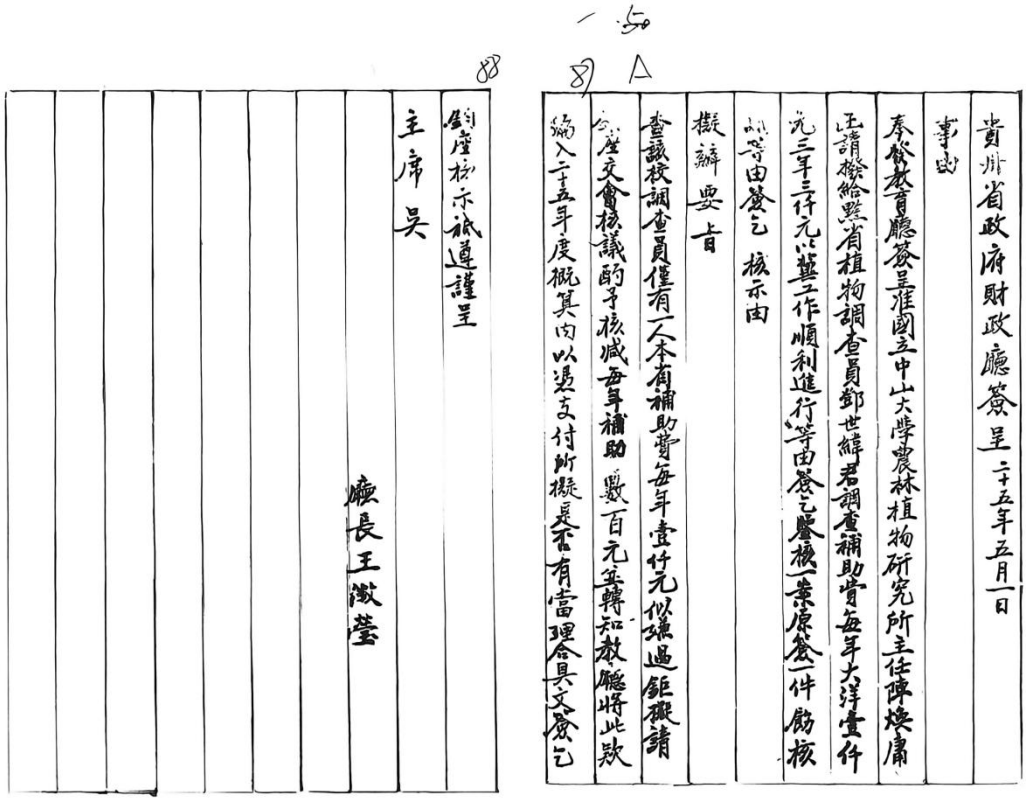
顾怀毅，白新祥，李美君 (2026) 邓世纬(S. W. Teng) 1930–1936 年植物标本采集及其科学价值. 生物多样性, 34, 25452. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025452



附录4　1935年3月至1936年9月邓世纬采集路线总览图

Appendix 4　Overview map of collection routes by S. W. Teng (March 1935–September 1936)

顾怀毅，白新祥，李美君 (2026) 邓世纬(S. W. Teng) 1930–1936 年植物标本采集及其科学价值. 生物多样性, 34, 25452. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025452



贵州省政府财政厅签呈 二十五年五月一日

事由

奉发教育厅签呈准国立中山大学农林植物研究所主任陈焕庸函请拨给黔省植物调查员邓世纬君调查补助费每年大洋壹仟元三年计元次基工作顺利进行等由签乞鉴核示遵案原签一件附核

拟办等由签乞 核示由

拟办要旨

查该校调查员仅有一人本有补助费每年壹仟元似难遇钜拟请

会计室交会核议酌予核减每年补助数百元等转知教厅将此款

编入二十五年度概算内以资支付所拟是否有当理合具文签乞

鉴核

会计室核示祇遵谨呈

主席吴

厅长王徵莹

附录5　关于国立中山大学农林植物研究所主任陈焕庸函请拨给黔省植物调查委员邓世纬调查补助费的签呈

Appendix 5　Memorandum regarding director Huanyong Chun of the institute of Agricultural and Forestry Botany, National Sun Yat-sen University, requesting by letter the allocation of a subsidy for S. W. Teng, member of the Guizhou provincial botanical survey commission, to conduct survey work

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 25521, pages 1–5
doi: 10.17520/biods.2025521
cstr: 32101.14.biods.2025521

•生物编目•

黑龙江省鸟类名录更新

李雨声[1,2], 邢晓莹[1,2*]

1. 东北林业大学野生动物与自然保护地学院, 哈尔滨 150040; 2. 东北亚生物多样性研究中心, 哈尔滨 150040

摘要: 1992年出版的《黑龙江省鸟类志》中共记录鸟类19目57科343种, 2016年有文献研究对其进行过系统修订, 更新为20目64科384种。近十年来, 鸟类分类系统变动较为频繁, 且随着观鸟活动的普及和鸟类多样性调查项目的持续开展, 鸟类新记录不断出现; 此外, 公民科学也促使了网络化观鸟记录平台的发展, 鸟类分布信息的获取方式更加多样化, 新记录的发现不再局限于传统调查和专题文献报道。本研究在2016年修订版的基础上, 通过查阅2017–2025年相关文献, 并整合eBird和中国观鸟记录中心数据, 以AviList全球鸟类名录为分类系统依据, 以《中国鸟类分类与分布名录》(第四版)为中文名称及分布信息参考, 对黑龙江省鸟种分布名录进行系统修订。此次修订后黑龙江省内共分布有鸟类23目69科414种, 占中国总鸟种数(1,505种)的27.5%; 与2016年修订相比, 新增4目、7科、32种、4亚种; 删除1目、2科、2种、8亚种; 共修订1目、1科、40属名、21个拉丁种名、16个亚种名、12个中文名。本研究及时更新了黑龙江省鸟类名录, 对修订和完善中国鸟类的分类和分布名录具有一定贡献。

关键词: 鸟类新记录; 名录修订; 黑龙江

李雨声, 邢晓莹 (2026) 黑龙江省鸟类名录更新. 生物多样性, 34, 25521. doi: 10.17520/biods.2025521; cstr: 32101.14.biods.2025521.
Li YS, Xing XY (2026) The updated checklist of birds in Heilongjiang Province. Biodiversity Science, 34, 25521. doi: 10.17520/biods.2025521; cstr: 32101.14.biods.2025521.

The updated checklist of birds in Heilongjiang Province

Yusheng Li[1,2], Xiaoying Xing[1,2*]

1 *College of Wildlife and Protected Area, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China*
2 *Northeast Asia Biodiversity Research Center, Harbin 150040, China*

ABSTRACT

Background & Aims: Heilongjiang Province is one of the important regions for the distribution of Palearctic birds in China. *The Avifauna of Heilongjiang*, published in 1992, recorded a total of 343 species belonging to 19 orders and 57 families. In 2016, a systematic revision listed 384 species belonging to 20 orders and 64 families. During the past decade, avian classification systems have experienced rapid changes. Along with the expansion of birdwatching activities and the sustained implementation of avian biodiversity surveys, new bird records have been increasingly reported across regions. Concurrently, the emergence of citizen science has facilitated the development of online bird recording platforms, broadening data acquisition channels and shifting the discovery of new records beyond conventional surveys and dedicated publications.

Method: In this study, we compiled relevant literature published between 2017 and 2025 and integrated records from eBird and China Bird Report Center. Based on the 2016 revision, using AviList: The Global Avian Checklist, v2025 as the taxonomic reference and the fourth edition of *A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China* as the reference for Chinese names and distribution information, we conducted a systematic revision of the bird checklist of Heilongjiang Province.

Results: After this revision, a total of 414 bird species belonging to 23 orders and 69 families are recorded in Heilongjiang Province, accounting for approximately 27.5% of the total bird species in China (1,505 species). Compared with the 2016 revision, 4 orders, 7 families, 32 species and 4 subspecies were added, while 1 order, 2 families, 2 species and 8 subspecies were removed. In total, the names of 1 order, 1 family, 40 genera were revised,

收稿日期 Received: 2025-12-31; 接受日期 Accepted: 2026-04-21
基金项目: 国家自然科学基金(32170485; 31501867) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32170485; 31501867)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: ab71588@163.com

along with 21 Latin species names, 16 subspecies names, 12 Chinese names.
Conclusion: This study provides a timely update to the bird checklist of Heilongjiang Province and contributes to the further improvement of the bird checklist of China.
Key words: new bird record; revision of bird checklist; Heilongjiang

随着气候变化等因素的影响, 鸟类分布格局正在发生变化。一些物种表现出明显向高纬度扩散的趋势, 部分留鸟表现出北扩并在新的区域出现稳定记录(Virkkala & Rajasärkkä, 2011; Chen et al., 2025)。同时, 人类活动也可能改变鸟类的分布格局, 例如导致西部物种向东部扩散, 使东部地区出现新的记录(马鸣, 2010)。近年来, 随着分类学研究的快速发展, 分子生物学技术被广泛应用于系统分类, 对物种的界定有了进一步的成果(Cai et al., 2019)。此外, 观鸟活动的普及为各地区鸟类名录更新提供了丰富的数据来源。因此, 基于长期积累的鸟类观测数据, 对区域鸟类分布信息进行整合和更新已成为鸟类名录修订的重要途径。

中国观鸟记录中心(https://www.birdreport.cn)由中国观鸟组织联合行动平台(昆明市朱雀鸟类研究所)管理运营, 是国内规模最大的鸟类数据平台; 该平台发布的《中国鸟类观察年报》以中国观鸟记录中心的数据为基础, 对全国鸟类观测数据进行年度分析与汇总。eBird (https://ebird.org)是由美国康奈尔鸟类学实验室管理运营的全球性公民科学鸟类观测数据平台, 为全球鸟类分布提供数据支持。

黑龙江省位于中国东北部的最北端, 地处寒温带, 地理区划属于古北界的东北亚区。省内自然资源丰富, 鸟类区系表现出较为明显的古北界特性。1992年出版的《黑龙江省鸟类志》记载了黑龙江省分布的19目57科343种鸟类, 并对其形态、生境及分布等信息进行了详细描述, 是黑龙江省鸟类资源调查与编目研究的重要基础资料(黑龙江省野生动物研究所, 1992)。此后, 邢晓莹等(2017)于2016年对黑龙江省鸟种名录进行了系统的修订, 共记录鸟类20目64科384种, 占当时国内鸟种总数(1,371种)的28.0%。然而, 在气候变化、分类系统快速变化以及公民科学不断发展的背景下, 许多物种的分布和分类已经发生改变, 现有的名录已无法准确反映目前鸟类分类和分布状况, 亟需对黑龙江省鸟类分布与分类名录进行总结与修正。

《中国鸟类分类与分布名录》(第四版) (郑光美, 2023) (以下称《中国鸟类分类与分布名录》)对中国鸟类的分类及分布信息进行了规范整理, 是当前国内鸟类分布的重要依据。AviList全球鸟类名录(AviList: The Global Avian Checklist, v2025) (AviList Core Team, 2025) (以下称AviList名录)是由AviList Core Team整理并发布的全球鸟类分类学名录, 这项工作将不同分类标准整合, 为物种提供权威统一的分类体系参考。

本研究对黑龙江省鸟类分类与分布信息进行系统梳理和修订, 以期为我国鸟类资源调查、监测及保护管理工作提供基础数据支撑。

1 研究方法

1.1 分类系统参考标准

本次修订分类系统及英文名称以AviList名录为标准, 中文名及动物地理区系数据参照《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美, 2023), 在邢晓莹等(2017)的基础上进行修订。

1.2 新分布记录的获取

在《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美, 2023)中已有物种分布信息的基础上, 在中国知网(www.cnki.net)以“黑龙江省” “省级” “鸟类” “新分布” “新记录” “新鸟种” “鸟类调查”为关键词, 检索2017–2025年的文献。

公众数据方面, 以eBird、中国观鸟记录中心及《中国鸟类观察年报》(2020–2024年)中的数据作为主要获取来源。由于中国观鸟记录中心的数据来源于大众观鸟, 上传记录中可能存在误判(审核后标红)鸟种, 为保证数据的严谨性, 本研究对中国观鸟记录中心的数据采用如下标准: (1)若该条记录标红, 则不采用; (2)未标红记录中, 仅考虑采用有可辨识拍摄照片的记录; (3)若该未标红记录有拍摄照片, 对照片进行人工辨识, 若确定为该物种, 则采用; 若判定该照片实为黑龙江省内已记录物种的误鉴记录, 则不将其作为省内新记录物种。对eBird网站上的新增条目也同样采用人工判定图片物种的方式。

2 研究结果

本次修订后黑龙江省鸟类共计23目69科414种(附录1), 占《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美, 2023)收录的中国总鸟种数(1,505种)的27.5%。省内种数占比相较2016年(28.0%)、1992年(29.0%)均没有较大改变。本次修订后的414种鸟类中, 有36种在《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美, 2023)中未记录分布于黑龙江省。

本次修订完整名录及变更情况列表详见附录1。

在目级组成上, 本次修订共新增4目, 即鸨形目、鲣鸟目、鹰形目和犀鸟目。其中, 鸨形目拆分自鹤形目; 原属鹈形目的鸬鹚科调整至鲣鸟目, 原属隼形目的鹗科和鹰科调整至鹰形目。删除1目, 即戴胜目。原属该目的戴胜科调整至犀鸟目。此外, 鴷形目的中文名修改为啄木鸟目。

科级组成上, 本次修订共新增7科, 即鹦嘴鹎科、铁爪鹀科、文须雀科、柳莺科、苇莺科、蝗莺科和树莺科。其中, 铁爪鹀科和文须雀科分别拆分自鹀科和鸦雀科; 原莺鹛科拆分为柳莺科、苇莺科、蝗莺科和树莺科, 而莺科的中文名称修改为莺鹛科。删除2科, 即松鸡科和燕鸥科。原属松鸡科的物种并入雉科, 原属燕鸥科的物种并入鸥科。此外, 三趾鹑科由鹤形目调整为隶属鸻形目; 鹦科与鹭科由鹳形目调整为隶属鹈形目; 鹎科内部分物种调整为隶属鹛科。

属、种和亚种组成上, 共修订40个属名、21个拉丁种名、16个亚种名及12个中文名, 共8个亚种独立为种(附录2)。在物种组成方面, 共新增32种(附录3), 其中雀形目占比较大(12种), 占新增鸟种数的37.5%; 20种非雀形目中有4种为雁鸭类, 6种为鸻鹬类, 7种为猛禽类。删除2种及8亚种。新增4亚种, 即红腹灰雀亚种*Pyrrhula pyrrhula cineracea*与*Pyrrhula pyrrhula griseiventris*、震旦鸦雀亚种*Paradoxornis heudei mongolicus*和白腰朱顶雀亚种*Acanthis flammea exilipes*。

3 讨论

3.1 修订内容分析

本次修订的新增鸟种多为飞行能力较强、具有迁徙性的种类。新记录产生的原因可能与迁徙季迷鸟的出现(如加拿大黑雁*Branta canadensis*、旅鸫*Turdus migratorius*)以及部分物种分布范围改变有关。

对于新增来源为公众数据的物种, 其亚种类别尚未有研究确认, 故不在名录中展示亚种。涉及此类情况的物种有短嘴豆雁(*Anser serrirostris*)、猎隼(*Falco cherrug*)、红嘴山鸦(*Pyrrhocorax pyrrhocorax*)、银喉长尾山雀(*Aegithalos glaucogularis*)、白喉林莺(*Curruca curruca*)、黑头鸸(*Sitta villosa*)、旅鸫、紫啸鸫(*Myophonus caeruleus*)。

少数在《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美, 2023)中有黑龙江省分布的鸟种未收录在本名录当中。其中东亚石鹏(*Saxicola stejnegeri*)与极北朱顶雀(*Acanthis hornemanni*)在AviList名录最新分类下分别被并入黑喉石鹏(*Saxicola maurus*)与白腰朱顶雀的亚种; 西黄鹡鸰(*Motacilla flava*)在黑龙江省分布的为*simillima*亚种, 而该亚种有些情况下被视为黄鹡鸰(*Motacilla tschutschensis*)的指名亚种的同义亚种(Badyaev et al., 2020), 且在AviList名录中已将该亚种删除。故本文对上述物种不做收录处理。

本次新记录的获取与2016年修订版数据获得方式差异较大。2017–2025年间由观鸟爱好者提供的数据与2017年前相比大幅增长, 新增的32种中有18种(附录3)仅来自eBird或中国观鸟记录中心用户上传记录及《中国鸟类观察年报》, 共占总新增鸟种数的56.3%, 其中, 13条省级新记录集中出现在近四年(2022–2025年), 占通过该类记录方式获得新记录的72.2%; 而相比以往, “黑龙江省鸟类新记录”形式的文章明显减少, 仅3种新记录鸟类通过该形式发表, 分别为赤腹鹰(*Accipiter soloensis*) (李显达等, 2020)、加拿大黑雁(徐卓等, 2024)和旅鸫(尹昭华等, 2025)。推测由于互联网的普及, 更多省级新记录被上传至中国观鸟记录中心平台, 形式上更加便捷、消息传播速度快且方便大众获取。未来需重视和结合公民科学提供的数据在新记录发现中的作用, 并结合人工鉴定手段, 以提高鸟类名录更新的完整性与时效性。

3.2 对记录到新鸟种的建议

部分鸟种在《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美, 2023)中未列为黑龙江省分布种, 但基于近年来

的观测记录显示, 其在省内已形成一定数量的分布记录。例如, 珠颈斑鸠(*Spilopelia chinensis*)于2023年首次在齐齐哈尔市被记录, 此后在哈尔滨市出现稳定记录; 中白鹭(*Ardea intermedia*)近年来于哈尔滨市、双鸭山市、大庆市均有稳定记录。此外, 池鹭(*Ardeola bacchus*)、白头鹎(*Pycnonotus sinensis*)、白鹭(*Egretta garzetta*)等鸟种近年来在省内均积累了较多观测记录, 短嘴豆雁于齐齐哈尔市和大庆市亦有多条记录, 银喉长尾山雀自2024年起在哈尔滨市能够稳定目击。推测以上鸟种的分布范围可能发生了变化。建议适当关注此类情况鸟种, 对其分布格局变化开展进一步评估。

一些物种虽曾在《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美, 2023)或《黑龙江省鸟类志》(黑龙江省野生动物研究所, 1992)中记载分布于黑龙江省, 但在后续修订中被删除, 近年来在省内仍有目击记录。例如, 三趾滨鹬(*Calidris alba*)于2025年分别在七台河市和大兴安岭地区被记录; 鹰雕(*Nisaetus nipalensis*)记录于牡丹江市(李翔等, 2025); 靴隼雕(*Hieraaetus pennatus*)在2024年记录于大兴安岭漠河市。此外, 水鹨(*Anthus spinoletta*)于伊春市和大庆市有多次观测记录。《黑龙江省鸟类志》(黑龙江省野生动物研究所, 1992)中原有欧亚大山雀*kapustini*亚种(原名称为大山雀*Parus major kapustini*, 即黄腹亚种), 虽在《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美, 2023)删除了在黑龙江的分布, 但省内北部地区一直有稳定记录。建议对此类鸟种分布进行重新评估和修订。

部分新增鸟种记录来源于鸟类多样性调查文献, 未以“黑龙江省鸟类新记录”的形式发表, 在修订过程中较易被忽视。如红嘴山鸦[①]、暗绿绣眼鸟(*Zosterops simplex*)[①]、紫啸鹟(包欣欣和刘丙万, 2018; 王佳明, 2022[①])。其中, 紫啸鹟的新记录出现在不同时间和地点的调查中, 作为典型东洋种在黑龙江省的首次记录, 具较高关注价值。

随着公众观鸟活动的蓬勃发展和互联网上传鸟类数据的普及, 鸟类记录数据大幅增加, 加速了鸟类分类的更新和修正, 使得大众观鸟数据对鸟种名录的参考价值进一步增加。黑龙江省是鸟类数据较为缺乏的省份, 未来希望能够有更多的公民科学数据可供分析。此外, 随着各观鸟数据平台的记录审核力度加强, 也会更加确保数据的科学性和准确性, 共同促进黑龙江省乃至全国的鸟类分布名录的及时更新。

① 王佳明 (2022) 凉水保护区鸟类群落结构时空格局及气候影响分析. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.

ORCID

邢晓莹 https://orcid.org/0000-0001-7739-9046

参考文献

AviList Core Team (2025) AviList: The Global Avian Checklist, v2025. https://doi.org/10.2173/avilist.v2025. (accessed on 2026-03-05)

Badyaev AV, Kessel B, Gibson DD, del Hoyo J, Collar N (2020) Eastern Yellow Wagtail (*Motacilla tschutschensis*), version 1.0. https://doi.org/10.2173/bow.eaywag.01. (accessed on 2026-03-08)

Bao XX, Liu BW (2018) Avian and mammalian biodiversity of Heilongjiang Liangshui and Fenglin reserve. Acta Ecologica Sinica, 38, 502–510. (in Chinese with English abstract) [包欣欣, 刘丙万 (2018) 黑龙江凉水和丰林保护区鸟类和兽类多样性. 生态学报, 38, 502–510.]

Cai TL, Cibois A, Alström P, Moyle RG, Kennedy JD, Shao SM, Zhang RY, Irestedt M, Ericson PGP, Gelang M, Qu YH, Lei FM, Fjeldså J (2019) Near-complete phylogeny and taxonomic revision of the world's babblers (Aves: Passeriformes). Molecular Phylogenetics and Evolution, 130, 346–356.

Chen SX, Chen ZH, Lin HT, Duan HT, Yu JH, He JK (2025) Chinese provincial-level new records for 96 resident bird species reveal poleward range shifts. Avian Research, 16, 100310.

Li X, Guan YH, Xing XY (2025) Investigation of bird resources in Heilongjiang Xiaobeihu National Nature Reserve. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 53(18), 94–98. (in Chinese with English abstract) [李翔, 关艳辉, 邢晓莹 (2025) 黑龙江小北湖国家级自然保护区鸟类资源调查. 安徽农业科学, 53(18), 94–98.]

Li XD, Yu XD, Guo YM (2020) New distribution record of Chinese sparrowhawk (*Accipiter soloensis*) in Heilongjiang Province. Chinese Journal of Wildlife, 41, 1146–1147. (in Chinese with English abstract) [李显达, 于晓东, 郭玉民 (2020) 黑龙江省鸟类分布新纪录——赤腹鹰(*Accipiter soloensis*). 野生动物学报, 41, 1146–1147.]

Ma M (2010) Bird expansion to east and the variation of geography distribution in Xinjiang, China: Cases of the invasive species as greenfinch and myna. Arid Land Geography, 33, 540–546. (in Chinese with English abstract) [马鸣 (2010) 鸟类“东扩”现象与地理分布格局变迁——以入侵种欧金翅和家八哥为例. 干旱区地理, 33, 540–546.]

Virkkala R, Rajasärkkä A (2011) Northward density shift of bird species in boreal protected areas due to climate change. Boreal Environment Research, 16, 2–13.

Wildlife Institute of Heilongjiang Province (1992) The Avifauna of Heilongjiang. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [黑龙江省野生动物研究所 (1992) 黑龙江省鸟类志. 中国林业出版社, 北京.]

Xing XY, Li X, Li F, Ma JZ (2017) Preliminary revision of the avifauna of Heilongjiang Province. Chinese Journal of Ecology, 36, 2787–2794. (in Chinese with English abstract) [邢晓莹, 李翔, 李枫, 马建章 (2017) 近27年黑龙江省鸟种变化的初步修订. 生态学杂志, 36, 2787–2794.]

Xu Z, Hou JY, Zhu JL, Liu HJ, Gao G, Zhang JF, Jia BD, Du W, Wang K, Wu QM (2024) New distribution record of *Branta canadensis* in Heilongjiang Province. Chinese Journal of Wildlife, 45, 212–213. (in Chinese with English abstract) [徐卓, 侯佳音, 朱井丽, 刘骅峻, 高歌, 张剑飞, 贾宝东, 杜微, 王凯, 吴庆明 (2024) 黑龙江省鸟类分布新纪录——加拿大雁. 野生动物学报, 45, 212–213.]

Yin ZH, Zhao XT, Wang Q, Li XD, Zhou XH (2025) *Turdus migratorius*, a new record of birds in China. Chinese Journal of Ecology, 44, I0001. (in Chinese) [尹昭华, 赵筱涛, 王强, 李显达, 周学红 (2025) 中国鸟类新纪录——旅鸫 (*Turdus migratorius*). 生态学杂志, 44, I0001.]

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.2025521

(附录同时也上传到科学数据银行ScienceDB, https://doi.org/10.57760/sciencedb.j00152.00079)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (6): 25522, pages 1–17
doi: 10.17520/biods.2025522
cstr: 32101.14.biods.2025522

•战略生物资源专题•

中国软骨鱼类拉-英-汉-日物种名录及各海域多样性比较

张洁[1#*], 路昊明[1,2#], 陈佳杰[3], 陈江源[4], 毛宇帆[5], 胡骏熙[1,6], 张保卫[2*]

1. 中国科学院动物研究所动物多样性保护与有害动物防控全国重点实验室, 北京 100101, 中国; 2. 安徽大学生命科学与医学工程学院, 合肥 230601, 中国; 3. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090, 中国; 4. 中国海洋大学水产学院, 山东青岛 266005, 中国; 5. University of Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki 305-8577, Japan; 6. 河北大学生命科学学院, 河北保定 071002, 中国

摘要: 软骨鱼类是最古老而独特的脊椎动物类群之一, 拥有超过4亿年的演化历史, 对维系海洋生态系统的稳定起着重要作用, 而且一些物种兼具重要的经济和科学价值。2001–2024年, 全球软骨鱼类物种数已由900种左右升至1,200种以上, 涌现出许多新物种和新分布记录。中国作为软骨鱼类的重要栖息地, 目前尚缺乏结合最新信息整理的软骨鱼类物种名录。本研究通过对已发表文献资料的梳理、国内各海区研究机构的走访、公共数据库的核实和补充以及近20年对重要渔港实地调查数据的积累(截至2025年9月30日), 整理出中国软骨鱼类的拉丁文-英文-中文-日文对照物种名录, 以及各物种在中国各海域(黄渤海、东海、南海、台湾海域)的分布状况, 并使用G指数、F指数和G-F指数对上述海域软骨鱼类多样性进行了对比。结果表明, 中国分布有软骨鱼类共14目59科114属259种, 约占全球软骨鱼类物种总数的1/5。其中2001年后命名的新物种22种, 中国海域特有种22种; 被IUCN红色名录评估为受威胁的物种141种, 占中国软骨鱼类物种总数(已评估)的55.73%。黄渤海、东海、南海、台湾海域的G-F指数依次为0.4655、0.7527、0.7393、0.7580。本研究对中国软骨鱼类物种名录进行了梳理和更新, 该名录可为后续开展的软骨鱼类研究和国际合作提供基本框架, 也可为中国海域软骨鱼类物种保护、渔业资源管理以及相关国际公约的履约提供重要参考信息。

关键词: 生物多样性; 软骨鱼类; 中国海域; 物种名录; G-F指数

张洁, 路昊明, 陈佳杰, 陈江源, 毛宇帆, 胡骏熙, 张保卫 (2026) 中国软骨鱼类拉-英-汉-日物种名录及各海域多样性比较. 生物多样性, 34, 25522. doi: 10.17520/biods.2025522; cstr: 32101.14.biods.2025522.
Zhang J, Lu HM, Chen JJ, Chen JY, Mao YF, Hu JX, Zhang BW (2026) Latin-English-Chinese-Japanese checklist of Chinese chondrichthyans and a comparison of diversity among marine regions. Biodiversity Science, 34, 25522. doi: 10.17520/biods.2025522; cstr: 32101.14.biods.2025522.

Latin-English-Chinese-Japanese checklist of Chinese chondrichthyans and a comparison of diversity among marine regions

Jie Zhang[1#*], Haoming Lu[1,2#], Jiajie Chen[3], Jiangyuan Chen[4], Yufan Mao[5], Junxi Hu[1,6], Baowei Zhang[2*]

1 *State Key Laboratory of Animal Biodiversity Conservation and Integrated Pest Management, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*
2 *School of Life Sciences and Medical Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China*
3 *East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China*
4 *Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao, Shandong 266005, China*
5 *University of Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki 305-8577, Japan*
6 *College of Life Sciences, Hebei University, Baoding, Hebei 071002, China*

ABSTRACT

Aims: The chondrichthyans is one of the oldest and most unique groups of vertebrates, with over 400 million years of evolutionary history. They play a vital role in maintaining the stability of marine ecosystems, and some species have

收稿日期 Received: 2025-12-31; 接受日期 Accepted: 2026-02-14
基金项目: 科技基础资源调查专项(2023FY100403) Supported by the Special Project on the Survey of Basic Science and Technology Resources (2023FY100403)
共同第一作者 Co-first authors
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: zhangjie@ioz.ac.cn; zhangbw@ahu.edu.cn

significant economic and scientific value. From 2001 to 2024, the species number of chondrichthyans worldwide has increased from approximately 900 to over 1,200, with many new species and new distribution records emerging. China, as an important habitat for chondrichthyans, currently lacks a comprehensive checklist of chondrichthyan species incorporating the latest information.

Methods: This study compiled a checklist of Chinese chondrichthyan species with Latin, English, Chinese, and Japanese names, based on a review of published literature, institutional collections in various marine regions of China, public databases, and nearly 20 years of field survey data from important fishing ports (up to September 30, 2025). The checklist also includes the distribution of each species in four major marine regions of China (Yellow Sea and Bohai Sea, East China Sea, South China Sea, and Taiwan waters). The G, F, and G-F indices were used to compare the diversity of chondrichthyan fishes among these marine regions.

Results: China harbored 259 species of chondrichthyans, belonging to 114 genera, 59 families, and 14 orders, accounting for approximately one-fifth of the world's total chondrichthyan species. Of these, 22 were newly described after 2001, and 22 were endemic to Chinese seas. A total of 141 species (55.73% of assessed species in China) were classified as "threatened" on the IUCN Red List. In Yellow Sea and Bohai Sea, East China Sea, South China Sea, and Taiwan waters, the G-F indices were 0.4655, 0.7527, 0.7393, and 0.7580, respectively.

Conclusion: This study updates the checklist of chondrichthyan species in China. This checklist serves as a foundational framework for subsequent research and international cooperation on these fishes, and also provides an important reference for the conservation of chondrichthyan species in China seas, fisheries resource management, and the implementation of relevant international conventions.

Key words: biodiversity; chondrichthyans; China seas; species checklist; G-F index

软骨鱼纲统称为软骨鱼类, 是脊椎动物中最为独特和古老的分支之一, 具有体表一般覆盖盾鳞、骨骼由部分钙化的软骨组成、雄性腹鳍特化为鳍脚(claspers)行体内受精等区别于硬骨鱼类的特征(朱元鼎和孟庆闻, 2001)。软骨鱼类拥有4亿年以上的演化历史, 现存各软骨鱼类演化分支最早出现于2.6亿年前的古生代末期至中生代早期(Stein et al., 2018)。

全球共有约1,266种现生软骨鱼类, 分属于2亚纲14目67科215属(Fricke et al., 2023; Weigmann et al., 2024)。软骨鱼类主要分为全头亚纲和板鳃亚纲两大分支, 其中全头亚纲只包含银鲛目, 含有53个现生物种(Finucci et al., 2021; Iglésias et al., 2022); 而板鳃亚纲又进一步分为鲨类(sharks)和鳐类(batoids), 共1,213个物种, 前者统称为鲨鱼, 包含9个目: 六鳃鲨目、棘鲨目、角鲨目、锯鲨目、扁鲨目、虎鲨目、须鲨目、鼠鲨目和真鲨目; 后者统称为魟、鳐或鳢, 包含4个目: 犁头鳐目、电鳐目、鳐形目和鳢形目(Vélez-Zuazo & Agnarsson, 2011; Last et al., 2016a; Nelson et al., 2016)。

大部分软骨鱼类物种在海洋食物链中占据中、高层位置, 营养级约为3–4 (Cortés, 1999)。首先, 在海洋生态系统中, 软骨鱼类摄食鱼类、底栖无脊椎动物、浮游生物等多样化的生物类群, 并作为顶级捕食者和中上层捕食者对整个海洋生态系统中的猎物数量和食物网结构产生重要影响(Myers et al., 2007; Baum & Worm, 2009; Carrier et al., 2012)。其次, 软骨鱼类涉及拖网、围网和延绳钓等多种渔业捕捞。据世界粮农组织(FAO)统计, 2023年一年内就有620,708 t鲨鱼和鳐类以及7,640 t银鲛类被以各种形式捕捞(Weigmann et al., 2024)。软骨鱼类是中国渔业捕捞活动中常见的渔获物, 中国渔民经常捕获的软骨鱼类中仅鲨类就有40多种, 且软骨鱼类的整鱼、头、鳃、骨、鳍、肉、皮和内脏均能得到利用(Zhang et al., 2024)。

另一方面, 软骨鱼类与硬骨鱼类不同, 具有生长速度较慢、性成熟时间较晚、产生的后代数量较少而体型较大等生物学特征, 使其面对人类的捕捞和利用时, 种群恢复能力远不如硬骨鱼类(Carrier et al., 2012)。以软骨鱼类为目标的渔业和捕捞其他物种的渔业对软骨鱼类的兼捕(bycatch)均造成了软骨鱼类种群数量的下降。据统计, 约有50%的软骨鱼类捕捞量来自兼捕, 而兼捕渔业在很大程度上不受管理和制约, 并已经使部分锯鳐科、鳐形目和角鲨目物种区域性消失(Stevens et al., 2000; Pacoureau et al., 2021)。另外, 人类活动造成的海洋环境和气候变化也对软骨鱼类的生存造成威胁(Wheeler et al., 2020; VanCompernolle et al., 2025)。

根据世界自然保护联盟红色名录(IUCN Red

List, 以下简称“IUCN红色名录”)的评估结果, 全球已有约32.6%的软骨鱼类物种面临灭绝的威胁, 软骨鱼类资源亟需科学的保护和管理(Dulvy et al., 2021)。自2002年开始, 《濒危野生动植物种国际贸易公约》(Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES)不断将新的软骨鱼类物种或分类单元列入CITES附录以管理其国际贸易(Vincent et al., 2014)。可见, 软骨鱼类资源的科学管理和保护日益受到国际社会的重视。中国于1981年加入CITES, 是该公约的重要缔约国(蒋志刚, 2011); 而软骨鱼类也是中国渔业活动的重要渔获物, 1993–2018年, 我国鲨鱼的年捕捞量逐年增加, 捕捞和加工方式也日趋多样化(马晔阳等, 2023)。随着国际社会关注的增加, 对中国的软骨鱼类资源进行管理和保护变得刻不容缓。

掌握软骨鱼类的物种组成和分布情况, 是对其进行资源管理和保护的前提。多个国家和地区已经对各自境内的软骨鱼类分类和分布进行了研究, 例如, 已有学者对大西洋和地中海(Lucifora et al., 2012; Giovos et al., 2022)、印度洋-西太平洋(Setiati et al., 2018)、南太平洋(Nunis et al., 2024)等区域的部分国家和地区的软骨鱼类物种进行编目。中国是软骨鱼类的重要栖息地, 拥有200种以上的软骨鱼类物种, 中国所在的西北太平洋海域也是全球十大软骨鱼类多样性热点地区之一, 位列第四(Weigmann, 2016)。2001年出版的《中国动物志·圆口纲·软骨鱼纲》根据1951–1971年的科学考察结果, 记载了中国有分布的217种软骨鱼类(朱元鼎和孟庆闻, 2001); 另有学者据截至2005年的文献资料整理出236种中国有分布的软骨鱼类(张清榕和杨圣云, 2005)。对我国具体区域而言, 已有Ebert等(2013)对我国台湾省的软骨鱼类物种组成进行编目; 另有学者对闽江口、厦门沿岸及南海北部的软骨鱼类物种组成情况进行了实地考察(黄梓荣等, 2009; 蒋新花等, 2010)。然而, 随着近年来软骨鱼类新物种和新分布记录的不断增加, 以及我国作为CITES缔约国的履约需要, 已有的动物志及其他较老的文献已不能完全反映我国软骨鱼类的物种组成和分布状况, 亟需一份根据最新信息修订和增补的软骨鱼类物种组成和分布名录。

本研究通过收集截至2025年9月30日发表的专著、志书、调查报告、期刊论文等文献资料, 并结合线上权威生物多样性数据库记录, 以及对中国科学院动物研究所、中国水产科学研究院东海水产研究所、中国海洋大学标本馆等部分标本收藏单位的访问, 整理出一份中国海域软骨鱼类的拉丁文-英文-中文-日文对照名录, 并使用G指数、F指数和G-F指数比较了各海域软骨鱼类的多样性。

1 材料与方法

1.1 数据收集

从文献资料梳理、研究机构走访、实地考察以及线上数据库调查4个方面收集中国海域软骨鱼类物种组成和分布数据。

1.1.1 文献资料

(1)专著类。本研究的物种名录主体框架主要参考《中国软骨鱼类志》(朱元鼎, 1960)、《中国动物志·圆口纲·软骨鱼纲》(朱元鼎和孟庆闻, 2001)及《中国海洋及河口鱼类系统检索》(伍汉霖和钟俊生, 2021)。中国软骨鱼类的分布情况, 一方面参考各海区分类学专著及志书, 如《黄渤海鱼类调查报告》(张春霖等, 1955)、《南海海洋鱼类原色图谱》(陈国宝等, 2016)、《东海鱼类志》(朱元鼎等, 1963)、《东海深海鱼类》(东海水产研究所《东海深海鱼类》编写组, 1988)、《云南鱼类图集》(田树魁等, 2022)、《中国福建南部海洋鱼类图鉴》(刘敏等, 2013); 另一方面参考地方鱼类志及动物志, 如《辽宁动物志·鱼类》(刘蝉馨和秦克静, 1987)、《山东鱼类志》(成庆泰和周才武, 1997)、《江苏鱼类志》(倪勇和伍汉霖, 2006)、《河北动物志·鱼类》(王所安等, 2001); 此外, 还参考两本世界性的软骨鱼类分类和分布专著: *Rays of the World* (Last et al., 2016b)和*Sharks of the World: A Complete Guide* (Ebert et al., 2021)。

(2)物种分布情况。参考中国海域鱼类物种名录相关论文, 如南海相关论文有Arai和Azri (2019)、黄梓荣等(2009)、蒋新花等(2010), 台湾海域相关论文有Ebert等(2013)、Straube等(2013)、Ng等(2025b)。

(3)除上述专著及论文, 本研究还对20世纪末及21世纪以来发表的中国海域软骨鱼类分类变化相关文献进行了梳理, 作为名录的补充和完善。中国海域软骨鱼类分类变化相关文献如下: 银鲛类及六鳃鲨类包括银鲛目(Didier & Nakaya, 1999;

Finucci et al., 2018)和六鳃鲨目(Garrick & Paul, 1971; Daly-Engel et al., 2019)。鼠鲨目和须鲨目包括: 锥齿鲨科(Compagno, 2001)、巨口鲨科、尖吻鲨科及砂锥齿鲨科(王火根等, 2007; Lee & Shao, 2009; Hsu et al., 2013; Ng et al., 2022b)和须鲨科(Last et al., 2010b)。真鲨目包括: 单鳍猫鲨科(Iglésias, 2012; Nakaya & Kawauchi, 2013; White & Last, 2013; Ng et al., 2023b)、猫鲨科(Yano et al., 2005; Nakaya et al., 2013)、斑鲨科和双锯鲨科(Soares & Mathubara, 2022; White et al., 2024)、半沙条鲨科(White & Harris, 2013; Prokofiev, 2019)、皱唇鲨科(Takahashi & Nakaya, 2004; Ng et al., 2022a)、鼬鲨科(da Silva Rodrigues-Filho et al., 2023)和真鲨科(Compagno, 1984; White et al., 2010a; Kottelat, 2013; Lim et al., 2022)。角鲨目包括: 刺鲨科(White et al., 2013a, 2017)、乌鲨科(Knuckey et al., 2011; Ng et al., 2024a, b, 2025a)、睡鲨科(Taniuchi & Garrick, 1986; White et al., 2015; Hsu et al., 2020; Tian et al., 2024)、角鲨科(Ebert et al., 2010; White & Iglésias, 2011; Viana & de Carvalho, 2020)、铠鲨科(Seigel, 1978)和尖背角鲨科(Ho & Nakaya, 2016)。棘鲨目包括棘鲨科(Straube et al., 2015)。犁头鳐目包括: 锯鳐科(Faria et al., 2013; Yan et al., 2021)和圆犁头鳐科(Compagno & Last, 2008, 2010; Last et al., 2013)。电鳐目包括: 电鳐科(Haas & Ebert, 2006)、团扇鳐科(Iwatsuki et al., 2011)和双鳍电鳐科(de Carvalho et al., 2003)。鳐形目包括鳐科(Jeong et al., 2007; Jeong & Nakabo, 2008; Last et al., 2010a; Ishihara et al., 2019; Ng et al., 2023a)。鲼形目包括: 深水尾鳐科(Heemstra et al., 2022)、鳐科的窄尾鳐属(*Himantura*), 半鳐属(*Hemitrygon*) (Manjaji-Matsumoto & Last, 2008; Zhang et al., 2010; Last et al., 2016a), 新鳐属(*Neotrygon*) (Last et al., 2016c; Borsa et al., 2018)和深海鳐属(*Bathytoshia*) (Chen et al., 2025)、燕鳐科(Dyldin, 2015)、鹞鲼科(White et al., 2010b, 2013b)和蝠鲼科(White et al., 2018; Notarbartolo di Sciara et al., 2020)。

(4)软骨鱼类的分类体系主要参考*Fishes of the World, 5th edn* (Nelson et al., 2016)。物种拉丁名及英文名主要参考*Sharks of the World: A Complete Guide* (Ebert et al., 2021)和*Rays of the World* (Last et al., 2016b)。物种中文名主要参考《拉汉世界鱼类系统名典》(伍汉霖等, 2017)。物种日文名主要参考《日本産魚類検索: 全種の同定》(第三版) (Nakabo, 2013)、《日本産魚類全種目録. これまでに記録された日本産魚類全種の現在の標準和名と学名》(Motomura, 2020)和《サメ–海の王者たち–改訂版》(Nakaya, 2016)。在此基础上, 本研究还依据相关文献对部分银鲛和鲨类(Shirai & Tachikawa, 1993; Nakayama et al., 2020)以及鳐类(Furumitsu & Yamaguchi, 2021; Iino et al., 2021)的日文名进行了厘定。

1.1.2 研究机构走访

对中国科学院动物研究所、南海海洋研究所、中国水产科学研究院东海水产研究所、中国海洋大学、上海海洋大学、广东海洋大学等科研院所和高校标本馆收藏的软骨鱼类标本进行检视。

1.1.3 实地考察

对山东青岛、浙江松门、福建霞浦、广西北海等沿海城市的重要渔港、水产市场进行走访观察, 记录观察到的软骨鱼类物种。

1.1.4 线上数据库调查

(1)梳理线上生物多样性数据库信息: GBIF (https://www.gbif.org/)、iNaturalist (https://www.inaturalist.org/)、Fishbase (https://www.fishbase.org/)、Eschmeyer's Catalog of Fishes (https://researcharchive.calacademy.org/research/Ichthyology/catalog/fishcatmain.asp)、World Register of Marine Species (WoRMs, https://www.marinespecies.org/)。其中, iNaturalist和GBIF主要用作分布记录的查阅, 而WoRMs与Eschmeyer's Catalog of Fishes主要作为物种有效性的参考。为了减少错误鉴定造成的影响, 线上分布记录仅用作次要参考。本研究对于iNaturalist所记录的分布信息, 仅采用达到"研究级别"且有不止一位鉴定人给出相同鉴定结果的; 对于GBIF记录的分布信息, 则采用那些已被出版的专著或期刊文献收录的。

(2) IUCN已在2021年完成了对软骨鱼类物种的重新评估(Dulvy et al., 2021), 根据其结果查询各软骨鱼类物种的受威胁等级。将易危(Vulnerable, VU)、濒危(Endangered, EN)、极危(Critically Endangerd, CR) 3个等级的物种视为生存状况受威

胁的物种。极少数分类地位存在争议的物种或2025年命名和描述的新物种列为未评估等级。

通过以上资料, 对中国海域和淡水流域有分布的软骨鱼类物种进行整理和统计, 最终汇总得到一份中国软骨鱼类物种名单, 项目包括目、科、属、拉丁学名、中文名、英文名、日文名、国内分布情况及受威胁等级(附录1)。另外, 本研究还依据以上信息来源, 系统梳理了《中国动物志·圆口纲·软骨鱼纲》(朱元鼎和孟庆闻, 2001)出版后中国软骨鱼类的分类变化以及中国海域的特有物种。

1.2 数据分析

依据已掌握的文献及标本资料, 按照《中国动物志·圆口纲·软骨鱼纲》(朱元鼎和孟庆闻, 2001)的划分方法, 将中国海域软骨鱼类的分布区域分为四大海区: 黄渤海(中国科学院海洋研究所海洋地质研究室, 1985; 秦蕴珊, 1989)、东海(秦蕴珊, 1987)、南海(许东禹, 1977)及台湾海域。本研究中, 台湾海域指中国台湾省周边海域, 一般又可分为两部分: 台湾海峡(西岸)及台湾太平洋沿岸(东岸), 南至鹅銮鼻与南澳岛连线为止, 不包括东沙群岛等南海北部岛屿。由于台湾海峡包括在东海范围内, 故本研究名录中台湾海峡有分布的物种也视为在东海有分布, 并用于分布记录呈现及指数计算。

使用F指数(D_F, 即科的多样性)、G指数(D_G, 即属的多样性)和G-F指数($D_{G\text{-}F}$)对中国各海域的软骨鱼类多样性进行比较(蒋志刚和纪力强, 1999), 其计算公式如下:

$$D_F=\sum_{k=1}^{m}D_{Fk}=-\sum_{k=1}^{m}\sum_{i=1}^{n}P_i\ln P_i,\quad P_i=\frac{S_{ki}}{S_k} \tag{1}$$

$$D_G=\sum_{j=1}^{P}D_{Gj}=-\sum_{j=1}^{P}q_j\ln q_j,\quad q_j=\frac{S_j}{S} \tag{2}$$

$$D_{G\text{-}F}=1-\frac{D_G}{D_F} \tag{3}$$

其中, S_{ki}为名录中k科i属的物种数, S_k为名录中k科的物种数, n为名录中k科的属数, m为名录中的科数, S_j为名录中j属的物种数, S为名录中的总物种数, P为名录中的属数。

G-F指数为0–1的测度; 非单种和非单属的科越多, G-F指数就越高。当P_i = 1时, D_{Fk} = 0, 因此, 单种科和单属科对F指数的贡献为零, 非单种科和非单属科越多, D_G/D_F越小, G-F指数就越高。

2 结果

2.1 中国软骨鱼类物种组成

结果表明, 中国海域及极少数有软骨鱼类物种栖息的淡水流域中, 共分布有软骨鱼类14目59科114属259种(附录1), 约占现生全球软骨鱼类物种总数的1/5。全球软骨鱼类所有亚纲和目级分类单元在中国海域均有分布。中国软骨鱼类的三大类群——银鲛类、鲨类和鳐类物种数与全球这3个类群总物种数的对比如图1所示。中国软骨鱼类目、科、属、种各分类阶元的具体组成情况及其占全球各目物种总数的比值如表1所示。中国软骨鱼类的三大类群中, 鲨类物种数量最多, 占全球鲨类物种总数的28%以上; 目级分类阶元中, 真鲨目、鲼形目和角鲨目物种数位居前3名, 且中国海域的真鲨目物种多样性极高, 可占全球真鲨目物种总数的约1/4。

中国黄渤海、东海、南海和台湾海域的软骨鱼类各分类阶元组成情况见图2、表2。台湾海域栖息的软骨鱼类物种数最多, 在四片海域中位列第一, 达216种; 东海的软骨鱼类物种数位居第二, 达200种; 南海略少于东海和台湾海域, 位居第三, 共187种; 黄渤海位于中国领海最北方, 软骨鱼类物种数最少, 仅53种。台湾海域中, 台湾海峡分布有142种, 台湾太平洋沿岸分布有187种。四片海域中, 均为鲨类物种数最多, 鳐类其次, 而银鲛类最少。

各海域中, 数量最多的两个目级分类阶元均为真鲨目和鲼形目, 分别代表软骨鱼类中鲨类和鳐类

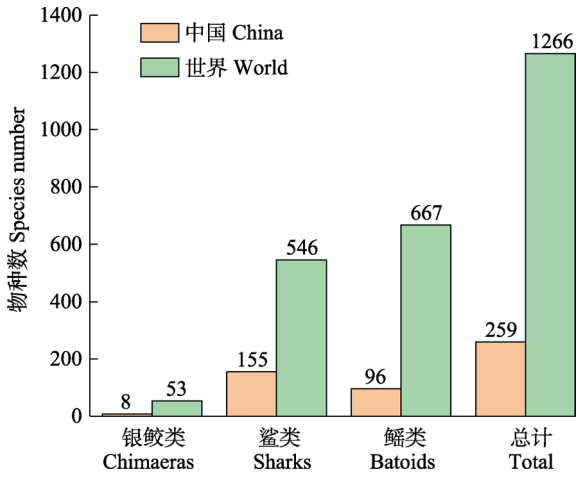


图1 中国与世界软骨鱼类各类群物种数比较

Fig. 1 Comparison of species number of different chondrichthyan taxa between China and the World

表1　中国软骨鱼类物种组成(*表示中国该类群物种数占全球该类群物种数的比值)

Table 1　Species composition of chondrichthyans in China (* represents the proportion of species in this taxa in China to the total number of species in the world)

目 Order	科 Family	属 Genus	种 Species
银鲛目 Chimaeriformes	2	4	8 (15.09%*)
银鲛类小计 Chimaeras subtotal	**2**	**4**	**8 (15.09%)**
六鳃鲨目 Hexanchiformes	2	4	5 (71.43%)
虎鲨目 Heterodontiformes	1	1	2 (20.00%)
鼠鲨目 Lamniformes	8	10	14 (93.33%)
须鲨目 Orectolobiformes	6	6	12 (26.66%)
真鲨目 Carcharhiniformes	11	33	74 (25.00%)
棘鲨目 Echinorhiniformes	1	1	1 (50.00%)
角鲨目 Squaliformes	6	15	42 (30.66%)
锯鲨目 Pristiophoriformes	1	1	1 (10.00%)
扁鲨目 Squatiniformes	1	1	4 (16.67%)
鲨类小计 Sharks subtotal	**37**	**72**	**155 (28.39%)**
犁头鳐目 Rhinopristiformes	4	6	13 (19.12%)
电鳐目 Torpediniformes	4	5	12 (19.05%)
鳐形目 Rajiformes	3	7	26 (8.61%)
鲼形目 Myliobatiformes	9	20	45 (10.26%)
鳐类小计 Batoids subtotal	**20**	**38**	**96 (14.39%)**
总计 Total	**59**	**114**	**259 (20.46%)**

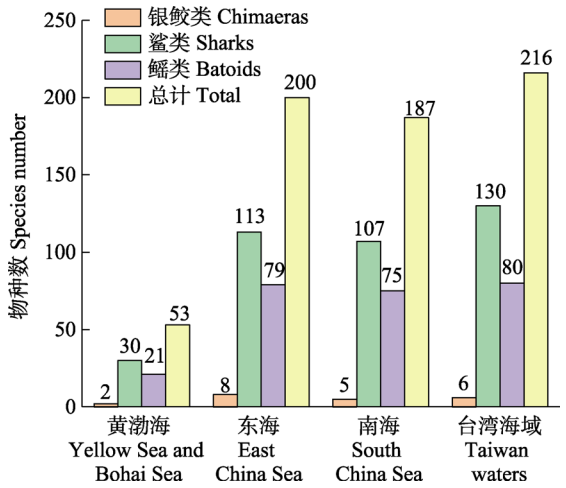


图2　中国各海域银鲛类、鲨类和鳐类物种组成

Fig. 2　Species composition of chimaeras, sharks, and batoids in different marine regions of China

两大分支。台湾海域共有真鲨目11科28属59种，鲼形目9科20属40种；东海共有真鲨目10科25属59种，鲼形目9科19属40种；南海共有真鲨目10科29属59种，鲼形目9科19属37种；黄渤海共有真鲨目5科11属17种，鲼形目5科7属12种。

2.2　中国各海域软骨鱼类多样性比较

黄渤海、东海、南海和台湾海域软骨鱼类的G指数为3–5, F指数为6–18, G-F指数为0.4–0.8 (表2)。这3个指数均呈现台湾海域最高、东海第二、南海第三、黄渤海最低的趋势，表明各海域间科和属的多样性关系与物种数之间的关系一致。

2.3　中国软骨鱼类分类体系变化情况

经梳理，自《中国动物志·圆口纲·软骨鱼纲》(朱元鼎和孟庆闻, 2001)出版以来，中国软骨鱼类在目、科、属、种四级分类阶元都发生了显著的变动(表3, 附录2)。其中，目的层次在分类厘定后新增1目，合并1目；科的层次共有17处变动：新记录3科，分类厘定后新增12科，1科并入同目其他科，1科移入新目；属的层次共有39处变动：同物异名5属，新记录13属，分类厘定后新增18属，3亚属提升为属；种的层次共有171处变动：同物异名76种，新记录及补充记录53种，新物种22种，分类厘定后学名更改9种，除去6种，学名恢复有效性3种，学名拼写错误改正2种；具体变动情况和所涉及的分类阶元详见附录2。

2.4　特有种及新物种

自《中国动物志·圆口纲·软骨鱼纲》(朱元鼎和孟庆闻, 2001)出版后，全球已有超过340个软骨鱼类新物种得到了描述和发表(Weigmann et al., 2024)。本研究结果显示, 2001年后所发表的软骨鱼类新物种中，在中国有分布的共7目15科17属22种(表4)，约占我国软骨鱼类物种总数的8.49%，占全球2001年后发表的软骨鱼类新物种的6.47%。其中须鲨目1科1属1种，角鲨目4科4属5种，鲼形目1科2

表2　中国各海域软骨鱼类各分类阶元组成情况及多样性指数比较

Table 2　Comparison of three diversity indices and species composition of chondrichthyan taxa in marine regions of China

海域 Marine regions	目 Order	科 Family	属 Genus	种 Species	G指数 G index	F指数 F index	G-F指数 G-F index
黄渤海 Yellow Sea and Bohai Sea	13	24	37	53	3.4475	6.4494	0.4655
东海 East China Sea	13	52	94	200	4.2691	17.2662	0.7527
南海 South China Sea	14	52	94	187	4.2466	16.2866	0.7393
台湾海域 Taiwan waters	14	59	106	216	4.3640	17.5633	0.7580

表3 中国软骨鱼类各分类阶元变动数量统计
Table 3 Changes in each taxonomic level of chondrichthyans in China

目 Order	目级 Order level	科级 Family level	属级 Genus level	种级 Species level
银鲛目 Chimaeriformes	–	–	–	3
六鳃鲨目 Hexanchiformes	–	–	–	2
虎鲨目 Heterodontiformes	–	–	–	–
鼠鲨目 Lamniformes	–	3	5	7
须鲨目 Orectolobiformes	–	–	–	4
真鲨目 Carcharhiniformes	–	4	6	27
棘鲨目 Echinorhiniformes	1	–	–	–
角鲨目 Squaliformes	–	4	5	33
锯鲨目 Pristiophoriformes	–	–	–	–
扁鲨目 Squatiniformes	–	–	–	–
犁头鳐目 Rhinopristiformes	1	2	2	11
电鳐目 Torpediniformes	–	2	2	11
鳐形目 Rajiformes	–	1	6	27
鲼形目 Myliobatiformes	–	1	13	46
总计 Total	2	17	39	171

属4种, 真鲨目3科3属3种, 电鳐目3科3属3种, 犁头鳐目1科1属3种, 鲼形目2科3属3种。2001年后发表的中国有分布的新物种中, 有5种为我国南海特有种或在我国仅分布于南海; 有9种为我国台湾海域特有种或在我国仅分布于台湾海域。

中国沿海还栖息着一系列仅发现于中国的特有物种(表5)。根据本研究结果, 中国沿海共分布有软骨鱼类特有物种8目13科15属22种, 占中国软骨鱼类物种总数的8.49%。其中, 真鲨目2科3属6种, 鳐形目2科3属5种, 角鲨目3科3属5种, 犁头鳐目2科2属2种, 银鲛目、须鲨目、电鳐目和鲼形目各1科1属1种。体现出软骨鱼类在中国海域具有较大的适应扩散能力。

2.5 中国软骨鱼类受威胁状况

根据最新的IUCN红色名录评估结果(https://www.iucnredlist.org/), 中国海域有分布的软骨鱼类中, 共有13种被评为数据缺乏(DD), 6种未评估(NE), 69种被评为无危(LC), 30种被评为近危(NT), 64种被评为易危(VU), 55种被评为濒危(EN), 22种被评为极危(CR)。暂时没有野外灭绝(EW)和绝灭(EX)物种(图3)。其中, 受威胁物种共141种, 约占中国软骨鱼类物种总数(已评估)的55.73%, 远高于全球范围软骨鱼类的受威胁水平(32.60%) (Dulvy et al., 2021), 显示出中国软骨鱼类面临着极为复杂和严峻的生存状况。

3 讨论

3.1 中国软骨鱼类多样性格局形成原因

本研究结果表明, 中国共分布有软骨鱼类14目59科114属259种, 约占全球软骨鱼类物种总数的1/5, 这些软骨鱼类物种的生态习性多样, 包括滤食、底栖、深海栖息、淡水栖息等特殊类型。中国软骨鱼类拥有如此丰富的多样性, 源于中国海洋环境的复杂性。中国拥有18,000 km的大陆海岸线及6,000多个岛屿, 超过400万km^{2}的领海, 纬度(3°–41° N)跨越温带、亚热带和热带三大气候区(Liu, 2013)。广阔的领海下, 是世界上最宽阔的大陆架系统之一, 从北到南, 从海岸至远海, 生态系统类型也完全不同。三大生产力丰富的海洋生态系统: 珊瑚礁、海草床和红树林在我国均有分布。多样的海洋环境为不同类群的软骨鱼类提供了栖息、觅食和繁殖条件, 也促进了软骨鱼类的物种形成和分化, 使我国成为软骨鱼类多样性大国。

我国各片海域中, 台湾海域和东海的软骨鱼类多样性最高。这是多种环境因素共同作用的结果。台湾海域是我国东海和南海的交界区域, 台湾海峡作为东海南部的延伸, 水深较浅, 基本由大陆架组成; 台湾太平洋沿岸则直接面向太平洋深海, 大陆架最宽处仅约10 km (王颖等, 2013)。此外, 台湾海域被北回归线分为热带和亚热带两个部分, 东部有黑潮(高温高盐)流经, 西部台湾海峡有黑潮支流(高温高盐)、闽浙沿岸流(低温低盐)及来自南海的高温低盐海水交汇, 且在台湾南部有广泛的珊瑚礁分布(沈世杰, 1993)。除环境因素外, 我国台湾地区渔业经济发达, 对海洋鱼类研究投入较多, 曾有多次涵盖全岛的软骨鱼类相关野外调查和名录编撰, 这可能也是台湾地区有记录的软骨鱼类多样性丰富的原因之一(Ebert et al., 2013; Straube et al., 2013; Ng et al., 2025b)。

台湾地区惊人的软骨鱼类多样性也吸引了IUCN物种存续委员会鲨鱼专家组(IUCN SSC Shark Specialist Group)的注意。经过综合研判, 台湾海域

表4　中国海域2001年后命名的软骨鱼类新物种

Table 4　New chondrichthyan species named and described in Chinese marine regions after 2001

目 Order	科 Family	物种 Species	年份 Year
(一)真鲨目 Carcharhiniformes	(1)单鳍猫鲨科 Pentanchidae	1. 仲谷氏光尾鲨 *Apristurus nakayai*	2013
	(2)猫鲨科 Scyliorhinidae	2. 沙捞越绒毛鲨 *Cephaloscyllium sarawakense*	2005
	(3)皱唇鲨科 Triakidae	3. 杂纹半皱唇鲨 *Hemitriakis complicofasciata*	2004
(二)须鲨目 Orectolobiformes	(4)须鲨科 Orectolobidae	4. 细线须鲨 *Orectolobus leptolineatus*	2010
(三)角鲨目 Squaliformes	(5)角鲨科 Squalidae	5. 台湾角鲨 *Squalus formosus*	2011
	(6)刺鲨科 Centrophoridae	6. 长鳍刺鲨 *Centrophorus longipinnis*	2017
	(7)乌鲨科 Etmopteridae	7. 庄氏乌鲨 *Etmopterus joungi*	2011
		8. 李氏乌鲨 *Etmopterus lii*	2024
	(8)睡鲨科 Somniosidae	9. 陈氏睡鲨 *Somniosus cheni*	2020
(四)犁头鳐目 Rhinopristiformes	(9)圆犁头鳐科 Rhinidae	10. 无斑尖犁头鳐 *Rhynchobatus immaculatus*	2013
		11. 眉斑尖犁头鳐 *Rhynchobatus palpebratus*	2008
		12. 斯氏尖犁头鳐 *Rhynchobatus springeri*	2010
(五)电鳐目 Torpediniformes	(10)团扇鳐科 Platyrhinidae	13. 汤氏团扇鳐 *Platyrhina tangi*	2011
	(11)双鳍电鳐科 Narcinidae	14. 杨氏深海电鳐 *Benthobatis yangi*	2003
	(12)电鳐科 Torpedinidae	15. 台湾四鳍电鳐 *Tetronarce formosa*	2006
(六)鳐形目 Rajiformes	(13)鳐科 Rajidae	16. 汉霖长吻鳐 *Dipturus wuhanlingi*	2008
		17. 孟氏瓮鳐 *Okamejei mengae*	2007
		18. 卡氏瓮鳐 *Okamejei cairae*	2010
		19. 点瓮鳐 *Okamejei picta*	2023
(七)鳐形目 Myliobatiformes	(14)魟科 Dasyatidae	20. 豹纹窄尾魟 *Himantura leoparda*	2008
		21. 东方新魟 *Neotrygon orientalis*	2016
	(15)鹞鳐科 Aetobatidae	22. 日本鹞鳐 *Aetobatus narutobiei*	2013

及邻近台湾岛的南海东沙群岛已在2024年被认定为重要的软骨鱼栖息地——重要鲨鱼和鳐鱼区域(important sharks and rays area, ISRA) (IUCN SSC Shark Specialist Group, 2024)。日后应加强对中国其他海域的研究, 使更多的ISRA得到认识和保护。

东海大陆架北宽南窄, 大陆坡与冲绳海槽相连, 海底地形复杂(东海水产研究所《东海深海鱼类》编写组, 1988)。长江、钱塘江等注入大量淡水和沉积物, 使沿岸盐度较低而沉积物丰富, 远海则盐度较高、水质清澈。台湾海域和东海在纬度、水温、深度、盐度、海床等特征上的复杂性, 使温带与热带、近岸与远洋、大陆架与深海、广盐性与狭盐性的软骨鱼类得以共存, 塑造了软骨鱼类较高的多样性。

南海主要位于热带, 拥有星罗棋布的珊瑚岛和环礁, 所以软骨鱼类以热带种和广布种为主, 物种数略少于东海和台湾海域。但2001年以来频繁有新物种和新分布记录出现, 如仲谷氏光尾鲨(*Apristurus nakayai*)、巨口鲨(*Megachasma pelagios*)和太平洋睡鲨(*Somniosus pacificus*)等本不分布于此的物种近年来接连被记录到(Ng et al., 2023b; Clerkin et al., 2024; Tian et al., 2024)。这表明南海仍有未知的物种多样性等待着我们的发掘。

与其他海域相比, 黄渤海的软骨鱼类多样性最低, 且大部分物种栖息于黄海, 渤海常见的物种极少。这主要是由于黄渤海是我国海域中最为封闭、水深最浅的部分。黄渤海的平均深度仅18 m (渤海)–38 m (黄海), 且其纬度较高, 水温较低, 如渤海的年平均水温仅11℃ (Liu, 2013)。这使得远洋、深海及亚热带、热带软骨鱼类不进入或较少进入黄渤海, 从而使其软骨鱼类多样性为各海域最低。但近年来已有此前不分布于黄渤海的亚热带-热带物种在此现身。例如, 本研究进行期间, 曾在山东青岛积米崖渔港采集到不止1尾爪哇牛鼻鳐(*Rhinoptera javanica*)。热带-亚热带物种的分布及活动范围北移, 或可能与全球气候变暖导致的海洋水温上升有关。

另外, 本研究中的东海包括台湾海峡, 使得台湾海域和东海的物种分布统计产生了一定重叠, 在

表5　中国软骨鱼类特有物种

Table 5　Chondrichthyan species endemic to China

科 Family	物种 Species
(一)银鲛目 Chimaeriformes	
(1)银鲛科 Chimaeridae	1. 曾氏兔银鲛 *Hydrolagus tsengi*
(二)须鲨目 Orectolobiformes	
(2)斑鳍鲨科 Parascyllidae	2. 台湾橙黄鲨 *Cirrhoscyllium formosanum*
(三)真鲨目 Carcharhiniformes	
(3)单鳍猫鲨科 Pentanchidae	3. 中间光尾鲨 *Apristurus internatus*
	4. 微鳍光尾鲨 *Apristurus micropterygeus*
	5. 中华光尾鲨 *Apristurus sinensis*
	6. 驼背光尾鲨 *Apristurus gibbosus*
	7. 无斑深海沟鲨 *Bythaelurus immaculatus*
(4)猫鲨科 Scyliorhinidae	8. 台湾绒毛鲨 *Cephaloscyllium formosanum*
(四)角鲨目 Squaliformes	
(5)乌鲨科 Etmopteridae	9. 李氏乌鲨 *Etmopterus lii*
	10. 南海乌鲨 *Etmopterus decacuspidatus*
	11. 庄氏乌鲨 *Etmopterus joungi*
(6)睡鲨科 Somniosidae	12. 陈氏睡鲨 *Somniosus cheni*
(7)刺鲨科 Centrophoridae	13. 等齿刺鲨 *Centrophorus isodon*
(五)犁头鳐目 Rhinopristiformes	
(8)圆犁头鳐科 Rhinidae	14. 无斑尖犁头鳐 *Rhynchobatus immaculatus*
(9)蓝吻犁头鳐科 Glaucostegidae	15. 小眼蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus microphthalmus*
(六)电鳐目 Torpediniformes	
(10)双鳍电鳐科 Narcinidae	16. 杨氏深海电鳐 *Benthobatis yangi*
(七)鳐形目 Rajiformes	
(11)鳐科 Rajidae	17. 广东长吻鳐 *Dipturus kwangtungensis*
	18. 汉霖长吻鳐 *Dipturus wuhanlini*
	19. 孟氏瓮鳐 *Okamejei mengae*
	20. 点瓮鳐 *Okamejei picta*
(12)无刺鳐科 Anacanthobatidae	21. 狭体海湾无鳍鳐 *Sinobatis stenosoma*
(八)鳕形目 Myliobatiformes	
(13)魟科 Dasyatidae	22. 中国半魟 *Hemitrygon sinensis*

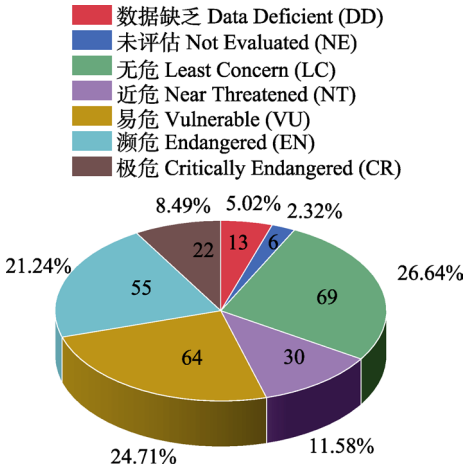


图3　依据IUCN红色名录(2021版)的中国软骨鱼类生存状况

Fig. 3　Status of chondrichthyans in China based on IUCN Red List (2021)

客观上导致东海和台湾海域的物种组成相似性更高。但由于台湾海峡在地理学上确实属于东海的一部分，且本研究主要着重于多样性的比较，因此这种划分方法并没有从根本上动摇各海域的独立性。

最后需要指出的是，中国海域面积辽阔，海岸线漫长，在海域面积、纬度范围、栖息地种类与复杂度、水深梯度等自然地理属性上存在较大差别，同时，各海域的历史调查覆盖度、采样强度、分类学研究投入亦可能存在系统性不均衡。21世纪以来，由于缺乏对整个中国海域软骨鱼类多样性的系统调查，本研究的数据主要来自对历史文献的整理和标本库、渔港的观测，其结果及进一步的指数计算具有特定的局限性，并不能完全真实地反映中国各海域软骨鱼类的多样性状况。希望未来学界能对中国软骨鱼类开展系统的实地考察，对其物种组成和多样性状况做出更加真实和客观的描述。

3.2　基础科研及资源调查的紧迫性

本研究结果显示，《中国动物志·圆口纲·软骨鱼纲》(朱元鼎和孟庆闻, 2001)出版后20多年来，中国软骨鱼类的物种分类和分布格局都发生了显著变化。一方面，许多新物种涌现，中国海域的软骨鱼类包含22个2001年后命名和描述的新物种；另一方面，一些银鲛类、鲨类和鳐类物种的有效性和分类归属仍存有疑问(Nakaya et al., 2013; Viana & de Carvalho, 2020; Ng et al., 2025a)。

此外，已知物种的新分布记录也在不断出现，

一些极为罕见的、此前未有记录的鼠鲨目和真鲨目物种, 21世纪以来接连在中国大陆东南沿海及台湾沿海现身(Lee & Shao, 2009; Hsu et al., 2013; Ng et al., 2022a, b)。这些物种是偶现于中国海域还是拥有稳定种群, 仍有待进一步探索。

值得一提的是, 在我国有分布的22个2001年后命名和描述的新物种中, 仅有5个物种有中国学者参与, 且其中4个为台湾地区研究人员参与发表, 另外1个为中国大陆学者与日本学者合作发表(Iwatsuki et al., 2011)。中国大陆地区对软骨鱼类研究的投入显然还有较大提升空间。

以上各方面因素, 均要求我们进行更多、更深入的软骨鱼类分类学和种群遗传学等基础研究, 以便厘清中国海域软骨鱼类的分类和演化关系, 并开展更加广泛的、全国性的软骨鱼类野外调查。

在软骨鱼类的基础研究中, 形态学方法依然能发挥重要作用。2013年, 中国学者与日本学者合作, 主要通过形态学手段对团扇鳐属(*Platyrhina*)物种进行了分类修订, 并发现了两个新物种: 汤氏团扇鳐(*P. tangi*)和日向团扇鳐(*P. hyugaensis*) (Iwatsuki et al., 2011)。分子生物学新技术的应用能为发现隐存种和解析种群生物学提供更强大的助力。例如, 对西北太平洋无斑鹞鳐(*Aetobatus flagellum*)全线粒体基因组的组装和分析证明其实际属于一个单独的隐存种奈留鹞鳐(*A. narutobiei*) (White et al., 2013b; Zhang et al., 2015)。中国学者通过对3个长吻鮠属(*Telatrygon*)物种的线粒体DNA及核基因微卫星位点的分析, 解析了其潜在的物种形成过程和种群历史动态(Qi et al., 2022)。

对于软骨鱼类的野外调查而言, 传统捕捞手段仍然十分重要; 但另一方面, 越来越多非侵入式(对动物个体不造成伤害)新技术也可供选择。例如, 环境DNA (eDNA)检测手段和诱饵式远程水下视频监测技术(BRUV技术)都可对传统方法的调查结果进行补充和完善(Mariani et al., 2021; 丁仲文等, 2025; Merson et al., 2025)。Ng等(2025b)在台湾地区进行的eDNA调查中, 首次发现了此前中国海域未有记录的安汶真鲨(*Carcharhinus amboinensis*)。这证明eDNA技术在软骨鱼类多样性调查方面具有较大潜力。中国学者也应结合多种技术手段, 加强对软骨鱼类多样性状况的监测。只有进一步加强软骨鱼类的基础研究和系统性调查, 才能更好地了解和掌握中国软骨鱼类的多样性、分类和分布现状, 从而促进软骨鱼类物种多样性的保护和渔业资源管理。

3.3 软骨鱼类物种多样性保护已有基础和今后重点方向

中国海域分布的软骨鱼类中, 有接近60%的物种都被IUCN红色名录判定为受威胁, 远高于全球平均水平。中国的软骨鱼类面临着严酷而多样的生存压力, 其中过度捕捞利用和栖息地退化是重要的原因。中国软骨鱼类的生存现状使得保护软骨鱼类的生物多样性并对其资源进行合理的管理成为当务之急。这里提出以下几点保护建议:

(1)通过多手段结合对软骨鱼类的捕捞和加工利用进行实地调查。中国海域软骨鱼类的捕捞量、贸易量、加工利用的物种组成等重要信息在很大程度上仍处于未知状态。应采用形态学、分子生物学手段相结合的方式对软骨鱼类的捕捞量、捕捞手段、加工利用方式、物种组成等信息进行调查。在这一方面, 国内学界还处于起步阶段。目前已有学者利用线粒体DNA和形态特征开发出了蝠鲼科鳃耙干制品“膨鱼鳃”的三步鉴定法, 并已在海关执法一线得到应用(Zeng et al., 2016)。蝠鲼科物种已全部被列入CITES附录II, 该方法为中国的履约工作提供了有力支持。

(2)对国内受威胁物种的生存状况进行研究, 评估其列入《国家重点保护野生动物名录》的可能性。我国有超过一半软骨鱼类的生存受到威胁, 在国际层面, 我国学者参与了软骨鱼相关的CITES附录修正案评估(FAO, 2019)以及IUCN红色名录中多个软骨鱼类物种的受威胁等级评估, 如角鲨属(*Squalus*) (Rigby et al., 2020d)、扁鲨属(*Squatina*) (Rigby et al., 2020a, e)、须鲨属(*Orectolobus*) (Rigby et al., 2020c)、星鲨属(Rigby et al., 2020b)等; 但是, 列入中国《国家重点保护野生动物名录》的软骨鱼类仅有4种——噬人鲨(*Carcharodon carcharias*)、姥鲨(*Cetorhinus maximus*)、鲸鲨(*Rhincodon typus*)和黄半鮠(*Hemitrygon bennetti*, 仅限珠江淡水种群) (陈金锋等, 2023)。国家应对IUCN红色名录中受威胁严重的中国软骨鱼类的种群数量和生存状况进行调查, 若确实遭受严重威胁, 应评估其列入《国家重点保护野生动物名录》的可能性。

(3)加强栖息地保护。严格遵守伏季休渔制度等禁渔期制度, 保护软骨鱼类的食物资源不被过度消耗; 对我国海域的软骨鱼类重点栖息地和繁殖地进行研究和识别, 在重点栖息和繁殖区域设立海洋保护区。同时, 应使用多样性和生态学数据对重要的软骨鱼栖息地如ISRA进行识别, 并将ISRA与海洋保护区的建设相结合。

(4)加强科普教育, 使公众认识到软骨鱼类的价值, 树立正确的保护观念。中国科学院动物研究所在软骨鱼类科普教育方面一直走在国内前列, 其研究人员已将普林斯顿大学出版社2021年出版的*Sharks of the World: A Complete Guide*一书译为中文《鲨鱼大图鉴: 世界现生536种鲨鱼完全解读》, 并于2025年3月出版(Ebert et al., 2025)。该书是全球目前最具时效性和综合性的鲨鱼科普读物, 对软骨鱼类知识的传播起到了不可替代的作用。

4 总结

本研究以梳理文献资料为主, 走访观察为补充, 对中国有分布的软骨鱼类物种进行了整理和总结, 厘定了中国海域软骨鱼类名录, 并对各海域软骨鱼类多样性进行了比较, 还整理出中国海域的特有物种及2001年后命名的新物种名单, 以及中国海域软骨鱼类物种目前的受威胁状况。对中国软骨鱼类多样性的成因做了初步探讨, 并对软骨鱼类的基础科研、野外调查和资源保护做了总结概括。本研究是2010年后第一份中国海域有分布的软骨鱼类物种的多语言对照详细名录, 可为后续软骨鱼类的分类和分布研究打下更坚实的基础, 也可为中国海域软骨鱼类生物资源的保护和管理提供参考, 对中国作为CITES缔约国的履约工作提供技术支持。

致谢: 感谢华南农业大学陈骁教授、中国科学院古脊椎动物与古人类研究所张禾名先生、日本长崎大学山口敦子教授和古满哲介博士为本研究提供的帮助。感谢中华人民共和国濒危物种科学委员会多年来对鲨鱼保护和研究所提供的支持以及宝贵的学习机会!

ORCID

张洁 https://orcid.org/0000-0001-8186-035X
路昊明 https://orcid.org/0009-0008-1451-1000
陈佳杰 https://orcid.org/0000-0001-7487-231X
陈江源 https://orcid.org/0009-0008-5917-2831
毛宇帆 https://orcid.org/0009-0000-1021-6428
胡骏熙 https://orcid.org/0009-0008-6574-8796
张保卫 https://orcid.org/0000-0003-4289-4754

参考文献

Arai T, Azri A (2019) Diversity, occurrence and conservation of sharks in the southern South China Sea. PLoS ONE, 14, e0213864.

Baum JK, Worm B (2009) Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. Journal of Animal Ecology, 78, 699–714.

Borsa P, Arlyza IS, Hoareau TB, Shen KN (2018) Diagnostic description and geographic distribution of four new cryptic species of the blue-spotted maskray species complex (Myliobatoidei: Dasyatidae; *Neotrygon* spp.) based on DNA sequences. Journal of Oceanology and Limnology, 36, 827–841.

Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (2012) Biology of Sharks and Their Relatives, 2nd edn. CRC Press, New York.

Chen GB, Liang PW, Guan SY, Yu J, Li N (2016) Illustrated Guidebook on Marine Fishes of the South China Sea. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈国宝, 梁沛文, 关少映, 于杰, 李娜 (2016) 南海海洋鱼类原色图谱. 科学出版社, 北京.]

Chen JF, Wu XJ, Lin H, Cui GF (2023) A comparative analysis of the List of State Key Protected Wild Animals and other wildlife protection lists. Biodiversity Science, 31, 22639. (in Chinese with English abstract) [陈金锋, 吴欣静, 林海, 崔国发 (2023)《国家重点保护野生动物名录》和其他保护名录对比分析. 生物多样性, 31, 22639.]

Chen JJ, Chen JY, Guo XL, Zeng S, Yang DY, Zhong JS, Zhao SL, Fang WH, Chen J, Liu P (2025) First records of *Bathytoshia brevicaudata* (Hutton, 1875) (Myliobatiformes, Dasyatidae) from China with mitogenomic evidence. Zoosystematics and Evolution, 101, 2191–2205.

Cheng QT, Zhou CW (1997) Fishes of Shandong Province. Shandong Science and Technology Press, Jinan. (in Chinese) [成庆泰, 周才武 (1997) 山东鱼类志. 山东科学技术出版社, 济南.]

Clerkin PJ, Arostegui MC, Chiang WC, Lin SJ, Miller CD, Braun CD (2024) First telemetry insights into the movements and vertical habitat use of megamouth shark (*Megachasma pelagios*) in the Northwest Pacific. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 212, 104385.

Compagno LJV (1984) Sharks of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Part 2. Carcharhiniformes. Food & Agriculture Organisation, Rome.

Compagno LJV (2001) Sharks of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date, Vol.

2. Food & Agriculture Organisation, Rome.

Compagno LJV, Last PR (2008) A new species of wedgefish, *Rhynchobatus palpebratus* sp. nov. (Rhynchobatoidei: Rhynchobatidae), from the Indo-West Pacific. In: Descriptions of New Australian Chondrichthyans (eds Last PR, White WT, Pogonoski JJ), pp. 227–240. CSIRO Marine and Atmospheric Research, Hobart.

Compagno LJV, Last PR (2010) A new species of wedgefish, *Rhynchobatus springeri* (Rhynchobatoidei, Rhynchiobatidae), from the western Pacific. In: Descriptions of New Sharks and Rays from Borneo (eds Last PR, White WT, Pogonoski JJ), pp. 77–88. CSIRO Marine and Atmospheric Research, Hobart.

Cortés E (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES Journal of Marine Science, 56, 707–717.

da Silva Rodrigues-Filho LF, da Costa Nogueira P, Sodré D, da Silva Leal JR, Nunes JLS, Rincon G, Lessa RPT, Sampaio I, Vallinoto M, Ready JS, Sales JBL (2023) Evolutionary history and taxonomic reclassification of the Critically Endangered daggernose shark, a species endemic to the western Atlantic. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 2023, 4798805.

Daly-Engel TS, Baremore IE, Grubbs RD, Gulak SJB, Graham RT, Enzenauer MP (2019) Resurrection of the sixgill shark *Hexanchus vitulus* Springer & Waller, 1969 (Hexanchiformes, Hexanchidae), with comments on its distribution in the Northwest Atlantic Ocean. Marine Biodiversity, 49, 759–768.

de Carvalho MR, Compagno LJV, Ebert DA (2003) *Benthobatis yangi*, a new species of blind electric ray from Taiwan (Chondrichthyes: Torpediniformes: Narcinidae). Bulletin of Marine Science, 72, 923–939.

Didier DA, Nakaya K (1999) Redescription of *Rhinochimaera pacifica* (Mitsukuri) and first record of *R. africana* Compagno, Stehmann & Ebert from Japan (Chimaeriformes: Rhinochimaeridae). Ichthyological Research, 46, 139–152.

Ding ZW, Chen YT, Yu W, Zhang JJ, Huang YB, Li DK, Peng ZJ, Lai H, Wei SC, Huang MP (2025) Application of baited remote underwater video technology in assessing nearshore reef fish diversity. Biodiversity Science, 33, 24572. (in Chinese with English abstract) [丁仲文, 陈奕廷, 余文, 张晶晶, 黄亿彬, 李丁科, 彭昭杰, 赖瀚, 魏世超, 黄明攀 (2025) 诱饵式远程水下视频技术在近岸礁栖鱼类多样性监测中的应用. 生物多样性, 33, 24572.]

Dulvy NK, Pacoureau N, Rigby CL, Pollom RA, Jabado RW, Ebert DA, Finucci B, Pollock CM, Cheok J, Derrick DH, Herman KB, Sherman CS, VanderWright WJ, Lawson JM, Walls RHL, Carlson JK, Charvet P, Bineesh KK, Fernando D, Ralph GM, Matsushiba JH, Hilton-Taylor C, Fordham SV, Simpfendorfer CA (2021) Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. Current Biology, 31, 4773–4787.e8.

Dyldin YV (2015) Annotated checklist of the sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes: Elasmobranchii, Holocephali) from waters of Russia and adjacent areas. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, 43, 40–91.

Editorial group of Deep Sea Fishes of the East China Sea, East China Sea Fisheries Research Institute (1988) Deep Sea Fishes of the East China Sea. Academia Press, Shanghai. (in Chinese) [东海水产研究所《东海深海鱼类》编写组 (1988) 东海深海鱼类. 学林出版社, 上海.]

Ebert DA, Dando M, Fowler S (2021) Sharks of the World: A Complete Guide. Princeton University Press, New Jersey.

Ebert DA, Dando M, Fowler S (translated by Zhang J, Lu HM, Chen JY, Mao YF) (2025) Sharks of the World: A Complete Guide. China Youth Publishing Group, Beijing. (in Chinese) [张洁, 路昊明, 陈江源, 毛宇帆 (译) (2025) 鲨鱼大图鉴: 世界现生536种鲨鱼完全解读. 中国青年出版社, 北京.]

Ebert DA, White WT, Goldman KJ, Compagno LJV, Daly-Engel TS, Ward RD (2010) Resurrection and redescription of *Squalus suckleyi* (Girard, 1854) from the North Pacific, with comments on the *Squalus acanthias* subgroup (Squaliformes: Squalidae). Zootaxa, 2612, 22–40.

Ebert DA, White WT, Ho HC, Last PR, Nakaya K, Séret B, Straube N, Naylor GJP, de Carvalho MR (2013) An annotated checklist of the chondrichthyans of Taiwan. Zootaxa, 3752, 279–386.

FAO (2019) Report of the Sixth FAO Expert Advisory Panel for the Assessment of Proposals to Amend Appendices I and II of CITES Concerning Commercially Exploited Aquatic Species, Rome. https://openknowledge.fao.org/items/c98cf547-d0aa-4677-b67c-1c5fda4eaef1. (accessed on 2026-02-03)

Faria VV, McDavitt MT, Charvet P, Wiley TR, Simpfendorfer CA, Naylor GJP (2013) Species delineation and global population structure of Critically Endangered sawfishes (Pristidae). Zoological Journal of the Linnean Society, 167, 136–164.

Finucci B, Cheok J, Ebert DA, Herman K, Kyne PM, Dulvy NK (2021) Ghosts of the deep—Biodiversity, fisheries, and extinction risk of ghost sharks. Fish and Fisheries, 22, 391–412.

Finucci B, White WT, Kemper JM, Naylor GJP (2018) Redescription of *Chimaera ogilbyi* (Chimaeriformes; Chimaeridae) from the Indo-Australian region. Zootaxa, 4375, 191–210.

Fricke R, Eschmeyer WN, Van der Laan R (2023) Eschmeyer's Catalog of Fishes. https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. (accessed on 2025-12-17)

Furumitsu K, Yamaguchi A (2021) Records of the purple eagle ray *Myliobatis hamlyni* from Japan and comparisons with the Japanese eagle ray *Myliobatis tobijei*. Japanese Journal of Ichthyology, 68, 117–128. (in Japanese) [古満啓介, 山口敦子 (2021)トビエイ科トビエイ属*Myliobatis hamlyni*

スミレトビエイ(新称) の日本における分布記録とトビエイとの形態比較に基づく新たな識別法. 魚類学雑誌, 68, 117–128.]

Garrick JAF, Paul LJ (1971) *Heptranchias dakini* Whitley, 1931, a synonym of *H. perlo* (Bonnaterre, 1788), the sharpsnouted sevengill or perlon shark, with notes on sexual dimorphism in this species. Zoological Publications from Victoria University of Wellington, 53, 1–14.

Giovos I, Aga-Spyridopoulou RN, Serena F, Soldo A, Barash A, Doumpas N, Gkafas GA, Katsada D, Katselis G, Kleitou P, Minasidis V, Papastamatiou YP, Touloupaki E, Moutopoulos DK (2022) An updated Greek national checklist of Chondrichthyans. Fishes, 7, 199.

Haas DL, Ebert DA (2006) *Torpedo formosa* sp. nov., a new species of electric ray (Chondrichthyes: Torpediniformes: Torpedinidae) from Taiwan. Zootaxa, 1320, 1–14.

Heemstra E, Heemstra P, Ebert DA, Holleman W, Randall JE (2022) Coastal Fishes of the Western Indian Ocean. South African Institute for Aquatic Biodiversity, Makhanda.

Ho HC, Nakaya K (2016) New record of the Japanese roughshark, *Oxynotus japonicus* Yano et Murofushi, 1985 (Elasmobranchii: Squaliformes: Oxynotidae) in Taiwan. Acta Ichthyologica et Piscatoria, 46, 357–360.

Hsu HH, Joung SJ, Ebert DA, Lin CY (2013) Records of new and rare elasmobranchs from Taiwan. Zootaxa, 3752, 249–255.

Hsu HH, Lin CY, Joung SJ (2020) *Somniosus* (*Rhinoscymnus*) *cheni* sp. nov., a new species of sleeper shark (Squaliformes: Somniosidae) from eastern Taiwan, with aspects of embryo biology. Zoological Studies, 59, e48.

Huang ZR, Chen ZZ, Zeng XG (2009) Species composition and resources density of Chondrichthyes in the continental shelf of northern South China Sea. Journal of Oceannography in Taiwan Strait, 28, 38–44. (in Chinese with English abstract) [黄梓荣, 陈作志, 曾晓光 (2009) 南海北部海区软骨鱼类种类组成和资源密度分布. 台湾海峡, 28, 38–44.]

Iglésias SP (2012) *Apristurus nakayai* sp. nov., a new species of deepwater catshark (Chondrichthyes: Pentanchidae) from New Caledonia. Cybium, 36, 511–519.

Iglésias SP, Kemper JM, Naylor GJP (2022) *Chimaera compacta*, a new species from southern Indian Ocean, and an estimate of phylogenetic relationships within the genus *Chimaera* (Chondrichthyes: Chimaeridae). Ichthyological Research, 69, 31–45.

Iino T, Maekawa T, Motomura H (2021) First record of *Rhynchobatus australiae* (Whitley, 1939) (Rhinidae) from Amami-oshima island, Amami Islands, Kagoshima, Japan, with a review of distributional records in Japanese waters and assessment of diagnostic characters of the species. Ichthy, Natural History of Fishes of Japan, 9, 6–10. (in Japanese) [飯野友香, 前川隆則, 本村浩之 (2021) 奄美大島からの初記録を含むトンガリサカタザメ (シノノメサカタザメ科) の国内における分布状況, および本種の標徴に関する再評価. Ichthy, Natural History of Fishes of Japan, 9, 6–10.]

Ishihara H, Misawa R, Sugiyama H, Kashiwagi T (2019) Updating the scientific names of Japanese batoids. Report of Japanese Society for Elasmobranch Studies, 55, 55–63. (in Japanese with English abstract) [石原元, 三澤遼, 杉山秀樹, 柏木努 (2019) 日本産エイ類の和名·学名対応関係の更新. 板鰓類研究会報, 55, 55–63.]

IUCN SSC Shark Specialist Group (2024) Important Shark and Ray Areas Regional Expert Workshop Report: Asia. IUCN, Dubai.

Iwatsuki Y, Miyamoto K, Nakaya K, Zhang J (2011) A review of the genus *Platyrhina* (Chondrichthys: Platyrhinidae) from the northwestern Pacific, with descriptions of two new species. Zootaxa, 2738, 26–40.

Jeong CH, Nakabo T (2008) *Dipturus wuhanlingi*, a new species of skates (Elasmobranchii: Rajidae) from China. Ichthyological Research, 55, 183–190.

Jeong CH, Nakabo T, Wu HL (2007) A new species of skate (Chondrichthyes: Rajidae), *Okamejei mengae* from the South China Sea. Korean Journal of Ichthyology, 19, 57–65.

Jiang XH, Xie YJ, Huang LM, Li J, Zhang YZ (2010) The distribution of species composition and quantity of cartilaginous fishes in Minjiang estuary and its neighboring waters and Xiamen coastal waters. Journal of Jimei University (Natural Science), 15(6), 7–12. (in Chinese with English abstract) [蒋新花, 谢仰杰, 黄良敏, 李军, 张雅芝 (2010) 闽江口及附近海域和厦门沿岸海域软骨鱼类种类组成和数量的时空分布. 集美大学学报(自然科学版), 15(6), 7–12.]

Jiang ZG (2011) Non-detrimental findings should be enhanced for the management of international trade in endangered species of wild fauna and flora. Biodiversity Science, 19, 495–496. (in Chinese) [蒋志刚 (2011) 濒危野生动植物种国际贸易管理亟待加强贸易物种的非致危性判断. 生物多样性, 19, 495–496.]

Jiang ZG, Ji LQ (1999) Avian-mammalian species diversity in nine representative sites in China. Chinese Biodiversity, 7, 220–225. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 纪力强 (1999) 鸟兽物种多样性测度的G-F指数方法. 生物多样性, 7, 220–225.]

Knuckey JD, Ebert DA, Burgess GH (2011) *Etmopterus joungi* n. sp., a new species of lanternshark (Squaliformes: Etmopteridae) from Taiwan. Aqua, International Journal of Ichthyology, 17(2), 61–72.

Kottelat M (2013) The fishes of the inland waters of Southeast Asia: A catalogue and core bibliography of the fishes known to occur in freshwaters, mangroves and estuaries. Raffles Bulletin of Zoology Supplement, 27, 1–663.

Laboratory of Marine Geology, Institution of Oceanology, Chinese Academy of Sciences (1985) Geology of the Bohai Sea. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院海洋研究所海洋地质研究室 (1985) 渤海地质. 科学出版社, 北京.]

Last PR, Fahmi, Ishihara H (2010a) *Okamejei cairae* sp. nov. (Rajoidei: Rajidae), a new skate from the South China Sea. In: Descriptions of New Sharks and Rays from Borneo (eds Last PR, White WT, Pogonoski JJ), pp. 89–100. CSIRO Marine and Atmospheric Research, Hobart.

Last PR, Ho HC, Chen RR (2013) A new species of wedgefish, *Rhynchobatus immaculatus* (Chondrichthyes, Rhynchobatidae), from Taiwan. Zootaxa, 3752, 185–198.

Last PR, Naylor GJP, Manjaji-Matsumoto BM (2016a) A revised classification of the family Dasyatidae (Chondrichthyes: Myliobatiformes) based on new morphological and molecular insights. Zootaxa, 4139, 345–368.

Last PR, Pogonoski JJ, White WT (2010b) A new wobbegong shark, *Orectolobus leptolineatus* sp. nov. (Orectolobiformes: Orectolobidae), from the western Central Pacific. In: Descriptions of New Sharks and Rays from Borneo (eds Last PR, White WT, Pogonoski JJ), pp. 1–6. CSIRO Marine and Atmospheric Research, Hobart.

Last PR, White WT, de Carvalho MR, Séret B, Stehmann MFW, Naylor GJP (2016b) Rays of the World. CSIRO Publishing, Clayton South.

Last PR, White WT, Séret B (2016c) Taxonomic status of maskrays of the *Neotrygon kuhlii* species complex (Myliobatoidei: Dasyatidae) with the description of three new species from the Indo-West Pacific. Zootaxa, 4083, 533–561.

Lee PF, Shao KT (2009) Two new records of Lamniform shark from the waters adjacent to Taiwan. Journal of fisheries Society of Taiwan, 36, 303–311

Lim KC, White WT, Then AYH, Naylor GJP, Arunrugstichai S, Loh KH (2022) Integrated taxonomy revealed genetic differences in morphologically similar and non-sympatric *Scoliodon macrorhynchos* and *S. laticaudus*. Animals, 12, 681.

Liu CX, Qin KJ (1987) Fauna Liaoningica·Pisces. Liaoning Science and Technology Press, Shenyang. (in Chinese) [刘蝉馨, 秦克静 (1987) 辽宁动物志·鱼类. 辽宁科学技术出版社, 沈阳.]

Liu JY (2013) Status of marine biodiversity of the China seas. PLoS ONE, 8, e50719.

Liu M, Chen X, Yang SY (2013) Marine Fishes of Southern Fujian, China. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [刘敏, 陈骁, 杨圣云 (2013) 中国福建南部海洋鱼类图鉴. 海洋出版社, 北京.]

Lucifora LO, García VB, Menni RC, Worm B (2012) Spatial patterns in the diversity of sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyes) in the Southwest Atlantic. Biodiversity and Conservation, 21, 407–419.

Ma YY, Dai XJ, Wu F (2023) Preliminary analysis of the status of global shark fisheries and trade in their products. China Fishery Economics, 41(3), 101–110. (in Chinese with English abstract) [马晔阳, 戴小杰, 吴峰 (2023) 全球鲨鱼捕捞现状及其制品贸易初步分析. 中国渔业经济, 41(3), 101–110.]

Manjaji-Matsumoto BM, Last PR (2008) *Himantura leoparda* sp. nov., a new whipray (Myliobatoidei: Dasyatidae) from the Indo-Pacific. In: Descriptions of New Australian Chondrichthyans (eds Last PR, White WT, Pogonoski JJ), pp. 293–301. CSIRO Marine and Atmospheric Research, Hobart.

Mariani S, Fernandez C, Baillie C, Magalon H, Jaquemet S (2021) Shark and ray diversity, abundance and temporal variation around an Indian Ocean Island, inferred by eDNA metabarcoding. Conservation Science and Practice, 3, e407.

Merson ZS, Jahn EE, Barnes MA, Spurgeon EA, Rex PT, Elstner JT, Samara Chacon YN, Anderson JM, Jones WD, Lowe CG (2025) eDNA metabarcoding detection of nearshore juvenile white sharks (*Carcharodon carcharias*) and prey fish communities. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 583, 152084.

Motomura H (2020) List of Japan's All Fish Species. Current Standard Japanese and Scientific Names of All Fish Species Recorded from Japanese Waters. The Kagoshima University Museum, Kagoshima. (in Japanese) [本村浩之 (2020) 日本産魚類全種目録. これまでに記録された日本産魚類全種の現在の標準和名と学名. 鹿児島大学総合研究博物館, 鹿児島.]

Myers RA, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP, Peterson CH (2007) Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. Science, 315, 1846–1850.

Nakabo T (2013) Fishes of Japan with Pictorial Keys to the Species, 3rd edn. Tokai University Press, Hadano-shi. (in Japanese) [中坊徹次 (2013) 日本産魚類検索: 全種の同定(第三版). 東海大學出版社, 秦野.]

Nakaya K (2016) Sharks—Champion of the Sea, Revised Edition. Bukkumansha, Tokyo. (in Japanese) [仲谷一宏 (2016b)サメ–海の王者たち–改訂版. ブックマン社, 東京都.]

Nakaya K, Inoue S, Ho HC (2013) A review of the genus *Cephaloscyllium* (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae) from Taiwanese waters. Zootaxa, 3752, 101–129.

Nakaya K, Kawauchi J (2013) A review of the genus *Apristurus* (Chondrichthyes: Carcharhiniformes: Scyliorhinidae) from Taiwanese waters. Zootaxa, 3752, 130–171.

Nakayama N, Matsunuma M, Endo H (2020) A preliminary review and *in situ* observations of the spookfish genus *Harriotta* (Holocephali: Rhinochimaeridae). Ichthyological Research, 67, 82–91.

Nelson JS, Grande TC, Wilson MVH (2016) Fishes of the World, 5th edn. John Wiley & Sons, Inc., New York.

Ng SL, Ho HC, Joung SJ, Liu KM (2023a) *Okamejei picta* sp. nov., a new rajid skate from the South China Sea (Rajiformes: Rajidae). Zootaxa, 5278, 103–118.

Ng SL, Ho HC, Liu KM, Joung SJ (2022a) Redescription of the longnose houndshark *Iago garricki* (Carcharhiniformes: Triakidae), based on specimens recently collected from the

South China Sea. Zootaxa, 5189, 67–77.

Ng SL, Liu HW, Mediodia DP, Lin YT, Lee CH, Lin CF, Huang SP, Wu SM, Tung CR, Ho HC, Lin CH (2024a) An updated checklist of fishes of Dongsha Island, Taiwan, northern South China Sea. ZooKeys, 1220, 175.

Ng SL, Liu KM, Joung SJ (2023b) Occurrence of the milk-eye catshark *Apristurus nakayai* (Carcharhiniformes: Pentanchidae) from the South China Sea. Zootaxa, 5244, 51–60.

Ng SL, Liu KM, Joung SJ (2024b) Description of a new lanternshark species from the South China Sea, with additional description of *Etmopterus sheikoi* from Taiwanese waters (Squaliformes: Etmopteridae). Raffles Bulletin of Zoology, 72, 26.

Ng SL, Straube N, Liu KM, Joung SJ (2025a) Confusions across the hemispheres: Taxonomic re-evaluation of two lanternshark species, *Etmopterus lucifer* and *E. molleri* (Squaliformes: Etmopteridae). Vertebrate Zoology, 75, 59–86.

Ng SL, White WT, Joung SJ, Chen WJ (2025b) Groundwork for conservation: An updated checklist of Chondrichthyes of Taiwan. Biological Journal of the Linnean Society, 145, blaf051.

Ng SL, Yu CJ, Su SH, Joung SJ (2022b) A new record of the rare bigeye sand tiger shark *Odontaspis noronhai* Maul, 1955 (Lamniformes: Odontaspididae) from the northwestern Pacific, with notes on dentition. Zootaxa, 5094, 92–102.

Ni Y, Wu HL (2006) Fishes of Jiangsu Province. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [倪勇, 伍汉霖 (2006) 江苏鱼类志. 中国农业出版社, 北京.]

Notarbartolo di Sciara G, Adnet S, Bennett M, Broadhurst MK, Fernando D, Jabado RW, Laglbauer BJL, Stevens G (2020) Taxonomic status, biological notes, and conservation of the longhorned pygmy devil ray *Mobula eregoodoo* (Cantor, 1849). Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 30, 104–122.

Nunis T, Grant MI, Chin A (2024) Sharks and rays of the Samoan Archipelago: A review of their biological diversity, social and cultural values, and conservation status. Pacific Conservation Biology, 30, PC23039.

Pacoureau N, Rigby CL, Kyne PM, Sherley RB, Winker H, Carlson JK, Fordham SV, Barreto R, Fernando D, Francis MP, Jabado RW, Herman KB, Liu KM, Marshall AD, Pollom RA, Romanov EV, Simpfendorfer CA, Yin JS, Kindsvater HK, Dulvy NK (2021) Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. Nature, 589, 567–571.

Prokofiev AM (2019) On the status of *Paragaleus longicaudatus* (Hemigaleidae). Journal of Ichthyology, 59, 113–114.

Qi JW, Shi FL, Zhang BW, Chen X, Xing J, Furumitsu K, Corush JB, Yamaguchi A, Zhang J (2022) Insights into genetic variation and demographic history of sharpnose rays: Examinations of three species of *Telatrygon* (Elasmobranchii, Dasyatidae) from the Indo-West Pacific. Integrative Zoology, 17, 1063–1077.

Qin YS (1987) Geology of the East China Sea. Science Press, Beijing. (in Chinese) [秦蕴珊 (1987) 东海地质. 科学出版社, 北京.]

Qin YS (1989) Geology of the Yellow Sea. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [秦蕴珊 (1989) 黄海地质. 海洋出版社, 北京.]

Rigby CL, Bin Ali A, Bineesh KK, Chen X, Derrick D, Dharmadi, Ebert DA, Fahmi, Fernando D, Gautama DA, Haque AB, Herman K, Ho H, Hsu H, Maung A, Vo VQ, Sianipar A, Tanay D, Utzurrum JAT, Yuneni RR, Zhang J (2020a) *Squatina tergocellatoides*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T161525A134193835. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T161525A134193835.en. (accessed on 2026-02-03)

Rigby CL, Bin Ali A, Bineesh KK, Chen X, Derrick D, Dharmadi, Ebert DA, Fahmi, Fernando D, Gautama DA, Haque AB, Ho H, Hsu H, Krajangdara T, Maung A, Vo VQ, Sianipar A, Tanay D, Utzurrum JAT, Yuneni RR, Zhang J (2020b) *Mustelus manazo*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T161633A124518703. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T161633A124518703.en. (accessed on 2026-02-03)

Rigby CL, Bin Ali A, Bineesh KK, Chen X, Derrick D, Dharmadi, Ebert DA, Fahmi, Fernando D, Gautama DA, Haque AB, Ho H, Hsu H, Maung A, Vo VQ, Sianipar A, Tanay D, Utzurrum JAT, Yuneni RR, Zhang J (2020c) *Orectolobus japonicus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T161563A124507360. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T161563A124507360.en. (accessed on 2026-02-03)

Rigby CL, Chen X, Ebert DA, Herman K, Ho H, Hsu H, Zhang J (2020d) *Squalus japonicus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T161433A124484752. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T161433A124484752.en. (accessed on 2026-02-03)

Rigby CL, Chen X, Ebert DA, Herman K, Ho H, Hsu H, Zhang J (2020e) *Squatina formosa*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T161456A134193368. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T161456A134193368.en. (accessed on 2026-02-03)

Seigel JA (1978) Revision of the dalatiid shark genus *Squaliolus*: Anatomy, systematics, ecology. Copeia, 1978, 602–614.

Setiati N, Peniati E, Partaya P (2018) Diversity and conservation knowledge of chondrichthyans in northern coastal areas of Central Java. Biosaintifika: Journal of Biology & Biology Education, 10, 472–477.

Shen SC (1993) Fishes of Taiwan. Department of Zoology, Taiwan University, Taipei. (in Chinese) [沈世杰 (1993) 台湾鱼类志. 台湾大学动物学系, 台北.]

Shirai S, Tachikawa H (1993) Taxonomic resolution of the *Etmopterus pusillus* species group (Elasmobranchii, Etmopteridae), with description of *E. bigelowi* n. sp. Copeia,

1993, 483–495.

Soares KDA, Mathubara K (2022) Combined phylogeny and new classification of catsharks (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Carcharhiniformes). Zoological Journal of the Linnean Society, 195, 761–814.

Stein RW, Mull CG, Kuhn TS, Aschliman NC, Davidson LNK, Joy JB, Smith GJ, Dulvy NK, Mooers AO (2018) Global priorities for conserving the evolutionary history of sharks, rays and chimaeras. Nature Ecology & Evolution, 2, 288–298.

Stevens JD, Bonfil R, Dulvy NK, Walker PA (2000) The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. ICES Journal of Marine Science, 57, 476–494.

Straube N, Li CH, Claes JM, Corrigan S, Naylor GJP (2015) Molecular phylogeny of Squaliformes and first occurrence of bioluminescence in sharks. BMC Evolutionary Biology, 15, 162.

Straube N, White WT, Ho HC, Rochel E, Corrigan S, Li CH, Naylor GJP (2013) A DNA sequence-based identification checklist for Taiwanese chondrichthyans. Zootaxa, 3752, 256–278.

Takahashi M, Nakaya K (2004) *Hemitriakis complicofasciata*, a new whitefin topeshark (Carcharhiniformes: Triakidae) from Japan. Ichthyological Research, 51, 248–255.

Taniuchi T, Garrick JAF (1986) A new species of *Scymnodalatias* from the southern oceans, and comments on other squaliform sharks. Japanese Journal of Ichthyology, 33, 119–134.

Tian H, Zhong JS, Chen JY, Jiang YN, Zhang J, Xie W, Gao ZY, Wang YC, Liu HZ, Wang SJ, Zhang F, Yang J, Yin KD (2024) Southwestward expansion of the Pacific sleeper shark's (*Somniosus pacificus*) known distribution into the South China Sea. Animals, 14, 2162.

Tian SK, Wang YF, Chen XY, Shi YL (2022) Illustrated Guide on Fishes of Yunnan Province. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [田树魁, 王云峰, 陈小勇, 石永伦 (2022) 云南鱼类图集. 云南科技出版社, 昆明.]

VanCompernolle M, Morris J, Calich HJ, Rodríguez JP, Marley SA, Pearce JR, Abrahms B, Abrantes K, Afonso AS, Aguilar A (2025) Vulnerability of marine megafauna to global at-sea anthropogenic threats. Conservation Biology, 40, e70147.

Vélez-Zuazo X, Agnarsson I (2011) Shark tales: A molecular species-level phylogeny of sharks (Selachimorpha, Chondrichthyes). Molecular Phylogenetics and Evolution, 58, 207–217.

Viana STFL, de Carvalho MR (2020) *Squalus shiraii* sp. nov. (Squaliformes, Squalidae), a new species of dogfish shark from Japan with regional nominal species revisited. Zoosystematics and Evolution, 96, 275–311.

Vincent ACJ, Sadovy de Mitcheson YJ, Fowler SL, Lieberman S (2014) The role of CITES in the conservation of marine fishes subject to international trade. Fish and Fisheries, 15, 563–592.

Wang HG, Fan ZY, Fang YF (2007) New record species of shark from seacoast of China mainland. Acta Zootaxonomica Sinica, 32, 490–491. (in Chinese with English abstract) [王火根, 范忠勇, 方一峰 (2007) 中国大陆沿海鲨鱼新纪录种. 动物分类学报, 32, 490–491.]

Wang SA, Wang ZM, Li GL, Cao YP (2001) The Fauna of Hebei, China Pisces. Hebei Science and Technology Publishing House, Shijiazhuang. (in Chinese) [王所安, 王志敏, 李国良, 曹玉萍 (2001) 河北动物志·鱼类. 河北科学技术出版社, 石家庄.]

Wang Y, Liu RY, Su JL (2013) Oceanography of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王颖, 刘瑞玉, 苏纪兰 (2013) 中国海洋地理. 科学出版社, 北京.]

Weigmann S (2016) Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. Journal of Fish Biology, 88, 837–1037.

Weigmann S, Didier D, Finucci B, Nakaya K, Naylor GJP, Séret B, Straube N, Vaz DFB (2024) Biodiversity, taxonomy, and systematics of extant chondrichthyan fishes. In: The Global Status of Sharks, Rays, and Chimaeras (eds Jabado RW, Morata AZA, Bennett RH, Finucci B, Ellis JR, Fowler SL, Grant MI, Barbosa AP, Sinclair SL), pp. 7–23. IUCN, Gland.

Wheeler CR, Gervais CR, Johnson MS, Vance S, Rosa R, Mandelman JW, Rummer JL (2020) Anthropogenic stressors influence reproduction and development in elasmobranch fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 30, 373–386.

White WT, Corrigan S, Yang L, Henderson AC, Bazinet AL, Swofford DL, Naylor GJP (2018) Phylogeny of the manta and devilrays (Chondrichthyes: Mobulidae), with an updated taxonomic arrangement for the family. Zoological Journal of the Linnean Society, 182, 50–75.

White WT, Ebert DA, Naylor GJP (2017) Revision of the genus *Centrophorus* (Squaliformes: Centrophoridae): Part 2—Description of two new species of *Centrophorus* and clarification of the status of *Centrophorus lusitanicus* Barbosa du Bocage & de Brito Capello, 1864. Zootaxa, 4344, 86–114.

White WT, Ebert DA, Naylor GJP, Ho HC, Clerkin P, Veríssimo AN, Cotton CF (2013a) Revision of the genus *Centrophorus* (Squaliformes: Centrophoridae): Part 1—Redescription of *Centrophorus granulosus* (Bloch & Schneider), a senior synonym of *C. acus* Garman and *C. niaukang* Teng. Zootaxa, 3752, 35–72.

White WT, Furumitsu K, Yamaguchi A (2013b) A new species of eagle ray *Aetobatus narutobiei* from the Northwest Pacific: An example of the critical role taxonomy plays in fisheries and ecological sciences. PLoS ONE, 8, e83785.

White WT, Harris M (2013) Redescription of *Paragaleus tengi* (Chen, 1963) (Carcharhiniformes: Hemigaleidae) and first

record of *Paragaleus randalli* Compagno, Krupp & Carpenter, 1996 from the western North Pacific. Zootaxa, 3752, 172–184.

White WT, Iglésias SP (2011) *Squalus formosus*, a new species of spurdog shark (Squaliformes: Squalidae), from the western North Pacific Ocean. Journal of Fish Biology, 79, 954–968.

White WT, Last PR (2013) Notes on shark and ray types at the South China Sea Fisheries Research Institute (SCSFRI) in Guangzhou, China. Zootaxa, 3752, 228–248.

White WT, Last PR, Lim APK (2010a) Rediscovery of the rare and endangered Borneo shark *Carcharhinus borneensis* (Bleeker, 1858) (Carcharhiniformes: Carcharhinidae). In: Descriptions of New Sharks and Rays from Borneo (eds Last PR, White WT, Pogonoski JJ), pp. 17–28. CSIRO Marine and Atmospheric Research, Hobart.

White WT, Last PR, Naylor GJP, Jensen K, Caira JN (2010b) Clarification of *Aetobatus ocellatus* (Kuhl, 1823) as a valid species, and a comparison with *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790) (Rajiformes: Myliobatidae). In: Descriptions of New Sharks and Rays from Borneo (eds Last PR, White WT, Pogonoski JJ), p. 141. CSIRO Marine and Atmospheric Research, Hobart.

White WT, Stewart AL, O'Neill HL, Naylor GJP (2024) Dichichthyidae, a new family of deepwater sharks (Carcharhiniformes) from the Indo-West Pacific, with description of a new species. Fishes, 9, 121.

White WT, Vaz DFB, Ho HC, Ebert DA, de Carvalho MR, Corrigan S, Rochel E, de Carvalho M, Tanaka S, Naylor GJP (2015) Redescription of *Scymnodon ichiharai* Yano and Tanaka 1984 (Squaliformes: Somniosidae) from the western North Pacific, with comments on the definition of somniosid genera. Ichthyological Research, 62, 213–229.

Wu HL, Shao KT, Lai CF, Zhuang DH, Lin PL (2017) Latin-Chinese Dictionary of Fish Names by Classification System. China Ocean University Press, Qingdao. (in Chinese and in Latin) [伍汉霖, 邵广昭, 赖春福, 庄棣华, 林沛立 (2017) 拉汉世界鱼类系统名典. 中国海洋大学出版社, 青岛.]

Wu HL, Zhong JS (2021) Key to Marine and Estruarial Fishes of China. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [伍汉霖, 钟俊生 (2021) 中国海洋及河口鱼类系统检索. 农业出版社, 北京.]

Xu DY (1977) Geology of Chinese Coastal Waters. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [许东禹 (1977) 中国近海地质. 海洋出版社, 北京.]

Yan HF, Kyne PM, Jabado RW, Leeney RH, Davidson LNK, Derrick DH, Finucci B, Freckleton RP, Fordham SV, Dulvy NK (2021) Overfishing and habitat loss drive range contraction of iconic marine fishes to near extinction. Science Advances, 7, eabb6026.

Yano KA, Ahmed AC, Gambang AH, Idris AR, Solahuddin AR, Aznan Z (2005) Sharks and Rays of Malaysia and Brunei Darussalam. SEAFDEC/MFRDMD, Kuala Terengganu.

Zeng Y, Wu ZZ, Zhang CG, Meng ZB, Jiang ZG, Zhang J (2016) DNA barcoding of mobulid ray gill rakers for implementing CITES on elasmobranch in China. Scientific Reports, 6, 37567.

Zhang CL, Cheng QT, Zheng BS, Li SZ, Zheng WL, Wang WB (1955) Investigation Report on Fishes of the Bohai Sea and the Yellow Sea. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张春霖, 成庆泰, 郑葆珊, 李思忠, 郑文莲, 王文滨 (1955) 黄渤海鱼类调查报告. 科学出版社, 北京.]

Zhang J, Chen JJ, Lu HM (2024) China. In: The Global Status of Sharks, Rays, and Chimaeras (eds Jabado RW, Morata AZA, Bennett RH, Finucci B, Ellis JR, Fowler SL, Grant MI, Barbosa AP, Sinclair SL), pp. 1629–1645. IUCN, Gland.

Zhang J, Yamaguchi A, Zhou Q, Zhang C (2010) Rare occurrences of *Dasyatis bennettii* (Chondrichthyes: Dasyatidae) in freshwaters of Southern China. Journal of Applied Ichthyology, 26, 939–941.

Zhang J, Yang BJ, Yamaguchi A, Furumitsu K, Zhang BW (2015) Mitochondrial genome of longheaded eagle ray *Aetobatus flagellum* (Chondrichthyes: Myliobatidae). Mitochondrial DNA, 26, 763–764.

Zhang QR, Yang SY (2005) Species, geography distribution and resource of Chondrichthyan fishes of China. Journal of Xiamen University (Natural Science), 44(Suppl.), 207–211. (in Chinese with English abstract) [张清榕, 杨圣云 (2005) 中国软骨鱼类种类、地理分布及资源. 厦门大学学报(自然科学版), 44(增刊), 207–211.]

Zhu YD (1960) Chondrichthyan Fishes of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [朱元鼎 (1960) 中国软骨鱼类志. 科学出版社, 北京.]

Zhu YD, Cheng QT, Zhang CL (1963) Fishes of the East China Sea. Science Press, Beijing. (in Chinese) [朱元鼎, 成庆泰, 张春霖 (1963) 东海鱼类志. 科学出版社, 北京.]

Zhu YD, Meng QW (2001) Fauna Sinica·Cyclostomata·Chondrichthyes. Science Press, Beijing. (in Chinese) [朱元鼎, 孟庆闻 (2001) 中国动物志·圆口纲·软骨鱼纲. 科学出版社, 北京.]

(责任编委: 陈小勇　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025522

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 26002, pages 1–15
doi: 10.17520/biods.2026002
cstr: 32101.14.biods.2026002

•生物编目•

广西两栖动物物种名录修订

陈伟才[1,2*], 余国华[3], 莫运明[4], 贝永建[5]

1. 南宁师范大学, 北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室/广西地表过程与智能模拟重点实验室, 南宁 530001; 2. 生态环境部生态质量综合监测站广西金钟山站(森林), 广西百色 533400; 3. 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西桂林 541004; 4. 广西自然博物馆, 南宁 530012; 5. 玉林师范学院广西高校山地生物多样性保育重点实验室, 广西玉林 537000

摘要: 本研究通过系统梳理截至2025年12月的文献资料及标本信息, 对广西两栖动物物种名录进行了全面修订。修订后的名录共收录广西两栖动物151种, 隶属于3目12科40属, 占全国已知物种总数(735种)的20.5%, 较2014年记录增加了58种, 增幅达54.7%。本次修订涉及1科、13属、39种的分类地位更新, 并新增物种28种、新记录物种31种。根据《中国生物多样性红色名录》, 有19种为受胁物种, 其中极危(CR) 2种、濒危(EN) 10种、易危(VU) 7种; 根据IUCN红色名录, 有21种受胁物种, 其中极危(CR) 3种、濒危(EN) 9种、易危(VU) 9种。名录中包含国家一级重点保护野生动物1种、国家二级重点保护野生动物12种; 广西重点保护野生动物32种; 列入CITES附录I物种1种、附录II物种5种。针对布角蟾属(*Boulenophrys*)、短腿蟾属(*Brachytarsophrys*)等类群中存在的分布存疑及隐存种问题, 建议进一步加强野外调查的广度与深度, 并结合分子生物学技术开展深入研究。本修订名录可为广西生物多样性保护及栖息地管理提供重要基础数据。

关键词: 名录修订; 新物种; 新记录; 保护; 两栖动物名录

陈伟才, 余国华, 莫运明, 贝永建 (2026) 广西两栖动物物种名录修订. 生物多样性, 34, 26002. doi: 10.17520/biods.2026002; cstr: 32101.14.biods.2026002.
Chen WC, Yu GH, Mo YM, Bei YJ (2026) Revision of the checklist of amphibian species in Guangxi, China. Biodiversity Science, 34, 26002. doi: 10.17520/biods.2026002; cstr: 32101.14.biods.2026002.

Revision of the checklist of amphibian species in Guangxi, China

Weicai Chen[1,2*], Guohua Yu[3], Yunming Mo[4], Yongjian Bei[5]

1 *Key Laboratory of Environment Change and Resources Use in Beibu Gulf, Ministry of Education / Guangxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Intelligent Simulation, Nanning Normal University, Nanning 530001, China*
2 *Guangxi Jinzhongshan Forest Station of Ecological Quality Comprehensive Monitoring Station, Ministry of Ecology and Environment, Baise, Guangxi 533400, China*
3 *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection (Guangxi Normal University), Ministry of Education, Guilin, Guangxi 541004, China*
4 *Natural History Museum of Guangxi, Nanning 530012, China*
5 *Key Laboratory of Mountain Biodiversity Conservation, Education Department of Guangxi Zhuang Autonomous Region, Yulin Normal University, Yulin, Guangxi 537000, China*

ABSTRACT

Aims: This study updates the checklist of amphibian species in Guangxi, China, by integrating taxonomic revisions and newly described species since 2015, thereby providing a scientific basis for conservation and management strategies.
Methods: The revision was conducted through a comprehensive review of existing literature and specimen records. Key references included the *Colored Atlas of Guangxi Amphibians* (2014) and online databases such as AmphibiaChina (2025) and Amphibian Species of the World (2025). Species classification follows the system adopted by AmphibiaChina.
Results: The updated checklist comprises 151 amphibian species in Guangxi, belonging to 3 orders, 12 families, and 40 genera, representing 20.5% of China's known amphibian species (735 species). Compared with the 2014 checklist, 58 species have been added, a 54.7% increase. The revision incorporates taxonomic updates for 1 family, 13 genera, and 39

收稿日期 Received: 2026-01-04; 接受日期 Accepted: 2026-03-25
基金项目: 国家自然科学基金(32360128; 32060116)和广西自然科学基金(2020GXNSFDA238022) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32360128; 32060116) and the Guangxi Natural Science Foundation, China (2020GXNSFDA238022)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: chenweicai2003@126.com

species, along with the addition of 28 newly described species and 31 new records. According to the *China's Red List of Biodiversity·Vertebrates (IV): Amphibians*, 19 species are classified as threatened, including 2 Critically Endangered (CR), 10 Endangered (EN), and 7 Vulnerable (VU). Based on the IUCN Red List, 3 species are classified as Critically Endangered (CR), 9 as Endangered (EN), and 9 as Vulnerable (VU). The checklist includes 1 species listed as National First-Class Protected Wildlife, 12 as National Second-Class Protected Wildlife, and 32 as Guangxi Key Protected Wildlife; additionally, 1 species is listed in CITES Appendix I and 5 in Appendix II.

Conclusion: This revised checklist provides baseline data for biodiversity conservation and habitat management in Guangxi. To address uncertainties regarding species distributions and cryptic diversity—particularly within genera such as *Boulenophrys* and *Brachytarsophrys*—further molecular studies combined with intensified field surveys are recommended.

Key words: checklist revision; new species; new records; conservation; amphibian species inventory

广西壮族自治区(以下简称"广西"或"桂")位于中国南部, 总面积约23.76万km^2。其地理位置独特, 南濒北部湾, 东接广东, 北邻湖南, 西北靠贵州, 西连云南, 西南与越南接壤。广西地跨北热带、南亚热带和中亚热带, 植被区系呈现热带北缘向亚热带过渡的特点。地势西北高、东南低, 四周山地环绕, 中部略呈盆地状。年均气温17–22℃, 年均降水量1,250–1,750 mm, 但降水时空分布不均, 桂北多集中于4–8月, 桂南、桂西则多集中于5–9月。

广西两栖动物多样性极为丰富。根据"中国两栖类"网站(http://www.amphibiachina.org/)数据(截至2025年12月30日), 广西已记录两栖动物150种, 数量居全国第二, 仅次于云南。广西两栖动物的科学研究可追溯至1928年, 中山大学生物系辛树帜教授率领考察队赴广西大瑶山进行调查, 采集了大量动植物标本, 其中包括两栖动物(Fan, 1931)。1960年, 四川医学院刘承钊与胡淑琴等在广西西南部的凭祥、龙津(今龙州)、金秀大瑶山、龙胜花坪等地开展两栖爬行动物调查, 共采集标本3,000余号, 记录两栖动物55种(刘承钊和胡淑琴, 1962)。1988年出版的《广西陆栖脊椎动物分布名录》收录两栖动物74种(广西动物学会, 1988)。2000年, 《广西两栖动物》收录76种(张玉霞和温业棠, 2000)。2011年, 《广西陆生脊椎动物分布名录》收录105种(周放, 2011)。2014年, 《广西两栖动物彩色图鉴》收录106种(莫运明等, 2014)。此后的10余年间, 随着两栖动物分类系统的持续更新, 大量物种的分类地位发生变动, 名称亦相应调整。同时, 众多新物种和新记录不断被发现和报道, 而部分原有记录因误订或被新种替代而被移除, 导致广西两栖动物名录发生了显著变化。因此, 及时对名录进行系统梳理与更新, 对支撑和服务两栖动物的研究、保护及管理工作具有重要的现实意义。

1 材料和方法

本研究以《广西两栖动物彩色图鉴》(莫运明等, 2014)为基线, 系统查阅了截至2025年12月30日与广西两栖动物多样性及分类相关的中外文献与专著。主要参考著作与数据库包括: 《广西陆生脊椎动物分布名录》(周放, 2011)、《中国两栖动物及其分布彩色图鉴》(费梁等, 2012)、"中国两栖类" (http://www.amphibiachina.org/)以及Amphibian Species of the World (https://amphibiansoftheworld.amnh.org/)。物种分类系统依据"中国两栖类"在线数据库所采用的体系。此外, 本研究整合了南宁师范大学、广西自然博物馆、广西师范大学等研究团队长期积累的野外调查数据, 系统梳理了自2015年以来广西两栖动物在分类地位变动、新增物种、新记录、误订物种及存在分类争议物种等方面的信息。最后通过梳理汇总物种分布情况, 以县域为单位解析广西两栖动物物种丰富度的空间格局。

物种保护等级依据《国家重点保护野生动物名录》(2021)、《濒危野生动植物种国际贸易公约》(Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES)附录(https://checklist.cites.org/#/en)及《广西重点保护野生动物名录》(2024)进行认定。珍稀濒危等级则依据《中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第四卷): 两栖动物》(江建平等, 2021)和世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN) (https://www.iucnredlist.org/) (2025)濒危物种红色名录进行评估。

2 结果

通过对标本信息的核查及文献的系统梳理, 确定截至2025年12月广西共分布有两栖动物151种(附录1), 隶属于3目12科40属, 占全国已知两栖动物种数(735种)的20.5%。其中, 蚓螈目1科1属1种; 有尾目3科5属10种; 无尾目8科34属140种。蛙科(43种)、角蟾科(38种)和树蛙科(29种)是物种数最多的3个科。与《广西两栖动物彩色图鉴》(莫运明等, 2014)相比, 本次名录物种数增加了58种, 增幅达54.7%。

本次修订共更新了1科、13属、39种的分类地位(表1, 表2), 新增物种28种(表3), 新增记录31种(表4), 并剔除了17个在广西无可靠分布的物种。新增的28个物种中, 包括有尾目1种, 无尾目27种。无尾目新增物种中, 角蟾科13种、叉舌蛙科1种、蛙科7种、树蛙科6种(表3, 图1A)。新增物种在桂北、桂中、桂南均有零星发现, 其中桂北和桂南相对集中(图2)。31个新增记录物种中, 角蟾科11种、蟾蜍科1种、蛙科14种、树蛙科5种(表4, 图1B, 附录2)。新增记录物种主要集中分布于桂北和桂西南地区(图2), 尤其在桂林市的资源、灵川、兴安, 柳州市的融水, 防城港市的十万大山以及百色市的靖西等地。这些区域多位于省界或边境地带。以县域为单位的广西两栖动物物种丰富度分布热点图显示, 资源、兴安、金秀、融水、环江、田林、龙州、上思、靖西和防城港等区域的物种多样性较高, 广西中部区域整体偏低(图3)。

根据《中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第四卷): 两栖动物》(江建平等, 2021), 在151种两栖动物中, 受胁物种共19种, 包括极危(CR) 2种、濒危(EN) 10种、易危(VU) 7种。根据IUCN濒危物种红色名录(2025), 受胁物种共21种, 包括极危(CR) 3种、濒危(EN) 9种、易危(VU) 9种。根据《国家重点保护野生动物名录》(2021)、CITES附录(2019)及《广西重点保护野生动物名录》(2024), 名录中包括国家一级重点保护野生动物1种、国家二级重点保护野生动物12种; 列入CITES附录I物种1种, 附录II物种5种; 广西重点保护野生动物32种(附录3)。

表1 基于《广西两栖动物彩色图鉴》(莫运明等, 2014)的科级与属级分类变动

Table 1 Taxonomic revisions at family and genus level based on *Colored Atlas of Guangxi Amphibians* (Mo et al., 2014)

原科中文名 Previous family Chinese name	原科学名 Previous family scientific name	原属中文名 Previous genus Chinese name	原属学名 Previous genus scientific name	现科中文名 Revised family Chinese name	现科学名 Revised family scientific name	现属中文名 Revised genus Chinese name	现属学名 Revised genus scientific name	参考文献 References
角蟾科	Megophryidae	髭蟾属	*Vibrissaphora*	角蟾科	Megophryidae	拟髭蟾属	*Leptobrachium*	Rao & Wilkinson, 2008; Zheng et al., 2008
		掌突蟾属	*Paramegophrys*			掌突蟾属	*Leptobrachella*	Chen JM et al., 2018
		角蟾属	*Megophrys*			布角蟾属	*Boulenophrys*	Chen et al., 2017; Mahony et al., 2017; Lyu et al., 2023
						异角蟾属	*Xenophrys*	Lyu et al., 2023
蟾蜍科	Bufonidae	溪蟾属	*Torrentophryne*	蟾蜍科	Bufonidae	蟾蜍属	*Bufo*	Frost et al., 2006; Dubois & Bour, 2010
浮蛙科	Occidozygidae	浮蛙属	*Occidozyga*	叉舌蛙科	Dicroglossidae	浮蛙属	*Occidozyga*	Hasan et al., 2014
		蟾舌蛙属	*Phrynoglossus*			浮蛙属	*Occidozyga*	Hasan et al., 2014
蛙科	Ranidae	林蛙属	*Rana*	蛙科	Ranidae	蛙属	*Rana*	Yuan et al., 2016b
		趾沟蛙属	*Pseudorana*			蛙属	*Rana*	Yuan et al., 2016b
		沼蛙属	*Boulengerana*			水蛙属	*Hylarana*	Oliver et al., 2015; Mahony et al., 2024; Wu YH et al., 2025
		肱腺蛙属	*Sylvirana*			水蛙属	*Hylarana*	Oliver et al., 2015; Mahony et al., 2024; Wu YH et al., 2025
树蛙科	Rhacophoridae	水树蛙属	*Aquixalus*	树蛙科	Rhacophoridae	原指树蛙属	*Kurixalus*	Li et al., 2013; Meegaskumbura et al., 2015; Chen et al., 2020
						费树蛙属	*Feihyla*	Li et al., 2013; Meegaskumbura et al., 2015; Chen et al., 2020
		跳树蛙属	*Chirixalus*			侧条树蛙属	*Rohanixalus*	Biju et al., 2020; Liu et al., 2023
		树蛙属	*Rhacophorus*			张树蛙属	*Zhangixalus*	Jiang et al., 2019
						树蛙属	*Rhacophorus*	Jiang et al., 2019

表2　基于《广西两栖动物彩色图鉴》(莫运明等, 2014)的物种变动修订

Table 2　Species-level taxonomic revisions based on *Colored Atlas of Guangxi Amphibians* (Mo et al., 2014)

ID	原属中文名 Previous genus Chinese name	原属学名 Previous genus scientific name	原种中文名 Previous Chinese common name	原种学名 Previous species scientific name	现属中文名 Revised genus Chinese name	现属学名 Revised genus scientific name	现种中文名 Revised Chinese common name	现种学名 Revised species scientific name	参考文献 References
	鱼螈科 Ichthyophiidae				**鱼螈科 Ichthyophiidae**				
1	鱼螈属	*Ichthyophis*	版纳鱼螈	*Ichthyophis bannanicus*	鱼螈属	*Ichthyophis*	版纳鱼螈	*Ichthyophis kohtaoensis*	Nishikawa et al., 2021
	角蟾科 Megophryidae				**角蟾科 Megophryidae**				
2	掌突蟾属	*Paramegophrys*	高山掌突蟾	*Paramegophrys alpinus*	掌突蟾属	*Leptobrachella*	高山掌突蟾	*Leptobrachella alpina*	Chen JM et al., 2018
3			福建掌突蟾	*Paramegophrys liui*			大瑶山掌突蟾	*Leptobrachella dayaoshanensis*	Yu et al., 2024
4	髭蟾属	*Vibrissaphora*	峨眉髭蟾	*Vibrissaphora boringii*	拟髭蟾属	*Leptobrachium*	峨眉髭蟾	*Leptobrachium boringii*	Rao & Wilkinson, 2008; Zheng et al., 2008
5			雷山髭蟾	*Vibrissaphora leishanensis*			雷山髭蟾	*Leptobrachium leishanensis*	Rao & Wilkinson, 2008; Zheng et al., 2008
6			崇安髭蟾瑶山亚种	*Vibrissaphora liui yaoshanensis*			崇安髭蟾	*Leptobrachium liui*	Rao & Wilkinson, 2008; Zheng et al., 2008
7	短腿蟾属	*Brachytarsophrys*	宽头短腿蟾	*Brachytarsophrys carinensis*	短腿蟾属	*Brachytarsophrys*	平顶短腿蟾	*Brachytarsophrys platyparietus*	Li et al., 2020
8	角蟾属	*Megophrys*	莽山角蟾	*Megophrys mangshanensis*	异角蟾属	*Xenophrys*	莽山角蟾	*Xenophrys mangshanensis*	Lyu et al., 2023
9			大角蟾	*Megophrys major*			茅索角蟾	*Xenophrys maosonensis*	Lyu et al., 2023
10			凹顶角蟾	*Megophrys parva*			凹顶角蟾	*Xenophrys parva*	Lyu et al., 2023
11			景东角蟾	*Megophrys jindongensis*	布角蟾属	*Boulenophrys*	景东角蟾	*Boulenophrys jingdongensis*	Lyu et al., 2023
12			棘指角蟾	*Megophrys spinata*			棘指角蟾	*Boulenophrys spinata*	Lyu et al., 2023
13			粗皮角蟾	*Megophrys palpebralespinosa*			粗皮角蟾	*Boulenophrys palpebralespinosa*	Lyu et al., 2023
14			短肢角蟾	*Megophrys brachykolos*			瑶山角蟾	*Boulenophrys yaoshanensis*	Qi et al., 2021
	蟾蜍科 Bufonidae				**蟾蜍科 Bufonidae**				
15	蟾蜍属	*Bufo*	中华蟾蜍华西亚种	*Bufo gargarizans andrewsi*	蟾蜍属	*Bufo*	华西蟾蜍	*Bufo andrewsi*	车静等, 2020
16	溪蟾属	*Torrentophryne*	隐耳溪蟾	*Torrentophryne cryptotympanicus*	蟾蜍属	*Bufo*	隐耳溪蟾	*Bufo cryptotympanicus*	Frost et al., 2006; Dubois & Bour, 2010
	浮蛙科 Occidozygidae				**叉舌蛙科 Dicroglossidae**				
17	浮蛙属	*Occidozyga*	圆舌浮蛙	*Occidozyga martensii*	浮蛙属	*Occidozyga*	岭南浮蛙	*Occidozyga lingnanica*	Lyu et al., 2022
18			尖舌浮蛙	*Occidozyga lima*			中国浮蛙	*Occidozyga obscura*	Lyu et al., 2022
	蛙科 Ranidae				**蛙科 Ranidae**				
19	沼蛙属	*Boulengerana*	沼蛙	*Boulengerana guentheri*	水蛙属	*Hylarana*	沼水蛙	*Hylarana guentheri*	Oliver et al., 2015; Mahony et al., 2024; Wu YH et al., 2025

表2 (续) Table 2 (continued)

ID	原属中文名 Previous genus Chinese name	原属学名 Previous genus scientific name	原种中文名 Previous Chinese common name	原种学名 Previous species scientific name	现属中文名 Revised genus Chinese name	现属学名 Revised genus scientific name	现种中文名 Revised Chinese common name	现种学名 Revised species scientific name	参考文献 References
20	肱腺蛙属	*Sylvirana*	河口水蛙	*Sylvirana hekouensis*	水蛙属	*Hylarana*	河口水蛙	*Hylarana hekouensis*	Oliver et al., 2015; Mahony et al., 2024; Wu YH et al., 2025
21			阔褶水蛙	*Sylvirana latouchii*			阔褶水蛙	*Hylarana latouchii*	Oliver et al., 2015; Mahony et al., 2024; Wu YH et al., 2025
22			茅索水蛙	*Sylvirana maosonensis*			茅索水蛙	*Hylarana maosonensis*	Oliver et al., 2015; Mahony et al., 2024; Wu YH et al., 2025
23	琴蛙属	*Nidirana*	弹琴蛙	*Nidirana adenopleura*	琴蛙属	*Nidirana*	广西琴蛙	*Nidirana guangxiensis*	Lyu et al., 2021
24							桂北琴蛙	*Nidirana guibeiensis*	Chen et al., 2022c
25							十万大山琴蛙	*Nidirana shiwandashanensis*	Chen et al., 2022a
26							瑶琴蛙	*Nidirana yaoica*	Lyu et al., 2019b
27	趾沟蛙属	*Pseudorana*	越南趾沟蛙	*Pseudorana johnsi*	蛙属	*Rana*	越南趾沟蛙	*Rana johnsi*	Yuan et al., 2016b
	树蛙科 Rhacophoridae				**树蛙科 Rhacophoridae**				
28	水树蛙属	*Aquixalus*	锯腿水树蛙	*Aquixalus odontotasus*	原指树蛙属	*Kurixalus*	海南锯腿树蛙	*Kurixalus hainanus*	Yu et al., 2017
29			白斑水树蛙	*Aquixalus albopunctatus*	棱皮树蛙属	*Theloderma*	白斑棱皮树蛙	*Theloderma albopunctatum*	Poyarkov et al., 2015
30	刘树蛙属	*Liuixalus*	罗默刘树蛙	*Liuixalus romeri*	刘树蛙属	*Liuixalus*	十万大山刘树蛙	*Liuixalus shiwandashan*	Qin et al., 2015
31			金秀刘树蛙	*Liuixalus jinxiuensis*			费氏刘树蛙	*Liuixalus feii*	Yang et al., 2015
32	跳树蛙属	*Chirixalus*	侧条跳树蛙	*Chirixalus vittatus*	侧条树蛙属	*Rohanixalus*	汉森侧条树蛙	*Rohanixalus hansenae*	Biju et al., 2020; Liu et al., 2023
33	棱皮树蛙属	*Theloderma*	广西棱皮树蛙	*Theloderma kwangsiensis*	棱皮树蛙属	*Theloderma*	北部湾棱皮树蛙	*Theloderma corticale*	Hou et al., 2017; Huang et al., 2017; Chen WC et al., 2018b
34	树蛙属	*Rhacophorus*	大树蛙	*Rhacophorus dennysi*	张树蛙属	*Zhangixalus*	大树蛙	*Zhangixalus dennysi*	Jiang et al., 2019
35			绿背树蛙	*Rhacophorus dorsoviridis*			绿背树蛙	*Zhangixalus dorsoviridis*	Jiang et al., 2019
36			侏树蛙	*Rhacophorus minimus*			侏树蛙	*Zhangixalus minimus*	Jiang et al., 2019
37			峨眉树蛙	*Rhacophorus omeimontis*			峨眉树蛙	*Zhangixalus omeimontis*	Jiang et al., 2019
38			平龙树蛙	*Rhacophorus pinglongensis*			平龙树蛙	*Zhangixalus pinglongensis*	Jiang et al., 2019
39			瑶山树蛙	*Rhacophorus yaoshanensis*			瑶山树蛙	*Zhangixalus yaoshanensis*	Jiang et al., 2019

表3　2015–2025年广西两栖动物新描述物种

Table 3　Newly described amphibian species in Guangxi from 2015 to 2025

编号 Number	中文名 Chinese common name	学名 Scientific name	发表年份 Year	参考文献 References
蝾螈科 Salamandridae				
1	吴氏肥螈	*Pachytriton wuguanfui*	2016	Yuan et al., 2016a
角蟾科 Megophryidae				
2	桂林短腿蟾	*Brachytarsophrys guilinensis*	2025	Wu XJ et al., 2025b
3	大明山掌突蟾	*Leptobrachella damingshanensis*	2021	Chen et al., 2021b
4	大容山掌突蟾	*Leptobrachella darongshanensis*	2025	Chen et al., 2025
5	大瑶山掌突蟾	*Leptobrachella dayaoshanensis*	2024	Yu et al., 2024
6	桂南掌突蟾	*Leptobrachella guinanensis*	2024	Chen et al., 2024a
7	猫儿山掌突蟾	*Leptobrachella maoershanensis*	2017	Yuan et al., 2017
8	上思掌突蟾	*Leptobrachella shangsiensis*	2019	Chen et al., 2019a
9	十万大山掌突蟾	*Leptobrachella shiwandashanensis*	2021	Chen et al., 2021a
10	雅长掌突蟾	*Leptobrachella yachangensis*	2025	Huang et al., 2025
11	五皇山掌突蟾	*Leptobrachella wuhuangmontis*	2018	Wang et al., 2018
12	武鸣掌突蟾	*Leptobrachella wumingensis*	2023	Chen et al., 2023
13	花坪角蟾	*Boulenophrys mirabilis*	2020	Lyu et al., 2020
14	瑶山角蟾	*Boulenophrys yaoshanensis*	2021	Qi et al., 2021
叉舌蛙科 Dicroglossidae				
15	十万大山浮蛙	*Occidozyga shiwandashanensis*	2022	Chen et al., 2022b
蛙科 Ranidae				
16	广西琴蛙	*Nidirana guangxiensis*	2021	Lyu et al., 2021
17	桂北琴蛙	*Nidirana guibeiensis*	2022	Chen et al., 2022c
18	十万大山琴蛙	*Nidirana shiwandashanensis*	2022	Chen et al., 2022a
19	瑶琴蛙	*Nidirana yaoica*	2019	Lyu et al., 2019b
20	大明山竹叶蛙	*Odorrana damingshanensis*	2024	Chen et al., 2024b
21	荔浦臭蛙	*Odorrana lipuensis*	2015	Mo et al., 2015
22	封开臭蛙	*Odorrana fengkaiensis*	2015	Wang et al., 2015
树蛙科 Rhacophoridae				
23	十万大山刘树蛙	*Liuixalus shiwandashan*	2015	Qin et al., 2015
24	花坪纤树蛙	*Gracixalus huaping*	2025	Luo et al., 2025
25	刘三姐纤树蛙	*Gracixalus liusanjieae*	2025	Wu XJ et al., 2025a
26	田林纤树蛙	*Gracixalus tianlinensis*	2018	Chen WC et al., 2018a
27	那坡树蛙	*Rhacophorus napoensis*	2022	Li et al., 2022
28	平龙树蛙	*Zhangixalus pinglongensis*	2016	Mo et al., 2016

表4　2015–2025年广西两栖动物新增记录物种

Table 4　Newly recorded amphibian species in Guangxi from 2015 to 2025

编号 Number	中文名 Chinese common name	学名 Scientific name	发表年份 Year	参考文献或标本号 References or vouchers
角蟾科 Megophryidae				
1	岜沙掌突蟾	*Leptobrachella bashaensis*	2020	NNU00272–276
2	布氏掌突蟾	*Leptobrachella bourreti*	2018	Chen JM et al., 2018
3	侗掌突蟾	*Leptobrachella dong*	2024	曹宇阳等, 2024; 黄忠等, 2025a
4	莽山掌突蟾	*Leptobrachella mangshanensis*	2018	Chen JM et al., 2018
5	腹斑掌突蟾	*Leptobrachella ventripunctata*	2022	吴志灵等, 2022; Chen et al., 2024a

表4 (续) Table 4 (continued)

编号 Number	中文名 Chinese common name	学名 Scientific name	发表年份 Year	参考文献或标本号 References or vouchers
6	云开掌突蟾	*Leptobrachella yunkaiensis*	2025	Chen et al., 2025
7	黔南短腿蟾	*Brachytarsophrys qiannanensis*	2022	NNU00590–592
8	从江角蟾	*Boulenophrys congjiangensis*	2021	NNU00264–266
9	舜皇角蟾	*Boulenophrys shunhuangensis*	2019	Wang et al., 2019
10	湘南角蟾	*Boulenophrys xiangnanensis*	2023	Lyu et al., 2023
11	云开角蟾	*Boulenophrys yunkaiensis*	2024	杨海菊和陈伟才, 2024
蟾蜍科 Bufonidae				
12	红斑蟾蜍	*Bufo rubroventromaculatus*	2025	Liu et al., 2024; 黄忠等, 2025b
蛙科 Ranidae				
13	中华湍蛙	*Amolops sinensis*	2019	Lyu et al., 2019a
14	河口湍蛙	*Amolops shihaitaoi*	2022	Wang et al., 2022
15	文山湍蛙	*Amolops wenshanensis*	2018	Yuan et al., 2018
16	雷山琴蛙	*Nidirana leishanensis*	2022	Chen et al., 2022c
17	湘琴蛙	*Nidirana xiangica*	2020	Lyu et al., 2020
18	北圻臭蛙	*Odorrana bacboensis*	2015	Wang et al., 2015
19	无指盘臭蛙	*Odorrana grahami*	2021	NNU00537–538, 653, 679
20	黄岗臭蛙	*Odorrana huanggangensis*	2022	NNU00888–890
21	贵州臭蛙	*Odorrana kweichowensis*	2018	Li et al., 2018
22	龙头山臭蛙	*Odorrana leporipes*	2022	Liu et al., 2022
23	荔波臭蛙	*Odorrana liboensis*	2022	莫秋妹等, 2022
24	长吻臭蛙	*Odorrana nasica*	2024	Chen et al., 2024b
25	鸭嘴竹叶蛙	*Odorrana nasuta*	2018	陈伟才, 2018
26	安子山臭蛙	*Odorrana yentuensis*	2016	卢琳琳等, 2016
树蛙科 Rhacophoridae				
27	布氏泛树蛙	*Polypedates braueri*	2015	NNU001618–1620
28	凹顶泛树蛙	*Polypedates impresus*	2015	NNU00413–416
29	砖背棱皮树蛙	*Theloderma lateriticum*	2019	Chen et al., 2019b
30	绿背树蛙	*Zhangixalus dorsoviridis*	2017	侯绍兵等, 2017
31	南山树蛙	*Zhangixalus nanshanensis*	2025	NNU001031–1032

3 讨论和建议

3.1 存疑及剔除物种

基于历史文献资料和标本核验, 以下物种在广西的分布存疑, 具体如下:

(1)红瘰疣螈(*Tylototriton shanjing*): 费梁等(2012)曾记录该物种于桂林有分布, 但备注存疑。鉴于其模式产地位于云南景东, 与桂林相距甚远, 且现有记录可能源于人为贸易引入, 本名录暂不收录。

(2)弓斑肥螈(*Pachytriton archospotus*): 该物种模式产地在湖南桂东县(沈猷慧等, 2008)。莫运明等(2014)记录其在广西兴安、资源、龙胜、防城港、上思、金秀有分布, 但无确切标本记录。《广西两栖动物彩色图鉴》(莫运明等, 2014)中使用的图片也不是来自广西, 而是由湖南师范大学生命科学学院沈猷慧和中国科学院成都生物研究所江建平提供的。近年来, 本课题组在兴安、资源、龙胜、金秀等地采集到的均为瑶山肥螈。本名录暂不收录此种。

(3)双团棘胸蛙(*Nanorana phrynoides*): 该物种模式产地位于云南东川。Huang等(2016)认为其分布于贵州西部和云南中东部。莫运明等(2014)记录其在兴安、资源、乐业、隆林、天峨有分布, 《广西两栖动物彩色图鉴》(莫运明等, 2014)中使用的图片

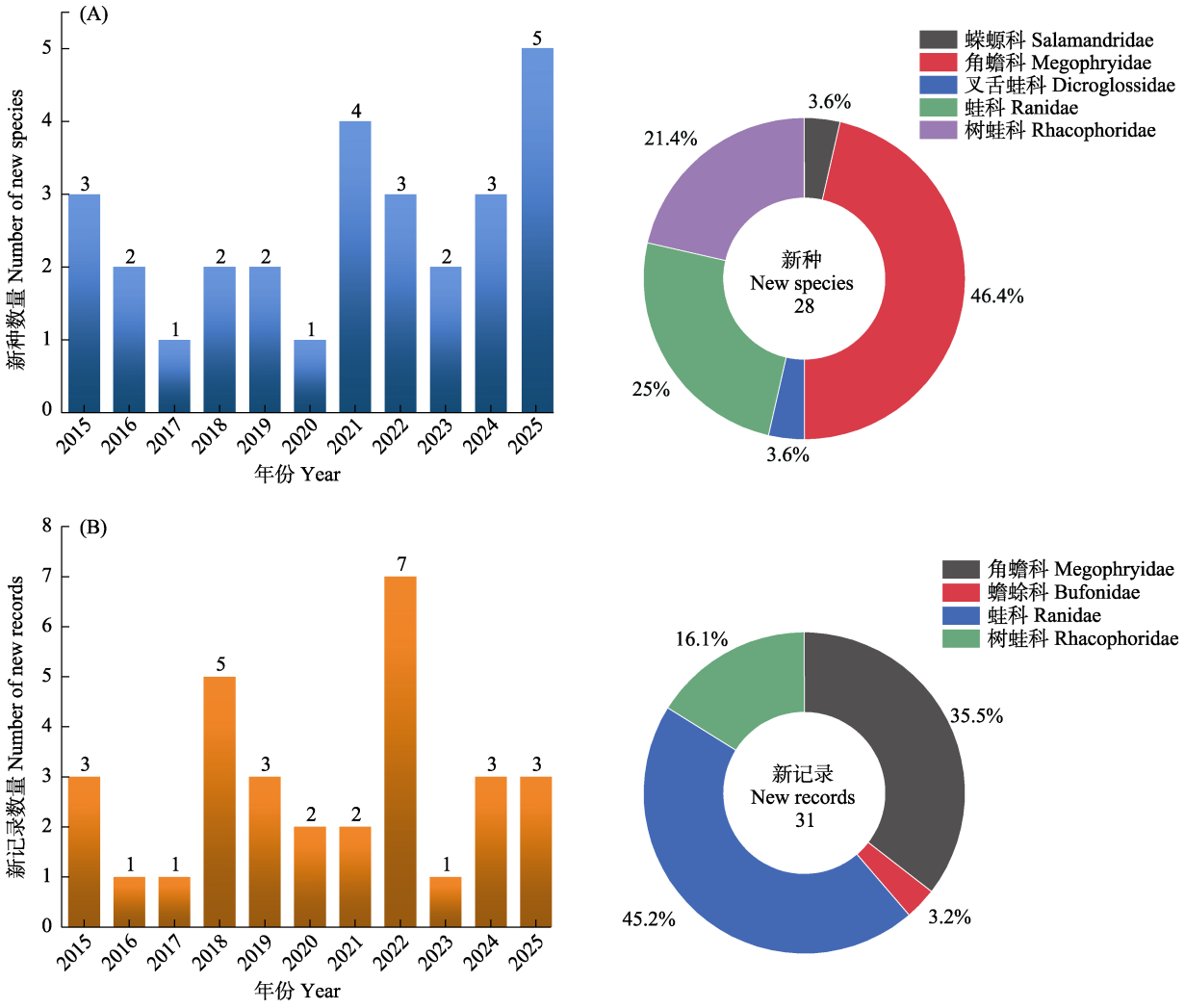


图1　2015–2025年广西新增两栖动物概况。(A)各年度新描述物种数量及科级构成; (B)各年度新增记录物种数量及科级构成。
Fig. 1　Overview of newly added amphibians in Guangxi from 2015 to 2025. (A) Annual numbers and family-level composition of newly described species; (B) Annual numbers and family-level composition of newly recorded species.

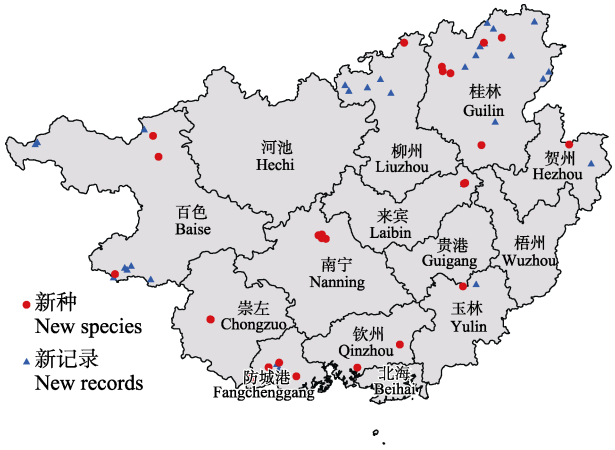


图2　2015–2025年广西新增两栖动物的地理分布
Fig. 2　Geographic distribution of newly added amphibians in Guangxi from 2015 to 2025

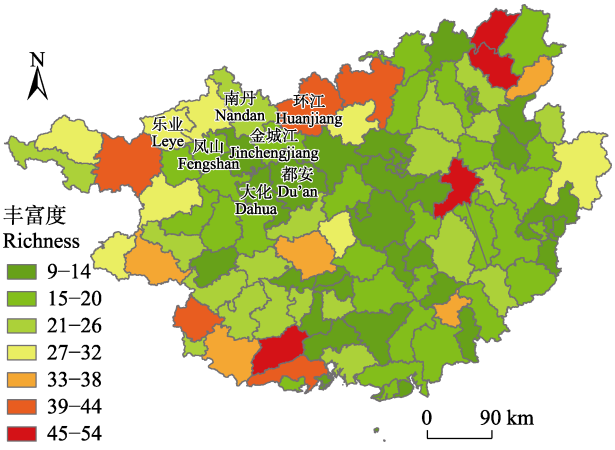


图3　广西两栖动物物种丰富度县域分布热点图
Fig. 3　Hotspot map of county-level amphibian species richness in Guangxi

也不是来自广西, 而是由中国科学院成都生物研究所费梁提供。本课题组成员在兴安、资源、乐业、隆林等地开展了大量野外调查, 未采集到该物种。本名录暂不收录。

(4)云南臭蛙(*Odorrana yunnanensis*): 《广西大瑶山自然保护区生物多样性研究及保护》(谭伟福和罗保庭, 2010)首次记录其于大瑶山分布, 但所提供的41号标本列表中并无该物种。从其模式产地(云南户撒)至广西金秀大瑶山之间缺乏连续的分布记录。课题组在大瑶山持续十余年的调查中未采集到该物种, 但采集到形态相似的封开臭蛙(*Odorrana fengkaiensis*), 初步判断原记录实为后者之误。本名录暂不收录。

(5)海南臭蛙(*Odorrana hainanensis*): 莫运明等(2014)报道其在广西金秀和靖西有分布。金秀的记录初步判断为封开臭蛙; 靖西的记录仅有1张雌性个体照片(标注摄于靖西), 该照片特征更接近封开臭蛙, 缺乏确凿的分类学证据。该物种在广西的分布有待核实, 本名录暂不收录。

(6)黑耳水蛙(*Sylvirana nigrotympanica*): 该物种现被视为肘腺水蛙(*Hylarana cubitalis*)的同物异名(http://www.amphibiachina.org/)。刘承钊和胡淑琴(1962)首次在广西大瑶山记录黑耳水蛙时已加"?"存疑。莫运明等(2014)认为其在广西多地有分布。经对相关地点核查, 原定名标本可能为越南趾沟蛙(*Rana johnsi*)之误。例如, 金秀大瑶山的部分越南趾沟蛙标本鼓膜区具黑斑, 此特征与肘腺水蛙模式产地(泰国Doi Nga Chang)描述相符。鉴于其分类地位存疑且分布点远离模式产地, 本名录暂不收录。

(7)镇海林蛙(*Rana zhenhaiensis*): 周放等(2005)在广西元宝山记录到该物种。课题组在该区域采集到的标本为越南趾沟蛙。镇海林蛙的模式产地位于浙江省宁波市镇海, 与广西元宝山记录点相距甚远。镇海林蛙和越南趾沟蛙外形相似, 鉴于在广西其他地区无可靠记录, 且缺乏分子数据支撑, 镇海林蛙在广西的分布存疑, 本名录暂不收录。

(8)宽头短腿蟾(*Brachytarsophrys carinensis*)和费氏短腿蟾(*B. feae*): 依据Li等(2020)和Lyu等(2023)的研究, 已确认宽头短腿蟾分布于缅甸和泰国, 费氏短腿蟾分布于缅甸及中国云南。本名录不再收录这两个物种。广西原记录中, 隆林金钟山种群为平顶短腿蟾(*B. platyparietus*), 融水九万山种群为黔南短腿蟾(*B. qiannanensis*), 桂林灵川种群为桂林短腿蟾(*B. guilinensis*) (Wu YH et al., 2025)。武鸣、灌阳、资源、兴安、玉林、贺州、罗城、金秀和上思等地的短腿蟾属(*Brachytarsophrys*)物种分类地位仍需进一步研究。

(9)短肢角蟾(*Boulenophrys brachykolos*)、小角蟾(*B. minor*)、淡肩角蟾(*B. boettgeri*)、挂墩角蟾(*B. kuatunensis*)和突肛拟角蟾(*Ophryophryne pachyproctus*): 短肢角蟾目前确认仅分布于香港和深圳(Lyu et al., 2023), 莫运明等(2014)在广西多地记录的"短肢角蟾"分类地位待定, 其中金秀大瑶山的种群已被修订为瑶山角蟾(*B. yaoshanensis*)。小角蟾仅见于四川都江堰(Lyu et al., 2023)。淡肩角蟾模式产地为福建挂墩, 现知分布于浙江、江西、安徽、福建北部, 广西藤县的记录点孤立且远离连续分布区。莫运明等(2014)记录的"挂墩角蟾"已被Lyu等(2023)修订, 广西兴安、资源、钟山等地的种群实为湘南角蟾(*B. xiangnanensis*), 该种在资源、兴安、灵川、灌阳、富川、金秀等地有分布。突肛拟角蟾与凸肛角蟾(*Megophrys pachyproctus*)为同物异名, Mahony等(2017)将其拉丁名变更为*Megophrys koui*。《广西两栖动物彩色图鉴》(莫运明等, 2014)虽记录其在百色和隆安有分布, 但所附图片非广西标本, 且无广西的凭证标本。其模式产地为云南勐腊, 目前仅知分布于该地。以上物种本名录不再收录。

(10)红蹼树蛙(*Rhacophorus rhodopus*): 刘承钊和胡淑琴(1962)曾记录大瑶山该物种数量较多, 但我们的课题组及国内外学者后续多年调查均未再发现。其与那坡树蛙(*R. napoensis*)形态相似, Nguyen等(2024)推测大瑶山记录可能为后者之误, 但也指出此推测存疑。考虑到其模式产地(云南勐养)距大瑶山超过1,000 km, 且广西其他地区无可靠记录, 本名录暂不收录。

(11)白线树蛙(*Zhangixalus leucofasciatus*): 模式产地为广西大瑶山(刘承钊和胡淑琴, 1962), 但长期调查未再获标本。研究发现大树蛙(*Zhangixalus dennysi*)的亚成体与白线树蛙模式标本特征基本一致。刘承钊和胡淑琴(1962)亦指出其模式标本(602417号)为亚成体。高志伟等(2022)和水坤春等

(2023)进一步确认白线树蛙实为大树蛙亚成体的误判, 本名录不再收录。

(12)德力小姬蛙(*Micryletta inornata*): 莫运明等(2014)记录其分布于龙州弄岗。Cao等(2024)对小姬蛙属(*Micryletta*)进行厘定, 认为德力小姬蛙分布于苏门答腊岛、印度尼西亚、缅甸南部及泰国等地, 其他分布点需核实。本课题组对龙州弄岗4号标本的线粒体16S DNA序列分析表明, 它们与河口小姬蛙(*M. hekouensis*)聚为一支, 遗传距离仅0.2%–0.6%。因此, 龙州分布的应为河口小姬蛙。

3.2 需进一步厘定分布区的物种

(1)现有研究表明广西无弹琴蛙(*Nidirana adenopleura*)分布(Lyu et al., 2019b, 2021; Chen et al., 2022a, c)。原记录为弹琴蛙的种群中, 武鸣种群已被修订为广西琴蛙(*N. guangxiensis*) (Lyu et al., 2021), 金秀种群被修订为瑶琴蛙(*N. yaoica*) (Lyu et al., 2019b), 桂北种群被描述为桂北琴蛙(*N. guibeiensis*) (Chen et al., 2022c), 十万大山种群被描述为十万大山琴蛙(*N. shiwandashanensis*) (Chen et al., 2022a)。而上林、融水、灌阳、龙胜等地的种群分类地位仍需核实。

(2)宽头短腿蟾与费氏短腿蟾已确认不在广西分布(Li et al., 2020)。原记录为此二物种的广西各地种群(如武鸣、融水、龙胜、灌阳、资源、兴安、玉林、贺州、罗城、环江、金秀、上思、靖西等)的分类地位亟待厘清。

(3)金秀纤树蛙原记录在兴安、灌阳、资源、龙胜、金秀、龙州有分布, 但其分类地位和分布范围仍存争议。其中, 兴安猫儿山种群被修订为刘三姐纤树蛙(*Gracixalus liusanjieae*) (Wu XJ et al., 2025b), 龙胜花坪保护区种群被修订为花坪纤树蛙(*Gracixalus huaping*) (Luo et al., 2025)。灌阳、资源和龙州种群是否为金秀纤树蛙, 或是否存在隐存种, 需进一步核实。

(4)部分物种新增分布点, 如猫儿山小鲵(*Hynobius maoershanensis*)在全州、强婚刺铃蟾(*Bombina fortinuptialis*)在兴安、三岛掌突蟾(*Leptobrachella sungi*)在凌云、腹斑掌突蟾(*L. ventripunctata*)在隆林和西林、黑眼睑纤树蛙(*Gracixalus gracilipes*)在德保、北部湾棱皮树蛙(*Theloderma corticale*)在上思、红吸盘棱皮树蛙(*T. rhododiscus*)在兴安、资源、隆林、田林、融水、武鸣等。

3.3 保护和管理

广西位于全球34个生物多样性热点地区之一的印缅区, 也是中国生物多样性关键区域南岭山地的一部分。目前, 广西境内已建成78处自然保护区, 保护区面积占广西国土面积的5.1%, 其中, 国家级自然保护区有23处。这些保护区在广西生物多样性保护中发挥了至关重要的作用, 有效保护了76%的国家重点保护野生动物种类、79%的国家重点保护野生植物种类和60%的红树林湿地(谭伟福, 2014)。近年来发表的新种或新记录多位于保护地范围内。由于自然保护地级别不同, 资金保障与管理水平参差不齐, 部分保护地仍面临栖息地退化风险。

3.4 展望

目前, 新种和新记录的发现主要集中在角蟾科、蛙科和树蛙科(图1), 合计占新种和新记录总数的94.9%。由于两栖动物外部形态特征较为保守, 仅依赖经典形态特征进行分类愈发困难。核苷酸序列不依赖外形特征和个体发育阶段, 近十多年来, 在分子生物学推动下, 大量隐存种得以发现和描述。随着调查不断深入及新技术新方法的应用, 未来还将持续有新物种或新记录被发现。

根据《中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第四卷): 两栖动物》(江建平等, 2021), 受胁物种有19种; 根据IUCN濒危物种红色名录(2025), 受胁物种有21种。未来应加强对这些受胁物种的保护, 进一步摸清其野外种群数量、分布和栖息地信息, 为两栖动物保护提供更翔实的数据支撑。

广西是我国两栖动物最为丰富的省份之一, 但其分布极不均衡(图3)。地形地貌上, 广西整体为西北高、东南低, 呈西北向东南倾斜状, 四周多被山地、高原环绕, 中部和南部多丘陵平地, 呈盆地状, 有“广西盆地”之称。两栖动物多样性较高的区域也位于四周的山地, 特别是南岭山地、苗岭及桂西南中越边境地区。而“广西盆地”中央的广大区域, 除大瑶山和大明山外, 两栖动物多样性明显低于四周山地。此外, 桂东南及沿海区域多样性也较低。从山系来看, 两栖动物多样性最为丰富的山系包括: 桂北的九万大山、大苗山, 桂东北的猫儿山、越城岭、海洋山、都庞山和萌渚岭, 桂南的大容山和十

万大山, 桂西的岩溶山地, 桂西北的金钟山和岑王老山, 以及内部山脉的架桥岭、大瑶山和大明山。目前对桂东南的大桂山、云开大山和六万大山的调查力度有待加强。

2017年, 中共中央办公厅、国务院办公厅印发了《建立国家公园体制总体方案》。2022年国务院批准了《国家公园空间布局方案》, 遴选出49个国家公园候选区(含5个正式设立的国家公园) (唐小平等, 2023), 其中广西被纳入西南岩溶国家公园建设候选区之一。2024年, 广西壮族自治区林业局开始推动西南岩溶国家公园(广西片区)建设, 并同步开展综合科学考察。西南岩溶国家公园(广西片区)主要包括环江、都安、南丹、大化、金城江、乐业和凤山等喀斯特地区(图3)。图3显示, 该区域的两栖动物多样性除木伦国家级自然保护区(位于环江县)较高外, 其他区域低于同为喀斯特地貌的桂西南地区。未来需加强对西南岩溶国家公园候选区的调查力度, 进一步摸清该区域的两栖动物多样性, 为国家公园建设提供数据支撑。

ORCID

陈伟才 https://orcid.org/0000-0002-2398-4079
余国华 https://orcid.org/0000-0002-0220-6550
莫运明 https://orcid.org/0009-0002-5393-3149
贝永建 https://orcid.org/0000-0001-5842-3143

参考文献

Biju SD, Garg S, Gokulakrishnan G, Chandrakasan S, Thammachoti P, Ren JL, Gopika C, Bisht K, Hamidy A, Shouche Y (2020) New insights on the systematics and reproductive behaviour in tree frogs of the genus *Feihyla*, with description of a new related genus from Asia (Anura, Rhacophoridae). Zootaxa, 4878, 1–55.

Cao YY, Jiang Y, Wang SN, Che J, Wu CL, Wu YH (2024) New distribution record of *Leptobrachella dong* in Guangxi. Chinese Journal of Wildlife, 45, 456–460. (in Chinese with English abstract) [曹宇阳, 蒋瑛, 王绍能, 车静, 伍春莲, 吴云鹤 (2024) 广西掌突蟾属新纪录——侗掌突蟾. 野生动物学报, 45, 456–460.]

Cao YY, Suwannapoom C, Kasyoka Kilunda F, Gao W, Wu CL, Wu YH, Che J (2024) Taxonomic revision of the genus *Micryletta* (Amphibia, Microhylidae), with description of a new species from Thailand. Zoosystematics and Evolution, 100, 1361–1373.

Che J, Jiang K, Yan F, Zhang YP (2020) Amphibians and Reptiles in Xizang—Diversity and Evolution. Science Press, Beijing. (in Chinese) [车静, 蒋珂, 颜芳, 张亚平 (2020) 西藏两栖爬行动物——多样性与进化. 科学出版社, 北京.]

Chen JM, Poyarkov NA Jr, Suwannapoom C, Lathrop A, Wu YH, Zhou WW, Yuan ZY, Jin JQ, Chen HM, Liu HQ, Nguyen TQ, Nguyen SN, Duong TV, Eto K, Nishikawa K, Matsui M, Orlov NL, Stuart BL, Brown RM, Rowley JJL, Murphy RW, Wang YY, Che J (2018) Large-scale phylogenetic analyses provide insights into unrecognized diversity and historical biogeography of Asian leaf-litter frogs, genus *Leptolalax* (Anura: Megophryidae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 124, 162–171.

Chen JM, Prendini E, Wu YH, Zhang BL, Suwannapoom C, Chen HM, Jin JQ, Lemmon EM, Lemmon AR, Stuart BL, Raxworthy CJ, Murphy RW, Yuan ZY, Che J (2020) An integrative phylogenomic approach illuminates the evolutionary history of Old World tree frogs (Anura: Rhacophoridae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 145, 106724.

Chen JM, Zhou WW, Poyarkov NA Jr, Stuart BL, Brown RM, Lathrop A, Wang YY, Yuan ZY, Jiang K, Hou M, Chen HM, Suwannapoom C, Nguyen SN, Duong TV, Papenfuss TJ, Murphy RW, Zhang YP, Che J (2017) A novel multilocus phylogenetic estimation reveals unrecognized diversity in Asian horned toads, genus *Megophrys sensu lato* (Anura: Megophryidae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 106, 28–43.

Chen WC (2018) *Odorrana nasuta* Orlov, Le & Ho, 2003. Guangxi Forestry, (3), 33. (in Chinese) [陈伟才 (2018) 鸭嘴竹叶蛙. 广西林业, (3), 33.]

Chen WC, Bei YJ, Li P (2025) A new species of the genus *Leptobrachella* (Amphibia, Anura, Megophryidae) from the Darongshan Nature Reserve, Guangxi, China. ZooKeys, 1260, 171–194.

Chen WC, Bei YJ, Liao XW, Zhou SC, Mo YM (2018a) A new species of *Gracixalus* (Anura: Rhacophoridae) from West Guangxi, China. Asian Herpetological Research, 9, 74–84.

Chen WC, Li P, Peng WX, Liu YJ, Huang Y (2024a) The fourth species of *Leptobrachella* (Anura, Megophryidae) found at Shiwandashan National Nature Reserve, Guangxi, China. ZooKeys, 1192, 257–279.

Chen WC, Liao XW, Zhou SC, Mo YM (2019a) A new species of *Leptobrachella* (Anura: Megophryidae) from southern Guangxi, China. Zootaxa, 4563, 67–82.

Chen WC, Liao XW, Zhou SC, Mo YM (2019b) First record of *Theloderma lateriticum* Bain, Nguyen et Doan, 2009 (Anura Rhacophoridae) from China with redescribed morphology. Biodiversity Journal, 10, 25–36.

Chen WC, Liao XW, Zhou SC, Mo YM, Huang Y (2018b) Rediscovery of *Rhacophorus yaoshanensis* and *Theloderma kwangsiensis* at their type localities after five decades. Zootaxa, 4379, 484–496.

Chen WC, Mo YM, Lin L, Qin K (2024b) A new species of *Odorrana* Fei, Ye & Huang, 1990 (Amphibia, Anura,

Ranidae) from central Guangxi, China with a discussion of the taxonomy of *Odorrana* (*Bamburana*). ZooKeys, 1190, 131–151.

Chen WC, Peng WX, Li P, Liu YJ (2022a) A new species of *Nidirana* (Anura, Ranidae) from southern Guangxi, China. Asian Herpetological Research, 13, 109–116.

Chen WC, Peng WX, Li P, Yu GD (2023) A new species of the genus *Leptobrachella* Smith 1925 (Amphibia, Anura, Megophryidae) from Guangxi, China. ZooKeys, 1178, 1–16.

Chen WC, Peng WX, Liu YJ, Huang Z, Liao XW, Mo YM (2022b) A new species of *Occidozyga* Kuhl and van Hasselt, 1822 (Anura: Dicroglossidae) from southern Guangxi, China. Zoological Research, 43, 85–89.

Chen WC, Peng WX, Pan WH, Liao NY, Liu YJ, Huang Y (2021a) A new species of *Leptobrachella* Smith 1925 (Anura: Megophryidae) from southern Guangxi, China. Zootaxa, 5020, 581–596.

Chen WC, Ye JP, Peng WX, Li P, Su TP, Yu GD, Cheng ZY (2022c) A new species of *Nidirana* (Anura, Ranidae) from northern Guangxi, China. ZooKeys, 1135, 119–137.

Chen WC, Yu GD, Cheng ZY, Meng T, Wei H, Zhou GY, Lu YW (2021b) A new species of *Leptobrachella* (Anura: Megophryidae) from central Guangxi, China. Zoological Research, 42, 783–788.

Dubois A, Bour R (2010) The nomenclatural status of *Torrentophryne* (Amphibia, Bufonidae). Alytes, 27(3–4), 147–150.

Fan TH (1931) Preliminary report of reptiles from Yaoshan, Kwangsi, China. Bulletin of the Department Biological, College of Science, Sun Yatsen University, 11, 1–154.

Fei L, Ye CY, Jiang JP (2012) The Colored Atlas of Chinese Amphibians and Their Distributions. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu. (in Chinese) [费梁, 叶昌媛, 江建平 (2012) 中国两栖动物及其分布彩色图鉴. 四川科学技术出版社, 成都.]

Frost DR, Grant T, Faivovich J, Bain RH, Haas A, Haddad CFB, De Sá RO, Channing A, Wilkinson M, Donnellan SC, Raxworthy CJ, Campbell JA, Blotto BL, Moler P, Drewes RC, Nussbaum RA, Lynch JD, Green DM, Wheeler WC (2006) The amphibian tree of life. Bulletin of the American Museum of Natural History, 297, 1–291.

Gao ZW, Qian TY, Jiang JP, Hou DJ, Deng XJ, Yang DD (2022) Species diversity and distribution of amphibians and reptiles in Hunan Province, China. Biodiversity Science, 30, 21290. (in Chinese with English abstract) [高志伟, 钱天宇, 江建平, 侯德佳, 邓学建, 杨道德 (2022) 湖南省两栖、爬行动物物种多样性及其地理分布. 生物多样性, 30, 21290.]

Guangxi Zoological Society (1988) Distribution List of Terrestrial Vertebrates in Guangxi. Guangxi Normal University Press, Guilin. (in Chinese) [广西动物学会 (1988) 广西陆栖脊椎动物分布名录. 广西师范大学出版社, 桂林.]

Hasan M, Islam MM, Khan MMR, Igawa T, Alam MS, Djong HT, Kurniawan N, Joshy H, Sen YH, Belabut DM, Kurabayashi A, Kuramoto M, Sumida M (2014) Genetic divergences of South and Southeast Asian frogs: A case study of several taxa based on 16S ribosomal RNA gene data with notes on the generic name *Fejervarya*. Turkish Journal of Zoology, 38, 389–411.

Hou M, Yu GH, Chen HM, Liao CL, Zhang L, Chen J, Li PP, Orlov NL (2017) The taxonomic status and distribution range of six *Theloderma* species (Anura: Rhacophoridae) with a new record in China. Russian Journal of Herpetology, 24, 99–127.

Hou SB, Yuan ZY, Jiang K, Zhao LS, Wang SN, Wu ZJ, Che J (2017) A new amphibian record in Guangxi: *Zhangixalus dorsoviridis* and its comparison with similar species. Sichuan Journal of Zoology, 36, 58–60. (in Chinese) [侯绍兵, 袁智勇, 蒋珂, 赵连生, 王绍能, 武正军, 车静 (2017) 广西两栖类新纪录——绿背树蛙及其与形态相似种的比较. 四川动物, 36, 58–60.]

Huang HY, Chen ZN, Wei ZH, Bu RP, Wu ZJ (2017) DNA barcoding revises a misidentification on mossy frog: New record and distribution extension of *Theloderma corticale* Boulenger, 1903 (Amphibia: Anura: Rhacophoridae). Mitochondrial DNA Part A, 29, 273–280.

Huang Y, Hu JH, Wang B, Song ZB, Zhou CQ, Jiang JP (2016) Integrative taxonomy helps to reveal the mask of the genus *Gynandropaa* (Amphibia: Anura: Dicroglossidae). Integrative Zoology, 11, 134–150.

Huang Z, Liao XW, Mo YM (2025a) New record of *Leptobrachella dong* from Guangxi. Sichuan Journal of Zoology, 44, 592–593. (in Chinese) [黄忠, 廖晓雯, 莫运明 (2025a) 广西龙胜发现侗掌突蟾. 四川动物, 44, 592–593.]

Huang Z, Wang HT, Qi S, Song HM, Deng ZH, Li YY, Mo YM, Wang YY (2025b) *Bufo rubroventromaculatus* found in Xinyi, Guangdong and its range expansion. Chinese Journal of Zoology, 60, 619–628. (in Chinese with English abstract) [黄忠, 王昊天, 齐硕, 宋晗铭, 邓振海, 李友余, 莫运明, 王英永 (2025b) 广东发现红斑蟾蜍及其分布区扩大. 动物学杂志, 60, 619–628.]

Huang Z, Zeng ZC, Wang J, Wang HT, Deng ZH, Wang ZW, Liao XW, Mo YM (2025) A new species of the genus *Leptobrachella* Smith, 1935 (Anura, Megophryidae) from northwestern Guangxi, China. Herpetozoa, 38, 321–332.

Jiang DC, Jiang K, Ren JL, Wu J, Li JT (2019) Resurrection of the genus *Leptomantis*, with description of a new genus to the family Rhacophoridae (Amphibia: Anura). Asian Herpetological Research, 10, 1–12.

Jiang JP, Xie F, Li C, Wang B (2021) China's Red List of Biodiversity·Vertebrates (IV): Amphibians (volume I and II). Science Press, Beijing. (in Chinese and in English) [江建平, 谢锋, 李成, 王斌 (2021) 中国生物多样性红色名录·脊椎动物(第四卷): 两栖动物(上下册). 科学出版社,

北京.]
Li J, Liu S, Yu GH, Sun T (2022) A new species of *Rhacophorus* (Anura, Rhacophoridae) from Guangxi, China. ZooKeys, 1117, 123–138.
Li JT, Li Y, Klaus S, Rao DQ, Hillis DM, Zhang YP (2013) Diversification of Rhacophorid frogs provides evidence for accelerated faunal exchange between India and Eurasia during the Oligocene. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 110, 3441–3446.
Li SZ, Xu N, Lv JC, Jiang JP, Wei G, Wang B (2018) A new species of the odorous frog genus *Odorrana* (Amphibia, Anura, Ranidae) from southwestern China. PeerJ, 6, e5695.
Li Y, Zhang DD, Lyu ZT, Wang J, Li YL, Liu ZY, Chen HH, Rao DQ, Jin ZF, Zhang CY, Wang YY (2020) Review of the genus *Brachytarsophrys* (Anura: Megophryidae), with revalidation of *Brachytarsophrys platyparietus* and description of a new species from China. Zoological Research, 41, 105–122.
Liu CC, Hu SQ (1962) A herpetological report of Kwangsi. Acta Zoologica Sinica, 14(Suppl.), 73–104. (in Chinese with English abstract) [刘承钊, 胡淑琴 (1962) 广西两栖爬行动物初步调查报告. 动物学报, 14(增刊), 73–104.]
Liu S, Hou M, Hui H (2022) Taxonomic reassessment of *Odorrana graminea sensu lato* in China (Anura: Ranidae). Journal of Animal Diversity, 4, 1–11.
Liu S, Hou M, Mo MZ, Rao DQ (2024) First confirmed record of *Bufo rubroventromaculatus* Orlov, Ananjeva, Ermakov, Lukonina, Ninh & Nguyen, 2024 (Anura, Bufonidae) from China, with supplementary description of this species. Biodiversity Data Journal, 12, e134392.
Liu XL, Huang JK, Stuart BL, Ai RD, Bernstein JM, Suwannapoom C, Chomdej S, Che J, Yuan ZY (2023) Taxonomic revision of genus *Rohanixalus* (Anura: Rhacophoridae) in China with description of one new species. Zoological Research, 44, 1146–1151.
Lu LL, Lyu ZT, Wang J, Wang YY (2016) The first record and re-description of *Odorrana yentuensis* from China. Chinese Journal of Wildlife, 37, 390–394. (in Chinese with English abstract) [卢琳琳, 吕植桐, 王健, 王英永 (2016) 安子山臭蛙(*Odorrana yentuensis*)的中国国家新分布纪录及其补充描述. 野生动物学报, 37, 390–394.]
Luo JQ, Zhang BA, Pan YQ, Yu GH (2025) A new species of *Gracixalus* (Anura, Rhacophoridae) from Guangxi, China, with comments on the taxonomy of *Orixalus*. Zoosystematics and Evolution, 101, 369–388.
Lyu ZT, Huang LS, Wang J, Li YQ, Chen HH, Qi S, Wang YY (2019a) Description of two cryptic species of the *Amolops ricketti* group (Anura, Ranidae) from southeastern China. ZooKeys, 812, 133–156.
Lyu ZT, Huang Z, Liao XW, Lin L, Huang Y, Wang YY, Mo YM (2021) A new species of music frog (Anura, Ranidae, *Nidirana*) from Mt. Daming, Guangxi, China. ZooKeys, 1059, 35–56.
Lyu ZT, Li YQ, Zeng ZC, Zhao J, Liu ZY, Guo GX, Wang YY (2020) Four new species of Asian horned toads (Anura, Megophryidae, *Megophrys*) from southern China. ZooKeys, 942, 105–140.
Lyu ZT, Mo YM, Wan H, Li YL, Pang H, Wang YY (2019b) Description of a new species of music frogs (Anura, Ranidae, *Nidirana*) from Mt. Dayao, southern China. ZooKeys, 858, 109–126.
Lyu ZT, Qi S, Wang J, Zhang SY, Zhao J, Zeng ZC, Wan H, Yang JH, Mo YM, Wang YY (2023) Generic classification of Asian horned toads (Anura: Megophryidae: Megophryinae) and monograph of Chinese species. Zoological Research, 44, 380–450.
Lyu ZT, Wang J, Zeng ZC, Luo L, Zhang YW, Guo CP, Ren JL, Qi S, Mo YM, Wang YY (2022) Taxonomic clarifications on the floating frogs (Anura: Dicroglossidae: *Occidozyga sensu lato*) in southeastern China. Vertebrate Zoology, 72, 495–512.
Mahony S, Foley NM, Biju SD, Teeling EC (2017) Evolutionary history of the Asian horned frogs (Megophryinae): Integrative approaches to timetree dating in the absence of a fossil record. Molecular Biology and Evolution, 34, 744–771.
Mahony S, Kamei RG, Brown RM, Chan KO (2024) Unnecessary splitting of genus-level clades reduces taxonomic stability in amphibians. Vertebrate Zoology, 74, 249–277.
Meegaskumbura M, Senevirathne G, Biju SD, Garg S, Meegaskumbura S, Pethiyagoda R, Hanken J, Schneider CJ (2015) Patterns of reproductive-mode evolution in Old World tree frogs (Anura, Rhacophoridae). Zoologica Scripta, 44, 509–522.
Mo QM, Liu S, Chen H, Yu GH, Sun T (2022) *Odorrana liboensis* found in Guangxi. Chinese Journal of Zoology, 57, 937–943. (in Chinese with English abstract) [莫秋妹, 刘硕, 陈慧, 余国华, 孙涛 (2022) 广西发现荔波臭蛙. 动物学杂志, 57, 937–943.]
Mo YM, Chen WC, Liao XW, Zhou SC (2016) A new species of the genus *Rhacophorus* (Anura: Rhacophoridae) from southern China. Asian Herpetological Research, 7, 139–150.
Mo YM, Chen WC, Wu HY, Zhang W, Zhou SC (2015) A new species of *Odorrana* inhabiting complete darkness in a karst cave in Guangxi, China. Asian Herpetological Research, 6, 11–17.
Mo YM, Wei ZY, Chen WC (2014) Colored Atlas of Guangxi Amphibians. Guangxi Science and Technology Publishing House, Nanning. (in Chinese) [莫运明, 韦振逸, 陈伟才 (2014) 广西两栖动物彩色图鉴. 广西科学技术出版社, 南宁.]
Nguyen TV, Liu S, Wilkinson JA, Tran TG, Tran PN, Trofimets AV, Dau VQ, Poyarkov NA (2024) Redescription and a significant range extension of *Rhacophorus napoensis* Li, Liu, Yu & Sun, 2022 (Amphibia, Anura, Rhacophorinae)

with the first record from Vietnam. Herpetozoa, 37, 123–136.

Nishikawa K, Matsui M, Yoshikawa N, Khonsue W, Pomchote P, Hibino M, Nguyen TT, Sanamxay D (2021) *Ichthyophis bannaicus* Yang, 1984, a junior subjective synonym of *I. kohtaoensis* Taylor, 1960 (Amphibia, Gymnophiona, Ichthyophiidae), Paris. Alytes, 38, 1–17.

Oliver LA, Prendini E, Kraus F, Raxworthy CJ (2015) Systematics and biogeography of the *Hylarana* frog (Anura: Ranidae) radiation across tropical Australasia, Southeast Asia, and Africa. Molecular Phylogenetics and Evolution, 90, 176–192.

Poyarkov NA Jr, Orlov NL, Moiseeva AV, Pawangkhanant P, Ruangsuwan T, Vassilieva AB, Galoyan EA, Nguyen TT, Gogoleva SI (2015) Sorting out moss frogs: mtDNA data on taxonomic diversity and phylogenetic relationships of the Indochinese species of the genus *Theloderma* (Anura, Rhacophoridae). Russian Journal of Herpetology, 22, 241–280.

Qi S, Lyu ZT, Wang J, Mo YM, Zeng ZC, Zeng YJ, Dai KY, Li YQ, Grismer LL, Wang YY (2021) Three new species of the genus *Boulenophrys* (Anura, Megophryidae) from southern China. Zootaxa, 5072, 401–438.

Qin SB, Mo YM, Jiang K, Cai B, Xie F, Jiang JP, Murphy RW, Li JT, Wang YZ (2015) Two new species of *Liuixalus* (Rhacophoridae, Anura): Evidence from morphological and molecular analyses. PLoS ONE, 10, e0136134.

Rao DQ, Wilkinson JA (2008) Phylogenetic relationships of the mustache toads inferred from mtDNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution, 46, 61–73.

Shen YH, Shen DW, Mo XY (2008) A new species of salamander *Pachytriton archospotus* from Hunan Province, China (Amphibia, Salamandridae). Acta Zoologica Sinica, 54, 645–652. (in Chinese with English abstract) [沈猷慧, 沈端文, 莫小阳 (2008) 中国肥螈属(两栖纲: 蝾螈科)一新种——弓斑肥螈*Pachytriton archospotus* sp. nov. 动物学报, 54, 645–652.]

Shui KC, Zhang SY, Liu ZF, Zhu YH, Gong YN, Zhao J (2023) Taxonomic revision of genus *Zhangixalus* in the Guangdong Nanling National Nature Reserve with two new provincial species records. Sichuan Journal of Zoology, 42, 75–84. (in Chinese with English abstract) [水坤春, 张思雨, 刘志发, 朱永亨, 龚粤宁, 赵健 (2023) 广东南岭国家级自然保护区张树蛙属物种分类厘定兼记2个省级新记录. 四川动物, 42, 75–84.]

Tan WF (2014) Guangxi Nature Reserve. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [谭伟福 (2014) 广西自然保护区. 中国环境科学出版社, 北京.]

Tan WF, Luo BT (2010) Research and Conservation of Biodiversity in Guangxi Dayaoshan Natural Reserve. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [谭伟福, 罗保庭 (2010) 广西大瑶山自然保护区生物多样性研究及保护. 中国环境科学出版社, 北京.]

Tang XP, Ouyang ZY, Jiang YF, Ma W, Xu WH, Chen S, Liu ZL (2023) Spatial planning of national parks in China. National Park, 1, 1–10. (in Chinese with English abstract) [唐小平, 欧阳志云, 蒋亚芳, 马炜, 徐卫华, 陈尚, 刘增力 (2023) 中国国家公园空间布局研究. 国家公园(中英文), 1, 1–10.]

Wang J, Li J, Du LY, Hou M, Yu GH (2022) A cryptic species of the *Amolops ricketti* species group (Anura, Ranidae) from China-Vietnam border regions. ZooKeys, 1112, 139–159.

Wang J, Yang JH, Li Y, Lyu ZT, Zeng ZC, Liu ZY, Ye YH, Wang YY (2018) Morphology and molecular genetics reveal two new *Leptobrachella* species in southern China (Anura, Megophryidae). ZooKeys, 776, 105–137.

Wang L, Deng XJ, Liu Y, Wu QQ, Liu Z (2019) A new species of the genus *Megophrys* (Amphibia: Anura: Megophryidae) from Hunan, China. Zootaxa, 4695, 301–330.

Wang YY, Lau MWN, Yang JH, Chen GL, Liu ZY, Pang H, Liu Y (2015) A new species of the genus *Odorrana* (Amphibia: Ranidae) and the first record of *Odorrana bacboensis* from China. Zootaxa, 3999, 235–254.

Wu XJ, Pan YQ, Chen J, Ye JP, Yu GH, Zou TX (2025a) Integrative taxonomic evidence for a new species of genus *Gracixalus* (Anura, Rhacophoridae) from Mao'er Mountain, Guangxi, China. Zoosystematics and Evolution, 101, 2039–2053.

Wu XJ, Pan YQ, Xiao W, Chen J, Yu GH, Wei XK (2025b) Integrative taxonomic evidence for a new species of the short-legged toads *Brachytarsophrys* (Anura, Megophryidae) from Guangxi, China. Zoosystematics and Evolution, 101, 1369–1382.

Wu YH, Xu MH, Suwannapoom C, Ngoc Nguyen S, Murphy RW, Papenfuss TJ, Lathrop A, Kasyoka Kilunda F, Gao W, Yuan ZY, Chen JM, Zhang L, Zhao HP, Wang LJ, Mizanur Rahman M, Micah Nneji L, Zhao GG, Wang YY, Jin JQ, Zhang P, Che J (2025) A comprehensive molecular phylogeny of the genus *Sylvirana* (Anura: Ranidae) highlights unrecognized diversity, revised classification and historical biogeography. Molecular Phylogenetics and Evolution, 202, 108223.

Wu ZL, Lai JL, Zhang TR, Bai LZ, Huang LL, Gao EH, Bei YJ (2022) *Leptobrachella ventripunctata* found in Guangxi Province, China. Chinese Journal of Zoology, 57, 620–628. (in Chinese with English abstract) [吴志灵, 赖洁玲, 张廷瑞, 白林壮, 黄亮亮, 郜二虎, 贝永建 (2022) 广西发现腹斑掌突蟾. 动物学杂志, 57, 620–628.]

Yang HJ, Chen WC (2024) Atlas of Amphibians in the Li River Basin. Guangxi Science and Technology Publishing House, Nanning. (in Chinese) [杨海菊, 陈伟才 (2024) 漓江流域两栖动物图谱. 广西科学技术出版社, 南宁.]

Yang JH, Rao DQ, Wang YY (2015) A new species of the genus *Liuixalus* (Anura: Rhacophoridae) from southern China. Zootaxa, 3990, 247–258.

Yu GD, Qin K, Meng T, Li P, Peng WX, Chen WC (2024) A

new species of the genus *Leptobrachella* (Amphibia, Anura, Megophryidae) from Dayaoshan National Nature Reserve, Guangxi, China. ZooKeys, 1219, 105–122.

Yu GH, Rao DQ, Matsui M, Yang JX (2017) Coalescent-based delimitation outperforms distance-based methods for delineating less divergent species: The case of *Kurixalus odontotarsus* species group. Scientific Reports, 7, 16124.

Yuan ZY, Jin JQ, Li JN, Stuart BL, Wu J (2018) A new species of cascade frog (Amphibia: Ranidae) in the *Amolops monticola* group from China. Zootaxa, 4415, 498–512.

Yuan ZY, Sun RD, Chen JM, Rowley JJL, Wu ZJ, Hou SB, Che J (2017) A new species of the genus *Leptolalax* (Anura: Megophryidae) from Guangxi, China. Zootaxa, 4300, 551–570.

Yuan ZY, Zhang BL, Che J (2016a) A new species of the genus *Pachytriton* (Caudata: Salamandridae) from Hunan and Guangxi, southeastern China. Zootaxa, 4085, 219–232.

Yuan ZY, Zhou WW, Chen X, Poyarkov NA Jr, Chen HM, Jang-Liaw NH, Chou WH, Matzke NJ, Iizuka K, Min MS, Kuzmin SL, Zhang YP, Cannatella DC, Hillis DM, Che J (2016b) Spatiotemporal diversification of the true frogs (genus *Rana*): A historical framework for a widely studied group of model organisms. Systematic Biology, 65, 824–842.

Zhang YX, Wen YT (2000) Amphibians of Guangxi. Guangxi Normal University Press, Guilin. (in Chinese) [张玉霞, 温业棠 (2000) 广西两栖动物. 广西师范大学出版社, 桂林.]

Zheng YC, Fu JZ, Li SH (2008) Toward understanding the distribution of *Leptobrachium* (Anura: Megophryidae) in China. Molecular Phylogenetics and Evolution, 48, 695–707.

Zhou F (2011) Distribution List of Terrestrial Vertebrates in Guangxi. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [周放 (2011) 广西陆生脊椎动物分布名录. 中国林业出版社, 北京.]

Zhou F, Jiang AW, Lu Z (2005) A new record of amphibian species in Guangxi—*Rana zhenhaiensis*. Journal of Guangxi Agricultural and Biological Sciences, 24, 248–263. (in Chinese) [周放, 蒋爱伍, 陆舟 (2005) 广西两栖类一新记录——镇海林蛙. 广西农业生物科学, 24, 248–263.]

(责任编委: 车静　责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026002



附录2　部分新增记录物种图。**A**: 岜沙掌突蟾; **B**: 侗掌突蟾; **C**: 黔南短腿蟾; **D**: 从江角蟾; **E**: 云开角蟾; **F**: 黄岗臭蛙; **G**: 南山树蛙; **H**: 荔波臭蛙。所有图片由陈伟才拍摄。

Appendix 2　Images of selected newly recorded amphibian species. A, *Leptobrachella bashaensis*; B, *Leptobrachella dong*; C, *Brachytarsophrys qiannanensis*; D, *Boulenophrys congjiangensis*; E, *Boulenophrys yunkaiensis*; F, *Odorrana huanggangensis*; G, *Zhangixalus nanshanensis*; H, *Odorrana liboensis*. All photographs by Weicai Chen.

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (6): 26159, pages 1–7
doi: 10.17520/biods.2026159
cstr: 32101.14.biods.2026159

•战略生物资源专题•

中国东北大兴安岭山脉寄蝇科昆虫物种名录

李明慧[1#], 侯鹏[2#], 徐畅[1], 刘旭升[1], 刘丽[2], 姚志远[1*], 张春田[1*]

1. 沈阳师范大学生命科学学院, 生物进化和生物多样性辽宁省重点实验室, 沈阳 110034; 2. 沈阳大学生命科学与工程学院, 沈阳 110044

摘要: 为了解我国东北地区寄蝇科昆虫资源本底、区系特征与空间分布格局, 揭示其生态调控功能, 本研究以沈阳师范大学昆虫标本馆馆藏的2,961号大兴安岭山脉寄蝇标本为研究材料, 开展系统的整理、分类鉴定与区系分析。研究记录大兴安岭山脉寄蝇科昆虫4亚科18族85属193种, 分别占中国已知寄蝇的属、物种总数的30.91%和15.48%, 其中包含内蒙古新记录21种、黑龙江新记录47种。区系组成分析显示, 该区域寄蝇以古北界成分为绝对主导, 古北界特有种占比26.94%, 古北+东洋界共有种占比62.69%, 两类区系成分之和占比达89.63%, 构成了大兴安岭寄蝇的主体分布格局。本研究完善了大兴安岭山脉寄蝇科昆虫资源分布数据, 明晰了其区系组成特征, 可为区域昆虫多样性保护与农林牧草生态系统的害虫生物防治提供基础数据。

关键词: 中国东北; 狂蝇总科; 物种多样性; 动物区系; 生物防治

李明慧, 侯鹏, 徐畅, 刘旭升, 刘丽, 姚志远, 张春田 (2026) 中国东北大兴安岭山脉寄蝇科昆虫物种名录. 生物多样性, 34, 26159. doi: 10.17520/biods.2026159; cstr: 32101.14.biods.2026159.
Li MH, Hou P, Xu C, Liu XS, Liu L, Yao ZY, Zhang CT (2026) A checklist of Tachinidae (Diptera) in the Greater Khingan Mountains, northeastern China. Biodiversity Science, 34, 26159. doi: 10.17520/biods.2026159; cstr: 32101.14.biods.2026159.

A checklist of Tachinidae (Diptera) in the Greater Khingan Mountains, northeastern China

Minghui Li[1#], Peng Hou[2#], Chang Xu[1], Xusheng Liu[1], Li Liu[2], Zhiyuan Yao[1*], Chuntian Zhang[1*]

1 *Liaoning Key Laboratory of Biological Evolution and Biodiversity, College of Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China*
2 *College of Life Science and Bioengineering, Shenyang University, Shenyang 110044, China*

ABSTRACT

Aims: To understand the resource baseline, faunal characteristics, and spatial distribution patterns of tachinid flies (Tachinidae) in Northeast China, and to reveal their ecological regulatory functions.
Methods: In this study, 2,961 specimens of tachinid flies from the Greater Khingan Mountains, housed in the Collection of Insects, Shenyang Normal University, Liaoning, China (SYNU) were used as research material to conduct systematic sorting, taxonomic identification, and faunal analysis.
Results: The study recorded 193 species of Tachinidae belonging to 4 subfamilies, 18 tribes, and 85 genera in the Greater Khingan Mountains, accounting for 30.91% and 15.48% of the total genera and species of known tachinids in China, respectively. Among these, 21 species were new records for Inner Mongolia, and 47 species were new records for Heilongjiang. Faunal composition analysis revealed that the tachinid flies in this region were absolutely dominated by Palaearctic components, with endemic Palaearctic species accounting for 26.94% and Palaearctic-Oriental shared species accounting for 62.69%; the sum of these two faunal components reached 89.63%, representing the dominant distribution pattern of tachinids in the Greater Khingan Mountains.
Conclusion: This study improves the distribution data of tachinid resources in the Greater Khingan Mountains, clarifies their faunal composition, and can provide baseline data for regional insect diversity conservation and biological control of pests in agricultural, forestry, and grassland ecosystems.

收稿日期 Received: 2026-04-30; 接受日期 Accepted: 2026-06-14
基金项目: 国家自然科学基金(32470459)和东北亚生物多样性研究中心项目(2572022DS09) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32470459), and the Northeast Asia Biodiversity Research Center (2572022DS09)
共同第一作者 Co-first authors
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: chuntianzhang@aliyun.com; yaozy@synu.edu.cn

Key words: northeastern China; Oestroidea; species diversity; fauna; biological control

寄蝇科是双翅目物种多样性丰富且具重要经济意义的类群, 幼虫主要寄生在植食性鳞翅目、鞘翅目、膜翅目叶蜂总科、半翅目蝽总科等幼虫或蜈蚣、蜘蛛等体内, 是调节生态系统稳定的天敌昆虫和生态环境健康指示生物(Stireman et al., 2006; Ellenrieder et al., 2014)。世界已知1,477属8,592种(O'Hara et al., 2020a), 中国已报告39族275属1,247种(O'Hara et al., 2020b)。大兴安岭山脉位于中国东北部, 呈东北–西南走向, 主体横跨内蒙古自治区与黑龙江省两大省级行政区, 覆盖内蒙古的呼伦贝尔市、兴安盟、通辽市、赤峰市以及黑龙江省的大兴安岭地区共5个地级行政区, 地理坐标43°00′–53°30′ N、117°20′–126°′ E, 全长约1,200 km, 总面积32.72万km^2 (Encyclopædia Britannica, 2025), 在《中国生态系统》(上册)中, 陈灵芝提出大兴安岭森林植被属于北方寒温带针叶林生态系统; 陈佐忠等明确了大兴安岭地区的草原是天然草原生态系统, 属于温性草原生态系统, 表现为草甸草原-典型草原-荒漠草原过渡类型(孙鸿烈, 2005)。张荣祖(1999)明确该动物地理区属于古北界东北区大兴安岭亚区, 生态地理动物群为寒温带针叶林动物群。大兴安岭是东北平原与蒙古高原之间的生态屏障, 该区域环境因子异质性高, 为生物提供了多类型生存环境, 生物基因库丰富, 在水源涵养、生物多样性保护中的作用不可替代。

长期以来, 大兴安岭山脉寄蝇科物种组成、分布规律及区系特征缺乏系统调查研究。近些年, 一些专项研究陆续展开: 内蒙古大兴安岭汗马国家级自然保护区马氏网调查项目发现寄蝇科昆虫4亚科11族29属41种, 其中包括1个中国新记录属和4个中国新记录种(张春田等, 2017)。Shi等(2025)在内蒙古大兴安岭北部原始林区的调查获得有瓣蝇类标本8,000多号, 提供7科37属55种的名录, 其中寄蝇科昆虫计有3亚科6族7属7种, 包括4中国新记录种。尽管目前相关研究已有进展, 但仍存在明显不足: 调查范围只局限于大兴安岭山脉内蒙古段的部分区域, 黑龙江段寄蝇资源还未系统覆盖; 物种记录不完整, 区系组成以及环境因子对分布格局的调控作用尚不清楚; 不同采集方法对区系调查结果的影响也未得到探讨。

因此, 我们在国家自然科学基金和东北林业大学东北亚生物多样性中心项目资助下, 近年来开展了覆盖大兴安岭山脉的寄蝇资源专项调查, 结合本研究组多年来在该地区双翅目昆虫调查、采集的标本, 本研究试图基本厘清大兴安岭山脉寄蝇科的物种组成、区系分布及环境因子调控特征, 掌握物种资源本底名录与分布信息, 可为该区域的生态保护、害虫生物防治及森林草原环境监测提供科学支撑, 具有重要理论与实践意义。

1 材料与方法

1.1 材料来源与采集点概况

本研究整理统计沈阳师范大学生命科学学院昆虫研究组1988–2025年间共7次昆虫采集的2,961号寄蝇标本的采集地点与采集时间等信息(附录1)。利用ArcGIS 10.7软件制作大兴安岭山脉调查采集地点分布图, 如图1所示。

大兴安岭的生态类型整体呈现"北寒南温、东林西草"的分布规律: 北部以寒温带针叶林为主, 中部以针阔混交林为主, 南部以落叶阔叶林、灌丛草原为主(倪健等, 1999); 东坡陡峭, 多为浅山河谷, 向松嫩平原过渡, 以森林、河谷湿地为主(郭笑怡和张洪岩, 2013); 西坡平缓, 向呼伦贝尔草原过渡, 以森林草原、草甸为主, 同时叠加火山熔岩台地、沙地等特色地貌形成的特有生态类型(马雨轩等, 2019; 姜明等, 2025)。

采集区域按照中国生态地理区域图(郑度, 2008)进行划分, 将其分为5部分: I. 大兴安岭东北部针阔混交林区(D1、D2、D14); II. 大兴安岭北部落叶针叶林区(D3、D6、D7、D11、D12、D13、H2、H5); III. 大兴安岭中部草原森林区(D4、D5、D8、D9、D10); IV. 大兴安岭西部森林草原区(H1、H3、H4、X1、X2、X3、X4); V. 大兴安岭南部草原区(C1)。

1.2 调查方法

采用网捕法采集寄蝇科昆虫, 使用乙酸乙酯将其毒杀后制作成针插标本并记录采集信息。在沈阳师范大学昆虫研究所对标本进行初步整理, 针插采集信息标签。以Mesnil (1980)、Tschorsnig和Richter

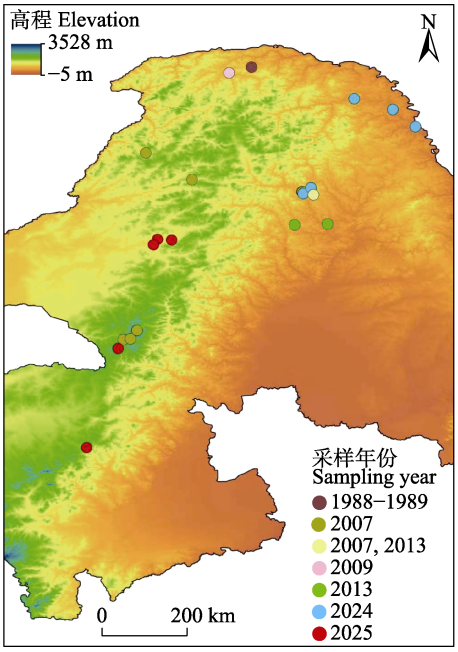


图1　1988–2025年大兴安岭山脉寄蝇科昆虫采集点分布图
Fig. 1　Distribution of collection sites of Tachinidae in the Greater Khingan Mountains from 1988 to 2025

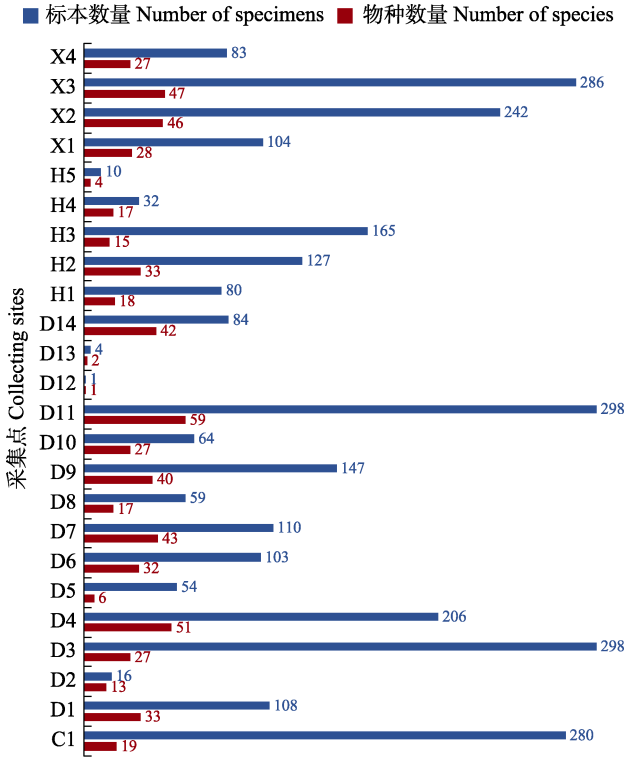


图2　大兴安岭山脉各采集点寄蝇标本采集量。采集点编号信息见附录1。
Fig. 2　Specimen collection quantities of tachinid flies at different collecting sites in the Greater Khingan Mountains. Details of collection site codes are given in Appendix 1.

(1998)、Cumming和Wood (2017)、薛万琦和赵建铭(1996)、赵建铭等(2001)、O'Hara等(2009)以及张春田等(2016)的论文、著作等作为形态术语、分类鉴定的主要依据, 使用Leica M205 C体视显微镜, 通过比较形态研究方法观察外部形态, 鉴定、分析和统计。

1.3　数据处理与分析

为保证研究数据的代表性与可靠性, 对寄蝇标本采集点进行筛选, 剔除标本数 ≤ 5的无代表性的采集点, 各采集点数量如图2所示。采集时间与采集点的对应关系为, 1988–1989年: D13; 2007年: D4, D6, D7, H2, H5, X1, X2, X4; 2007、2013年重复采集: D11; 2009年: D12; 2013年: D3, D5, D8; 2024年: D1, D2, D9, D10, D14; 2025年: C1, H1, H3, H4, X3。

本文定义单种个体数占总个体数的比例超过5%为优势种, 1%–5%为常见种, 低于1%为稀有种(刘昊等, 2021)。

2　结果

2.1　寄蝇群落组成特征

2,961号标本经整理、分类、鉴定出大兴安岭山脉寄蝇科昆虫4亚科18族85属193种, 分别约占中国已知族、属和种类的46.15% (18/39)、30.91% (85/275)和15.48% (193/1,247), 其中包含21个内蒙古新记录种、47个黑龙江新记录种, 各物种所属亚科、族和标本数量等详细信息见附录2。区内优势种为: 钩肛短须寄蝇(*Linnaemya* (*Ophina*) *picta*)、对眼阳寄蝇(*Panzeria consobrina*)、怒寄蝇(*Tachina* (*Tachina*) *nupta*), 常见种21种, 少见种和稀有种共169种。各采集区的优势种数、常见种数、稀有种数如表1所示。

2.2　区系分布格局

本研究鉴定出的193种寄蝇科昆虫中, 古北界特有种有52种, 占大兴安岭山脉寄蝇种类的26.94%; 古北界+东洋界共有种有121种, 占比最高, 为62.69%; 古北界+新北界共有种有1种: 窄角寄蝇(*Tachina* (*Nowickia*) *marklini*), 占0.52%; 古北界+非洲热带界共有种有1种: 小突颜寄蝇(*Phasia pusilla*), 占0.52%; 古北界+东洋界+新北界共有种2种: 腹长足寄蝇(*Dexia ventralis*)、普通怯寄蝇(*Phryxe vulgaris*), 占1.04%; 古北界+东洋界+非洲热带界共有种有11种, 占5.70%; 古北界+东洋界+新北界+澳洲界共有种有1种: 金龟长喙寄蝇(*Prosena siberita*),

占0.52%; 古北界+东洋界+新北界+非洲热带界共有种有2种: 古毒蛾追寄蝇(*Exorista* (*Exorista*) *larvarum*)、梳飞跃寄蝇(*Spallanzania hebes*), 占1.04%; 古北界+东洋界+澳洲界+非洲热带界共有种有1种: 粘虫长须寄蝇(*Peleteria iavana*), 占0.52%; 古北界+东洋界+澳洲界+非洲热带界+新热带界共有种有1种: 茹蜗寄蝇(*Voria ruralis*), 占0.52%, 如表2所示。

3 讨论

3.1 大兴安岭山脉寄蝇区系组成

大兴安岭山脉寄蝇科昆虫区系以古北界成分为主导, 并与东洋界和非洲热带界成分交流, 体现出我国北方山地昆虫区系的典型特征。在该区系中, 古北界分布型为52种, 占26.94%、古北界+东洋界分布型121种, 占62.69%, 古北界+东洋界+非洲热带界分布型11种, 占5.70%, 三者合计占比高达95.33%, 构成了大兴安岭寄蝇动物区系的分布格局, 凸显了大兴安岭山脉作为古北界东部山地的核心地位, 同时反映出与东洋界和非洲热带界物种间的交流与扩散。除核心分布型外, 古北界+东洋界+新北界等多界分布型占比较低, 表明跨大区扩散的物种相对有限, 区系组成具有较强的稳定性与地域性。

与祁连山国家公园(候选区)青海片区及辽宁本

表1 大兴安岭自然地理小区寄蝇群落组成特征

Table 1 Tachinid community composition features in the Greater Khingan Mountains physiographic subregions

地区 Area	优势种数量 No. of dominant species	常见种数量 No. of common species	稀有种数量 No. of rare species	优势种 Dominant species
I. 东北部针阔混交林区 Northeastern mixed broadleaf-conifer forest region	4	27	29	暗黑柔寄蝇、钩肛短须寄蝇、金色异寄蝇、灿烂温寄蝇 *Thelaira nigripes*, *Linnaemya* (*Ophina*) *picta*, *Allophorocera rutila*, *Winthemia venusta*
II. 北部落叶针叶林区 Northern deciduous conifer forest region	3	18	109	对眼阳寄蝇、钩肛短须寄蝇、凶猛温寄蝇 *Panzeria consobrina*, *Linnaemya* (*Ophina*) *picta*, *Winthemia cruentata*
III. 中部草原森林区 Central forest-steppe region	3	30	58	对眼阳寄蝇、钩肛短须寄蝇、彩艳宽额寄蝇 *Panzeria consobrina*, *Linnaemya* (*Ophina*) *picta*, *Frontina laeta*
IV. 西部森林草原区 Western forest-steppe region	6	56	40	黑股宽额寄蝇、黄跗寄蝇、望天阳寄蝇、对眼阳寄蝇、普通球腹寄蝇、巨爪寄蝇 *Frontina femorata*, *Tachina* (*Tachina*) *fera*, *Panzeria connivens*, *P. consobrina*, *Gymnosoma rotundatum*, *Tachina* (*Tachina*) *macropuchia*
V. 南部草原区 Southern steppe region	3	7	9	怒寄蝇、钩肛短须寄蝇、查禾短须寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *nupta*, *Linnaemya* (*Ophina*) *picta*, *L.* (*Ophina*) *zachvatkini*

表2 大兴安岭山脉寄蝇科昆虫区系分布格局

Table 2 Faunal distribution patterns of tachinid species from the Greater Khingan Mountains

区系分布类型 Faunal distribution pattern	种类数量 No. of species	占比 Proportion (%)
古北界 Palearctic	52	26.94
古北界+东洋界 Palearctic+Oriental	121	62.69
古北界+新北界 Palearctic+Nearctic	1	0.52
古北界+非洲热带界 Palearctic+Afrotropical	1	0.52
古北界+东洋界+新北界 Palearctic+Oriental+Nearctic	2	1.04
古北界+东洋界+非洲热带界 Palearctic+Oriental+Afrotropical	11	5.70
古北界+东洋界+新北界+澳洲界 Palearctic+Oriental+Nearctic+Australasian	1	0.52
古北界+东洋界+新北界+非洲热带界 Palearctic+Oriental+Nearctic+ Afrotropical	2	1.04
古北界+东洋界+澳洲界+非洲热带界 Palearctic+Oriental+Australasian+ Afrotropical	1	0.52
古北界+东洋界+澳洲界+非洲热带界+新热带界 Palearctic+Oriental+Australasian+ Afrotropical+Neotripical	1	0.52

溪和尚帽省级自然保护区相比, 三地寄蝇区系均以古北界和古北界+东洋界分布型为主, 但区域差异明显。和尚帽省级自然保护区的古北界+东洋界分布型占比更高, 反映出其地理位置更靠近东洋界北缘, 区系交融程度更深(王玉卓等, 2022); 祁连山国家公园(候选区)的分布类型更为多样, 与非洲热带界物种的交流与融合更深, 体现了青藏高原北缘山地在区系交汇区的独特性(张雅惠等, 2024); 相较于前两者, 大兴安岭山脉的寄蝇区系既保留了鲜明的古北界特色, 又通过与东洋界和非洲热带界物种的交流, 形成了当前分布格局。因此大兴安岭山脉是研究我国北方昆虫区系演化与地理分布格局的关键区域。

本研究对比分析了大兴安岭山脉(多山地, 捕网法)与同属高纬度地区的内蒙古大兴安岭汗马国家级自然保护区(多湿地, 马氏网法)寄蝇科昆虫的区系分布格局, 结果表明两地寄蝇既存在共性特征, 也存在显著差异。两地寄蝇区系均以古北界成分为主导, 并与东洋界存在密切联系: 大兴安岭古北界特有种占26.94%, 古北界+东洋界共有种占62.69%, 两者合计达89.63%; 汗马国家级自然保护区古北界特有种占34.15%, 古北界+东洋界共有种占53.66%, 两者合计87.81%, 共同体现了我国北方林区寄蝇区系的典型属性。但在具体结构上, 大兴安岭山脉古北界+东洋界共有种占比更高, 区系过渡性特征更突出, 且记录了更多的多界分布类型; 而汗马国家级自然保护区古北界特有种占比相对更高, 多界分布类型相对单一。

采集方法的不同是导致两地区系格局表象差异的直接原因。在大兴安岭山脉采用网捕法进行采集, 该方法对栖息于灌丛、草本层的广布型物种捕捉效率高, 在一定程度上增加了古北界+东洋界共有种的占比, 更直观反映了区域物种的整体交汇特征。在汗马国家级自然保护区内的调查则使用马氏网进行采集, 这种方式对林冠层、扩散能力较弱的古北界特有种捕获成功率更高, 使得样本中特有种占比相对凸显。

3.2 环境因子对大兴安岭寄蝇分布格局的调控

本研究涉及的大兴安岭山脉, 在东北地区横跨多个自然地带, 包括寒温带湿润地区的大兴安岭北部山地落叶针叶林区, 中温带半湿润地区的大兴安岭北段西麓森林草原区、大兴安岭中段山地草原森林区以及松辽平原中部森林草原区, 中温带半干旱地区的呼伦贝尔平原草原区、大兴安岭南段草原区、西辽河平原草原区和内蒙古高原中东部平原草原区, 再加上中温带湿润地区的松辽平原东部山前台地针阔混交林区。这9个自然省(生态地理省)构成了研究的主要覆盖范围, 而中温带湿润地区的三江平原沼泽地区和东北东部山地针阔混交林区(即松岭-小白山地, 包括小兴安岭和长白山地)并不在研究区内(单之蔷, 2026)。正是因为跨越了如此多样的地理单元, 区内的动物区系组成才显得格外复杂, 这也是大兴安岭寄蝇物种多样性偏高的一个主要原因。寄蝇物种数与标本采集量的空间分布格局受非生物因子和生物因子的共同调控, 非生物因子包括地形、降水、冻土(温度)等; 生物因子包括植被等。

3.2.1 地形的调控作用

地形作为核心调控因子, 与东亚东南季风相互作用, 形成了降水在空间上的明显分异: 大兴安岭主脉对东南季风起到了一种“通道-屏障”效应, 其东坡成为多雨的一侧, 西坡则处在雨影区, 降水量从岭东的550 mm向西逐渐下降到250–400 mm (陆忠涛等, 2023)。剔除代表性不足的采集点后可以看到(图2), 寄蝇物种数和标本量的高值集中出现在岭东的北部落叶针叶林区, 岭西一侧的东北部针阔混交林区则相对较低。同时, 在海拔600–1,600 m的中低山地带, 地形抬升使得降水增多, 植被组成复杂, 形成寄蝇物种多样性的高值区; 低山台地一带的寄蝇物种多样性则处于中等水平。

3.2.2 降水的调控作用

和降水有关的因子主要是通过影响植被生长、调节土壤湿度来间接作用于寄蝇分布的。大兴安岭70%–80%的降水集中在夏季, 这种雨热同期的特点很有利于植被生长, 从而为寄蝇的寄主提供了充足的食物资源(张可扬等, 2018)。另外, 这里的小雨强度平均为1.64 mm/h, 配合地表枯枝落叶层, 也比较容易维持适合寄蝇的微生境条件(王娟等, 2007)。在加格达奇甘河国家湿地公园、哈拉哈河等河流的谷地, 发育出了复合生态系统, 这些河谷附近采集点的寄蝇数量往往处在中等偏上的水平。

3.2.3 冻土的调控作用

冻土是寒区一个很特殊的受温度控制的因子,

它通过改变土壤水分状况和植被结构来影响寄蝇的生境。北部和山地核心区存在的连续或岛状冻土会产生上层滞水(周梅等, 2002), 使得一部分寄主受到限制, 结果就表现为寄蝇种类虽然丰富, 但个体数量却比较稀疏, 比如塔河县十八站林业局记录到42种寄蝇, 可标本数量只有84个; 而在冻土不发育的地方, 寄主资源相对充足, 寄蝇的个体数量就会偏高, 像赤峰高格斯台罕乌拉国家级自然保护区的标本量就达到了280个。

3.2.4 植被与生境异质性的调控作用

植被类型和生境异质性是更直接的生物因子。寄蝇种类比较丰富的采集点, 多集中在异质性较高的复合生态系统中, 像阿尔山熔岩台地复合生态系统、加格达奇的混交林一带, 这类地方寄主种类多样, 能满足不同寄蝇的需求(葛照欣等, 2023); 相反, 林分结构比较单一的区域, 寄蝇种类数量大体处于中等水平。植被生产力从根本上决定了寄主的丰歉程度, 在赤峰高格斯台罕乌拉国家级自然保护区、阿尔山熔岩台地等植被生产力较高的地方, 寄蝇的个体数量也明显偏高。林分结构和植物群落特征也会对寄蝇分布产生不小的影响: 加格达奇郁闭度适中的混交林里, 寄蝇数量比较稳定; 莫尔道嘎国家森林公园的复杂林分结构承受了较多的寄蝇种类; 而一些河谷湿地植被类型多样、水文状况也比较稳定, 形成了寄蝇的重要繁殖场所。

致谢: 感谢本论文标本采集者的辛苦付出。

ORCID

李明慧 https://orcid.org/0009-0007-5615-0891
侯鹏 https://orcid.org/0000-0002-3964-0211
徐畅 https://orcid.org/0009-0006-7423-6958
刘旭升 https://orcid.org/0009-0001-3758-1465
姚志远 https://orcid.org/0000-0002-1631-0949
张春田 https://orcid.org/0000-0002-9514-0502

参考文献

Cumming J, Wood DM (2017) Adult morphology and terminology. In: Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 1: Suricata 4 (eds Kirk-Spriggs AH, Sinclair BJ), pp. 89–133. South African National Biodiversity Institute, Pretoria.

Ellenrieder NV, Hauser M, Kinnee S, O'Hara JE, Stireman JO III, Cerretti P, Wood DM (2014) First record of a parasitoid tachinid fly (Diptera: Tachinidae) on a dragonfly (Odonata: Calopterygidae). Studia Dipterologica, 21, 335–341.

Encyclopædia Britannica (2025) Da Hinggan Range. https://www.britannica.com/place/Da-Hinggan-Range. (accessed on 2026-06-01)

Ge ZX, Cai TJ, Duan BX, Xu ZP, Lang MH, Man XL (2023) Water use characteristics of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* in the cold temperate zone during the growing season. Acta Ecologica Sinica, 43, 10142–10155. (in Chinese with English abstract) [葛照欣, 蔡体久, 段北星, 徐志鹏, 郎明翰, 满秀玲 (2023) 寒温带兴安落叶松和白桦生长季水分利用特征. 生态学报, 43, 10142–10155.]

Guo XY, Zhang HY (2013) The vegetation dynamic research under of eco-geographical region framework on Greater Khingan Mountains. Scientia Geographica Sinica, 33, 181–188. (in Chinese with English abstract) [郭笑怡, 张洪岩 (2013) 生态地理分区框架下的大兴安岭植被动态研究. 地理科学, 33, 181–188.]

Jiang M, Zou YC, Qin L (2025) Daxing'an Ling. In: Encyclopedia of China (Third Edition Online). (in Chinese) [姜明, 邹元春, 秦雷 (2025) 大兴安岭. 见: 中国大百科全书(第三版网络版).] https://www.zgbk.com/ecph/words?SiteID=1&ID=D41ox&Type=bkzyb&SubID=217059. (accessed on 2026-06-01)

Liu H, Li XS, Cai DZ, Liu Z, Li XS, Wang DS (2021) Butterfly diversity and its influencing factors in Jigongshan Nature Reserve. Journal of Environmental Entomology, 43, 1190–1202. (in Chinese with English abstract) [刘昊, 李新生, 蔡东章, 刘争, 李学松, 王德森 (2021) 鸡公山自然保护区蝶类多样性及其影响因素. 环境昆虫学报, 43, 1190–1202.]

Lu ZT, Hou SB, Zhou YL, Hu BG (2023) Analysis of temperature change characteristics in Greater Khingan Region in the last 30 years. Heilongjiang Meteorology, 40(2), 22–24. (in Chinese) [陆忠涛, 侯士彬, 周彦玲, 胡本刚 (2023) 大兴安岭地区近30 a气温变化特征分析. 黑龙江气象, 40(2), 22–24.]

Ma YX, Li JH, Chen YH (2019) Geomorphological characteristics of the quaternary volcanoes and their tectonic implications in Aershan region, central Greater Khingan Range. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 55, 289–298. (in Chinese with English abstract) [马雨轩, 李江海, 陈耀华 (2019) 大兴安岭中段阿尔山地区第四纪火山地貌特征及其构造意义. 北京大学学报(自然科学版), 55, 289–298.]

Mesnil LP (1980) Larvaevorinae (Tachininae). In: Die Fliegen der Palaearktischen Region (ed. Erwin L). E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. (in German)

Ni J, Li YY, Zhang XS (1999) The scientific significance of the north east China transect (NECT) to global change study by its ecogeographical characteristics. Acta Ecologica Sinica, 19, 622–629. (in Chinese with English abstract) [倪健, 李宜垠, 张新时 (1999) 从生态地理特征论中国东北样带(NECT)在全球变化研究中的科学意义. 生态学报, 19, 622–629.]

O'Hara JE, Henderson SJ, Wood DM (2020a) Preliminary Checklist of the Tachinidae of the World, Version 2.1. http://www.nadsdiptera.org/Tach/WorldTachs/Checklist/Worldchecklist.html. (accessed on 2026-06-01)

O'Hara JE, Shima H, Zhang CT (2009) Annotated catalogue of the Tachinidae (Insecta: Diptera) of China. Zootaxa, 2190, 1–236.

O'Hara JE, Zhang CT, Shima H (2020b) Tachinidae. In: Species Catalogue of China, Vol. 2. Animals. Insecta (VII). Diptera (3): Cyclorrhaphous Brachycera (eds Yang D, Wang MQ, Li WL), pp. 841–963. Science Press, Beijing.

Shan ZQ (2026) Northeast China is the densest region of natural provinces. Chinese National Geography, (3), 28–53. (in Chinese) [单之蔷 (2026) 我发现东北是中国自然省最密集的地方. 中国国家地理, (3), 28–53.]

Shi L, Wang ZW, Ma R, Wang YW, Yang YG (2025) A survey of the Calyptratae (Diptera) in the Northern Primitive Forest Region of Greater Khingan Mountains, Inner Mongolia with a checklist of fifty-five species. Zootaxa, 5683, 451–491.

Stireman JO III, O'Hara JE, Wood DM (2006) TACHINIDAE: Evolution, behavior, and ecology. Annual Review of Entomology, 51, 525–555.

Sun HL (2005) China Ecosystems, Vol. 1. Science Press, Beijing. (in Chinese) [孙鸿烈 (2005) 中国生态系统(上册). 科学出版社, 北京.]

Tschorsnig HP, Richter VA (1998) Family Tachinidae. In: Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera with special reference to flies of economic importance, Vol. 3 (eds Papp L, Darvas B), pp. 691–827. Science Herald, Budapest.

Wang J, Ji LZ, Khomutova M (2007) Relationships between forest insect pest occurrence area and meteorological factors in Great Xing'an Mountains of Heilongjiang Province, Northeast China. Chinese Journal of Ecology, 26, 673–677. (in Chinese with English abstract) [王娟, 姬兰柱, Marina Khomutova (2007) 黑龙江大兴安岭地区森林害虫发生面积与气象因子的关系. 生态学杂志, 26, 673–677.]

Wang YZ, Li HN, Hao B, Liu JY, Li JJ, Dong YJ, Zhang BH, Liu SD, Li XY, Zhang D, Zhang CT (2022) Fauna resource investigation of Tachinidae (Diptera) from Liaoning Heshangmao Nature Reserve, China. Journal of Environmental Entomology, 44, 92–105. (in Chinese with English abstract) [王玉卓, 李赫男, 郝博, 刘家宇, 李君健, 董艳杰, 张百惠, 刘诗叠, 李辛夷, 张东, 张春田 (2022) 辽宁和尚帽自然保护区寄蝇科昆虫资源调查. 环境昆虫学报, 44, 92–105.]

Xue WQ, Zhao JM (1996) Flies of China, Vol. 2. Liaoning Science and Technology Press, Shenyang. (in Chinese) [薛万琦, 赵建铭 (1996) 中国蝇类(下册). 辽宁科学技术出版社, 沈阳.]

Zhang CT (2016) Tachinidae of Northeast China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张春田 (2016) 中国东北地区寄蝇科昆虫. 科学出版社, 北京.]

Zhang CT, Li B, Sun Q, Shen RR, Zhang YZ, Shi L (2017) Preliminary investigation on Tachinidae (Diptera) of Hanma National Nature Reserve, Inner Mongolia, China. Journal of Shenyang Normal University (Natural Science Edition), 35, 257–264. (in Chinese with English abstract) [张春田, 李冰, 孙琦, 申荣荣, 张怡卓, 史丽 (2017) 内蒙古汗马国家级自然保护区寄蝇科初步调查. 沈阳师范大学学报(自然科学版), 35, 257–264.]

Zhang KY, Li TQ, Qu YH, Gao F, Lin JW, Jiang LC (2018) Analysis of precipitation and temperature change in the Daxing'anling area. Forest Engineering, 34(5), 8–14. (in Chinese with English abstract) [张可扬, 李天权, 曲延浩, 高峰, 林婧文, 姜立春 (2018) 大兴安岭地区降水量和气温变化趋势分析. 森林工程, 34(5), 8–14.]

Zhang RZ (1999) Zoogeography of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (1999) 中国动物地理. 科学出版社, 北京.]

Zhang YH, Li JJ, Li Y, Zhang BH, Wang YZ, Hao B, Li XY, Zhang CT (2024) Tachinidae (Insecta: Diptera) from the Qilian Mountains of Qinghai, China. Chinese Journal of Applied Entomology, 61, 217–228. (in Chinese with English abstract) [张雅惠, 李君健, 李月, 张百惠, 王玉卓, 郝博, 李辛夷, 张春田 (2024) 青海祁连山区寄蝇科昆虫资源调查. 应用昆虫学报, 61, 217–228.]

Zhao JM, Liang EY, Shi YS, Zhou SX (2001) Fauna Sinica, Insecta, Vol. 23. Diptera: Tachinidae (I). Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵建铭, 梁恩义, 史永善, 周士秀 (2001) 中国动物志·昆虫纲(第二十三卷):·双翅目·寄蝇科(一). 科学出版社, 北京.]

Zheng D (2008) Study on China's Ecogeographical Regional System. The Commercial Press, Beijing. (in Chinese) [郑度 (2008) 中国生态地理区域系统研究. 商务印书馆, 北京.]

Zhou M, Yu XX, Feng L (2002) Analysis on the driving force of the permafrost degeneration in Daxinganling. Journal of Arid Land Resources & Environment, 16(4), 44–47. (in Chinese with English abstract) [周梅, 余新晓, 冯林 (2002) 大兴安岭林区多年冻土退化的驱动力分析. 干旱区资源与环境, 16(4), 44–47.]

(责任编委: 白明　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026159

附录 1　大兴安岭山脉调查采集地点与采集时间

Appendix 1　Survey and collecting sites and times of the Greater Khingan Mountains, NE China

编号 Code	采集地点 Collecting places	归属地 Attribution	地理坐标 Coordinates	采集时间 Collecting time
C1	高格斯台罕乌拉国家级自然保护区 Gaogesitai Hanwula National Nature Reserve	内蒙古自治区赤峰市 Chifeng City, Inner Mongolia Autonomous Region	119.52° E, 44.97° N	L.Jul 2025
D1	呼玛县金山林场 Jinshan forest farm Huma County	黑龙江省大兴安岭地区 Heilongjiang Province	126.44° E, 51.90° N	E.Jul 2024
D2	呼玛县兴华乡 311 国道 311 national highway Xinghua Township Huma County	Daxing'anling Region	126.00° E, 52.19° N	E.Jul 2024
D3	加格达奇区 Jiagedaqi District		124.15° E, 50.41° N	L.Jul 2013
D4	加格达奇区阿里河库拉奇沟 Alihe Kulaqigou Jiagedaqi District		124.38° E, 50.43° N	E.Aug 2007
D5	加格达奇区北山 Beishan Jiagedaqi District		124.63° E, 49.73° N	L.Jul 2013
D6	加格达奇区北山森林公园 Beishan Forest Park Jiagedaqi District		124.13° E, 50.32° N	E.Aug 2007
D7	加格达奇区大扬气镇 Dayangqi Town Jiagedaqi District		124.21° E, 51.01° N	E.Aug 2007
D8	加格达奇区东山镇 Dongshan Town Jiagedaqi District		124.42° E, 50.12° N	L.Jul 2013
D9	加格达奇区甘河国家湿地公园 Ganhe National Wetland Park Jiagedaqi District		124.10° E, 50.39° N	M.Jul 2024
D10	加格达奇区加北乡二道沟 Erdaogou Jiabei Township Jiagedaqi District		124.27° E, 50.52° N	M.Jul 2024
D11	加格达奇区小扬气镇 Xiaoyangqi Town Jiagedaqi District		124.21° E, 51.01° N	E.Aug 2007 L.Jul 2013
D12	漠河市 Mohe City		122.55° E, 52.98° N	L.Jul 2009
D13	漠河市图强镇 Tuqiang Town Mohe City		122.80° E, 52.94° N	E.Aug 1988 L.Jul 1989
D14	塔河县十八站林业局 Shibazhan Forestry Bureau Tahe Town		125.18° E, 52.41° N	M.Jul 2024
H1	牙克石市凤凰山景区 Phoenix Mountain Scenic Area Yakeshi City	内蒙古呼伦自治区贝尔市	121.32° E, 49.40° N	L.Jul 2025

编号 Code	采集地点 Collecting places	归属地 Attribution	地理坐标 Coordinates	采集时间 Collecting time
H2	莫尔道嘎区 Moerdaoga District	Hulunbuir City, Inner Mongolia Autonomous Region	120.68° E, 51.34° N	L.Jul 2007 E.Aug
H3	牙克石市红星队 Hongxingdui Yakeshi City		121.02° E, 49.42° N	L.Jul 2025
H4	牙克石市牙伊县 Yayi County Yakeshi City		120.93° E, 49.30° N	L.Jul 2025
H5	伊图里河 Yituli River		121.60° E, 50.66° N	L.Jul 2007
X1	阿尔山市飞仙岭 Feixianling Arxan City	内蒙古自治区兴安盟 Xing'an league, Inner Mongolia Autonomous Region	119.95° E, 47.14°N	L.Jul 2007
X2	阿尔山市飞仙岭-哈拉哈河 Feixianling - Halaha River Arxan City		120.46° E, 47.30° N	L.Jul 2007
X3	阿尔山市白狼林业局 Bailang Forestry Bureau Arxan City		120.18° E, 47.08° N	L.Jul 2025
X4	阿尔山市石塘林-驼峰岭、天池-白狼山 Shitanglin - Tuofengling, Tianchi - Bailangshan Arxan City		120.65° E, 47.47° N	L.Jul 2007

注：E=上旬，M=中旬，L=下旬；Jul=7 月，Aug=8 月
Note: E = Early, M = Mid, L = Late; Jul = July, Aug = August.

附录 2　大兴安岭山脉寄蝇科物种名录

Appedix 2　A checklist of Tachinidae of the Greater Khingan Mountains

序号 No.	亚科/族 Subfamily / Tribe	物种 Species	标本数量 Number	采集信息 Information of collection
	长足寄蝇亚科 Dexiinae			
1	**长足寄蝇族 Dexiini**	**壮篦寄蝇 *Billaea fortis***	2	D14, X1
2		**勤篦寄蝇 *Billaea impigra#***	1	D11
3		**克罗篦寄蝇 *Billaea kolomyetzi***	3	D11, D13
4		**角斑篦寄蝇 *Billaea triangulifera***	7	D13, H2
5		**腹长足寄蝇 *Dexia ventralis***	1	X3
6		**高野迪内寄蝇 *Dinera takanoi****	1	X3
7		**大依寄蝇 *Estheria magna***	1	H1
8		**金龟长喙寄蝇 *Prosena siberita***	10	D1, H4, X2, X4
9	**优寄蝇族 Eutherini**	**显回寄蝇 *Redtenbacheria* insignis**	1	D1
10	**蜗寄蝇族 Voriini**	**须棘刺寄蝇 *Actinochaetopteryx patellipalpis***	1	D11
11		**曲脉短芒寄蝇 *Athrycia curvinervis#***	2	D9, D14
12		**伊姆短芒寄蝇 *Athrycia impressa***	4	D9, D14
13		**黑须短芒寄蝇 *Athrycia trepida***	1	X3
14		**白邻寄蝇 *Dexiomimops pallipes***	2	X3
15		**红足邻寄蝇 *Dexiomimops rufipes****	17	D9, H3, X3
16		**银缘刺寄蝇 *Eriothrix argyreatus***	1	C1
17		**小缘刺寄蝇 *Eriothrix micronyx#***	5	D9, D14
18		**红斑缘刺寄蝇 *Eriothrix rufomaculata***	4	H3
19		**金黄筒寄蝇 *Halydaia aurea***	1	X3
20		**矮海寄蝇 *Hyleorus elatus***	39	D1, D4, D6, D7, D9, D10, D11
21		**窄带裸盾寄蝇 *Periscepsia* (*Ramonda*) *spathulata#***	2	D1, D10
22		**暗黑柔寄蝇 *Thelaira nigripes***	42	D1, D2, D9, D10, D14
23		**茹蜗寄蝇 *Voria ruralis***	16	D1, D4, D6, D7, D9, D11, D14, H2, X1
	追寄蝇亚科 Exoristinae			
24	**卷额寄蝇族 Blondeliini**	**柔毛颜寄蝇 *Admontia blanda***	1	D11
25		**塞氏毛颜寄蝇 *Admontia cepelaki***	1	X1
26		**天使尖寄蝇 *Belida angelicae***	2	X1, X2
27		**黑须卷蛾寄蝇 *Blondelia nigripes***	24	D4, D11, H2, X1, X2, X3, X4
28		**钝芒利格寄蝇 *Ligeriella aristata#***	1	D4

序号 No.	亚科/族 Subfamily / Tribe	物种 Species	标本数量 Number	采集信息 Information of collection
29		伪利索寄蝇 *Lixophaga fallax#*	9	D1, D6, D10, D11
30		白瓣麦寄蝇 *Medina collaris#*	2	D4, D7
31		卢麦寄蝇 *Medina luctuosa#*	3	D4, D9, D11
32		暗黑麦寄蝇 *Medina melania*	1	D4
33		多鬃麦寄蝇 *Medina multispina*	10	D6, D7, D11
34		离麦寄蝇 *Medina separata#*	1	D1
35		杂色美根寄蝇 *Meigenia dorsalis*	1	D4
36		褐瓣美根寄蝇 *Meigenia fuscisquama*	16	D4, D7, H2, X2
37		大型美根寄蝇 *Meigenia majuscula*	10	D4, D7, D11, X4
38		暮美根寄蝇 *Meigenia mutabilis**	1	X4
39		筒腹奥斯寄蝇 *Oswaldia eggeri**	3	D9, X4
40		黄奥斯寄蝇 *Oswaldia gilva#*	8	D7, D11, H2, X1, X4
41		短爪奥斯寄蝇 *Oswaldia issikii*#*	1	D1
42	埃里寄蝇族 Eryciini	嗅奥索寄蝇 *Alsomyia olfaciens#*	2	D1
43		毛短尾寄蝇 *Aplomya confinis*	46	D1, D4, D6, D7, D9, D11, D14, H2, X1, X2
44		黑鳞狭颊寄蝇 *Carcelia* (*Carcelia*) *atricosta#*	4	D11, D14
45		格纳狭颊寄蝇 *Carcelia* (*Carcelia*) *gnava*	48	D1, D4, D6, D7, D9, D10, D11, H2
46		芦寇狭颊寄蝇 *Carcelia* (*Carcelia*) *lucorum*	24	D4, D5, D6, D7, D8,D 11
47		灰腹狭颊寄蝇 *Carcelia* (*Carcelia*) *rasa*	7	D1, D6, D11
48		拉赛狭颊寄蝇 *Carcelia* (*Carcelia*) *rasella#*	1	D8
49		苏门答腊狭颊寄蝇 *Carcelia* (*Carcelia*) *sumatrana#*	1	D3
50		短爪狭颊寄蝇 *Carcelia* (*Carcelia*) *sumatrensis#*	1	D6
51		鬃胫狭颊寄蝇 *Carcelia* (*Euryclea*) *tibialis*	2	D2, D3
52		外贝狭颊寄蝇 *Carcelia* (*Cargilla*) *transbaicalica*	4	D8, D11, H2
53		畸变卡他寄蝇 *Catagonia aberrans#*	1	D9
54		裸腰赘寄蝇 *Drino* (*Drino*) *adiscalis#*	3	D9, X2
55		长鬃赘寄蝇 *Drino* (*Zygobothria*) *longiseta**	1	X3
56		简埃里寄蝇 *Erycia fatua**	8	X3, X4
57		飞埃里寄蝇 *Erycia festinans**	4	D4, X2, X3
58		邻胡寄蝇 *Hubneria affinis#*	2	D10, D14
59		玉米螟厉寄蝇 *Lydella grisescens*	1	D4
60		园尼里寄蝇 *Nilea hortulana#*	8	D1, D8, D9, D14
61		艾格菲寄蝇 *Phebellia agnatella*	30	D2, D4, D7, D8, D11, D14, H2, X3

序号 No.	亚科/族 Subfamily / Tribe	物种 Species	标本数量 Number	采集信息 Information of collection
62		褐粉菲寄蝇 *Phebellia fulvipollinis*	8	D3, D4, D9, X3
63		银菲寄蝇 *Phebellia glauca*	5	D1, D2, D10, D14, X3
64		简菲寄蝇 *Phebellia stulta#*	1	D6
65		三鬃菲寄蝇 *Phebellia triseta#*	1	D10
66		巨角怯寄蝇 *Phryxe magnicornis#*	13	D1, D4, D7, D10, D11, D14, H2
67		狮头怯寄蝇 *Phryxe nemea#*	16	D4, D6, D7, D11, H2, X1, X3
68		普通怯寄蝇 *Phryxe vulgaris*	14	D4, D7, D11, D14, H2, X2
69		宽须熟寄蝇 *Prooppia latipalpis#*	20	D2, D4, D9, D10, D11, D14
70		简熟寄蝇 *Prooppia stulta*	5	D1, D9, D10, D14
71		齿肛裸基寄蝇 *Senometopia dentata*	1	D3
72		隔离裸基寄蝇 *Senometopia excisa*	10	D1, D9, D10, D14, H2
73		#细腹裸基寄蝇 Senometopia pollinosa	3	D1, D9, D14
74		双带四鬃寄蝇 *Tlephusa cincinna**	1	C1
75		稻苞虫鞘寄蝇 *Thecocarcelia parnarae#*	1	D14
76	拱瓣寄蝇族 Ethillini	缘喙寄蝇 *Mycteromyiella marginalis#*	1	D9
77		髯侧盾寄蝇 *Paratryphera barbatula*	10	D1, D2, D9, D11, D14
78		双鬃侧盾寄蝇 *Paratryphera bisetosa*	1	D14
79	追寄蝇族 Exoristini	苹绿刺蛾寄蝇 *Chaetexorista klapperichi*	6	D9, D14
80		伞裙追寄蝇 *Exorista* (*Ptilotachina*) *civilis*	4	H3, X2, X3
81		条纹追寄蝇 *Exorista* (*Exorista*) *fasciata*	13	D4, D7, D11, H2, H3, X1, X2, X4
82		透翅追寄蝇 *Exorista* (*Spixomyia*) *hyalipennis*	2	D3, X3
83		日本追寄蝇 *Exorista* (*Exorista*) *japonica*	11	C1, H1, H3, X3
84		古毒蛾追寄蝇 *Exorista* (*Exorista*) *larvarum*	5	D4, D10, D14, X4
85		迷追寄蝇 *Exorista* (*Adenia*) *mimula*	14	D3, D4, D7, D9, D10, D14, H2, H4, X4
86		乡追寄蝇 *Exorista* (*Adenia*) *rustica*	7	D11, D14, X4
87		红尾追寄蝇 *Exorista* (*Ptilotachina*) *xanthaspis*	40	D10, X2, X4
88		选择盆地寄蝇 *Bessa parallela*	14	D4, D7, D9, D11, X1, X2, X4
89		刺叶蚤寄蝇 *Phorinia spinulosa#*	2	D14
90		昏暗蜉寄蝇 *Phorocera obscura**	1	X1
91	膝芒寄蝇族 Goniini	灰粉异寄蝇 *Allophorocera cinerea*	1	X2
92		金色异寄蝇 *Allophorocera rutila#*	18	D1, D2, D10, D14
93		白带饰腹寄蝇 *Blepharipa albocincta#*	11	D3, D5, D11
94		毛鬃饰腹寄蝇 *Blepharipa chaetoparafacialis**	1	X3

序号 No.	亚科/族 Subfamily / Tribe	物种 Species	标本数量 Number	采集信息 Information of collection
95		宽颊饰腹寄蝇 *Blepharipa latigena#*	2	D9, D10
96		黑饰腹寄蝇 *Blepharipa nigrina*	8	D1, D2, D14
97		柞蚕饰腹寄蝇 *Blepharipa tibialis*	1	D11
98		蚕饰腹寄蝇 *Blepharipa zebina*	25	D3, D4, D6, D8, D9, D11, X1
99		红额蜡寄蝇 *Ceromasia rubrifrons*	3	D12, X2, X4
100		黑袍卷须寄蝇 *Clemelis pullata*	2	D7, X2
101		窄角幽寄蝇 *Eumea linearicornis*	38	D4, D6, D7, D11, X2, X4
102		柔毛幽寄蝇 *Eumea mitis*	12	D4, D7, D11, X1, X3
103		黑股宽额寄蝇 *Frontina femorata#*	144	C1, D4, D6, D7, D9, H1, H2, H3, X2, X3
104		彩艳宽额寄蝇 *Frontina laeta*	53	D3, D4, D5, D7, D9, D11, D14, H2, X2, X4
105		深黑膝芒寄蝇 *Gonia atra*	1	X3
106		瑟氏缩寄蝇 *Onychogonia cervini#*	1	D14
107		炭黑栉寄蝇 *Pales carbonata#*	7	D1, D6
108		蓝黑栉寄蝇 *Pales pavida*	3	D3, D4, D7
109		林荫扁寄蝇 *Platymya fimbriata*	10	D4, D6, D7, D11, X4
110		梳飞跃寄蝇 *Spallanzania hebes*	1	D6
111		黄粉彩寄蝇 *Zenillia dolosa*	2	D6, D11
112		疣肛彩寄蝇 *Zenillia libatrix#*	2	D14
113		黄足彩寄蝇 *Zenillia phrynoides*	1	D2
114	温寄蝇族 Winthemiini	花截尾寄蝇 *Nemorilla floralis#*	2	D11
115		双斑截尾寄蝇 *Nemorilla maculosa*	5	D6, D11, H2, X1
116		松毛虫锥腹寄蝇 *Smidtia amoena*	4	D3, D6, D8
117		肛温寄蝇 *Winthemia angusta#*	1	D14
118		凶猛温寄蝇 *Winthemia* cruentata	77	D2, D3, D4, D6, D7, D11, H5, X1, X2
119		裸颜温寄蝇 *Winthemia parafacialis#*	1	D11
120		四点温寄蝇 *Winthemia quadripustulata*	8	D3, D6, D9, D10, H2, X4
121		华丽温寄蝇 *Winthemia speciosa*	4	D6, D8
122		灿烂温寄蝇 *Winthemia venusta*	33	D1, D2, D4, D6, D9, D10, D11, D14, X1
123		掌舟蛾温寄蝇 *Winthemia venustoides*	2	D4, D7
	突颜寄蝇亚科 Phasiinae			
124	筒腹寄蝇族	阿格筒腹寄蝇 *Cylindromyia* (*Malayocyptera*) *agnieszkae#*	2	D8
125	Cylindromyiini	狭翅筒腹寄蝇 *Cylindromyia* (*Cylindromyia*) *angustipennis*	2	D8, D14
126		棕头筒腹寄蝇 *Cylindromyia* (*Cylindromyia*) *brassicaria*	24	D1, D2, D4, D8, D9, D11, H2, H4, X3

序号 No.	亚科/族 Subfamily / Tribe	物种 Species	标本数量 Number	采集信息 Information of collection
127		中介筒腹寄蝇 *Cylindromyia* (*Calocyptera*) *intermedia*	2	D10
128		暗翅筒腹寄蝇 *Cylindromyia* (*Malayocyptera*) *umbripennis#*	2	D8
129		暗翅何寄蝇 *Hemyda obscuripennis*	11	D6, D14, X2
130		条纹何寄蝇 *Hemyda vittata*	1	D11
131	球腹寄蝇族	蟾球腹寄蝇 *Gymnosoma dolycoridis*	3	D3, D4, X2
132	Gymnosomatini	荒漠球腹寄蝇 *Gymnosoma desertorum*	7	C1, D7, H3
133		黑臀球腹寄蝇 *Gymnosoma nudifrons*	5	X2, X4
134		普通球腹寄蝇 *Gymnosoma rotundatum*	100	C1, D4, D7, D9, H2, H3, H4, X2, X3
135		宽颊球腹寄蝇 *Gymnosoma sylvaticum*	8	X2
136	突颜寄蝇族	宽翅异颜寄蝇 *Ectophasia crassipennis*	1	X4
137	Phasiini	圆腹异颜寄蝇 *Ectophasia rotundiventris*	77	C1, D3, D4, D5, D6, D7, D8, D9, D11, H2, X2, X3
138		魔寻寄蝇 *Eliozeta helluo*	1	D9
139		巨形欧佩寄蝇 *Opesia grandis*	3	D3, X2
140		肥突颜寄蝇 *Phasia obesa*	5	D3, D4, D8
141		小突颜寄蝇 *Phasia pusilla*	1	X2
	寄蝇亚科 Tachininae			
142	埃内寄蝇族	双齿金绿寄蝇 *Chrysosomopsis bidentata**	1	H1
143	Ernestiini	绿亮寄蝇 *Gymnocheta viridis*	1	X2
144		黄腿透翅寄蝇 *Hyalurgus flavipes**	12	C1, H3, H4, X3
145		叉叶江寄蝇 *Janthinomyia elegans*	8	C1, H1, H3, H4, X3
146		黑腹短须寄蝇 *Linnaemya* (*Linnaemya*) *atriventris#*	4	D4, H1
147		亮黑短须寄蝇 *Linnaemya* (*Ophina*) *claripalla*	9	H1, H4, X3
148		饰额短须寄蝇 *Linnaemya* (*Linnaemya*) *comta*	3	C1, D10, X2
149		饰鬃短须寄蝇 *Linnaemya* (*Ophina*) *haemorrhoidalis*	32	C1, H1, X3
150		齿肛短须寄蝇 *Linnaemya* (*Ophina*) *media*	78	D4, D7, D8, H2, X2
151		长肛短须寄蝇 *Linnaemya* (*Ophina*) *perinealis*	39	D3, D4, D11, X1, X2, X4
152		钩肛短须寄蝇 *Linnaemya* (*Ophina*) *picta*	227	C1, D1, D2, D3, D6, D7, D9, D10, D11, D14, H1, H2, H3, H4, X2, X3
153		俄罗斯短须寄蝇 *Linnaemya* (*Ophina*) *rossica**	9	H1, H4, X3
154		高野短须寄蝇 *Linnaemya* (*Ophina*) *takanoi**	1	D3
155		查禾短须寄蝇 *Linnaemya* (*Ophina*) *zachvatkini*	27	C1, H3, H4, X3
156		采花阳寄蝇 *Panzeria anthophila*	38	D3, D4, D6, D7, D11, H3, X1, X2, X3, X4
157		短爪阳寄蝇 *Panzeria breviunguis**	1	H1

序号 No.	亚科/族 Subfamily / Tribe	物种 Species	标本数量 Number	采集信息 Information of collection
158		望天阳寄蝇 *Panzeria connivens*	133	D1, D4, D6, D7, D9, D10, D11, D14, H1, H2, H3, H4, X1, X2, X3
159		对眼阳寄蝇 *Panzeria consobrina*	252	C1, D3, D5, D7, D8, D9, D10, D11, D14, H1, H4, X2, X3
160		棒须阳寄蝇 *Panzeria excellens*	13	D1, D3, D9, D14, X3
161		黑龙江阳寄蝇 *Panzeria heilongjiana*	9	X1, X2
162		疑阳寄蝇 *Panzeria suspecta**	2	C1, X3
163		疣突阳寄蝇 *Panzeria tuberculata**	13	D4, D7, D11, H4, X1, X2, X3
164		醉暗寄蝇 *Zophomyia temula#*	3	D1, D14
165	莱寄蝇族 Leskiini	游埃蜉寄蝇 *Aphria potans*	1	D1
166		十和田阿特寄蝇 *Atylostoma towadensis*	2	D1, X3
167		金黄莱寄蝇 *Leskia aurea#*	1	D10
168	叶甲寄蝇族 Macquartiini	阴叶甲寄蝇 *Macquartia tenebricosa*	1	X3
169	毛瓣寄蝇族 Nemoraeini	透翅毛瓣寄蝇 *Nemoraea pellucida*	2	D1, D14
170	长唇寄蝇族 Siphonini	脂阿寄蝇 *Actia resinellae**	1	X1
171		裸等鬃寄蝇 *Peribaea glabra#*	1	D7
172	寄蝇族 Tachinini	华丽密克寄蝇 *Mikia tepens*	1	H2
173		凶野长须寄蝇 *Peleteria ferina*	22	D7, D11, H2, H5, X1, X2, X4
174		粘虫长须寄蝇 *Peleteria iavana*	2	D11, H2
175		短翅长须寄蝇 *Peleteria sphyricera*	4	D11, H1
176		微长须寄蝇 *Peleteria versuta*	18	D7, D11, H2, H5, X1, X2
177		马亚嗜寄蝇 *Schineria majae*	1	D10
178		黑龙江寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *amurensis*	5	D6, D9, D11
179		肥须寄蝇 *Tachina* (*Nowickia*) *atripalpis*	2	X2, X3
180		亮腹寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *corsicana#*	15	D3, D4, D5, D7, D8, D11
181		黄跗寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *fera*	95	D3, D4, D6, D7, X1, X2, X3, X4
182		大黑寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *grossa*	3	D14, H2
183		小寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *iota#*	1	D11
184		毛肋寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *jakovlewii*	5	C1, H1, H4
185		巨爪寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *macropuchia*	51	H1, X2, X3
186		黑尾寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *magnicornis*	64	C1, D4, D7, D11, H2, H5, X1, X2, X3, X4
187		窄角寄蝇 *Tachina* (*Nowickia*) *marklini*	1	D1
188		黑跗寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *metatarsa**	37	C1, D4, D7, D9, D10, D11, H2, H3, H4, X2, X3
189		怒寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *nupta*	262	C1, D4, D6, D7, D11, H1, H2, H4, X1, X2, X3, X4

序号 No.	亚科/族 Subfamily / Tribe	物种 Species	标本数量 Number	采集信息 Information of collection
190		**望寄蝇 *Tachina* (*Nowickia*) *spectanda****	12	H1, H4, X2, X3, X4
191		**什塔寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *stackelbergi***	5	D3
192		**芦斑寄蝇 *Tachina* (*Nowickia*) *strobelii***	4	X3
193		**济氏寄蝇 *Tachina* (*Tachina*) *zimini***	1	X1

注：*为内蒙古新纪录，共 21 个；#为黑龙江新纪录，共 47 个。

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 26103, pages 1–8
doi: 10.17520/biods.2026103
cstr: 32101.14.biods.2026103

•生物编目•

江西九连山大型真菌多样性及资源评价

肖银润[1], 裘源春[2], 王赟萍[1], 马吉平[1], 钟啟萍[1], 王素贞[1], 钟国祥[1], 张诚[1*]

1. 江西省农业科学院农业应用微生物研究所, 南昌 330200; 2. 江西省鹰潭市农业技术推广中心, 江西鹰潭 335000

摘要: 为系统阐明九连山国家级自然保护区大型真菌物种组成、资源价值和濒危现状, 本研究于2023–2025年采用样线法和随机踏查法, 对该区大型真菌进行了资源调查, 共获得标本737份。基于分子系统发育证据和形态学特征, 共鉴定大型真菌215种, 隶属于2门6纲17目64科123属, 其中子囊菌门3纲4目7科8属11种, 担子菌门3纲13目57科115属204种, 包含江西新记录种6种。该地区大型真菌的优势科为多孔菌科、类脐菇科、小脆柄菇科和红菇科, 共61种, 占比28.37%; 裸脚伞属(*Gymnopus*)、光柄菇属(*Pluteus*)、红菇属(*Russula*)和小菇属(*Mycena*)等9个属为优势属, 共56种, 占比26.05%。该区大型真菌生长的主要植被类型为亚热带常绿阔叶林, 主要营养型为木生型。资源评价表明, 鉴定的大型真菌中食用菌有29种, 药用菌有32种, 食药兼用菌有33种, 毒菌有33种。濒危现状分析发现近危物种1种, 占总物种数的0.46%, 无易危、濒危和极危物种。本研究揭示了九连山国家级自然保护区大型真菌多样性现状, 可为该区域真菌深入调查、生态保护和资源利用提供数据支撑。

关键词: 大型真菌; 物种多样性; 九连山; 资源评价

肖银润, 裘源春, 王赟萍, 马吉平, 钟啟萍, 王素贞, 钟国祥, 张诚 (2026) 江西九连山大型真菌多样性及资源评价. 生物多样性, 34, 26103. doi: 10.17520/biods.2026103; cstr: 32101.14.biods.2026103.
Xiao YR, Qiu YC, Wang YP, Ma JP, Zhong QP, Wang SZ, Zhong GX, Zhang C (2026) Macrofungal diversity and resource evaluation in Jiulianshan, Jiangxi Province. Biodiversity Science, 34, 26103. doi: 10.17520/biods.2026103; cstr: 32101.14.biods.2026103.

Macrofungal diversity and resource evaluation in Jiulianshan, Jiangxi Province

Yinrun Xiao[1], Yuanchun Qiu[2], Yunping Wang[1], Jiping Ma[1], Qiping Zhong[1], Suzhen Wang[1], Guoxiang Zhong[1], Cheng Zhang[1*]

1 *Institute of Agricultural Applied Microbiology, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang 330200, China*
2 *Agricultural Technology Extension Center of Yingtan City, Yingtan, Jiangxi 335000, China*

ABSTRACT

Aims: This study aims to conduct field investigations and specimen collection in order to systematically clarify the species composition, taxonomic characteristics, resource value and endangered status of the macrofungi in the Jiulianshan National Nature Reserve (hereinafter referred to as “Jiulianshan”).
Methods: 737 macrofungal specimens were obtained in total from 2023 to 2025 in Jiulianshan using line transect and random survey methods. Species identification was conducted based on molecular phylogenetic evidence and morphological characteristics.
Results: A total of 215 species of macrofungi were identified, and they belong to 2 phyla, 6 classes, 17 orders, 64 families, 123 genera. Among them, 3 classes, 4 orders, 7 families, 8 genera and 11 species are ascomycetes, while 3 classes, 13 orders, 57 families, 115 genera and 204 species are basidiomycetes. Six species are new records in Jiangxi. The dominant families include Polyporaceae, Omphalotaceae, Psathyrellaceae and Russulaceae, with 61 species, accounting for 28.37% of the total species. The 9 dominant genera include *Gymnopus*, *Pluteus*, *Russula* and *Mycena*, which comprise 56 species accounting for 26.05% of the total species. The subtropical evergreen broad-leaved forest is the dominant vegetation type where macrofungi grow, and the main nutritional type is lignicolous. The resource

收稿日期 Received: 2026-03-26; 接受日期 Accepted: 2026-05-20
基金项目: 江西省第一次农业微生物种质资源普查(2021–2023)、江西主栽食用菌提质增效关键技术研究与应用(2023–2025)和广昌食用菌高质高效栽培关键技术及装备研究与应用(2024–2026) Supported by the First Agricultural Microbial Germplasm Resources Survey of Jiangxi Province (2021–2023), Research and Application of Key Technologies for Improving Quality and Efficiency of Main Cultivated Edible Fungi in Jiangxi Province (2023–2025), and Research and Application of Key Technologies and Equipment for High-Quality and High-Efficiency Cultivation of Edible Fungi in Guangchang (2024–2026)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 693871908@qq.com

evaluation showed that 29 species were edible fungi, 32 species medicinal fungi, 33 species of edible-medicinal fungi and 33 species poisonous fungi. Threat status analysis revealed that one species was categorized as Near Threatened, accounting for 0.46% of the total species, and no Vulnerable, Endangered or Critically Endangered species were recognized.

Conclusions: The study reveals the current status of macrofungal diversity in Jiulianshan National Nature Reserve, which provide fundamental data support for further investigations of macrofungi, ecological protection and resource utilization in the area.

Key words: macrofungi; species diversity; Jiulianshan; resource evaluation

大型真菌是指在其生活史中能够形成子实体、子座、菌核或菌体等明显结构的一类真菌, 或通常指肉眼可见、徒手可摘的蘑菇或蕈菌(戴玉成等, 2021; 李彪等, 2022), 其种类繁多、形态多样且分布广泛。作为生态系统的重要组成部分, 大型真菌不仅在驱动物质循环、调控能量流动和维持生物多样性等方面发挥着不可替代的作用(Chang & Wasser, 2018; Kinge et al., 2020; 徐维启等, 2023; 姜雨含等, 2024; 黎泰顺等, 2025), 而且还能与植物根部共生, 形成外生菌根, 从而增强根系营养吸收, 提高宿主抗逆性并促进植物生长(Yu et al., 2020; Li et al., 2021; Xiao et al., 2023)。大型真菌对人类的生产生活也具有重要价值, 某些大型真菌的子实体, 作为食物可为人类提供蛋白质、维生素和矿物质等人体所必需的营养物质(戴玉成等, 2021; 黎泰顺等, 2025; 张艳成等, 2025), 作为药物有治疗肝病、肿瘤、炎症和风湿等功效(汪建文等, 2018; 秦维等, 2020; 贾冰红等, 2022)。

江西九连山国家级自然保护区(简称“九连山”)位于龙南市西南面赣粤交界处的南岭腹地, 北面背靠全南县原兆坑林场, 南面和西面连接广东省连平县, 其地理位置为北纬24°29′–24°38′, 东经114°22′–114°31′, 海拔280–1,430 m (顾文婷等, 2024)。该山地处我国亚热带东部, 与华南区相邻, 介于南亚热带气候和中亚热带气候的过渡带, 年均气温16.4 ℃, 年均降水量2,155.6 mm, 相对湿度80%–90%, 主要生态类型为亚热带常绿阔叶林、亚热带针叶林、竹林、山顶矮林、灌木草丛和山地草甸等(程柯方, 2023[①]; 贺凌云, 2024[②]; 徐国良等, 2024)。丰富的生境类型和温暖湿润的气候条件为大型真菌提供了良好的生长环境和多样的生态位。

然而, 目前对于九连山大型真菌资源多样性的研究仍然不足。系统调查九连山内大型真菌, 对阐明该区域内物种多样性组成、优势科属种分布、资源价值和濒危现状具有重要的理论价值和现实意义。本研究拟通过科学的野外调查和规范的标本采集, 基于分子系统发育证据和形态学特征, 对九连山内的大型真菌进行鉴定和分类, 进而开展物种组成分析、资源价值和濒危程度评估, 旨在系统地揭示该区域内大型真菌多样性现状和潜在的经济价值, 为该区域大型真菌资源保护和利用奠定理论基础。

1 数据采集和处理方法

1.1 数据来源与采集

本研究于2023–2025年采用随机踏查法与样线法, 每年3月、6月和9月对九连山开展大型真菌调查和采集。采集过程中详细记录大型真菌子实体的形态特征, 如颜色、形状、大小、气味、质地、伤变色、附属结构和生长环境(海拔、经纬度、植被类型和营养类型)等信息, 并用相机(Canon EOS 6D Mark II, Japan)从多角度对子实体进行拍摄并编号。采集的子实体经初步处理后放入采集袋或采集盒带回室内, 每种子实体取适量新鲜洁净的组织连同足量的干燥硅胶放入标本袋, 用于DNA提取, 剩余子实体放入烘箱内于40–45 ℃下充分烘干, 随后与足量的干燥硅胶放入自封袋制成干标本。标本统一保藏于江西省农业科学院农业应用微生物研究所标本馆。

1.2 数据处理

研究基于系统发育证据和形态学特征, 对采集的大型真菌开展分类鉴定。根据大型真菌野外生境照片和记录信息, 使用放大镜对标本进行宏观特征

① 程柯方 (2023) 江西九连山三种森林类型土壤剖面细菌群落的分布和功能. 硕士学位论文, 江西农业大学, 南昌.
② 贺凌云 (2024) 九连山亚热带常绿阔叶林主要树种叶片碳养含量与水分利用效率季节动态. 硕士学位论文, 江西农业大学, 南昌.

的观察和描述, 主要包括菌盖、菌褶、菌柄、菌环、菌托和菌肉的大小、形状、颜色、质地、伤变色和表面状况等; 使用体视显微镜(Leica Microsystems CMS GmbH, Germany)观察菌管、菌孔和菌齿等结构的大小、形状、颜色和解剖形态等。使用光学显微镜(Olympus CX33, Japan)观察担孢子/子囊孢子、担子/子囊以及囊状体的大小、形状、颜色和表面特征, 菌丝系统特征以及锁状联合有无。

使用美基磁珠法DNA提取试剂盒(广州美基生物科技有限公司)从新鲜子实体组织中提取真菌基因组DNA。然后采用真菌通用引物ITS1/ITS4和CP043/CP044 (上海生工生物工程股份有限公司)分别扩增ITS或LSU序列。扩增完成后, 将合格的PCR产物送至天一华煜基因科技有限公司(武汉)进行双向Sanger测序。获得的序列上传至NCBI数据库(https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/)进行BLAST序列比对。最后, 综合形态学特征和分子生物学数据进行物种鉴定, 物种拉丁名及分类参照Index Fungorum (https://www.indexfungorum.org/) 以及MycoBank (http://www.mycobank.org/)数据库公布的最新名称。

根据物种鉴定和分类结果, 对九连山采集的大型真菌标本按纲、目、科、属、种不同分类单元进行数量和比例统计。并参考图力古尔和李玉(2000)的研究, 将物种数 ≥ 10种的科定义为优势科, 物种数 ≥ 5种的属定义为优势属, 出现频次 ≥ 30次的种定义为优势种, 并统计不同植被类型(亚热带常绿阔叶林、亚热带针叶林、亚热带针阔混交林、山顶矮林和灌木草丛)和营养类型(木生、土生、共生和寄生) (郑海富等, 2024)下的大型真菌物种数。根据经济价值并结合相关文献, 对九连山采集并鉴定的大型真菌进行划分和归类, 可分为以下5类: 食用菌、药用菌、毒菌、食药兼用菌和食药毒不明(卯晓岚, 2000, 2006; 戴玉成和杨祝良, 2008; 戴玉成等, 2010; 图力古尔等, 2014, 2024; 李玉等, 2015; 魏杰等, 2021; 朱安红和马海霞, 2025; 吴芳等, 2026)。

依据《中国生物多样性红色名录——大型真菌卷》评估报告及名录(https://www.mee.gov.cn/xxgk2018/xxgk/xxgk01/201805/t20180524_629586.html), 对该区大型真菌濒危程度进行评估和分类。评估标准如下: 野外分布广泛且个体数较多的评估为无危(Least Concern, LC); 野外较为稀少, 处于受威胁状态的评估为近危(Near Threatened, NT); 野外极为稀少, 且个体数量少的评估为易危(Vulnerable, VU); 由于国内现阶段真菌资源调查稀少, 缺乏评估数据的评估为数据不足(Data Deficient, DD); 未被列入名录的真菌划为未予评估(Not Evaluated, NE) (王科等, 2020a; 张艳成等, 2025)。

所有数据已存储于科学数据银行(Science DB, https://doi.org/10.57760/sciencedb.44724)。

2 结果

2.1 大型真菌物种组成

本研究共采集标本737份, 经分子生物学和形态学研究, 共鉴定出大型真菌215种, 隶属于真菌界的2门6纲17目64科123属(附录1)。其中子囊菌门包含3纲4目7科8属11种, 占物种总数的5.12%; 担子菌门包含3纲13目57科115属204种, 占物种总数的94.88% (附录2)。研究发现江西新记录种6种, 分别是贵州蘑菇(*Agaricus guizhouensis*)、假紫红蘑菇(*A. parasubrutilescens*)、栎树桑黄(*Sanghuangporus quercicola*)、鳞皮假脐菇(*Tubaria furfuracea*)、云南暗银耳(*Phaeotremella yunnanensis*)和血红银耳(*Tremella sanguinea*) (附录3)。

2.2 优势科属种分析

九连山大型真菌类群有4个优势科, 包含61种, 分别为多孔菌科、类脐菇科、小脆柄菇科和红菇科。这些优势科占九连山大型真菌总科数的6.25%, 占总种数的28.37% (表1)。

九连山大型真菌类群有9个优势属, 共56种, 分别是裸脚伞属(*Gymnopus*)、光柄菇属(*Pluteus*)、红菇属(*Russula*)、小菇属(*Mycena*)、鹅膏属(*Amanita*)、蘑菇属(*Agaricus*)、拟金钱菌属(*Collybiopsis*)、小脆柄菇属(*Psathyrella*)和小皮伞属(*Marasmius*)。优势属占总属数的7.32%, 所包含物种数占总种数的26.05% (表2)。

九连山大型真菌优势种共有10种(表3), 占总种数的4.65%, 它们分别是白囊耙齿菌(*Irpex lacteus*)、短毛木耳(*Auricularia villosula*)、毛栓孔菌(*Trametes hirsuta*)、田头菇(*Agrocybe praecox*)和云芝栓孔菌(*Trametes versicolor*)等, 这些优势种的营养类型均为腐生。

表1　九连山国家级自然保护区大型真菌优势科(≥10种)统计
Table 1　Dominant families (no. of species ≥ 10) of macrofungi in Jiulianshan National Nature Reserve

科 Family	属数 No. of genus	种数 No. of species	占总种数比例 Percentage of total species (%)
多孔菌科 Polyporaceae	15	24	11.16
类脐菇科 Omphalotaceae	6	17	7.91
小脆柄菇科 Psathyrellaceae	5	10	4.65
红菇科 Russulaceae	2	10	4.65
合计 Total	28	61	28.37

表2　九连山国家级自然保护区大型真菌优势属(≥5种)统计
Table 2　Dominant genera (no. of species ≥ 5) of macrofungi in Jiulianshan National Nature Reserve

属 Genus	种数 No. of species	占总种数比例 Percentage of total species (%)
光柄菇属 *Pluteus*	8	3.72
裸脚伞属 *Gymnopus*	8	3.72
小菇属 *Mycena*	7	3.26
红菇属 *Russula*	7	3.26
蘑菇属 *Agaricus*	6	2.79
鹅膏属 *Amanita*	5	2.33
拟金钱菌属 *Collybiopsis*	5	2.33
小脆柄菇属 *Psathyrella*	5	2.33
小皮伞属 *Marasmius*	5	2.33
合计 Total	56	26.05

表3　九连山国家级自然保护区大型真菌优势种(≥30次)统计
Table 3　Dominant species (no. of times found ≥ 30) of macrofungi in Jiulianshan National Nature Reserve

物种 Species	出现频次 No. of times found
田头菇 *Agrocybe praecox*	30
冷杉附毛孔菌 *Trichaptum abietinum*	30
环纹齿毛菌 *Cerrena zonata*	31
短毛木耳 *Auricularia villosula*	33
烟管菌 *Bjerkandera adusta*	33
血红密孔菌 *Pycnoporus sanguineus*	35
云芝栓孔菌 *Trametes versicolor*	37
毛栓孔菌 *Trametes hirsuta*	38
白囊耙齿菌 *Irpex lacteus*	42
裂褶菌 *Schizophyllum commune*	45

2.3　不同植被类型下大型真菌多样性

在植被水平，分布于亚热带常绿阔叶林中的大型真菌最多，为102种，占总物种数的47.45%；分布于灌木草丛的大型真菌有40种，占比18.60%；亚热带针阔混交林有33种，占比15.35%；亚热带针叶林包含26种，占比12.09%；山顶矮林为14种，占比6.51%。营养类型方面，物种最丰富的为木生型真菌，达114种，占总种数的53.02%；其次为土生型真菌，占总种数的32.09% (69种)；共生型真菌29种(占比13.49%)；寄生型真菌3种(占比1.40%)(附录1，附录4)。

2.4　大型真菌资源评价

在研究的215种大型真菌中，127种具有经济价值，其中食用菌29种，占总种数的13.49%；药用菌32种，占总种数的14.88%；毒菌33种，占总种数的15.35%；食药兼用菌33种，占总种数的15.35%；其余88种大型真菌食药毒性不明(附录1)。

2.4.1　食用菌

在已鉴定的大型真菌中，食用菌共29种，主要包括：杯密瑚菌(*Artomyces pyxidatus*)、半开羊肚菌(*Morchella semilibera*)、紫红蘑菇(*Agaricus subrutilescens*)、靓丽乳菇(*Lactarius vividus*)、中华干蘑(*Xerula sinopudens*)、二色拟金钱菌(*Collybiopsis dichroa*)、滑皮乳牛肝菌(*Suillus huapi*)、白光柄菇(*Pluteus pellitus*)、沟纹小菇(*Mycena abramsii*)、夏生灰球菌(*Bovista aestivalis*)等。

2.4.2　药用菌

在已鉴定的大型真菌中，药用菌共32种。这些药用菌功效众多，例如烟色韧革菌(*Stereum gausapatum*)、深褐褶菌(*Gloeophyllum sepiarium*)、二年残孔菌(*Abortiporus biennis*)、白蜡多年卧孔菌(*Perenniporia fraxinea*)、迷宫栓孔菌(*Trametes gibbosa*)、烟管菌(*Bjerkandera adusta*)等具有抑制肿瘤的功效；星孢寄生菇(*Asterophora lycoperdoides*)、乳色平栓菌(*Cubamyces lactineus*)、南方灵芝(*Ganoderma australe*)、红缘拟层孔菌(*Fomitopsis pinicola*)具有降血糖等功效；阔角炭角菌(*Xylaria angulosa*)、二年残孔菌、环纹齿毛菌(*Cerrena zonata*)、薄皮干酪菌(*Tyromyces chioneus*)、紫褐附毛孔菌(*Trichaptum fuscoviolaceum*)、血红密孔菌(*Pycnoporus sanguineus*)和褐扇小孔菌(*Microporus vernicipes*)具有消炎抗菌等功效。

2.4.3　毒菌

在已鉴定的大型真菌中，毒菌共有33种。其中，暗鳞蘑菇(*Agaricus phaeolepidotus*)、窄孢胶陀盘菌

(*Trichaleurina tenuispora*)、美丽红菇(*Russula mairei*)、新苦粉孢牛肝菌(*Tylopilus neofelleus*)、多环鳞伞(*Pholiota multicingulata*)等13种毒菌能产生单一胃肠炎毒性, 占总物种数的6.05%; 柠柄鹅膏(*Amanita sinocitrina*)、喜粪黄囊菇(*Deconica coprophila*)、卵囊裸盖菇(*Psilocybe ovoideocystidiata*)、紫褐裸伞(*Gymnopilus dilepis*)等8种毒菌能造成单一神经精神中毒, 占总物种数的3.72%; 暗盖淡鳞鹅膏(*Amanita sepiacea*)、红笼头菌(*Clathrus ruber*)能造成肝脏损害; 此外, 赭盖鹅膏(*Amanita rubescens*)、紧缩斑褶菇(*Panaeolus sphinctrinus*)、光硬皮马勃(*Scleroderma cepa*)等6种毒菌能分别产生胃肠炎、神经精神或溶血、肝脏损害等两种毒性。

2.4.4 食药兼用菌

在已鉴定的大型真菌中, 有33种不仅有食用价值, 还具药用价值。主要包括: 角状胶角耳(*Calocera cornea*)、血红菇(*Russula sanguinea*)、黏盖乳牛肝菌(*Suillus bovinus*)、白棕口蘑(*Tricholoma albobrunneum*)、白秃马勃(*Calvatia candida*)、胶状鳞伞(*Pholiota gummosa*)、红蜡蘑(*Laccaria laccata*)、变孢炮孔菌(*Laetiporus versisporus*)、蒜头状微菇(*Mycetinis scorodonius*)、盔盖小菇(*Mycena galericulata*)等。

2.5 大型真菌濒危现状评估

在已鉴定的215种大型真菌中, 未评估(NE)的物种有91种, 占总物种数的42.33%。124种大型真菌被列入《中国生物多样性红色名录——大型真菌卷》中, 其中, 近危(NT) 1种, 占总物种数的0.46%; 无危(LC) 84种, 占总物种数的39.07%; 数据不足(DD) 39种, 占总物种数的18.14% (附录5)。尚未发现受威胁等级(易危、濒危和极危)物种。

3 讨论

本次调查共鉴定出大型真菌215种。其中, 江西新记录大型真菌6种, 优势科为多孔菌科、类脐菇科、小脆柄菇科和红菇科, 优势属包括光柄菇属、裸脚伞属、小菇属、红菇属、蘑菇属、鹅膏属、拟金钱菌属、小脆柄菇属、小皮伞属, 优势种为白囊耙齿菌、短毛木耳、田头菇等10种。

亚热带常绿阔叶林为该区域内大型真菌生长的主要植被类型, 营养方式以木生为主, 一方面可能与该区域内温暖湿润的气候、丰富的植被类型以及较高的森林覆盖率(94.7%–98.2%)有关(宋育英等, 2025), 另一方面, 九连山中包含部分原始林, 众多的倒腐木和罕见的人为痕迹为木腐菌的生长提供了良好条件。不同的地域环境造就差异的森林类型, 从而使大型真菌多样性呈现出较大的差异性和地域性。研究报道, 江西井冈山仅木生真菌就达243种(余文杰等, 2026); 而江西齐云山国家级自然保护区发现的大型真菌也有302种(朱正月等, 2026); 赵宽和曹锐(2023)在江西九岭山发现并鉴定出大型真菌203种, 其中包含2个新物种。相比这些山区, 九连山独特的地理位置和多样的气候条件, 不仅为众多腐生型(木生和土生)和共生型真菌提供了丰富的繁衍环境, 也为大型真菌新物种的产生和发现奠定了物质基础。

九连山大型经济真菌资源丰富, 占总物种数的59.07% (127种), 其中4种食用菌、7种药用菌和11种食药兼用菌已实现人工栽培。与其他山区调查的大型真菌相比, 九连山的大型经济真菌占比达一半以上。例如, 云南哀牢山国家级自然保护区发现的经济型真菌仅占记录总物种数的21.79% (黎泰顺等, 2025); 广西岑王老山国家级自然保护区记录的经济真菌占鉴定总物种数的25.88% (张艳成等, 2025); 福建武夷山国家公园鉴定的大型经济真菌占鉴定总物种数的35.65% (王晟楠等, 2025)。由此可知, 九连山作为重要的食药用菌种质资源宝库, 其深入挖掘和利用的价值不言而喻。

前期研究发现, 药用真菌如云芝栓孔菌、血红密孔菌、白囊耙齿菌等, 具有抑制肿瘤、清热除湿、消炎抗菌、治疗肝病和肾炎等多种功效(李健等, 2023; 王娇等, 2024; 张君丽和傅俊生, 2026), 在实现人工栽培的同时亦开发出多种药品和保健品(陈增华, 2022)。一些常见的食用菌和食药兼用菌如肺形侧耳(*Pleurotus pulmonarius*)、香菇(*Lentinula edodes*)、毛头鬼伞(*Coprinus comatus*)、有柄灵芝(*Ganoderma gibbosum*)和银耳(*Tremella fuciformis*)等, 不仅是工厂化栽培品种的种质来源, 更拓宽了当地菌业栽培种的多样性, 提高了经济效益和社会效益。然而, 大型真菌的资源评价也是相对的(杨云深等, 2025), 本次鉴定的大型真菌中, 毒菌共33种,

直接采食毒菌会威胁人的身体健康和生命安全, 每年因误食毒蘑菇而中毒的事件屡见不鲜(陈冲贵等, 2024; 郭建强等, 2025; 罗江琳等, 2025), 但一些毒菌也具有较好的药用价值, 常被用来治疗各种病症, 如稀褶黑菇(*Russula nigricans*)可治疗痢疾和风湿(卯晓岚, 2006; 李雪瑶, 2021[①]); 亚紫裸伞(*Gymnopilus subpurpuratus*)能治疗抑郁症(饶永斌和张君丽, 2024); 红笼头菌常用来止血消肿等(杨相甫等, 2005)。因此, 在大型真菌资源调查和评价过程中应结合最新研究成果和当地居民的采食习俗, 合理地开展大型真菌科普教育, 增强公众的饮食安全意识。

大型真菌受威胁程度评估表明, 九连山未评估的大型真菌最多, 其次是无危物种, 第三为数据不足的大型真菌, 近危物种最少, 暂未发现易危、濒危和极危物种, 表明九连山生态环境相对稳定, 森林破坏率低, 大型真菌多样性未受到其他因素的显著威胁(马玉硕等, 2025)。然而, 该地区大型真菌的物种分布范围、种群数量和动态变化等信息的掌握仍有欠缺(王科等, 2020b)。更为深入系统地开展九连山大型真菌多样性的调查、分类鉴定、资源评价和保护等研究仍迫在眉睫(李熠等, 2020)。

ORCID

肖银润 https://orcid.org/0000-0002-5650-3585

参考文献

Bau T, Bao HY, Li Y (2014) A revised checklist of poisonous mushrooms in China. Mycosystema, 33, 517–548. (in Chinese with English abstract) [图力古尔, 包海鹰, 李玉 (2014) 中国毒蘑菇名录. 菌物学报, 33, 517–548.]

Bau T, Li HJ, Bao HY, Li Y (2024) A revised checklist of poisonous mushrooms in China. Journal of Fungal Research, 22, 301–321. (in Chinese with English abstract) [图力古尔, 李海蛟, 包海鹰, 李玉 (2024) 中国毒蘑菇新修订名录. 菌物研究, 22, 301–321.]

Bau T, Li Y (2000) Study on fungal flora diversity in Daqinggou Nature Reserve. Chinese Biodiversity, 8, 73–80. (in Chinese with English abstract) [图力古尔, 李玉 (2000) 大青沟自然保护区大型真菌区系多样性的研究. 生物多样性, 8, 73–80.]

Chang ST, Wasser SP (2018) Current and future research trends in agricultural and biomedical applications of medicinal mushrooms and mushroom products. International Journal of Medicinal Mushrooms, 20, 1121–1133.

Chen CG, Zhong JJ, Yu CM, Yao QM, Xu P, Li JP, Li XH, Wu ZH (2024) Investigation of a fatal case caused by *Amanita exitialis* poisoning. Chinese Journal of Industrial Medicine, 37, 646–665. (in Chinese) [陈冲贵, 钟加菊, 余成敏, 姚群梅, 许苹, 李吉品, 李祥虎, 吴兆华 (2024) 一起致命鹅膏中毒死亡事件调查. 中国工业医学杂志, 37, 646–665.]

Chen ZH (2022) Application of edible and medicinal fungi in traditional Chinese medicine and medicine and food. China Modern Medicine, 29(29), 132–137, 144. (in Chinese with English abstract) [陈增华 (2022) 食药用菌在中医药及药品食品中的应用. 中国当代医药, 29(29), 132–137, 144.]

Dai YC, Yang ZL (2008) A revised checklist of medicinal fungi in China. Mycosystema, 27, 801–824. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 杨祝良 (2008) 中国药用真菌名录及部分名称的修订. 菌物学报, 27, 801–824.]

Dai YC, Yang ZL, Cui BK, Wu G, Yuan HS, Zhou LW, He SH, Ge ZW, Wu F, Wei YL, Yuan Y, Si J (2021) Diversity and systematics of the important macrofungi in Chinese forests. Mycosystema, 40, 770–805. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 杨祝良, 崔宝凯, 吴刚, 袁海生, 周丽伟, 何双辉, 葛再伟, 吴芳, 魏玉莲, 员瑗, 司静 (2021) 中国森林大型真菌重要类群多样性和系统学研究. 菌物学报, 40, 770–805.]

Dai YC, Zhou LW, Yang ZL, Wen HA, Bau T, Li TH (2010) A revised checklist of edible fungi in China. Mycosystema, 29, 1–21. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 周丽伟, 杨祝良, 文华安, 图力古尔, 李泰辉 (2010) 中国食用菌名录. 菌物学报, 29, 1–21.]

Gu WT, Liu QQ, Xu GL (2024) Newly recorded vascular plants in Jiangxi Province. Shandong Forestry Science and Technology, 54(6), 73–75. (in Chinese with English abstract) [顾文婷, 刘清清, 徐国良 (2024) 九连山自然保护区维管植物新资料. 山东林业科技, 54(6), 73–75.]

Guo JQ, Zheng TT, Zhang H, Zhang R (2025) Clinical characterization of 182 patients with poisonous mushroom poisoning in Yichang City. Bachu Medical Journal, 8(11), 23–29. (in Chinese with English abstract) [郭建强, 郑婷婷, 张恒, 张蓉 (2025) 宜昌市182例毒蘑菇中毒患者的临床特征分析. 巴楚医学, 8(11), 23–29.]

Jia BH, Zhang J, Yan XP (2022) Medicinal fungus *Coriolus versicolor* and its artificial cultivation methods. Hunan Agricultural Sciences, (3), 101–103. (in Chinese with English abstract) [贾冰红, 张俊, 颜新培 (2022) 药用真菌云芝及其人工培养技术. 湖南农业科学, (3), 101–103.]

Jiang YH, Wang K, Huang JM, Bian LS, Yuan Y (2024) Diversity and funga of macrofungi in Xiaolongmen National Forest Park, Beijing, North China. Mycosystema, 43, 230296. (in Chinese with English abstract) [姜雨含, 王科, 黄嘉茂, 边禄森, 员瑗 (2024) 北京小龙门国家森林公园大型真菌多样性与区系研究. 菌物学报, 43, 230296.]

Kinge TR, Goldman G, Jacobs A, Ndiritu GG, Gryzenhout M (2020) A first checklist of macrofungi for South Africa.

① 李雪瑶 (2021) 吉林省红菇属真菌物种多样性及生药资源研究. 硕士学位论文, 吉林农业大学, 长春.

MycoKeys, 63, 1–48.

Li B, Shang NJ, Yang TJ, Zhao DG, Zhu GS, Zhou JJ, Su RR, Wu HW, Gui Y (2022) Resource collection and diversity of macrofungi resources at Wangmo and Ceheng in Guizhou Province. China Cucurbits and Vegetables, 35(10), 26–33. (in Chinese with English abstract) [李彪, 尚念杰, 杨通静, 赵德刚, 朱国胜, 周佳佳, 苏荣荣, 武华文, 桂阳 (2022) 贵州省册亨县和望谟县大型真菌资源收集及鉴定分析. 中国瓜菜, 35(10), 26–33.]

Li J, Liu YY, Hu ZQ, Du ZW, Wang X, Wang X (2023) Comparison of the effects of cultivation of *Irpex lacteus* in five different opening methods. Edible and Medicinal Mushrooms, 31, 401–405. (in Chinese with English abstract) [李健, 刘义勇, 胡志强, 杜忠伟, 王旭, 王鑫 (2023) 白囊耙齿菌5种不同开口方式栽培的效果比较. 食药用菌, 31, 401–405.]

Li TS, Lu JR, Xu FF, Lu ZY, Zhang Y, Zhao Q (2025) Macrofungal diversity in Jingdong District of Ailaoshan National Nature Reserve and a new species of *Cystoderma*. Mycosystema, 44, 250105. (in Chinese with English abstract) [黎泰顺, 鲁金荣, 徐富凤, 鲁志云, 张颖, 赵琪 (2025) 哀牢山国家级自然保护区景东片区大型真菌多样性及囊皮伞属一新种. 菌物学报, 44, 250105.]

Li Y, Li TH, Yang ZL, Bau T, Dai YC (2015) Atlas of Chinese Macrofungal Resources. Central China Farmers' Press, Zhengzhou. (in Chinese) [李玉, 李泰辉, 杨祝良, 图力古尔, 戴玉成 (2015) 中国大型菌物资源图鉴. 中原农民出版社, 郑州.]

Li Y, Liu DM, Wang K, Wu HJ, Cai L, Cai L, Li JS, Yao YJ (2020) Red list assessment of macrofungi in China: Challenges and measures. Biodiversity Science, 28, 66–73. (in Chinese with English abstract) [李熠, 刘冬梅, 王科, 吴海军, 蔡蕾, 蔡磊, 李俊生, 姚一建 (2020) 中国大型真菌红色名录评估中存在的问题及今后的对策. 生物多样性, 28, 66–73.]

Li YN, Zhang TZ, Zhou YB, Zou XM, Yin Y, Li H, Liu LY, Zhang SZ (2021) Ectomycorrhizal symbioses increase soil calcium availability and water use efficiency of *Quercus acutissima* seedlings under drought stress. European Journal of Forest Research, 140, 1039–1048.

Luo JL, Wang YD, Luo F (2025) Analysis of the epidemiological characteristics of mushroom poisoning events in Jiujiang from 2016 to 2023. China Food Safety Magazine, (3), 190–192. (in Chinese with English abstract) [罗江琳, 王亚丹, 罗菲 (2025) 2016–2023年九江市毒蘑菇中毒事件流行特征分析. 食品安全导刊, (3), 190–192.]

Ma YS, Zhang LR, Chai HX, Xu LH, Hu WJ, Wu F (2025) Diversity of macrofungi in Shitai County, Anhui Province, eastern China. Mycosystema, 44, 250137. (in Chinese with English abstract) [马玉硕, 张丽荣, 柴慧霞, 徐立宏, 胡文静, 吴芳 (2025) 安徽省石台县大型真菌多样性. 菌物学报, 44, 250137.]

Mao XL (2000) The Macrofungi in China. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. (in Chinese) [卯晓岚 (2000) 中国大型真菌. 河南科学技术出版社, 郑州.]

Mao XL (2006) Poisonous mushrooms and their toxins in China. Mycosystema, 25, 345–363. (in Chinese with English abstract) [卯晓岚 (2006) 中国毒菌物种多样性及其毒素. 菌物学报, 25, 345–363.]

Qin W, Huang LH, Wang JW, Deng CY (2020) Checklist of medicinal fungi in Guizhou. Ⅴ. Polypores, Basidiomycota. Guizhou Science, 38(3), 15–20. (in Chinese with English abstract) [秦维, 黄丽华, 汪建文, 邓春英 (2020) 中国贵州药用真菌资源. Ⅴ. 多孔菌类. 贵州科学, 38(3), 15–20.]

Rao YB, Zhang JL (2024) Biological characteristics, domestication and cultivation of wild *Gymnopilus subpurpuratus*. Biotechnology Bulletin, 40(4), 264–270. (in Chinese with English abstract) [饶永斌, 张君丽 (2024) 亚紫裸伞的生物学特性及驯化栽培. 生物技术通报, 40(4), 264–270.]

Song YY, Huang QX, Li ZL, Wang JJ, Zhang T, Hu LJ, Bu WS, Zhang CC (2025) Characteristics of species diversity in the evergreen broad-leaved forest in Jiulian Mountain and its response to snow disasters. Biological Disaster Science, 48, 29–38. (in Chinese with English abstract) [宋育英, 黄钦秀, 李子林, 王佳骏, 张彤, 胡禄洁, 卜文圣, 张参参 (2025) 九连山常绿阔叶林物种多样性特征及其对雪灾的响应. 生物灾害科学, 48, 29–38.]

Wang J, Xia ZL, Li R, Chen XH, Xie L (2024) Evaluation of 18 wild specimens of *Auricularia auricula* and their medicinal properties. Journal of Chinese Medicinal Materials, 47, 295–302. (in Chinese) [王娇, 夏志兰, 李戎, 陈小红, 谢玲 (2024) 18个野生云芝种质资源及药材品质评价. 中药材, 47, 295–302.]

Wang JW, Hong J, Deng CY (2018) Checklist of medicinal fungi in Guizhou. I. Ascomycota. Guizhou Science, 36(5), 18–23. (in Chinese with English abstract) [汪建文, 洪江, 邓春英 (2018) 中国贵州药用真菌资源. Ⅰ. 子囊菌门. 贵州科学, 36(5), 18–23.]

Wang K, Liu DM, Cai L, Wu HJ, Li Y, Wei TZ, Wang YH, Wu HM, Wei XD, Li BB, Li JS, Yao YJ (2020a) Methods and procedures of the red list assessment of macrofungi in China. Biodiversity Science, 28, 11–19. (in Chinese with English abstract) [王科, 刘冬梅, 蔡蕾, 吴海军, 李熠, 魏铁铮, 王永会, 吴红梅, 卫晓丹, 李斌斌, 李俊生, 姚一建 (2020a) 中国大型真菌红色名录评估方法和程序. 生物多样性, 28, 11–19.]

Wang K, Zhao MJ, Su JH, Yang L, Deng H, Wang YH, Wu HJ, Li Y, Wu HM, Wei XD, Wei TZ, Cai L, Yao YJ (2020b) The use of checklist of fungi in China database in the red list assessment of macrofungi in China. Biodiversity Science, 28, 74–98. (in Chinese with English abstract) [王科, 赵明君, 苏锦河, 杨柳, 邓红, 王永会, 吴海军, 李熠, 吴红梅, 卫晓丹, 魏铁铮, 蔡磊, 姚一建 (2020b) 中国菌物名录数据库在大型真菌红色名录编制中的作用. 生物多样性, 28, 74–98.]

Wang SN, Nie CF, Chen LG, Zeng H, Yan JQ (2025) Research on the species diversity of macrofungi in Wuyishan National Park. In: Abstracts of the 2025 Annual Conference of the Chinese Society for Mycology: Fungal Diversity and

Systematics. Chinese Society for Mycology, Nanchang. (in Chinese) [王晟楠, 聂澄丰, 陈林根, 曾辉, 颜俊清 (2025) 武夷山国家公园大型真菌物种多样性研究. 见: 中国菌物学会2025年学术年会论文摘要: 菌物多样性及系统学. 中国菌物学会, 南昌.]

Wei J, Gao W, Huang CY (2021) A checklist of edible ectomycorrhizal mushrooms in China. Mycosystema, 40, 1938–1957. (in Chinese with English abstract) [魏杰, 高巍, 黄晨阳 (2021) 中国菌根食用菌名录. 菌物学报, 40, 1938–1957.]

Wu F, Liu SB, Wang XH, Zhang M, Yang ZL, Dai YC (2026) Species cataloging of edible and medicinal fungi in China. Mycosystema, 45, 250237. (in Chinese with English abstract) [吴芳, 刘树彬, 王向华, 张明, 杨祝良, 戴玉成 (2026) 中国食药用菌物种编目. 菌物学报, 45, 250237.]

Xiao YR, Liu CL, Hu N, Wang BW, Zheng KY, Zhao ZW, Li T (2023) Contributions of ectomycorrhizal fungi in a reclaimed poplar forest (*Populus yunnanensis*) in an abandoned metal mine tailings pond, southwest China. Journal of Hazardous Materials, 448, 130962.

Xu GL, Zhang XH, Song YY, Zhuo XH, Yan FL (2024) A preliminary study on forest fruits and wild vegetables in Jiulianshan Mountain, Jiangxi Province. Biological Disaster Science, 47, 310–320. (in Chinese with English abstract) [徐国良, 张晓海, 宋育英, 卓小海, 颜福林 (2024) 江西九连山森林水果和野生蔬菜初探. 生物灾害科学, 47, 310–320.]

Xu WQ, Li Y, Li HJ, Liu DM, Yang N, Zhang Q, He SH (2023) Species diversity and resource evaluation of macrofungi in Beijing. Biodiversity Science, 31, 23196. (in Chinese with English abstract) [徐维启, 李玥, 李海蛟, 刘冬梅, 杨宁, 张琦, 何双辉 (2023) 北京市大型真菌物种多样性调查与资源评价. 生物多样性, 31, 23196.]

Yang XF, Li FQ, Han SL, Li JY, Wang TX (2005) Study on the resources of medicinal macrofungi in the Dabie Mountain of Henan. Journal of Wuhan Botanical Research, 23, 393–397. (in Chinese with English abstract) [杨相甫, 李发启, 韩书亮, 李景原, 王太霞 (2005) 河南大别山药用大型真菌资源研究. 武汉植物学研究, 23, 393–397.]

Yang YS, Wang WK, Deng CY, Han YF (2025) Diversity of macrofungi in Guizhou Fuyan Nature Reserve. Mycosystema, 44, 240151. (in Chinese with English abstract) [杨云深, 王万坤, 邓春英, 韩燕峰 (2025) 贵州桴焉自然保护区大型真菌物种多样性. 菌物学报, 44, 240151.]

Yu PY, Sun YP, Huang ZL, Zhu F, Sun YJ, Jiang LJ (2020) The effects of ectomycorrhizal fungi on heavy metals' transport in *Pinus massoniana* and bacteria community in rhizosphere soil in mine tailing area. Journal of Hazardous Materials, 381, 121203.

Yu WJ, Sun B, Wu TY, Ji XH (2026) Species diversity of wood-inhabiting macrofungi in Jinggangshan National Nature Reserve, Jiangxi Province, East China. Mycosystema, doi: 10.13346/j.mycosystema.260007. (in Chinese with English abstract) [余文杰, 孙斌, 巫婷玉, 季晓红 (2026) 江西井冈山国家级自然保护区大型木生真菌物种多样性. 菌物学报, doi: 10.13346/j.mycosystema. 260007.]

Zhang JL, Fu JS (2026) Domestication, cultivation and nutritional evaluation of *Fabisporus sanguineus* in Xizang. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 54(1), 148–155, 167. (in Chinese with English abstract) [张君丽, 傅俊生 (2026) 西藏血红密孔菌的驯化栽培及营养评价. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 54(1), 148–155, 167.]

Zhang YC, Liu JR, Liu Y, Mou GF (2025) Investigation of macrofungi resources in Cenwanglaoshan National Nature Reserve. Guihaia, 45, 2009–2020. (in Chinese with English abstract) [张艳成, 刘金容, 刘演, 牟光福 (2025) 岑王老山国家级自然保护区大型真菌资源调查. 广西植物, 45, 2009–2020.]

Zhao K, Cao R (2023) Atlas of Jiulingshan Macrofungi in Jiangxi. Jiangxi People's Publishing House, Nanchang. (in Chinese) [赵宽, 曹锐 (2023) 江西九岭山大型真菌图鉴. 江西人民出版社, 南昌.]

Zhu AH, Ma HX (2025) Diversity of edible and medicinal fungi from National Park of Hainan Tropical Rainforest, China. Mycosystema, 44, 250091. (in Chinese with English abstract) [朱安红, 马海霞 (2025) 中国海南热带雨林国家公园食药用菌多样性. 菌物学报, 44, 250091.]

Zhu ZY, Xiao M, Ma Y, Chen MJ, Li ZZ, Luan FG (2026) Diversity and resource evaluation of macrofungi in Qiyunshan Mountain of Jiangxi Province. Mycosystema, 45, 250181. (in Chinese with English abstract) [朱正月, 肖敏, 马焱, 陈名君, 李增智, 栾丰刚 (2026) 江西齐云山大型真菌多样性及资源评价. 菌物学报 45, 250181.]

(责任编委: 崔宝凯　责任编辑: 李会丽)

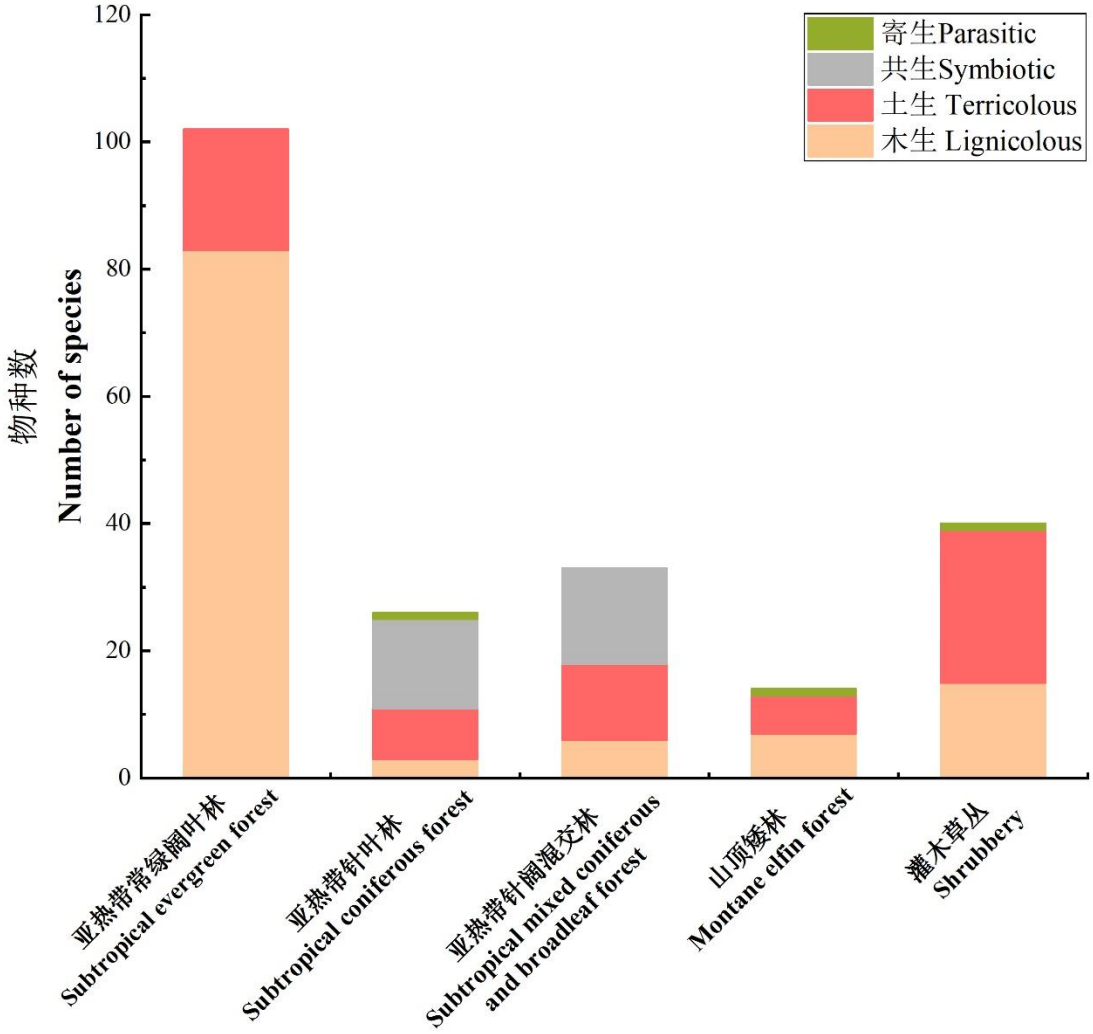
附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026103



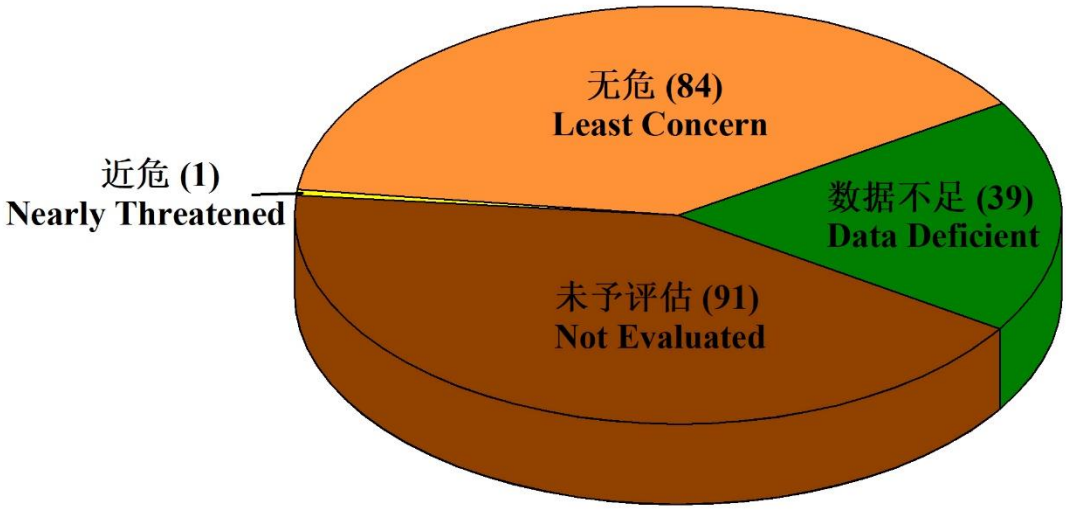
附录 3 九连山江西新记录大型真菌。a: 假紫红蘑菇; b: 云南暗银耳; c: 贵州蘑菇; d: 鳞皮假脐菇; e: 血红银耳; f: 栎树桑黄。

Appendix 3 The new record of macrofungi in Jiulianshan. a, *Agaricus parasubrutilescens*; b, *Phaeotremella yunnanensis*; c, *Agaricus guizhouensis*; d, *Tubaria furfuracea*; e, *Tremella sanguinea*; f, *Sanghuangporus quercicola*.



附录 4 不同植被类型和营养类型下大型真菌物种数

Appendix 4 The number of macrofungal species under different vegetation types and nutritional types in Jiulianshan



附录 5　九连山大型真菌濒危状况

Appendix 5　Endangerment status of macrofungal species in Jiulianshan

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 25499, pages 1–11
doi: 10.17520/biods.2025499
cstr: 32101.14.biods.2025499

•综述•

头孢藻属的分类学困境与物种多样性：从形态学、分子系统学到组学

方姣[1], 覃黎明[1], 谌嘉丽[1], 金涵玉[1], 桂思媛[1], 吕诗颖[1], 郑伊可[1], 胡征宇[2], 朱欢[2], 刘国祥[2*]

1. 江汉大学生命科学学院微藻合成生物学与绿色制造研究院, 武汉 430056; 2. 中国科学院水生生物研究所藻类生物学重点实验室, 武汉 430072

摘要: 头孢藻属(*Cephaleuros*)隶属于绿藻门石莼纲橘色藻目橘色藻科, 是重要的植物病原藻类, 可侵染多种经济植物, 引发“藻斑病”或者“红锈病”; 部分物种还作为光合共生藻参与地衣形成。本文系统综述了头孢藻属分类学研究的进展、困境及未来方向。该属早期分类依赖藻体形态、孢子囊结构及侵染深度等特征, 但因模式标本遗失、表型可塑性强、种间形态重叠等问题, 导致分类混乱与物种误判。近年来, 基于18S rDNA、ITS和*rbc*L等分子标记的系统发育研究, 明确了该属的单系性及其在橘色藻目中的系统位置, 揭示了茂盛头孢藻(*C. virescens*)等物种的复系性, 暗示属内存在大量隐存种。然而, 这些研究也凸显出形态数据与分子结果冲突、物种取样不全面、传统分子标记分辨率不足等问题。组学时代的到来为该属的分类研究提供了新机遇, 叶绿体基因组分析为该属的单系起源提供了进一步支持, 但目前仅报道了6个头孢藻叶绿体基因组数据, 线粒体与核基因组的研究尚属空白。未来研究需重点关注以下方面: (1)加强全球范围的样本采集与分子数据扩充; (2)重新厘定模式物种身份, 建立可靠的分类基准; (3)构建融合形态、分子、寄主特异性及多组学数据的“整合分类学”框架, 并积极探索人工智能在特征识别与数据整合中的应用。通过多学科交叉与协作, 有望建立更为稳定、客观的头孢藻属分类体系, 从而为其所致病害的防控、生物资源的可持续利用以及藻类陆地化研究提供坚实的科学基础。

关键词: 绿藻; 橘色藻科; 头孢藻属; 藻斑病; 共生藻

方姣, 覃黎明, 谌嘉丽, 金涵玉, 桂思媛, 吕诗颖, 郑伊可, 胡征宇, 朱欢, 刘国祥 (2026) 头孢藻属的分类学困境与物种多样性: 从形态学、分子系统学到组学. 生物多样性, 34, 25499. doi: 10.17520/biods.2025499; cstr: 32101.14.biods.2025499.
Fang J, Qin LM, Shen JL, Jin HY, Gui SY, Lü SY, Zheng YK, Hu ZY, Zhu H, Liu GX (2026) Taxonomic challenges and species diversity of the genus *Cephaleuros*: A review from morphology to molecular systematics to omics. Biodiversity Science, 34, 25499. doi: 10.17520/biods.2025499; cstr: 32101.14.biods.2025499.

Taxonomic challenges and species diversity of the genus *Cephaleuros*: A review from morphology to molecular systematics to omics

Jiao Fang[1], Liming Qin[1], Jiali Shen[1], Hanyu Jin[1], Siyuan Gui[1], Shiying Lü[1], Yike Zheng[1], Zhengyu Hu[2], Huan Zhu[2], Guoxiang Liu[2*]

1 *Institute of Microalgal Synthetic Biology and Green Manufacturing, School of Life Sciences, Jianghan University, Wuhan 430056, China*
2 *Key Laboratory of Algal Biology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China*

ABSTRACT

Background: *Cephaleuros*, a genus within the family Trentepohliaceae (Ulvophyceae, Chlorophyta), is a significant plant-pathogenic alga. It infects a range of economically important plants, causing diseases commonly known as “algal spot disease” or “red rust”. Additionally, certain species of *Cephaleuros* act as photosynthetic partners in lichen symbioses.

收稿日期 Received: 2025-12-18; 接受日期 Accepted: 2026-04-14
基金项目: 湖北省教育厅科学技术研究计划青年人才项目(Q20254409)、江汉大学高层次人才启动金(08840001)、江汉大学学生科研项目(2025zd072)、仙桃市黄鳝产业高质量发展中心科研项目(202412003)和湖北季荷环境有限公司研究项目(ZH2025-70) Supported by the Youth Talent Project of Science and Technology Research Program of Hubei Provincial Department of Education (Q20254409), High-Level Talent Research Start-up Fund of Jianghan University (08840001), Student Research Project of Jianghan University (2025zd072), Research Project of High-Quality Development Center for Eel Industry of Xiantao City (202412003), and Research Project of Hubei Jihe Environment Company Limited (ZH2025-70)
* 通讯作者 Author for Correspondence. E-mail: liugx@ihb.ac.cn

Progress: This article provides a systematic review of the advances, challenges, and future directions in the taxonomy of the genus *Cephaleuros*. Early classification of this genus relied on morphological traits such as thallus structure, sporangial characteristics, and depth of host tissue invasion. However, taxonomic confusion and species misidentification have arisen due to issues such as the loss of type specimens, high phenotypic plasticity, and overlapping morphological features among species. Recent phylogenetic studies employing molecular markers including 18S rDNA, ITS, and *rbc*L have confirmed the monophyly of *Cephaleuros* and clarified its phylogenetic position within the order Trentepohliales. These studies also revealed the polyphyletic nature of species such as *C. virescens*, suggesting the presence of numerous cryptic species within the genus. Nonetheless, such research has highlighted persistent challenges, including conflicts between morphological and molecular data, incomplete species sampling, and insufficient resolution of conventional molecular markers.
Prospects: Future research should focus on: (1) expanding global sampling efforts and molecular data acquisition; (2) re-evaluating the identities of type species to establish a reliable taxonomic baseline; and (3) developing an integrated taxonomic framework that combines morphological, molecular, host-specificity, and multi-omics data, while exploring the application of artificial intelligence in feature recognition and data integration. Through interdisciplinary collaboration, a more stable and objective classification system for *Cephaleuros* can be established. This will provide a solid scientific foundation for controlling associated plant diseases, promoting sustainable use of biological resources, and advancing research on algal terrestrialization.
Key words: green algae; Trentepohliaceae; *Cephaleuros*; algal spot disease; phycobiont

头孢藻属(*Cephaleuros*)隶属于绿藻门石莼纲橘色藻目橘色藻科, 是一类对多种高等植物具有致病性的藻类。根据AlgaeBase (https://www.algaebase.org/)统计, 该属目前在全球范围内被分类学认可的物种约17种, 主要分布在热带和亚热带地区(Guiry & Guiry, 2025)。头孢藻是鳄梨(*Persea americana*)、茶(*Camellia sinensis*)、龙眼(*Dimocarpus longan*)等多种经济植物的病原物(Nelson, 2008; Ramya et al., 2013; Kumar et al., 2019), 其侵染常导致植物叶片、小枝及果实表面出现“藻斑病”或者“红锈病”。严重感染时, 头孢藻会引起寄主植物组织坏死, 降低叶片光合面积, 并导致水分以及营养物质的流失, 从而造成多种经济作物减产, 品质下降, 或影响观赏植物的美学价值(Brooks et al., 2015)。此外, 部分头孢藻可与真菌共生形成地衣, 作为光合共生藻为地衣提供有机养分, 并增强其对环境的适应性(Jiang et al., 2020; Kosecka et al., 2020)。另一方面, 头孢藻富含多种不饱和脂肪酸与类胡萝卜素等生物活性成分, 在食品与保健品开发中具有潜在利用价值(Wang YY et al., 2025; Zhang & Long, 2025)。该属物种常寄生在植物叶片表面, 其独特生长方式为研究寄生植物与寄主间的相互作用提供了理想材料。

准确鉴定头孢藻属物种是其资源化利用与有效防治的前提。然而, 当前头孢藻属的分类研究仍面临一系列挑战, 如物种形态易受寄主环境影响、模式标本遗失以及若干种类的系统发育位置尚未明确等。本文系统梳理了该属在传统形态分类中面临的困境, 总结了系统发育研究的现状与挑战, 并对未来分类研究重点方向进行了展望, 以期为该属进一步的分类学修订提供参考。

1 头孢藻属的分类学历史及传统困境

分类学是生态学、行为学、遗传学、保护生物学等众多生命科学领域的基石。所有与植物相关的研究, 均应建立在对研究对象学名准确鉴定的基础之上(Singh, 2025)。头孢藻属作为绿藻门石莼纲橘色藻科中的一个类群, 其分类学研究不仅关系到藻类系统发育的基础科学问题, 还在农业病害防控、植物保护、资源化利用等方面具有重要意义。

头孢藻是石莼纲中一类营寄生生活的陆生丝状藻类。石莼纲物种大多生活于海洋环境, 且具有丰富的形态多样性(Cocquyt et al., 2010), 而头孢藻属在系统发育上处于石莼纲中由水生向陆生过渡的关键节点(Li et al., 2021)。因此, 深入开展对头孢藻属的分类与系统学研究, 不仅能够为解析绿藻适应陆生环境的分子机制提供重要线索, 也能为揭示石莼纲内部形态多样性的演化路径提供关键证据。

1.1 分类历史

Kunze (1827)[①]根据1株采自苏里南的寄生性样本建立了头孢藻属, 模式种命名为茂盛头孢藻

① Kunze O (1827) Weigelt, Surinam Exsiccati. (private documents)

(*Cephaleuros virescens*)。Cunningham (1879)将在印度采集到的1株寄生藻命名为*Mycoidea parasiticus*, 并建立了新属*Mycoidea*, 但Hariot (1889)认为Cunningham (1879)描述的新属*Mycoidea*与Kunze (1827)[①]建立的头孢藻属是同物异名。Karsten (1891)沿用了*Cephaleuros*这一属名, 并新增了5个种, 分别是疏松头孢藻(*C. solutus*)、平滑头孢藻(*C. laevis*)、微白头孢藻(*C. albidus*)、极小头孢藻(*C. minimus*)和寄生头孢藻(*C. parasiticus*)。之后, 陆续又有头孢藻属新种被报道, 比如, 拉氏头孢藻(*C. lagerheimii*)、亨宁头孢藻(*C. henningsii*)等(Schmidle, 1898, 1902)。Raciborski (1900)建立了新属*Weneda*, 模式种为*Weneda purpurea*。Wille (1909)将*Weneda purpurea*转移到头孢藻属, 并命名为*Cephaleuros purpurea*。1939年, Printz修订了头孢藻属, 在Karsten (1891)描述的6个种的基础上又增加了7个种。同时将*Mycoidea parasiticus*、*Cephaleuros mycoidea*和*Phyllactidium tropicum*作为模式种茂盛头孢藻的异名处理(Printz, 1939)。1942年, Fritsch根据标本*Chrooderma endophyticus*建立了新属*Chrooderma* (Fritsch, 1942)。但是1964年Printz将该种转移到头孢藻属并将其定名为*Cephaleuros endophyticus* (Printz, 1964)。1997年, Thompson和Wujek重新修订了头孢藻属, 并加入了6个新种和1个新变种, 并认为头孢藻属中的*Cephaleuros laevis*、*C. albidus*、*C. candelabrum*、*C. pulvinatus*、*Chrooderma endophyticus*以及*Phycopeltis hawaiiensis*都是茂盛头孢藻的同物异名(Thompson & Wujek, 1997)。2009年, Suto和Ohtani报道了采集自日本的3个头孢藻新种, 分别是: 青木头孢藻(*Cephaleuros aucubae*)、日本头孢藻(*C. japonicus*)和微小头孢藻(*C. microcellularis*) (Suto & Ohtani, 2009)。

1.2 传统分类学的困境

头孢藻属的早期分类主要依赖形态学特征, 然而, 由于该属藻体藻丝与真菌菌丝在形态上高度相似, 因此经常被误作为真菌。例如, 1965年报道的一种约4,000万年前的化石, 最初被鉴定为真菌*Pelicothallus villosus*, 后经修订确认为头孢藻属成员(Reynolds & Dunn, 1984)。类似地, 1982年曾被描述为真菌*Veralucia brasiliensis*的物种, 也在后续研究中被原研究者更正为寄生头孢藻(Reynolds & Dunn, 1982)。1947年在美国东南部的广玉兰(*Magnolia grandiflora*)上发现的一种常见叶斑病最初被认为由真菌*Glomerella cingulata*引起, 直至1984年该病原被重新鉴定为茂盛头孢藻(Holcomb & Henk, 1984)。这些不准确的鉴定影响了对头孢藻属生物学特性及其所致藻斑病的科学认知, 也不利于藻斑病的治理与科学防控策略的制定。

头孢藻属物种的形态由直立枝、匍匐层、内分枝3部分组成(图1), 其早期分类的主要依据为藻体侵染深度、藻体是否愈合、细胞形状与大小、细胞分枝方式、孢子囊梗形态、不育毛的长度, 数量以及单生还是簇生、配子囊的着生位置以及单生还是簇生等重要形态特征(Thompson & Wujek, 1997)。藻体生长位置是区别头孢藻属物种的重要形态特征: 生长在角质层与上皮细胞之间的称为皮下种(subcuticular speices) (图2A), 代表物种有青木头孢藻、散生头孢藻(*Cephaleuros diffusus*)等; 藻体向下进一步穿透到叶肉细胞的称为细胞间质种(intercellular species) (图2B), 代表物种有寄生头孢

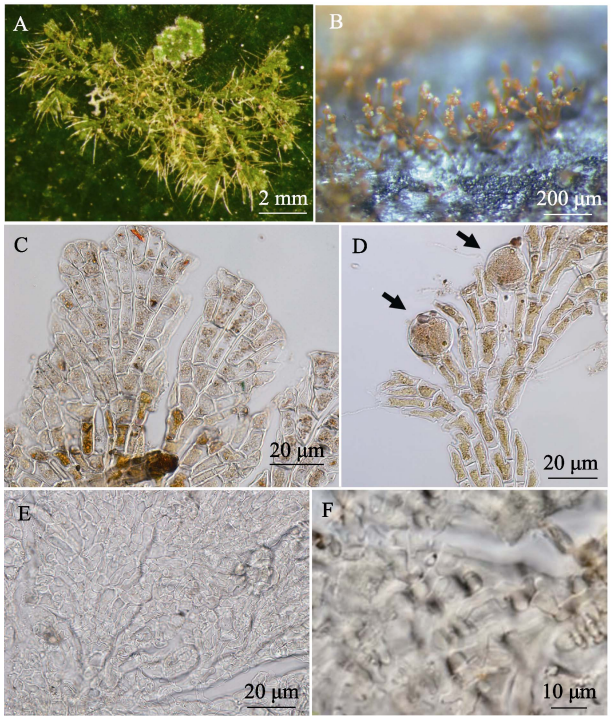


图1 头孢藻属物种形态特征。A: 不育毛; B: 孢子囊梗; C: 匍匐层藻体; D: 配子囊(黑色箭头所指); E–F: 假根。
Fig. 1 Morphological characteristics of *Cephaleuros* species. A, Sterile hairs; B, Sporangiophore; C, Prostrate algal thallus; D, Gametangia (indicated by black arrows); E–F, Rhizoids.

① Kunze O (1827) Weigelt, Surinam Exsiccati. (private documents)

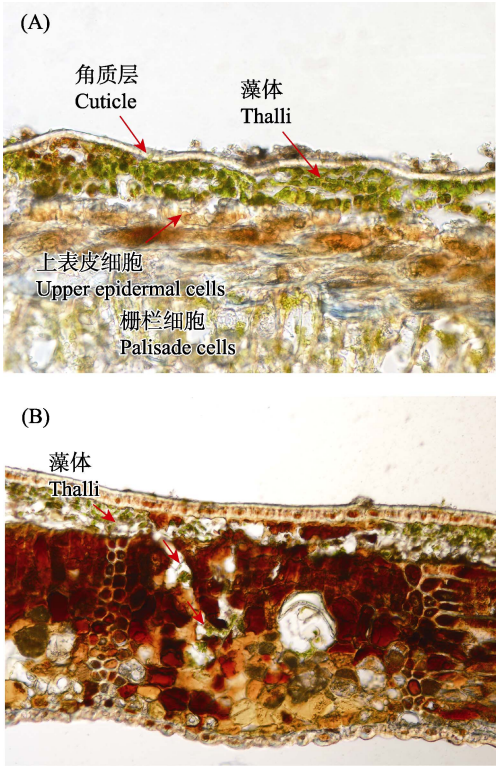


图2　头孢藻属物种的两种宿主入侵类型。A: 藻体生长在角质层与上表皮细胞之间; B: 藻体穿过上表皮细胞, 入侵到宿主叶肉组织内。

Fig. 2　Two host invasion types of *Cephaleuros*. A, Thalli growth between the cuticle and upper epithelial cells; B, Algal penetration through upper epidermal cells, invading the host mesophyll tissue.

藻、冠状头孢藻(*Cephaleuros biolophus*)等。孢子囊梗是头孢藻属区别于橘色藻科其他几个属的重要特征。头孢藻属的孢子囊梗有3种形态: 有些种的孢子囊梗顶部是倒梨形的头细胞, 头细胞上轮生有侧生孢子囊, 它们之间通过支撑细胞相连接, 这种最为常见; 有些种的头细胞生长在孢子囊梗顶端和侧枝上, 在顶端头细胞上轮生4个侧生孢子囊, 1–2个侧生孢子囊着生在侧生头细胞上, 如冠状头孢藻的孢子囊梗就是这种形态; 有些种的所有侧生孢子囊都着生在孢子囊梗上, 孢子囊梗顶端没有头细胞, 如极小头孢藻的孢子囊梗就是这种形态。后来还可通过染色体计数的方式作为鉴定头孢藻属不同物种的关键鉴别依据(Suto & Ohtani, 2011)。这些为头孢藻的早期认知奠定了形态学基础。

然而, 形态学方法的局限性在属内物种区分中日益凸显。首先, 模式标本丢失, 导致后人无法通过与模式标本进行详细的形态比对来明确其真实身份。就模式种茂盛头孢藻来说, 其细胞大小这一形态特征在不同专著中的取值范围也不一样, 比如: (12–36 μm) × (4–12 μm) (Printz, 1939)、(22–35 μm) × (13–14 μm) (Sarma, 1986)、(23–57 μm) × (10–20 μm) (Thompson & Wujek, 1997)、(22–79 μm) × (7–24 μm) (Suto & Ohtani, 2009)、(18–68 μm) × (6–25 μm) (Muthukumar et al., 2015)以及(29–48 μm) × (10–16 μm) (Suto et al., 2014)。

其次, 早期头孢藻属的分类学鉴定很少关注假根这一形态特征, 属内各物种的假根形态特征缺乏。有研究推断, 头孢藻属内可能存在具有相同直立枝和匍匐层但假根形态不同的物种。因此, 完善假根的形态特征对解决该属的分类问题可能具有重要价值(Zhu et al., 2017)。

再者, 头孢藻属内存在表型可塑性。在不同光照、湿度、基质等环境条件下, 头孢藻的藻斑大小、细胞大小、配子囊大小及分枝程度可能发生显著变化。这导致传统仅基于形态的分类体系存在主观性和不稳定性, 极易将同一物种的不同表型误判为不同物种。例如, 有研究发现同种头孢藻在革质叶上的假根比在其他质地上的假根长(Fang et al., 2021a)。

此外, 头孢藻属物种之间的形态特征相对保守且重叠严重。首先, 许多用于区分的特征(如细胞大小范围)存在连续变异, 缺乏明确的、非此即彼的界限, 使得分类标准的制定带有相当程度的主观性。以茂盛头孢藻和卡氏头孢藻(*Cephaleuros karstenii*)的区分为例, 两者唯一的形态学区分特征就是细胞大小, 但这却是一个相当模糊且模棱两可的特征, 因为两者的细胞大小范围存在重叠。例如, Thompson和Wujek (1997)报道的茂盛头孢藻细胞长 × 宽为(23–57 μm) × (10–20 μm), 而卡氏头孢藻为(23–59 μm) × (7–14 μm), 两者在长度上几乎完全重叠。Printz (1939)的专著中也同样存在类似的情况。其次, 在实际鉴定过程中, 部分标本表现出介于不同种之间的形态特征, 难以准确鉴定为某个具体的种。

综上所述, 从进化生物学、农业病害防控、资源化利用及形态学等视角来看, 头孢藻属分类学不仅是一个基础科学问题, 更是关乎农业生产、生态安全与产业应用的重要科学议题。该属的分类历史

既彰显了形态学在早期研究中的奠基作用, 也深刻揭示出传统分类范式在面对藻类高度表型可塑性与保守性时所表现出的局限。这些分类学上的困境不仅影响了对头孢藻属物种多样性的准确认知, 也给其系统发育关系的厘清以及藻斑病有效防控策略的构建带来了根本性挑战。

2 分子系统发育研究进展与面临的新问题

基于形态学的方法往往因为分类特征未出现、形态可塑性或鉴定者的主观因素等原因无法进行准确的物种鉴定。随着分子技术的广泛应用, 头孢藻属的分类研究已从传统的形态观察深入到分子序列分析, 这显著推动了对其系统发育关系的理解, 同时也揭示了分类体系中存在的深层问题。

2.1 主要研究进展

分子数据的应用揭示了头孢藻属的单系性, 以及与橘色藻科其他类群之间的亲缘关系。如国外学者基于18S rDNA和*rbc*L基因序列证实了头孢藻属在绿藻门橘色藻科中的单系性, 为形态分类提供了分子佐证(López-Bautista et al., 2006; Rindi et al., 2009)。我国科研工作者在头孢藻属的分类学研究中也做出了系统贡献。早期, 李益健(1983)在湖北武汉发现了1株寄生在油茶(*Camellia oleifera*)上的头孢藻, 但当时并未鉴定到具体的种。黎尚豪和毕列爵(1998)在《中国淡水藻志(第五卷): 绿藻门》中记录了采自湖北、湖南、江西、云南等地的头孢藻共4个种, 分别是极小头孢藻、拉氏头孢藻、卡氏头孢藻和茂盛头孢藻。近年来, 分子数据的应用揭示了头孢藻属与橘色藻科其他类群之间的亲缘关系。Zhu等(2014)基于18S rDNA序列重建了石莼纲的系统发育关系树, 首次明确了头孢藻属与气孔藻属(*Stomatochroon*)互为姐妹类群的亲缘关系。随后, Zhu等(2017)基于18S rDNA和ITS的联合分析构建了涵盖中国头孢藻属物种的系统发育框架, 并揭示宽阔头孢藻(*Cephaleuros expansus*)、散生头孢藻、卡氏头孢藻及茂盛头孢藻均为复系类群。蔡志英等(2020)通过形态学观察和18S rDNA基因序列分析, 首次在我国橡胶树(*Hevea brasiliensis*)上发现了由茂盛头孢藻引起的藻斑病。Fang等(2021a)通过对中国南方头孢藻的系统取样, 结合多分子标记(18S rDNA、ITS、28S rDNA、*rbc*L)分析, 将头孢藻属划分为9个主要分支, 并报道了分子系统发育分析与传统形态鉴定之间的冲突。基于我国学者的持续调查, 截至2026年2月, 我国已报道的头孢藻属物种共10种, 包括: 茂盛头孢藻、寄生头孢藻、卡氏头孢藻、散生头孢藻、宽阔头孢藻、德鲁特头孢藻(*Cephaleuros drouetii*)、肿毛头孢藻(*C. tumidae-setae*)、拉氏头孢藻、亨宁头孢藻以及极小头孢藻(Zhu et al., 2017; 方姣等, 2020; Fang et al., 2021a)。具体的物种名录和分布详见附录1。

最近的研究发现头孢藻的入侵深度属于保守分类性状, 并与系统发育分析一致(Huang et al., 2023)。本研究结合18S rDNA和ITS序列联合构建的系统发育树也支持这一结论(图3)。此外, Huang等(2023)指出, 早期研究中形态特征与系统发育树的不一致性可能源于形态学数据与分子数据并非取自同一藻斑, 进而造成物种鉴定错误。该研究发现, 同一叶片上可能存在多种不同的头孢藻, 甚至在同一藻斑上也可能有不止一种头孢藻。因此, 未来研究应基于从同一藻斑中形态相近的部分同步获取形态与分子数据的前提下, 再对头孢藻进行鉴定, 避免误判和错判。

2.2 面临的新问题

尽管分子系统发育研究取得了显著进展, 但也随之暴露出一系列亟待解决的新问题。首先, 形态数据与分子结果的冲突日益显著(Fang et al., 2021a)。许多基于关键形态特征(如细胞大小、孢子囊形态、分枝方式)鉴定的物种, 在分子系统树上呈现为多系状态, 比如模式种茂盛头孢藻。因此, 不同形态结构的变异范围及其在界定不同物种上的有效性有待进一步研究。其次, 当前对头孢藻属的物种取样仍不全面。明确关键物种特别是模式种的分子身份, 是构建稳定的分类系统的基础。然而, 许多已知物种, 如青木头孢藻、日本头孢藻、微小头孢藻, 迄今尚未获得分子序列数据, 导致其系统发育位置尚不明确。未来应增加采样密度和深度以解决这一问题。另外, 有研究发现, 在形态上高度相似、曾被归为同一物种的不同株系之间, 在系统发育树上的位置相距甚远(Zhu et al., 2017; Fang et al., 2021a)。这表明头孢藻属中存在广泛的“隐存种”, 其物种多样性远高于以往的形态学估计。另外, 18S rDNA、ITS以及*rbc*L分子标记的分辨率有限, 难以

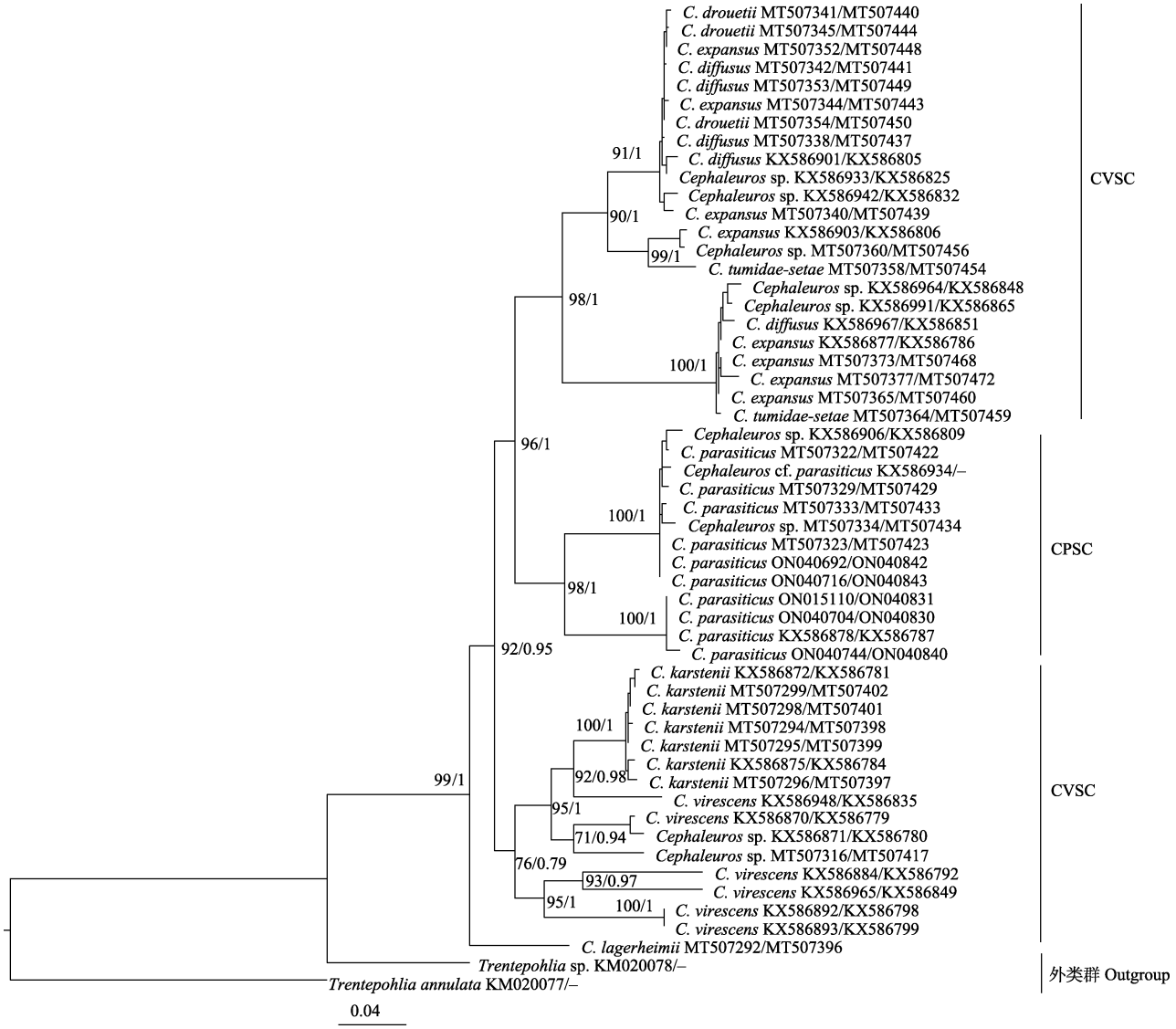


图3　基于头孢藻属18S rDNA和ITS序列联合构建的系统发育树。种名后面斜线左边是18S rDNA序列的GenBank号(来源于美国国家生物技术信息中心数据库(NCBI), https://www.ncbi.nlm.nih.gov/), 右边是ITS序列的GenBank号, –代表序列缺失。系统发育树分支上的值从左至右分别代表Bootstrap支持值(%)和Bayesian后验概率。CVSC代表藻体生长在角质层与上表皮细胞之间的头孢藻属物种, CPSC代表藻体穿透上表皮细胞, 侵入到叶肉组织的头孢藻属物种。

Fig. 3　Phylogenetic tree of the genus *Cephaleuros* constructed using concatenated 18S rDNA and ITS sequences. GenBank accession numbers (obtained from the National Center for Biotechnology Information database (NCBI), https://www.ncbi.nlm.nih.gov/) for 18S rDNA and ITS are provided after the species names, separated by a slash. Branch labels show bootstrap support values (%) (left) and Bayesian posterior probabilities (right). CVSC represents the *Cephaleuros* species that grow between the cuticle and upper epithelial cells of leaves. CPSC represents the *Cephaleuros* species whose thalli penetrate the upper epidermal cells and invade the mesophyll tissue.

解决头孢藻这个分类困难且复杂的类群的系统发育关系。

综上, 分子标记在头孢藻属系统发育研究中虽取得重要进展, 但仍面临形态与分子冲突、关键物种取样不全、隐存种广泛存在以及传统分子标记分辨率不足等多重挑战, 亟需引入更高分辨率的基因组数据, 从组学层面重新审视该属的系统发育关系与物种界定问题。

3　组学时代分子系统发育研究进展与面临的机遇和挑战

随着测序技术的飞速发展, 基因组学为藻类系

统分类研究提供了新的机遇。在绿藻系统学研究中, 组学数据已成功解析多个复杂类群的系统发育关系。例如, Li等(2023)基于叶绿体基因组的系统发育分析揭示了团藻目中多细胞性状的演化历程。Wang T等(2025)利用核基因组数据明确了共球藻纲的系统位置。这些研究展示了组学数据在藻类分类学中的广泛应用潜力。

叶绿体基因组因其结构稳定、基因保守且序列信息丰富, 已成为重建植物和藻类系统发育关系的重要工具(张韵洁和李德铢, 2011)。头孢藻属物种的质体基因组是丢失了1个反向重复区(inverted repeat, IR)的圆环形结构, 这与同样是寄生习性的樟科无根藤属(*Cassytha*)的叶绿体基因组结构一样(Song et al., 2017)。然而, 头孢藻属的叶绿体基因组数据目前仍存在取样不均衡、代表性物种不足的问题。例如, 亨宁头孢藻、宽阔头孢藻等物种的叶绿体基因组尚未见报道。Fang等(2021b)首次报道了该属3个物种(茂盛头孢藻、卡氏头孢藻、寄生头孢藻)的叶绿体基因组数据, 从基因组层面证实了头孢藻属的单系起源。随后, 该团队进一步补充了3个物种(拉氏头孢藻、散生头孢藻和茂盛头孢藻(与前面不同藻株))的叶绿体基因组数据(Fang et al., 2024)。截至目前, 全球已报道的17种头孢藻中, 已测序叶绿体基因组的仅5种(附录2)。本研究基于叶绿体基因组蛋白编码基因构建的系统发育树显示(图4), 模式种茂盛头孢藻仍是复系, 该结果与基于传统分子标记的分析一致(图3)。总体来看, 头孢藻属的质体基因组资源仍相当有限, 未来应该加强属内代表类群的质体基因组测序。

与质体基因相比, 线粒体基因具有较低的替代率和同源性水平, 这使得它们在重建快速进化或古老群体的系统发育关系方面有特别价值(Richardson et al., 2013)。然而, 目前尚未有关于头孢藻属线粒体基因组的相关报道。基于我们团队前期针对头孢藻属类群开展的二代测序分析结果(Fang et al., 2021b), 发现这一现状背后存在多个技术难点。在全基因组测序中, 叶绿体基因组拷贝数高、测序深度极大, 易于组装获得完整序列; 而线粒体基因组在细胞中的拷贝数远低于叶绿体, 含量极低, 同时受到核基因组序列及样本中微生物污染序列的强烈干扰, 难以从混合数据中有效富集与正确拼装。

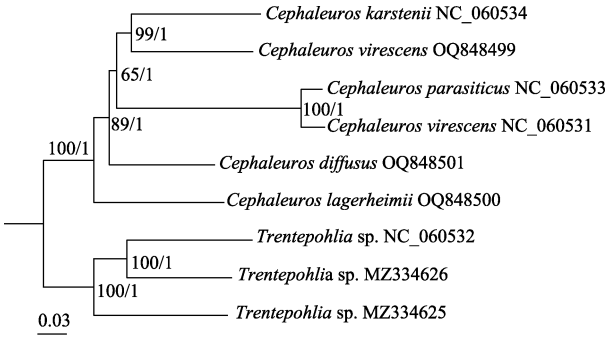


图4　基于65个叶绿体蛋白编码基因构建的头孢藻属系统发育树。种名后面对应的是NCBI (美国国家生物技术信息中心, https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)数据库中的GenBank号。系统发育树采用PhyloSuite v1.2.3 (Zhang et al., 2020)软件进行构建, 分支上的值从左至右分别代表Bootstrap支持值(%)和Bayesian后验概率。

Fig. 4　Phylogenetic tree of the genus *Cephaleuros* inferred from 65 chloroplast protein-coding genes. The species names are followed by their corresponding GenBank accession numbers from the NCBI database. The tree was constructed using PhyloSuite v1.2.3 (Zhang et al., 2020). The values at the branches represent the bootstrap support values (%) and Bayesian posterior probabilities (from left to right).

加之二代测序读长短, 难以跨越重复区、组装易碎片化、完整环化率低。此外, 在藻类尤其是头孢藻属这类寄生性藻类中, 其线粒体基因组还可能因寄生生活史发生结构简化、碎片化或多环化, 类似高等寄生植物中出现的多染色体构型(Ma et al., 2025), 这进一步提升了测序与组装难度。因此, 目前仍无头孢藻属线粒体基因组的相关报道, 并非研究忽视, 而主要受限于测序富集难度高、序列组装困难等技术瓶颈, 未来可通过线粒体富集测序或长读长测序等技术手段予以重点突破。

质体在解析植物和藻类系统发育关系中的局限性也日益凸显。一方面, 质体基因组用于系统发育分析存在误差。另一方面, 质体基因组的系统发育信息有限, 且是单亲遗传(杜新宇等, 2019)。随着测序技术的提升, 系统发育基因组学逐步发展到利用核基因组数据解析不同类群间的亲缘关系, 核基因组也将是未来解决头孢藻属分类难题的关键数据来源。然而, 目前尚未见头孢藻属核基因组数据的报道。这可能是由于核基因组的测序与组装技术门槛较高, 数据庞大, 对计算资源和算法工具提出了更高要求; 此外, 目前仅有少数模式物种或经济植物的核基因组完成测序, 大量非模式植物或藻类缺乏近缘物种的参考基因组序列。值得注意的是,

同科的橘色藻属(*Trentepohlia*)物种芬芳橘色藻(*T. odorata*)已完成核基因组测序, 其大小为111.78 Mb (Li et al., 2026), 这为头孢藻属的核基因组测序、组装、注释及后续分析提供了重要参考。此外, 基因组加倍、基因家族的扩张与收缩等进化事件, 给直系同源基因的鉴定带来了挑战, 而基因的直系同源性是其适用于系统发育分析的基本前提。尽管如此, 随着参考基因组的不断积累和生物信息学方法的持续优化, 上述问题已可在一定程度上得到有效克服。因此, 核基因组在头孢藻属系统分类研究中不仅能提供更全面的进化信息, 还能有效弥补质体基因组单亲遗传带来的局限, 是未来推动该属系统发育与分类体系完善的核心数据类型。当然, 在推动组学研究的同时, 不能忽视分子特征、形态性状及生理学、生态学等传统数据的整合分析。基因组数据是构建系统发育框架的“骨架”, 而形态、生态、生理等传统证据则是“血肉”。只有将多源数据有机结合, 才能避免“为建树而建树”, 真正将系统发育结果转化为稳定、自然的分类系统, 从而实现组学数据与分类实践的有效衔接。

4 头孢藻的寄主多样性

头孢藻属为橘色藻科中典型的陆生寄生绿藻, 寄主范围跨越多科高等植物, 不同物种在寄主选择上呈现显著分化。根据本研究整理的寄主记录(附录3), 茂盛头孢藻、疏松头孢藻、冠状头孢藻、日本头孢藻等物种寄主范围广泛, 跨多科植物, 属于广谱寄生型; 而青木头孢藻、披毛头孢藻(*Cephaleuros pilosa*)等仅侵染少数特定寄主, 表现为专性寄生。寄主特异性作为头孢藻属分类与进化研究的核心性状, 长期以来受关注不足, 现有资料多停留在寄主记录层面, 机制性研究相对匮乏。

首先, 这种寄主差异性的形成可能与其地理分布格局有关。广布物种伴随人类活动与跨区域传播, 长期适应多样寄主, 形成广谱寄生策略。例如茂盛头孢藻寄主遍布山茶科、樟科、壳斗科、木犀科等数十科植物, 在亚洲、美洲多地均有记录, 是典型的随栽培作物与园林植物扩散而形成的广谱寄生类型。与之相对, 局限分布的物种(如热带、岛屿特有种)仅接触少数植物, 长期定向选择形成专性寄生。例如青木头孢藻目前仅报道寄生于青木(*Aucuba japonica*)上, 披毛头孢藻仅记录于泰国的莽吉柿(*Garcinia mangostana*)上, 均表现出明显的宿主专一性与分布局限性。其次, 寄主差异形成机制可能与头孢藻的侵染能力以及对寄主次生防御物质的耐受性有关。广谱物种可能具备更丰富的细胞壁降解酶、更高效的附着结构, 并且可耐受多酚、萜类、生物碱等多样防御物质, 可穿透不同植物角质层。而专性物种仅适应特定寄主表皮结构以及特定寄主的化学防御体系, 侵入机制高度特化。例如日本头孢藻可稳定侵染冬青科、山茶科、罗汉松科等多种木本植物, 表明其具备较强的角质层穿透与表皮定殖能力, 宿主适配范围更宽。同样以茂盛头孢藻为例, 它能在茶、柑橘(*Citrus reticulata*)、杧果(*Mangifera indica*)、番石榴(*Psidium guajava*)、龙眼等化学防御差异显著的寄主上成功定殖, 显示出对多样次生代谢物的高耐受能力。还有一个可能的原因是分类学不清导致部分物种呈现寄主广泛性。例如, 大量形态相似但遗传分化显著的隐蔽谱系被归入模式种茂盛头孢藻, 使其寄主记录异常宽泛, 这并非真正单一物种具备极宽宿主范围。寄主特异性是头孢藻属重要的分类与进化性状, 未来应结合分子界定、寄主验证与功能基因组, 系统解析专性与广谱寄生的形成机制, 为该属物种划分与演化研究提供关键依据。

5 展望

尽管现有研究已极大地加深了我们对头孢藻属分类多样性的理解, 但仍然存在诸多挑战和未解之谜。在过去10多年中, 随着分子数据和测序技术的发展, 头孢藻属的单系性以及与橘色藻科其他类群之间的亲缘关系已经确定, 但是, 当前分类主要依赖有限的形态学特征(如藻体生长位置、藻丝形态及孢子形态), 而这些性状易受环境因子影响, 导致种间界限模糊。此外, 分子系统发育研究仍局限于少数基因片段(如18S rDNA、ITS、*rbc*L), 缺乏全基因组或转录组水平的数据, 难以解析该属内部的系统发育关系。基于此, 未来建议从以下几个方面对头孢藻属进行研究。

(1)增强样本采集密度, 扩大样本采集范围。针对头孢藻属一些物种系统发育位置不确定的问题, 未来应该加强样品采集的深度和广度, 特别是覆盖

那些研究不足、分类模糊或仅凭形态特征描述的类群, 以期获取这些物种的分子数据, 以提高系统发育推断的准确性和稳定性。另外, López-Bautista等(2006)发现来自美国、南非和中国的茂盛头孢藻藻株尽管形态相似, 但它们在系统发育树上并未聚集在一起。未来开展更大尺度的国际合作对头孢藻属的系统分类修订工作是很有必要的。

(2)模式物种身份重新厘定。模式种是分类学中属及以上分类单元命名合法性的核心依据、形态与谱系界定的基准。只有明确了模式物种的身份, 后续研究才能据此可靠地判断其他分离株与模式种之间的亲缘关系。Kunze (1827)[①]基于采集自苏里南的1株标本建立了头孢藻属, 并将该标本作为头孢藻属的模式种, 命名为茂盛头孢藻。但目前该标本已经遗失, 因此模式种的身份一直很困惑。无论是基于DNA分子标记, 还是叶绿体基因组学的系统发育分析, 均显示茂盛头孢藻分布在系统发育树的不同分支中(López-Bautista et al., 2006; Zhu et al., 2017; Fang et al., 2024)。由于缺乏可供复核的原始凭证标本, 早期形态描述与现代分子数据之间难以建立可靠的对应关系, 导致物种界限模糊, 严重制约了该属系统发育框架的构建与分类系统的稳定性。因此, 重新确立模式物种的真实身份已成为推动头孢藻属系统修订的首要科学前提与紧迫任务。通过从模式物种原始产地或生态相似生境中采集新鲜材料, 与早期文献中的形态描述进行系统比对, 结合多基因(如18S rDNA、*rbc*L、ITS及基因组标记)与显微形态的综合分析, 重新指定模式种的身份, 建立具有完整分子特征与显微形态数据的模式种, 为属级分类单元提供稳定可靠的比对基准迫在眉睫。在明确模式物种分子身份的基础上, 开展涵盖全球主要分布区的系统基因组学研究, 厘清头孢藻属物种的系统发育关系。此举有望解决因标本遗失导致的分类学混乱, 并为属内物种的划分提供客观依据, 从而推动头孢藻属的系统发育分类学迈向一个基于整合证据、稳定可验证的新阶段。

(3)整合分类学是有必要的。随着形态学、遗传学、生态学、系统发育基因组学在植物分类学应用上的普遍化, 许多研究通过结合多种数据来源的整合分类学的方法处理疑难类群, 为物种鉴定、分类和系统发育关系构建了更准确、全面的框架(Tiburtini et al., 2023; Zhang et al., 2024; Zaman et al., 2025)。虽然近年来头孢藻属的分类学工作取得了一些进展(Zhu et al., 2017; Fang et al., 2021a; Huang et al., 2023), 但其物种呈现特定寄主偏好的原因及其寄主选择机制尚未得到系统解析。另一方面, 分类学的发展应该注入新的技术方法, 如大数据、人工智能(artificial intelligence, AI)等, 以提升植物分类的准确性、高效性及方便性, 减少主观性。最近, 有研究表明, 结合人工智能的整合分类学在统一物种概念框架下, 能够实现自动特征学习和数据整合, 从而减少物种界定中的主观性(Karbstein et al., 2024)。例如, 中国科学院植物研究所团队基于中国植物图像库(Plant Photo Bank of China, PPBC, http://ppbc.iplant.cn)数据, 整合植物形态、地理分布与分类学信息, 利用深度卷积神经网络算法开发了一个针对超过2万个物种的植物识别模型(20K model), 可鉴定中国96%的常见植物, 显著提升了标本的鉴定效率, 为人工智能驱动的整合分类学研究提供了典型实践案例(Xie et al., 2024)。因此, 未来研究亟需整合形态学数据、寄主特异性数据、多组学数据、人工智能等方面信息, 构建稳健的、客观的、趋于自然的头孢藻属整合分类体系。同时, 应鼓励分类学者与生物信息学家、生态学家跨学科合作, 将传统分类经验融入大数据解读过程, 形成兼具科学性与实用性的分类体系, 以期为藻斑病的快速识别与鉴定提供便捷。

① Kunze O (1827) Weigelt, Surinam Exsiccati. (private documents)

ORCID

方姣 https://orcid.org/0000-0002-3399-9418
刘国祥 https://orcid.org/0000-0001-8565-2363

参考文献

Brooks FE, Rindi F, Suto Y, Ohtani S, Green M (2015) The Trentepohliales (Ulvophyceae, Chlorophyta): An unusual algal order and its novel plant pathogen—*Cephaleuros*. Plant Disease, 99, 740–753.

Cai ZY, Shi YP, Dai LM, Liu YX, Li LL, Jiang GZ, Yao YL, Mu HJ (2020) The foliicolous parasitic alga *Cephaleuros virescens* on *Hevea brasiliensis*. Journal of Northwest Forestry University, 35(1), 183–188. (in Chinese with English abstract) [蔡志英, 施玉萍, 戴利铭, 刘一贤, 李岚岚, 蒋桂芝, 姚永林, 穆洪军 (2020) 寄生橡胶树叶上的头孢藻. 西北林学院学报, 35(1), 183–188.]

Cocquyt E, Verbruggen H, Leliaert F, De Clerck O (2010) Evolution and cytological diversification of the green

seaweeds (Ulvophyceae). Molecular Biology and Evolution, 27, 2052–2061.

Cunningham DD (1879) On *Mycoidea parasitica*, a new genus of parasitic algae, and the part which it plays in the formation of certain lichens. Transactions of the Linnean Society of London: Botany, 1, 301–316.

Du XY, Lu JM, Li DZ (2019) Advances in the evolution of plastid genome structure in lycophytes and ferns. Biodiversity Science, 27, 1172–1183. (in Chinese with English abstract) [杜新宇, 卢金梅, 李德铢 (2019) 石松类和蕨类植物质体基因组结构演化研究进展. 生物多样性, 27, 1172–1183.]

Fang J, Li SY, Liu BW, Liu GX, Hu ZY, Zhu H (2021a) Molecular phylogeny and morphology of *Cephaleuros* (Trentepohliales, Chlorophyta) from southern China. Phycologia, 60, 189–199.

Fang J, Liu BW, Liu GX, Verbruggen H, Zhu H (2021b) Six newly sequenced chloroplast genomes from Trentepohliales: The inflated genomes, alternative genetic code and dynamic evolution. Frontiers in Plant Science, 12, 780054.

Fang J, Zheng LL, Liu GX, Zhu H (2024) Comparative analysis of chloroplast genomes in *Cephaleuros* and its related genus (*Trentepohlia*): Insights into adaptive evolution. Genes, 15, 839.

Fang J, Zhu H, Liu GX, Hu ZY (2020) Newly recorded species of *Cephaleuros* in China. Plant Science Journal, 38, 47–57. (in Chinese with English abstract) [方姣, 朱欢, 刘国祥, 胡征宇 (2020) 头孢藻属中国新记录种. 植物科学学报, 38, 47–57.]

Fritsch FE (1942) *Chrooderma*, a new genus of subaerial algae. Annals of Botany, 6, 565–575.

Guiry MD, Guiry GM (2025) AlgaeBase. National University of Ireland, Galway. https://www.algaebase.org. (accessed on 2025-11-22)

Hariot MP (1889) Notes sur le genre *Cephaleuros*. Journal of Botany, 3, 128–149.

Holcomb GE, Henk C (1984) Spot of *Magnolia grandiflora*. Phytopathology, 74, 822.

Huang YC, Tsai CY, Wang CL (2023) Host invasion type is a phylogenetically conserved characteristic of *Cephaleuros*. Plant Disease, 107, 3222–3229.

Jiang SH, Lücking R, Xavier-Leite AB, Cáceres MES, Aptroot A, Portilla CV, Wei JC (2020) Reallocation of foliicolous species of the genus *Strigula* into six genera (Lichenized Ascomycota, Dothideomycetes, Strigulaceae). Fungal Diversity, 102, 257–291.

Karbstein K, Kösters L, Hodač L, Hofmann M, Hörandl E, Tomasello S, Wagner ND, Emerson BC, Albach DC, Scheu S, Bradler S, de Vries J, Irisarri I, Li H, Soltis P, Patrick Mäder P, Wäldchen J (2024) Species delimitation 4.0: Integrative taxonomy meets artificial intelligence. Trends in Ecology & Evolution, 39, 771–784.

Karsten G (1891) Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, 10, 1–66.

Kosecka M, Jabłońska A, Flakus A, Rodriguez-Flakus P, Kukwa M, Guzow-Krzemińska B (2020) Trentepohlialean algae (Trentepohliales, Ulvophyceae) show preference to selected mycobiont lineages in lichen symbioses. Journal of Phycology, 56, 979–993.

Kumar V, Anal AKD, Gupta AK, Nath V (2019) Occurrence of algal leaf spot on longan (*Dimocarpus longan*) caused by *Cephaleuros virescens* in India. Indian Journal of Agricultural Sciences, 89, 1241–1244.

Li SH, Bi LJ (1998) Flora Algarum Sinicarum Aquae Dulcis, Tomus V: Chlorophyta. Science Press, Beijing. (in Chinese) [黎尚豪, 毕列爵 (1998) 中国淡水藻志(第五卷): 绿藻门). 科学出版社, 北京.]

Li X, Hou Z, Xu CJ, Shi X, Yang LX, Lewis LA, Zhong BJ (2021) Large phylogenomic data sets reveal deep relationships and trait evolution in chlorophyte green algae. Genome Biology and Evolution, 13, evab101.

Li X, Shi X, Cheng H, Zhang SY, Yang ZP, Ma XY, Zhong BJ (2023) Chloroplast phylogenomics of unicellular and colonial Volvocales provides perspectives on the evolution of morphological characters. Journal of Systematics and Evolution, 61, 127–142.

Li YH, Fang J, Ma XY, Wang H, Zhang SY, Peng Y, Chen L, Liu GX, Zhu H, Zhang ZH, Zhong BJ (2026) Genome of aerial alga *Trentepohlia odorata* reveals insights into the evolution of terrestrial lifestyle in green algae. Journal of Genetics and Genomics, 53, 433–446.

Li YJ (1983) Studies on *Cephaleuros virescens* groun on *Camellia oleifera*. Journal of Wuhan University (Natural Science Edition), 29(1), 61–65. (in Chinese with English abstract) [李益健 (1983) 对寄生油茶上的头孢藻的研究. 武汉大学学报(自然科学版), 29(1), 61–65.]

López-Bautista JM, Rindi F, Guiry MD (2006) Molecular systematics of the subaerial green algal order Trentepohliales: An assessment based on morphological and molecular data. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 56, 1709–1715.

Ma Y, López-Pujol J, Yan DQ, Deng ZK, Zhou Z, Niu JM (2025) Complete mitochondrial genomes of the hemiparasitic genus *Cymbaria* (Orobanchaceae): Insights into repeat-mediated recombination, phylogenetic relationships, and horizontal gene transfer. BMC Genomics, 26, 314.

Muthukumar T, Uma E, Priyadharsini P (2015) Occurrence of foliicolous parasitic alga *Cephaleuros virescens* on cultivated ornamental plants in southern India. Botanica Lithuanica, 20, 87–98.

Nelson SC (2008) *Cephaleuros* species, the plant-parasitic green algae. Plant Disease, 43, 1–6.

Printz H (1939) Vorarbeiten zu einer monographie der Trentepohliaceen. Nytt Magasin für Naturvidenskaberne, 80, 137–210.

Printz H (1964) Die chaetophoralen der binnengewässer. Hydrobiologia, 24, 1–376.

Raciborski M (1900) Parasitische Algen und Pilze Java's. Staatsdruckerei, Batavia.

Ramya M, Ponmurugan P, Saravanan D (2013) Management of *Cephaleuros parasiticaus* Karst (Trentepohliales: Trentepohliaceae), an algal pathogen of tea plant, *Camellia sinsensis* (L) (O. Kuntze). Crop Protection, 44, 66–74.

Reynolds DR, Dunn PH (1982) Foliicolous fungi from Brazil: The new genus *Veralucia*. Mycologia, 74, 854–857.

Reynolds DR, Dunn PH (1984) A fungus-like alga. Mycologia, 76, 719–721.

Richardson AO, Rice DW, Young GJ, Alverson AJ, Palmer JD (2013) The "fossilized" mitochondrial genome of *Liriodendron tulipifera*: Ancestral gene content and order, ancestral editing sites, and extraordinarily low mutation rate. BMC Biology, 11, 29.

Rindi F, Lam DW, López-Bautista JM (2009) Phylogenetic relationships and species circumscription in *Trentepohlia* and *Printzina* (Trentepohliales, Chlorophyta). Molecular Phylogenetics and Evolution, 52, 329–339.

Sarma P (1986) The Freshwater Chaetophorales of New Zealand. Schweizerbart Science Publisher, Stuttgart.

Schmidle W (1898) Üeber einige von professor lagerheim in ecuador und jamaika gesammelte Blattalgen. Hedwigia, 37, 61–75.

Schmidle W (1902) Notizen zu einigen Süsswasseralgen. Hedwigia, 41, 150–163.

Singh N (2025) Taxonomy in trouble—An impediment to life on earth. Zootaxa, 5642, 395–400.

Song Y, Yu WB, Tan YH, Liu B, Yao X, Jin JJ, Padmanaba M, Yang JB, Corlett RT (2017) Evolutionary comparisons of the chloroplast genome in Lauraceae and insights into loss events in the Magnoliids. Genome Biology and Evolution, 9, 2354–2364.

Suto Y, Ganesan EK, West JA (2014) Comparative observations on *Cephaleuros parasiticus* and *C. virescens* (Trentepohliaceae, Chlorophyta) from India. Algae, 29, 121–126.

Suto Y, Ohtani S (2009) Morphology and taxonomy of five *Cephaleuros* species (Trentepohliaceae, Chlorophyta) from Japan, including three new species. Phycologia, 48, 213–236.

Suto Y, Ohtani S (2011) Morphological features and chromosome numbers in cultures of five *Cephaleuros* species (Trentepohliaceae, Chlorophyta) from Japan. Phycological Research, 59, 42–51.

Thompson RH, Wujek DE (1997) Trentepohliales: *Cephaleuros*, *Phycopeltis*, and *Stomatochroon*: Morphology, Taxonomy, and Ecology. Science Publishers, Enfield.

Tiburtini M, Bacchetta G, Sarigu M, Cambria S, Caputo P, De Luca D, Domina G, Turini A, Peruzzi L (2023) Integrative taxonomy of *Armeria* taxa (Plumbaginaceae) endemic to Sardinia and Corsica. Plants, 12, 2229.

Wang T, Feng H, Zhu CC, Diao RJ, Zhong BJ (2025) Phylotranscriptomics provides insights into the Mesoproterozoic-Neoproterozoic origin and diversification of green algae Trebouxiophyceae. Cell Reports, 44, 115890.

Wang YY, Peng Y, Zhu H, Zhou WJ, Bi YH, Chen L, Liu TZ (2025) Filamentous microalgae screening for carotenoid and lipid production: A promising candidate with high ammonium tolerance for wastewater treatment. Applied Biochemistry and Biotechnology, 197, 7198–7214.

Wille N (1909) Conjugatae und Chlorophyceae. In: Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet (eds Engler A, Prantl K), pp. 1–134. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Xie G, Xuan J, Liu B, Luo YB, Wang YF, Zou XH, Li M (2024) FlowerMate 2.0: Identifying plants in China with artificial intelligence. The Innovation, 5, 100636.

Zaman W, Ayaz A, Park S (2025) Integrating morphological and molecular data in plant taxonomy. Pakistan Journal of Botany, 57, 1453–1466.

Zhang D, Gao FL, Jakovlić I, Zou H, Zhang J, Li WX, Wang GT (2020) PhyloSuite: An integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies. Molecular Ecology Resources, 20, 348–355.

Zhang Q, Sun TT, Omollo WO, Le CT, Nguyen VH, Chen ZD, Lin QW, Yang Y, Liu B (2024) An integrative taxonomy of Asian *Caryodaphnopsis* (Lauraceae) based on morphology and phylogenomics. Taxon, 73, 949–970.

Zhang T, Long JJ (2025) Critical assessment of several filamentous algae as bioeconomic energy under different culture conditions. Algal Research, 88, 103992.

Zhang YJ, Li DZ (2011) Advances in phylogenomics based on complete chloroplast genomes. Plant Diversity and Resources, 33, 365–375. (in Chinese with English abstract) [张韵洁, 李德铢 (2011) 叶绿体系统发育基因组学的研究进展. 植物分类与资源学报, 33, 365–375.]

Zhu H, Hu ZY, Liu GX (2017) Morphology and molecular phylogeny of Trentepohliales (Chlorophyta) from China. European Journal of Phycology, 52, 330–341.

Zhu H, Zhao ZJ, Xia S, Hu ZY, Liu GX (2014) Morphology and phylogenetic position of *Stomatochroon reniformis* var. *chinensis* var. nov. (Trentepohliales, Ulvophyceae), a rare endobiotic alga from China. Phycologia, 53, 493–501.

(责任编委: 孙军　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025499

方姣, 覃黎明, 谌嘉丽, 金涵玉, 桂思媛, 吕诗颖, 郑伊可, 胡征宇, 朱欢, 刘国祥 (2026) 头孢藻属的分类学困境与物种多样性: 从形态学、分子系统学到组学. 生物多样性, 34, 25499. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025499

附录1 中国头孢藻属物种名录及分布

Appendix 1 Species list and distribution of *Cephaleuros* in China

物种 Species	入侵类型 Invasion types	国内分布范围 Distribution (China)	参考文献 References
茂盛头孢藻 *C. virescens*	皮下种 Subcuticular speices	海南、广东、广西、湖北、云南、福建、湖南 Hainan, Guangdong, Guangxi, Hubei, Yunnan, Fujian, Hunan	黎尚豪和毕列爵, 1998; 陈奕鹏等, 2016; Zhu et al., 2017; 蔡志英等, 2020; Fang et al., 2021
寄生头孢藻 *C. parasiticus*	细胞间质种 Intercellular species	广西、广东、海南、云南 Guangxi, Guangdong, Hainan, Yunnan	Zhu et al., 2017; 方姣等, 2020; Fang et al., 2021
卡氏头孢藻 *C. karstenii*	皮下种 Subcuticular speices	海南、广东、云南、湖北 Hainan, Guangdong, Yunnan, Hubei	黎尚豪和毕列爵, 1998; Zhu et al., 2017; Fang et al., 2021
散生头孢藻 *C. diffusus*	皮下种 Subcuticular speices	广东、云南、海南 Guangdong, Yunnan, Hainan	Zhu et al., 2017; 方姣等, 2020; Fang et al., 2021
宽阔头孢藻 *C. expansus*	皮下种 Ssubcuticular speices	广东、海南、广西 Guangdong, Hainan, Guangxi	Zhu et al., 2017; 方姣等, 2020; Fang et al., 2021
德鲁特头孢藻 *C. drouetii*	皮下种 Subcuticular speices	广东、广西、海南 Guangdong, Guangxi, Hainan	Zhu et al., 2017; 方姣等, 2020; Fang et al., 2021
肿毛头孢藻 *C. tumidae-setae*	皮下种 Subcuticular speices	广西、云南、海南 Guangxi, Yunnan, Hainan	Zhu et al., 2017; 方姣等, 2020; Fang et al., 2021
拉氏头孢藻 *C. lagerheimii*	皮下种 Subcuticular speices	广西、云南、江西 Guangxi, Yunnan, Jiangxi	黎尚豪和毕列爵, 1998; Fang et al., 2021
亨宁头孢藻 *C. henningsii*	皮下种 Subcuticular speices	广西 Guangxi	Zhu et al., 2017; 方姣等, 2020
极小头孢藻 *C. minimus*	细胞间质种 Intercellular species	湖南 Hunan	黎尚豪和毕列爵, 1998

参考文献

Cai ZY, Shi YP, Dai LM, Liu YX, Li LL, Jiang GZ, Yao YL, Mu HJ (2020) The foliicolous parasitic alga *Cephaleuros virescens* on *Hevea brasiliensis*. Journal of Northwest Forestry University, 35(1), 183–188. (in Chinese with English abstract) [蔡志英, 施玉萍, 戴利铭, 刘一贤, 李岚岚, 蒋桂芝, 姚永林, 穆洪军 (2020) 寄生橡胶树叶上的头孢藻. 西北林学院学报, 35(1), 183–188.]

Chen YP, Shi T, Cai JM, Li CP, Li BX, Huang GX (2016) Survey and pathogen identification of a new algae leaf spot disease on cassava in China. Chinese Journal of Tropical Crops, 37, 1787–1792. (in Chinese with English abstract) [陈奕鹏, 时涛, 蔡吉苗, 李超萍, 李博勋, 黄贵修 (2016) 木薯新发藻斑病在中国的发生调查及病原鉴定. 热带作物学报, 37, 1787–1792.]

Fang J, Li SY, Liu BW, Liu GX, Hu ZY, Zhu H (2021) Molecular phylogeny and morphology of *Cephaleuros* (Trentepohliales, Chlorophyta) from southern China. Phycologia, 60, 189–199.

Fang J, Zhu H, Liu GX, Hu ZY (2020) Newly recorded species of *Cephaleuros* in China. Plant Science Journal, 38, 47–57. (in Chinese with English abstract) [方姣, 朱欢, 刘国祥, 胡征宇 (2020) 头孢藻属中国新记录种. 植物科学学报, 38, 47–57.]

Li SH, Bi LJ (1998) Flora Algarum Sinicarum Aquae Dulcis, Tomus V: Chlorophyta. Science Press, Beijing. (in Chinese) [黎尚豪, 毕列爵 (1998) 中国淡水藻志(第五卷): 绿藻门). 科学出版社, 北京.]

Zhu H, Hu ZY, Liu GX (2017) Morphology and molecular phylogeny of Trentepohliales (Chlorophyta) from China. European Journal of Phycology, 52, 330–341.

方姣, 覃黎明, 谌嘉丽, 金涵玉, 桂思媛, 吕诗颖, 郑伊可, 胡征宇, 朱欢, 刘国祥 (2026) 头孢藻属的分类学困境与物种多样性: 从形态学、分子系统学到组学. 生物多样性, 34, 25499. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025499

附录2　头孢藻属已发表的叶绿体基因组统计(数据来源于NCBI, 获取日期: 2025年10月)。IR: 反向重复区。

Appendix 2　Published chloroplast genomes of *Cephaleuros* genus (accessed on 2025-10). IR, Inverted repeat.

序号 No.	物种 Species	标本号 Voucher number	GenBank编号 GenBank number	长度 Length (bp)	是否有IR区 IR region
1	茂盛头孢藻 *C. virescens*	SAG 42.85	NC060531	314,936	无 No
2	茂盛头孢藻 *C. virescens*	FJ1315	OQ848499	472,444	无 No
3	散生头孢藻 *C. diffusus*	HB1902	OQ848501	383,846	无 No
4	寄生头孢藻 *C. parasiticus*	GD1927	NC060533	266,729	无 No
5	卡氏头孢藻 *C. karstenii*	GD1942	NC060534	371,192	无 No
6	拉氏头孢藻 *C. lagerheimii*	GX1816	OQ848500	480,613	无 No

附录3 头孢藻属物种常见的寄主种类

Appendix 3 The common hosts of *Cephaleuros* spp.

物种 Species	寄主 Hosts	来源 Sources	参考文献 References
茂盛头孢藻 *C. virescens*	珊瑚树 *Viburnum odoratissimum*, 亚洲络石 *Trachelospermum asiaticum*, 女贞 *Ligustrum lucidum*, 光亮山矾 *Symplocos lucida*, *Rhododendron metternichii*, 八角金盘 *Fatsia japonica*, *Acanthopanax sciadophylloides*, 具柄冬青 *Ilex pedunculosa*, 铁冬青 *Ilex rotunda*, 鸡爪槭 *Acer palmatum*, 交让木 *Daphniphyllum macropodum*, *Daphniphyllum teijsmnni,* 秋枫 *Bischofia javanica*, 蚊母树 *Distylium racemosum*, 山茶 *Camellia japonica*, 茶 *Camellia sinensis*, 长叶润楠 *Persea japonica*, 红楠 *Machilus thunbergii*, 荷花木兰 *Magnolia grandiflora*, 天仙果 *Ficus erecta*, 白背爬藤榕 *Ficus sarmentosa* var. *nipponica*, 青冈 *Quercus glauca*, 小叶青冈 *Quercus myrsinifolia*, 白背栎 *Quercus salicina*	日本 Japan	Suto et al., 2009
	杧果 *Mangifera indica*	巴西 Brazil	Vasconcelos et al., 2018
	番石榴 *Psidium guajava*	美国 United States	Sanahuja et al., 2018
	悬钩子属一种 *Rubus* sp.	美国 United States	Browne et al., 2019
	龙眼 *Dimocarpus longan*	印度 India	Kumar et al., 2019
	茶 *Camellia sinensis*	中国 China	Lee et al., 2020
	北美木兰属一种 *Magnolia* sp.	美国 United States	Baysal-Gurel et al., 2020
	山茶属一种 *Camellia* sp.	中国 China	Liu et al., 2021
	阳桃 *Averrhoa carambola*	印度 India	Reddy et al., 2023
	悬钩子属一种 *Rubus* sp.	墨西哥 México	Cortés Martínez et al., 2023
	黑莓 *Rubus fruticosus*	美国 United States	Hemphill et al., 2023
寄生头孢藻 *C. parasiticus*	茶 *Camellia sinsensis*	印度 India	Ramya et al., 2013
	彩叶凤梨属一种 *Neoregelia* sp., 番石榴 *Psidium guajava*	美国 United States	Sanahuja et al., 2018
宽阔头孢藻 *C. expansus*	番石榴 *Psidium guajava*, 荜拔 *Piper longum*	泰国 Thailand	Sunpapao et al., 2015
	五桠果 *Dillenia indica*	美国 United States	Thompson & Wujek, 1997
卡氏头孢藻 *C. karstenii*	来檬 *Citrus aurantifolia*, 可可 *Theobroma cacao*, 马六甲蒲桃 *Syzygium malaccense*, 垂叶榕 *Ficus benjamina*	泰国 Thailand	Sunpapao et al., 2015
披毛头孢藻 *C. pilosa*	莽吉柿 *Garcinia mangostana*	泰国 Thailand	Sunpapao et al., 2015
疏松头孢藻 *C. solutus*	榴梿 *Durio zibethinus*	泰国 Thailand	Sunpapao et al., 2015
	牛心番荔枝 *Annona reticulata*, 叉叶木 *Crescentia alata*	哥斯达黎加 Costa Rica	Thompson & Wujek, 1997
	刺果番荔枝 *Annona muricata*	哥伦比亚 Colombia	Thompson & Wujek, 1997
	葫芦树 *Crescentia cujete*	萨尔瓦多 El Salvador	Thompson & Wujek, 1997
散生头孢藻 *C. diffusus*	大叶相思 *Acacia auriculiformis*	泰国 Thailand	Sunpapao et al., 2016
	太平洋面包树 *Artocarpus altilis*	印度 India	Thomas et al., 2016
	绿红厚一种 *Calophyllum* sp	哥斯达黎加 Costa Rica	Thompson & Wujek, 1997
内生头孢藻 *C. endophyticus*	悬钩子属一种 *Rubus* sp.	英格兰 England	Printz, 1964
青木头孢藻 *C. aucubae*	青木 *Aucuba japonica*	日本 Japan	Suto et al., 2009
冠状头孢藻 *C. biolophus*	青冈 *Quercus glauca*, 小叶青冈 *Quercus myrsinifolia*, 乌冈栎 *Quercus phillyraeoides*, 白背栎 *Quercus salicina*, 尖叶栲 *Castanopsis cuspidata*, *Pasania edulis*, 杨梅 *Morella rubra*	日本 Japan	Suto et al., 2009
	可可 *Theobroma cacao*	哥斯达黎加 Costa Rica	Thompson & Wujek, 1997
日本头孢藻 *C. japonicus*	日本女贞 *Ligustrum japonicum*, 光亮山矾 *Symplocos lucida*, 南烛 *Vaccinium bracteatum*, 马醉木 *Pieris japonica*, 地锦 *Parthenocissus tricuspidata*, 欧洲枸骨 *Ilex aquifolium*, 齿叶冬青 *Ilex crenata*, 全缘冬青 *Ilex integra*, 具柄冬青 *Ilex pedunculosa*, 铁冬青 *Ilex rotunda*, 红淡比 *Cleyera japonica*, 柃木 *Eurya japonica*, 厚皮香 *Ternstroemia gymnanthera*, 山茶 *Camellia japonica*, 茶梅 *Camellia sasanqua*,	日本 Japan	Suto et al., 2009

物种 Species	寄主 Hosts	来源 Sources	参考文献 References
	茶 *Camellia sinensis*, 月桂 *Laurus nobilis*, 红楠 *Machilus thunbergii*, 天竺桂 *Cinnamomum japonicum*, 罗汉松 *Podocarpus macrophyllus*		
微小头孢藻 *C. microcellularis*	光亮山矾 *Symplocos lucida*, 红楠 *Machilus thunbergii*	日本 Japan	Suto et al., 2009
亨宁头孢藻 *C. henningsii*	蕉叶白鹤芋 *Spathiphyllum cannifolium*	特立尼达和多巴哥 Trinidad and Tobago	Thompson & Wujek, 1997
	香荚兰属一种 *Vanilla* sp.	印度尼西亚 Indonesia	Schmidle, 1902
拉氏头孢藻 *C. lagerheimii*	*Calophyllum viride*	哥斯达黎加 Costa Rica	Thompson & Wujek, 1997
	鳄梨 *Persea americana*	哥伦比亚 Colombia	Thompson & Wujek, 1997
	蜜花堇 *Melicytus ramiflorus*	新西兰 New Zealand	Thompson & Wujek, 1997
极小头孢藻 *C. minimus*	*Cunninghamia minimus*	中国 China	Karsten, 1891
	蜜汁树 *Knightia excelsa*, *Coprosma australis*	新西兰 New Zealand	Thompson & Wujek, 1997
	芭蕉属一种 *Musa* sp., 蝎尾蕉属一种 *Heliconia* sp.	所罗门群岛 Solomon Islands	Thompson & Wujek, 1997
	可可 *Theobroma cacao*	哥斯达黎加 Costa Rica	Thompson & Wujek, 1997
肿毛头孢藻 *C. tumidae-setae*	野牡丹属一种 *Melastoma* sp.	哥斯达黎加 Costa Rica, 萨尔瓦多 El Salvador	Thompson & Wujek, 1997
	苘麻属一种 *Abutilon* sp.	哥伦比亚 Colombia	Thompson & Wujek, 1997

参考文献

Baysal-Gurel F, Bika R, Jennings C, Palmer C, Simmons T (2020) Comparative performance of chemical and biological-based products in management of algal leaf spot on magnolia. Hortechnology, 30, 733–740.

Browne FB, Brannen PM, Scherm H, Taylor JR, Shealey JS, Fall LA, Beasley ED (2019) Evaluation of disinfectants, algicides, and fungicides for control of orange cane blotch of blackberry in the field. Crop Protection, 122, 112–117.

Cortés-Martínez J, Cruz-Esteban S, Garay-Serrano E (2023) Identificación del alga *Cephaleuros virescens* s.l. en plantas de zarzamora (*Rubus* sp.) en el estado de Michoacán, México. Acta Botanica Mexicana, 130, 1–14.

Hemphill WH, Brannen PM, Richardson EA, Oliver JE (2023) Distinctive features of the orange cane blotch disease cycle on commercial blackberry (*Rubus fructicosis*). Horticulturae, 9, 565.

Karsten G (1891) Untersuchungen über die familie der chroolepideen. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, 10, 1–66.

Kumar V, Anal AKD, Gupta AK, Nath V (2019) Occurrence of algal leaf spot on longan (*Dimocarpus longan*) caused by *Cephaleuros virescens* in India. The Indian Journal of Agricultural Sciences, 89, 1241–1244.

Lee SH, Lin SR, Chen SF (2020) Identification of tea foliar diseases and pest damage under practical field conditions using a convolutional neural network. Plant Pathology, 69, 1731-1739.

Liu YD, Lin XD, Gao HG, Wang S, Gao X (2021) Study on the model of tea algal spot based on chlorophyll fluorescence spectrum technology. Spectroscopy and Spectral Analysis, 41, 2129–2134. (in Chinese with English abstract) [刘燕德, 林晓东, 高海根, 王舜, 高雪 (2021) 基于叶绿素荧光光谱技术的茶叶藻斑病模型研究. 光谱学与光谱分析, 41, 2129–2134.]

Printz H (1964) Die Chaetophoralen der Binnengewässer. Hydrobiologia, 24, 1–376.

Ramya M, Ponmurugan P, Saravanan D (2013) Management of *Cephaleuros parasiticau*s Karst (Trentepohliales: Trentepohliaceae), an algal pathogen of tea plant, *Camellia sinsensis* (L) (O. Kuntze). Crop Protection, 44, 66–74.

Reddy DB, Srilatha P, Murthy KGK, Madhusudhan Reddy SIVS, Reddy NP, Reddy PP, Pavani T, Snehalatha G, Sravanthi D (2023) First report of *Cephaleuros virescens* causing algal leaf spot of *Averrhoa carambola* in India. Plant Disease, 107, 3641.

Sanahuja G, Lopez P, Palmateer AJ, Chase AR (2018) Red rust of *Neoregelia Bromeliads* caused by a parasitic alga *Cephaleuros parasiticus* in Florida. Plant Health Progress, 19, 27–33.

Schmidle W (1902) Notizen zu einigen Süsswasseralgen. Hedwigia, 41, 150–163.

Sunpapao A, Pitaloka MK, Arikit S (2015) The genus *Cephaleuros* Kunze ex EMFries (Trentepohliales, Ulvophyceae) from southern Thailand. Nova Hedwigia, 101, 451-462.

Sunpapao A., Thithuan N., Pitaloka M. K., Arikit S (2016) Algal leaf spot of *lansium parasiticum* caused by *cephalaleuros* sp in Thailand. Journal of Plant Pathology, 98, 369-369.

Suto Y, Ohtani S (2009) Morphology and taxonomy of five *Cephaleuros* species (Trentepohliaceae, Chlorophyta) from Japan, including three new species. Phycologia, 48, 213–236.

Thomas, BT, Thomas VP, Bhagya MV, Nair SS, Rajan R (2016) New record of phytoparasitic alga, cephaleuros diffusus thomson & wujekin (trentepohliaceae, chlorophyta) on artocarpus incisus (thunb.) l.f. kerala, india. International Journal of Modern Botany, 3, 1–4.

Thompson RH, Wujek DE (1997) Trentepohliales: *Cephaleuros*, *Phycopeltis*, and *Stomatochroon*: Morphology, Taxonomy, and Ecology. Science Publishers, Enfield.

Vasconcelos CV, Pereira FT, Duarte EAA, de Oliveira TAS, Peixoto N, Carvalhol DDC (2018) Physiological and Molecular Characterization of *Cephaleuros virescens* Occurring in Mango Trees. Plant Pathology Journal, 34, 157–16.

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 25425, pages 1–20
doi: 10.17520/biods.2025425
cstr: 32101.14.biods.2025425

•综述•

濒危物种鳄蜥的研究进展与保护展望

柯金钊[1,2,3], 曹玉宁[1,2], 何南[4], 吕彬[1], Mona van Schingen-Khan[5], Thomas Ziegler[6], 杜卫国[7], 华彦[8], 武正军[9*], 齐银[1*]

1. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610213, 中国; 2. 中国科学院大学, 北京 101408, 中国; 3. 四川大学生命科学学院, 成都 610065, 中国; 4. 广东曲江罗坑鳄蜥省级自然保护区管理处, 广东韶关 512135, 中国; 5. German Federal Agency for Nature Conservation, Bonn 53179, Germany; 6. Cologne Zoo, Cologne 50735, Germany; 7. 复旦大学生命科学学院, 上海 200438, 中国; 8. 广东省林业科学研究院, 广州 510520, 中国; 9. 广西师范大学生命科学学院, 广西桂林 541006, 中国

摘要: 由于历史时期的栖息地丧失、国际宠物贸易驱动的人为盗猎以及其他人类活动压力, 鳄蜥(*Shinisaurus crocodilurus*)野生种群经历了长期衰退和分布范围萎缩, 目前在整个分布区内(中国和越南)均面临极高的灭绝风险。该物种被IUCN濒危物种红色名录评估为濒危(EN), 并在中国被列为国家一级重点保护野生动物, 在越南亦被列入国家重点保护野生动物名录。除了无可替代的保护价值, 鳄蜥因其重要的系统分类学地位、漫长的演化历史、特殊的生活史策略以及对环境变化的高度敏感性, 成为研究蜥蜴类群演化历程和生态适应机制的重要对象。本文系统综述了鳄蜥在分类地位与化石记录、栖息地选择、分布变迁与种群现状、遗传多样性与谱系分化, 以及圈养条件下行为节律与热生理等方面的研究进展。现有研究表明, 分子系统学和基因组学研究已明确鳄蜥在蛇蜥类系统发育中的关键位置, 并揭示了中国不同地理种群及越南亚种之间显著的遗传分化格局。遗传学与基因组学证据进一步显示, 现存种群整体遗传多样性较低, 但长期瓶颈和近交过程中可能发生了一定程度的遗传净化, 即部分有害隐性变异可能被选择性清除。与此同时, 野外调查与生态研究表明, 栖息地丧失与破碎化以及人为干扰已对鳄蜥野生种群造成持续压力; 基于气候情景的模型预测则进一步指出, 未来气候变化可能显著加剧其栖息地适宜性下降与种群长期存续风险。此外, 本文进一步概述了鳄蜥保护研究面临的关键科学问题, 并提出未来研究与管理工作的重点方向, 包括完善种群动态监测、评估气候变化背景下的适应性潜力、规范圈养种群的遗传管理、开发体色等无创指标辅助个体评估以及优化再引入与长期监测策略, 以期为鳄蜥的科学保护与管理决策提供参考。

关键词: 鳄蜥; 人工繁育; 再引入; 保护基因组学

柯金钊, 曹玉宁, 何南, 吕彬, Mona van Schingen-Khan, Thomas Ziegler, 杜卫国, 华彦, 武正军, 齐银 (2026) 濒危物种鳄蜥的研究进展与保护展望. 生物多样性, 34, 25425. doi: 10.17520/biods.2025425; cstr: 32101.14.biods.2025425.
Ke JZ, Cao YN, He N, Lü B, van Schingen-Khan M, Ziegler T, Du WG, Hua Y, Wu ZJ, Qi Y (2026) Research progress and conservation prospects for the endangered crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*). Biodiversity Science, 34, 25425. doi: 10.17520/biods.2025425; cstr: 32101.14.biods.2025425.

Research progress and conservation prospects for the endangered crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*)

Jinzhao Ke[1,2,3], Yuning Cao[1,2], Nan He[4], Bin Lü[1], Mona van Schingen-Khan[5], Thomas Ziegler[6], Weiguo Du[7], Yan Hua[8], Zhengjun Wu[9*], Yin Qi[1*]

1 *Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610213, China*
2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China*
3 *College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065, China*
4 *Management Office of Guangdong Qujiang Luokeng Crocodile Lizard Provincial Nature Reserve, Shaoguan, Guangdong 512135, China*
5 *German Federal Agency for Nature Conservation, Bonn 53179, Germany*
6 *Cologne Zoo, Cologne 50735, Germany*

收稿日期 Received: 2025-10-27; 接受日期 Accepted: 2026-02-14
基金项目: 广东省社会发展科技协同创新项目(2023A1111120022)和广东政府采购项目(SY25CS018; SGGZ20250721) Supported by the Guangdong Provincial Social Development Science and Technology Collaborative Innovation Project (2023A1111120022) and Guangdong Provincial Government Procurement Projects (SY25CS018; SGGZ20250721)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: wu_zhengjun@aliyun.com; qiyin@cib.ac.cn

7 *School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438, China*
8 *Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China*
9 *College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi 541006, China*

ABSTRACT

Background & Aims: The crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*), has experienced a dramatic decline in wild populations due to historical habitat loss, human-induced poaching driven by international pet trade, and other anthropogenic pressures; it currently faces an extremely high risk of extinction across its entire distribution range in China and Vietnam. It is assessed as Endangered by the IUCN Red List and listed as a National Class I Protected Wildlife species in China, and it is also listed as a protected species in Vietnam. Beyond its irreplaceable conservation value, *S. crocodilurus* represents an ideal model for investigating evolutionary history and ecological adaptation in lizards, owing to its unique systematic position, ancient evolutionary lineage, distinctive life-history traits, and high sensitivity to environmental change. This review aims to synthesize current research progress on *S. crocodilurus* and to identify key scientific issues relevant to its conservation and management.

Progress: Since its discovery, substantial advances have been made in studies of *S. crocodilurus*, encompassing its taxonomic status and fossil record, historical range shifts and population status, habitat selection, genetic diversity and phylogeographic structure, as well as behavioral rhythms and thermal physiology in holding facilities. Recent molecular phylogenetic and genomic studies have clarified the pivotal position of *S. crocodilurus* within anguimorph lizards and revealed pronounced genetic differentiation among geographically distinct populations in China and the Vietnamese subspecies. Genetic and genomic evidence indicates that extant populations exhibit overall low genetic diversity, although long-term population bottlenecks may have been accompanied by a certain degree of genetic purging. Field surveys and ecological studies show that habitat loss and fragmentation, together with human disturbance, have imposed persistent pressures on wild populations. Moreover, climate-scenario-based models suggest that future climate change may substantially exacerbate declines in habitat suitability and increase long-term persistence risks.

Prospects: Based on a systematic synthesis of existing research, this review highlights key scientific challenges in the conservation of *S. crocodilurus* and outlines priority directions for future research and management. These include improving long-term population monitoring, assessing adaptive potential under ongoing climate change, standardizing genetic management of captive-breeding populations, developing non-invasive indicators such as body coloration for individual assessment, and optimizing reintroduction programs and post-release monitoring strategies. Together, these efforts aim to provide a scientific foundation for evidence-based conservation and management decisions for the crocodile lizard.

Key words: *Shinisaurus crocodilurus*; artificial breeding; reintroduction; conservation genetics

鳄蜥(*Shinisaurus crocodilurus*)作为一种珍贵的“活化石”物种, 享有爬行类“大熊猫”的美誉。作为栖息地专性物种(habitat specialist species), 其生存高度依赖于未受干扰的常绿阔叶林中的山涧源头溪流环境。然而, 持续的森林砍伐、矿产开采及水利工程等人类活动导致其适宜栖息地急剧丧失与严重破碎化(Huang et al., 2008; van Schingen-Khan et al., 2015b), 直接威胁到种群的生存与延续。与此同时, 凭借着独特的体色与古老的外形, 鳄蜥在国际贸易市场备受追捧(Auliya et al., 2016; Ziegler et al., 2019)。栖息地的退化与孤立小种群的过度利用已使这一古老物种濒临灭绝(Auliya et al., 2016)。

鉴于其严峻的生存状况, 鳄蜥已于1989年被列为中国国家一级重点保护野生动物, 并于2014年被IUCN濒危物种红色名录评估为濒危(EN)物种(Nguyen et al., 2022a)。在国际贸易监管方面, 鳄蜥于1990年被列入CITES附录II, 并因其保护紧迫性于2017年升级至附录I, 该升级决定是在中国、越南与欧盟共同推动下达成的重要国际合作成果, 旨在进一步强化对该物种的跨国联合保护与贸易管控。值得注意的是, 尽管CITES试图规范其国际贸易, 使其转向人工繁育个体, 但市场上仍有大量个体实为非法捕获的野生个体(van Schingen-Khan et al., 2015b), 这为保护工作带来了新的挑战。

除了无可替代的保护价值, 鳄蜥因其重要的系统分类学地位、漫长的演化历史、特殊的生活史策略以及对环境变化的高度敏感性, 成为研究蜥蜴类群演化历程和生态适应机制的重要对象(van Schingen-Khan et al., 2015a)。目前, 学界围绕鳄蜥已开展了一系列研究, 涵盖分类地位和化石记录、

野外分布与个体数量调查、栖息地选择、遗传多样性评估以及圈养条件下的行为节律和热生理研究等领域。本文旨在系统梳理国内外鳄蜥研究的关键进展, 并在此基础上, 针对当前保护实践中的核心困境, 提出未来亟需优先开展的研究方向, 以期为该濒危物种的野生种群恢复与再引入实践提供科学依据与可行策略。

1 分类地位与化石记录

鳄蜥分类地位的确立历经了一个多世纪的探索与争论。该物种由中山大学辛树帜先生于1928年在中国广西金秀瑶族自治县大瑶山考察时首次发现, 相关标本随后由蔡国良先生送往柏林动物博物馆进行鉴定。基于其独特的形态特征, Ahl于1930年将其正式命名为*Shinisaurus crocodilurus*, 并建立单型科——鳄蜥科, 属名*Shinisaurus*用以纪念标本采集者辛树帜先生, 种加词*crocodilurus*则指其外形上类似鳄鱼的体态与尾部特征(Ahl, 1930)。早期研究主要围绕其形态学特征展开: Fan (1931)补充了其外部解剖描述, 而Nopcsa (1932)则初步提出其与婆罗无耳蜥(*Lanthanotus borneensis*)存在较近的亲缘关系。McDowell和Bogert (1954)首次描述了鳄蜥的头骨结构, 并据此主张将其与中美洲的异蜥属(*Xenosaurus*)一同归入异蜥科。此观点得到了后续一些肌肉学(Haas, 1960)与颅后骨骼(Hecht & Costelli, 1969; Costelli & Hecht, 1971)研究的支持, 但也引发了持续争议。Rieppel (1980)指出二者在三叉颌肌肉组织上存在显著差异。与此同时, 多位学者基于更全面的形态比较(包括外形、骨骼及半阴茎结构), 明确主张恢复鳄蜥科的独立地位(胡其雄等, 1984; 吴翠蘅和黄祝坚, 1986; Böhme, 1988; Ziegler & Böhme, 1997)。Estes等(1988)基于12个共有衍征(synapomorphies)的系统发育分析, 再次支持了异蜥科的归类, 反映出其分类地位在20世纪末仍存在较大争议。

关键的转折来自于化石记录的发现与分子系统学的介入。Gao和Norell (1998)的研究指出, 鳄蜥属最著名的亚洲近亲是产自中国和蒙古早白垩世的*Carusia intermedia*, 并建立了一个新的蛇蜥类演化支系Carusioidea。Evans和Wang (2005)对产自中国辽宁早白垩世的*Dalinghosaurus longidigitus*进行了详细描述, 进一步证实了该物种与鳄蜥属、异蜥属以及*Carusia*的诸多相似之处, 并将其归入Carusioidea演化支。随后, 一系列重要的化石发现进一步澄清了鳄蜥的系统发育背景, 后续研究也逐渐采用鳄蜥类(Shinisauria)来指代包含现生鳄蜥及其若干化石近亲的演化支。Conrad (2006a)描述了产自美国始新世的蛇蜥类化石*Bahndwivici ammoskius*, 由于其和鳄蜥在所有已知的骨骼结构方面具有惊人的相似性, 它被认为是鳄蜥的第一个明确化石近亲, 并据此将鳄蜥属从异蜥科中分离出来, 建立独立的鳄蜥科。此后, 产自捷克晚中新世的*Merkurosaurus ornatus* (Klembara, 2008)以及北美始新世的皮肤鳞片化石(Conrad et al., 2014)也因与鳄蜥极高的相似性, 被后续研究归入鳄蜥类演化支(Conrad et al., 2011)。最近, 来自德国中始新世的、具有鳄鱼状尾巴的蛇蜥类化石进一步证明了鳄蜥类群在当时已表现出对水生环境的适应, 这些化石显著缩短了该类群缺失的谱系间隔, 并极大扩展了其古地理分布(Smith, 2017)。分子系统学证据最终为这一长期争论画上了句号。Macey等(1999)首次利用线粒体DNA序列进行研究, 在统计上否定了异蜥科的单系性, 并建议将鳄蜥作为独立的科。此后的一系列分子系统发育研究进一步支持鳄蜥科的独立地位, 并明确了鳄蜥科与巨蜥科的姐妹群关系(Townsend et al., 2004; Wiens et al., 2012; Pyron et al., 2013)。在此过程中, Conrad (2004, 2006b)对鳄蜥骨骼系统的详尽描述为形态与分子的综合研究提供了坚实基础, 并在系统发育框架下明确了鳄蜥科与鳄蜥类的系统分类范围(Conrad, 2008; Conrad et al., 2011)。

目前, 关于鳄蜥的分类地位已形成广泛共识。最新的一项基因组研究表明鳄蜥科起源于约1亿年前(93.9 Ma)的白垩纪时期, 并与巨蜥科中的科莫多巨蜥(*Varanus komodoensis*)亲缘关系最近(Xie et al., 2022), 这与化石记录所揭示的古老渊源高度吻合。尽管这些化石发现证明了鳄蜥在形态上相当保守, 但鉴于化石记录和现生近亲类群的缺少, 我们对其起源的具体细节仍知之甚少。

2 栖息地需求与现状

鳄蜥作为一种栖息地专性物种, 其生存与繁殖

高度依赖于特定的生境条件。已有研究表明, 鳄蜥通常栖息于植被覆盖较好、人为干扰较少的常绿阔叶林中的溪流生境。其对微生境的要求极为精细, 主要包括: 溪沟底质含沙量较高、拥有长度和宽度在1.0–2.0 m的回水塘、水流速度缓慢、栖枝高度0.5–1.0 m且直径小于1.0 cm (宁加佳等, 2006; 武正军等, 2007, 2012a)。受中国广东、广西亚热带季风气候(年温度振幅较大)的影响, 鳄蜥的栖息地选择也表现出明显的季节性差异(武正军等, 2012a)。对越南种群的研究进一步印证并细化了上述生境需求, van Schingen-Khan等(2015a)指出, 鳄蜥(越南亚种)多栖息于溶解氧含量高、富营养化程度较低且可溶性钙镁化合物较少的山涧源头。与气候季节性显著的中国种群相比, 生活在气候更为稳定的越南种群表现出不同的冬眠生态适应特征, 其冬眠行为可维持于更高且更稳定的环境温度条件下, 反映了两个地理种群对区域气候环境差异的适应(van Schingen-Khan et al., 2016b)。

在诸多微生境因子中, 栖枝特征被认为是影响鳄蜥生境选择的重要因素之一。研究发现, 尽管成体在栖枝高度上无性别差异, 但体型更大的个体通常占据更高的位置, 且成体与亚成体的栖枝高度显著高于幼体。此外, 不同年龄组对栖息基质的偏好也不同: 幼体倾向于选择蕨类植物叶片, 而亚成体与成体偏好木本和藤本植物的枝条(van Schingen-Khan et al., 2015a; 罗树毅等, 2021)。栖枝高度在不同地理种群之间亦存在差异, van Schingen-Khan等(2015a)指出, 越南种群(101.33 ± 53.30 cm, n = 92)的栖枝高度高于中国广东罗坑种群(80.03 ± 40.10 cm, n = 36; 宁加佳等, 2006)。然而, 罗树毅等(2021)对广西贺州种群的研究数据显示, 当地种群(打柴冲: 104.05 ± 6.16 cm, n = 81; 吃水冲: 105.76 ± 8.88 cm, n = 38)与越南种群并无显著差异。这提示栖枝高度可能并非一个固定的栖息地特征, 而是受到当地植被类型、植被盖度及水文条件等多种因素综合影响的表现, 其在同一地区不同月份和溪沟也存在变化(罗树毅等, 2021)。在此基础上, 近期研究开始从定量角度系统解析鳄蜥的关键微生境需求。基于广东罗坑鳄蜥国家级自然保护区的系统调查, 沈君瀚等(2025)发现, 栖枝密度、溪流深度、郁闭度和溪流宽度是影响鳄蜥出现概率的关键微生境因子, 其中栖枝密度为最主要的驱动因子。该研究进一步给出了上述因子的生态阈值范围, 为理解鳄蜥微生境选择的定量机制及栖息地管理提供了更直接的依据。

目前鳄蜥的自然栖息地已经受到人类活动的严重影响, 如采矿、水利建设、森林砍伐、电鱼、毒鱼和塑料污染等(Huang et al., 2008; van Schingen-Khan et al., 2015b; Xie et al., 2024)。以森林砍伐为例, 原生常绿阔叶林被农田或速生桉(*Eucalyptus* spp.)、八角(*Illicium verum*)等经济林取代后, 导致当地水源涵养功能下降、溪流水量减少, 最终引发鳄蜥的局部灭绝(Huang et al., 2008)。此外, Zhang等(2022b)基于土地利用转移矩阵和生境质量模型进行的评估进一步证实, 中国境内鳄蜥分布区土地利用强度的加剧, 对其栖息地质量产生了显著的负面影响。

综上所述, 作为极度依赖特定微生境的专性物种, 鳄蜥被限制在数个保护区的特定溪流片段中, 较低的扩散能力使其在破碎化的生境景观中面临极高的灭绝风险(van Schingen-Khan et al., 2014; 谢海等, 2017)。在生境孤岛化日益显著的背景下, 残存小种群正面临遗传多样性流失与基因交流阻断的双重胁迫, 这使其野外种群的长期存续陷入严重危机。

3 分布变迁与种群现状

鳄蜥最初在中国广西金秀县被发现(Ahl, 1930), 随后这一稀有物种被发现在中国广西的贺州、昭平、桂平、平南、蒙山、武宣, 湖南的江华以及广东的曲江和茂名也有分布(张玉霞, 1981, 1986, 1988; 张玉霞和唐振杰, 1984; 刘小华等, 1989; 黎振昌和肖智, 2002; 黄文志, 2009), 其中部分区域中的野外种群目前已经灭绝(龚明昊等, 2006; Huang et al., 2008)。鳄蜥在被发现之后的很长一段时间里都被认为是中国的特有物种, 直到2002年, Le和Ziegler (2003)在越南广宁省的Yen Tu自然保护区发现了一个新的鳄蜥种群。目前, 鳄蜥的较大野外种群仅局限于中国南部的广西(大桂山鳄蜥国家级自然保护区、大瑶山国家级自然保护区、大平山自然保护区、七冲国家级自然保护区)、广东(罗坑鳄蜥国家级自然保护区、林洲顶鳄蜥省级自然保护区、云开山国家级自然保护区)以及越南北部的北江省(Tay Yen

Tu Nature Reserve)、广宁省(Yen Tu Nature Reserve、Dong Son-Ky Thuong Nature Reserve、Hai Ha District) (Hecht et al., 2013; van Schingen-Khan et al., 2016a) (图1)。

为评估鳄蜥的潜在分布及气候变化背景下的未来命运，物种分布模型(species distribution models，SDMs)获得广泛应用。Li等(2013)利用BIOMOD平台模拟表明，在RegCM3 (Regional Climate Model version 3)和A1B (中等排放情景)条件下，鳄蜥在中国的所有现存栖息地可能都将在2080年消失。类似地，van Schingen-Khan等(2016a)基于最大熵模型(maximum entropy model, MaxEnt)预测也指出，尽管中越边境地区存在潜在的高度适宜栖息地，但到2080年，其整个分布区的适宜生境预计将丧失约95%。这些预测不仅警示了气候变化的长期威胁，也具有直接的保护指导作用，van

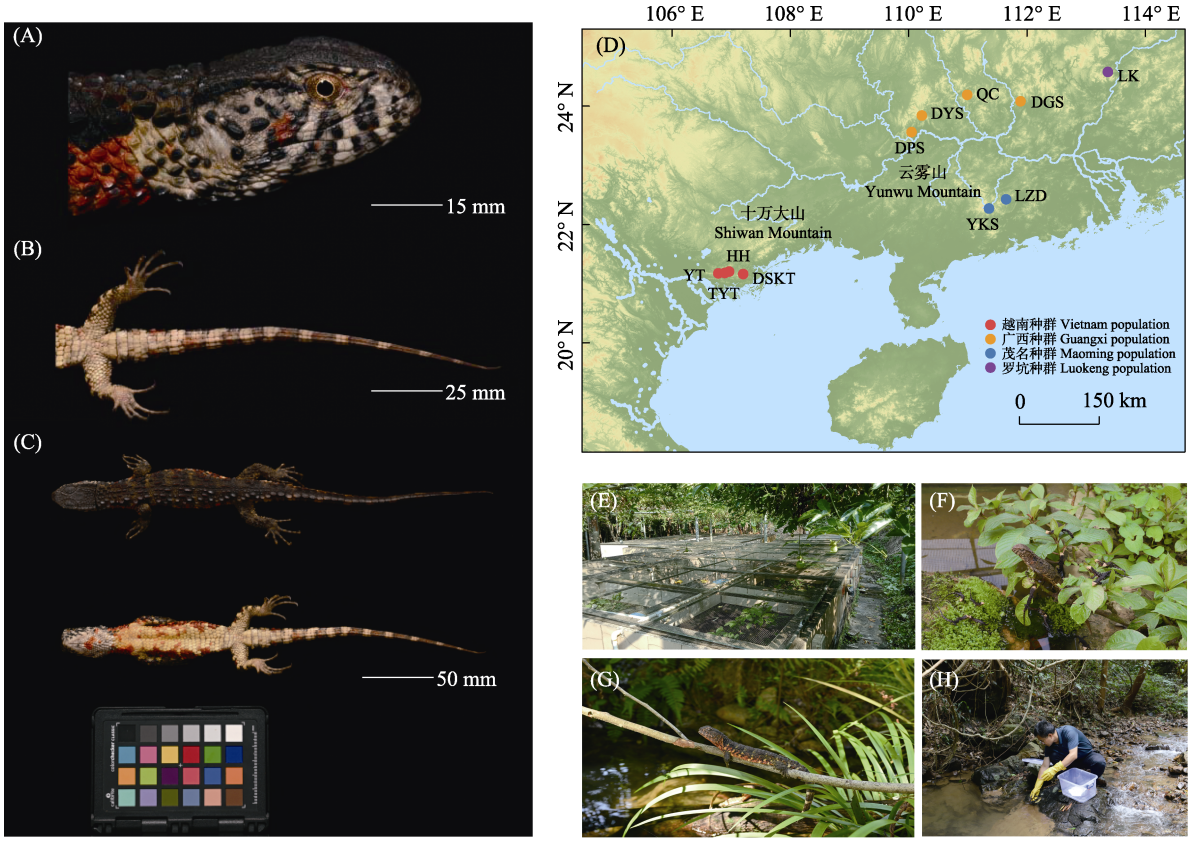


图1　鳄蜥的形态特征、地理分布及相关保护活动。(A–C)一只雄性成体鳄蜥的头部和尾部花纹以及背部和腹部形态照片; (D)目前鳄蜥野外种群的主要地理分布及遗传谱系。图中各缩写表示不同分布地点，点位颜色表示其所属谱系单元。不同颜色分别对应越南，以及中国广西、广东罗坑和茂名4个谱系单元; (E)人工饲养池; (F)分娩期雌性个体及新生幼蜥; (G)野化训练环境中的鳄蜥; (H)鳄蜥的野外放归。地理位置含义：中国包括LK (罗坑鳄蜥国家级自然保护区)、DGS (大桂山鳄蜥国家级自然保护区)、DYS (大瑶山国家级自然保护区)、DPS (大平山自然保护区)、QC (七冲国家级自然保护区)、YKS (云开山国家级自然保护区)和LZD (林洲顶鳄蜥省级自然保护区); 越南包括YT (Yen Tu自然保护区)、TYT (Tay Yen Tu自然保护区)、DSKT (Dong Son–Ky Thuong自然保护区)和HH (Hai Ha区)。图片来源：罗树毅、曹玉宁、柯金钊。

Fig. 1　Morphology and geographic distribution of *Shinisaurus crocodilurus*, with conservation-related activities for the species. (A–C) Photographs of the head and tail patterns, and dorsal and ventral morphology of an adult male Chinese crocodile lizard; (D) Main geographic distribution and genetic lineages of extant wild populations of the crocodile lizard. Abbreviations indicate different distribution localities, and colors represent the corresponding lineage units. Different colors correspond to four lineage units, including Vietnam and the Guangxi, Luokeng, and Maoming populations in China; (E) Rearing facilities; (F) A parturient female and neonates; (G) Chinese crocodile lizards in a rewilding training environment; (H) Reintroduction of the Chinese crocodile lizard into the wild. Abbreviations: In China, locations include LK (Luokeng Crocodile Lizard National Nature Reserve), DGS (Dagui Mountain Crocodile Lizard National Nature Reserve), DYS (Dayaoshan National Nature Reserve), DPS (Dapingshan Nature Reserve), QC (Qichong National Nature Reserve), YKS (Yunkaishan National Nature Reserve), and LZD (Linzhouding Crocodile Lizard Provincial Nature Reserve); in Vietnam, locations include YT (Yen Tu Nature Reserve), TYT (Tay Yen Tu Nature Reserve), DSKT (Dong Son-Ky Thuong Nature Reserve), and HH (Hai Ha District). Image sources: Shuyi Luo, Yuning Cao, and Jinzhao Ke.

Schingen-Khan等(2016a)正是依据模型预测的潜在分布区, 在越南广宁省靠近中国边境的区域发现了一个新的小型种群(n = 12), 验证了模型在指导针对性野外调查中的有效性。在此基础上, Zhang等(2022a)在综合考虑气候变化与扩散能力的情景下进一步指出, 在未来全球变暖背景下, 其潜在分布范围将在不同扩散假设下均持续收缩, 即便在最乐观情景下, 可保留的适生区比例也不足10%。进一步结合分子系统学与生态位模型的研究显示, 不同遗传单元对气候变化的响应存在差异: Nguyen等(2022b)发现, 中国部分种群的未来适生区将发生明显破碎化和空间迁移, 一些种群可能保持相对稳定甚至局部扩张, 而越南安子山脉(Yen Tu Mountain)可能在多种气候情景下充当重要的气候避难所。值得注意的是, 当前广泛应用的物种分布模型及其在人为气候变化情景下的预测, 多依赖空间和时间分辨率较低的宏观气候数据, 难以准确反映生物在实际栖息地中所经历的微气候条件(Lembrechts et al., 2019), 这一局限对扩散能力有限、强烈依赖特定微生境条件的两栖爬行动物尤为突出(Nadeau et al., 2017)。这一问题的根源在于生物体尺度与气候数据采集及建模尺度之间的空间错配: 生物并非在宏观、均质的环境中感知气候, 而是栖息于高度异质的微生境中, 其温度和湿度条件往往显著偏离周边宏观气候(Potter et al., 2013)。此外, 微生境所提供的微气候条件具有重要的气候缓冲作用, 可能在极端气候事件中降低个体死亡风险, 从而使仅基于宏观气候假设的适宜性变化或栖息地丧失预测存在系统性高估风险的倾向(Scheffers et al., 2014)。已有研究表明, 更加精细尺度数据的纳入可提升物种分布模型的准确性, 并为保护工作提供更精细的生态信息指导(Haesen et al., 2023; Stickley & Fraterrigo, 2023; Giachello et al., 2025)。对于高度依赖溪沟微生境并通过水文网络扩散的半水栖物种, 传统基于宏观气候变量的物种分布模型难以准确反映其真实分布格局。未来研究可在引入高分辨率水文数据、微气候监测信息和三维地形结构的基础上, 探索整合微气候模拟、占据模型和水文连通性分析的多层次建模框架, 以更真实地刻画鳄蜥在当前及未来气候情景下的潜在可用栖息地。

近年来, 由于栖息地丧失、国际宠物贸易需求导致的人为偷猎等原因, 鳄蜥的种群数量急剧下降(表1)。20世纪70年代, 我国广西境内的鳄蜥野外个体数量在6,000只左右。而2004年对中国广东、广西

表1　历次调查鳄蜥野外个体数量

Table 1　Estimated number of wild individuals of *Shinisaurus crocodilurus* in previous surveys

国家 Country	调查年份 Survey year	总数 Total individuals	地区/自然保护区(数量) Locality/Nature Reserve (Number)	参考文献 Reference
中国 China	1978	5,900–6,000	HZ (3,000), ZP (1,700), GP & PN (500), JX (700–800)	龚明昊等, 2006
	1984–1986	2,400	HZ (500), ZP (1,700), JX (200)	龚明昊等, 2006
	1987–1988	2,500	HZ (500), ZP (1,500), JX (500)	龚明昊等, 2006
	1997–1999	730–830	HZ (30), ZP (300–400), JX (400)	龚明昊等, 2006
	2001–2002	499–664	HZ (65–86), ZP (291–388), JX (143–190)	龚明昊等, 2006
	2004	950	HZ (150), ZP (350), GP (150), JX (70), MS (10), LK (220)	Huang et al., 2008
	2009	1,360–1,625	–	未发表数据 Unpublished data
	2012	1,080–1,248	–	未发表数据 Unpublished data
	2019	1,020–1,178	–	未发表数据 Unpublished data
越南 Vietnam	2010	17	TYT (17)	van Schingen-Khan et al., 2016a
	2013	98	TYT (52), YT (20), DSKT (26)	van Schingen-Khan et al., 2016a
	2014	89	TYT (51), YT (32), DSKT (6)	van Schingen-Khan et al., 2016a
	2015	147	TYT (64), YT (34), DSKT (21), HH (28)	van Schingen-Khan et al., 2016a

HZ: 贺州市; ZP: 昭平县; GP: 桂平市; PN: 平南县; JX: 金秀瑶族自治县; MS: 蒙山县; LK: 罗坑鳄蜥国家级自然保护区; YT: Yen Tu自然保护区; TYT: Tay Yen Tu自然保护区; DSKT: Dong Son-Ky Thuong自然保护区; HH: Hai Ha区。部分调查年份仅可查询到种群总数, 缺乏地点层面的分项数据, 相关信息未予列出。

HZ, Hezhou City; ZP, Zhaoping County; GP, Guiping City; PN, Pingnan County; JX, Jinxiu Yao Autonomous County; MS, Mengshan County; LK, Luokeng Crocodile Lizard National Nature Reserve; YT, Yen Tu Nature Reserve; TYT, Tay Yen Tu Nature Reserve; DSKT, Dong Son-Ky Thuong Nature Reserve; HH, Hai Ha District. For some survey years, only total population estimates were available, and detailed locality-level data were not reported.

境内鳄蜥分布区域(广东茂名除外)的调查表明, 鳄蜥的野外个体数量已不足千只(Huang et al., 2008), 2008年对广东茂名鳄蜥种群的调查粗略估计其有超过1,000只个体(黄文志, 2009)。此后, 我国又进行了3次鳄蜥专项调查(2009年、2012年、2019年), 其中2019年的调查结果表明我国的野生鳄蜥约有1,200只(未发表数据)。而最新的一项研究表明越南的野外个体数量可能不足200只(van Schingen-Khan et al., 2016a)。鳄蜥野外种群规模的准确评估对于该物种的保护十分重要, 以往对鳄蜥野外个体数量的调查多使用样线法进行(于海等, 2005; 宁加佳等, 2006; Huang et al., 2008), 但由于鳄蜥具有较高的在穴时间占比, 采用样线法往往会低估其实际个体数量(阳春生等, 2017)。考虑到鳄蜥的尾部或头部花纹可以作为个体识别的非损伤性标记, 在以后的调查中建议使用可靠性更高的标记重捕法或去除取样法(阳春生等, 2017; 罗树毅等, 2019), 以获得更准确的种群规模估计, 为制定有效的保护策略提供坚实依据。

4 谱系分化与遗传多样性评估

谱系分化过程为理解鳄蜥的演化历史、种群结构及其潜在生存风险提供了关键见解。早期研究基于有限的形态学与线粒体数据, 认为中国与越南鳄蜥种群差异较小。Ziegler等(2008)结合形态特征和线粒体16S rRNA基因分析, 发现两者在多数鳞片计数特征和体色等性状上无显著差异, 遗传分化水平亦较低(约0.2%)。然而, 随后研究在更系统的数据基础上对这一结论进行了修正。van Schingen-Khan等(2016b)综合头部形态测量、多个线粒体基因(*Cytb*、*ND6*等)及生态学特征(栖息地、冬眠和食性), 将越南种群正式描述为一新亚种——鳄蜥越南亚种(*Shinisaurus crocodilurus vietnamensis*), 并指出早期研究可能因样本量有限及来源不明确而低估了真实的遗传分化水平。该亚种的厘定对于圈养繁殖和执法查没等保护实践具有重要意义, 强调了准确识别个体来源、避免亚种间不当杂交的必要性。

在中国分布区内, 鳄蜥的遗传多样性与种群结构已被多项研究系统评估(万建军, 2004[①]; 付新中, 2010[②]; Bei et al., 2012; 莫大颖等, 2019)。基于微卫星和线粒体基因数据, Huang等(2014)发现中国鳄蜥整体遗传多样性偏低, 且种群间普遍存在近亲繁殖现象, 并首次明确提出中国种群可划分为两大遗传支系: 支系1 (广西种群与广东罗坑种群)和支系2 (广东茂名种群)。该分化格局被认为与云雾山脉的地理隔离效应密切相关, 其中珠江水系可能促进了支系1内部的基因交流, 而云雾山脉作为分水岭则限制了支系2与其他种群之间的基因流动。谢海(2018)[③]在纳入越南种群后进一步证实, 鳄蜥整体可分为中国与越南两大支系, 中国内部的遗传结构与Huang等(2014)的结论一致, 而越南各地理种群之间尚未形成显著的遗传分化。

随着全基因组数据的引入, 鳄蜥谱系分化格局得到了更高分辨率的解析。Xie等(2022)基于全基因组数据的群体基因组分析, 强力支持越南种群与中国种群的早期分化, 并确认现存鳄蜥可划分为4个遗传上显著分化的种群单元(中国广西、中国广东罗坑、中国广东茂名, 越南), 与前述研究结果高度一致。种群历史重建显示, 鳄蜥在第四纪冰期经历了多次种群收缩, 并在末次盛冰期遭遇严重瓶颈。尽管长期近亲繁殖导致其基因组中纯合片段(runs of homozygosity, ROH)显著积累并降低了整体遗传多样性, 但同时也观察到严重有害等位基因在历史收缩过程中被有效清除, 表明现存种群可能经历了一定程度的“遗传净化”。然而, 近交总体上仍增加了遗传负担, 且在持续瓶颈条件下, 严重有害等位基因未来仍可能逐渐积累。因此, 鳄蜥保护不仅应关注种群规模的维持, 也应重视功能遗传多样性的维持。在更精细的空间尺度上, Wen等(2026)发现, 即便是在空间距离仅数百米的相邻溪流间, 鳄蜥不同种群也存在显著的遗传分化。这进一步证实该物种扩散能力极弱, 微地形与局部水系结构即可构成强效的基因交流屏障。

5 人工种群的构建、管理与保护实践

作为支撑种群恢复的关键手段, 鳄蜥的人工繁育工作最早可追溯至1979年, 广西师范大学张玉霞

① 万建军 (2004) 鳄蜥(*Shinisaurus crocodilurus* Ahl)行为初步观察和遗传多样性的RADP分析. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.

② 付新中 (2010) 鳄蜥(*Shinisaurus crocodilurus*)遗传多样性及遗传结构初步研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.

③ 谢海 (2018) 不同地理种群鳄蜥的形态变异及亲缘关系研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.

教授率先开展了鳄蜥的室内饲养与繁殖试验(唐振杰和张玉霞, 1986)。21世纪初, 为了恢复野生鳄蜥种群, 中国在大桂山鳄蜥国家级自然保护区、罗坑鳄蜥国家级自然保护区和林洲顶鳄蜥省级自然保护区开展了鳄蜥的人工繁育和野化放归工作。为支撑此项工作, 研究人员在半自然饲养条件下, 对鳄蜥的活动节律(梁文波等, 2006; 苏萍等, 2006; 李胜明等, 2022)、热生理学(王振兴等, 2008, 2009; Yang YJ et al., 2020; 何南等, 2022b)、食物识别(蒋洁等, 2009)、运动能力(武正军等, 2012b; 何明先等, 2020)、潜水行为(刘亚婷等, 2022)、求偶和交配行为(于仕等, 2009; Huang et al., 2019)等进行了广泛的研究, 为优化饲养管理与野外训练提供了理论基础。其中, 活动节律与热生理学在圈养条件下已有较为系统的研究积累。在活动节律方面, 现有研究一致表明, 圈养条件下鳄蜥的日活动节律呈现出低活动、强静息的特征, 其绝大多数时间用于静栖或隐蔽行为, 而移动、捕食等主动行为仅占较小比例(梁文波等, 2006; 苏萍等, 2006; 李胜明等, 2022)。在热生理学方面, 鳄蜥具有典型的变温动物特征, 其体温、静止代谢率与环境温度呈显著相关关系(王振兴等, 2008; 何南等, 2022b), 性别差异不明显, 但在不同年龄阶段和繁殖状态之间存在显著差异, 怀卵雌性和幼体通常表现出较高的选择体温和代谢水平(王振兴等, 2009)。尽管鳄蜥整体热调节能力有限, 但能通过微生境选择实现行为性热调节, 比如夏季鳄蜥通过栖息水中避免过热, 而秋季则攀附枝干寻求最佳热环境(Yang YJ et al., 2020)。值得注意的是, 现有研究多基于短期观测或实验条件下的描述性分析, 对活动节律与能量收支、个体健康状态以及繁殖或放归成效之间关系的系统评估仍然不足。此外, 不同地理种群间的热生理差异、长期热暴露条件下的适应性响应, 以及热生理特征与活动节律之间的耦合机制, 仍有待进一步深入研究。还有一些研究揭示圈养环境会显著改变鳄蜥的生物学特性。例如, 圈养个体与野生个体在活动节律上存在显著差异(龙强等, 2007a; 李胜明等, 2022), 并进一步体现在皮肤与肠道微生物群落(Jiang et al., 2017, 2022; Tang et al., 2020)、肠道寄生虫(Zeng et al., 2022)、体型(body size) (罗树毅等, 2018)、免疫基因多态性[①]以及运动能力(程瑞等, 2021; 张桐玮等, 2022)等多个方面。这些表型变化可能意味着鳄蜥对人工环境的适应, 但也可能降低其放归后在野外的生存与适应能力。

在繁殖生物学方面, 现有研究表明, 鳄蜥在我国南方原生分布区具有较为稳定的季节性繁殖节律, 并采用卵胎生的繁殖方式: 野外个体通常需约3–4年方可达到性成熟(也有研究表明2.5年即可达到性成熟; Luo et al., 2022); 每年10–11月进入冬眠, 并于次年4–5月结束冬眠, 随后进入繁殖期(6–7月); 妊娠雌性多在出眠后不久完成分娩, 单胎产仔数存在个体间差异, 每两年繁殖一次(张玉霞, 1991; Luo et al., 2022)。在半圈养条件下, 鳄蜥的性成熟时间缩短至2年, 雌性成体每年产1胎, 每胎最高可达14只。而在完全室内养殖条件下, 其性成熟时间最短约13个月(van Schingen-Khan et al., 2015b)。此外, 近年来的研究进一步揭示了圈养环境对鳄蜥繁殖节律的显著影响。例如, Li等(2019)发现, 在半自然圈养条件下, 约1/3的雌性鳄蜥出现了秋冬季提前产仔的现象, 而非野外种群中普遍观察到的翌年春季产仔。该异常繁殖节律被认为与圈养环境中较高的环境温度有关, 高温可能通过加速胚胎发育而提前分娩。尽管早产与正常产仔在胎仔数量和体型上差异不显著, 但早产个体的后代存活时间明显缩短, 提示其潜在的适应性代价。上述结果表明, 人工饲养条件虽可加快个体生长和繁殖进程, 但也可能改变其自然生活史节律, 对种群的长期适应性产生潜在影响。

维系圈养种群的遗传多样性与生理健康, 是确保人工繁育个体具备长期演化潜力及野外生存能力的关键前提。通过微卫星标记进行父权分析, 有助于规避近亲繁殖, 对圈养种群实施科学的遗传管理[②]。然而, 当前圈养种群已面临遗传多样性贫乏的挑战, 必须通过积极的谱系管理来维持其长期存续潜力(何南等, 2022a)。同时, 圈养环境也带来了独特的疾病风险, 鳄蜥易受龟嗜皮菌(*Austwickia chelonae*)、铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)、葡萄牙柠檬酸杆菌(*Citrobacter portucalensis*)、摩氏

① 张桐玮 (2022) 罗坑自然保护区人工繁育与野外鳄蜥*MHC-DRB*基因和*Toll*样受体4基因的多态性研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.

② 罗丹 (2014) 基于微卫星标记的罗坑自然保护区饲养鳄蜥种群的父权关系和遗传多样性分析. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.

摩根菌(*Morganella morganii*)等病原的大规模感染(Jiang et al., 2019; Xiong et al., 2022; 吕美等, 2023)。值得关注的是, 养殖环境中普遍存在的塑料制品会形成特定的“塑料圈”, 富集与抗生素耐药性相关的致病菌, 从而威胁鳄蜥健康, 这提示在保护区的日常管理中应尽量减少塑料制品的使用(Xie et al., 2023)。在野化放归前, 必须对个体进行严格的健康筛查, 以防将致病菌引入脆弱的野生种群。这一系列研究为鳄蜥的人工繁育提供了科学指导, 并为野化放归奠定了坚实基础。

目前, 鳄蜥的人工繁育已不再局限于单一国家, 而是逐渐发展为一项跨国协作的系统性保护工作。在国际层面, 越南北部的Me Linh生物多样性站已成功实现鳄蜥越南亚种的人工繁育, 并被确立为该亚种未来的野化放归基地(Ziegler et al., 2016)。这一进展不仅标志着区域性保护的成功, 也为全球鳄蜥遗传资源的保存提供了重要补充。2025年11月, 在德国科隆动物园与越南合作伙伴的协作框架下, 12只由科隆动物园人工繁育的鳄蜥个体首次被运送至越南, 用于当地的保护和种群恢复工作。该行动体现了IUCN提出的“One Plan Approach”在实践中的应用, 即通过整合就地(*in situ*)与迁地(*ex situ*)保护措施, 协同推进物种保护与种群恢复。根据Species360组织运营的物种信息管理系统(Zoological Information Management System, ZIMS)及其所汇总的国际动物园体系数据, 鳄蜥作为迁地保护对象, 目前已在全球27个国家和地区的121家动物园和水族馆中建立了人工饲养种群, 登记在册的圈养个体数量为584只。其中, 欧洲地区在饲养机构数量及圈养个体规模方面整体占比较高, 是当前国际动物园体系内鳄蜥迁地保护网络的重要组成部分(表2)。相比之下, 中国的人工繁育工作主要依托自然保护区开展。目前, 林洲顶鳄蜥省级自然保护区、罗坑鳄蜥国家级自然保护区和大桂山鳄蜥国家级自然保护区已分别形成圈养规模约200只、300只和800只的繁育群体。中国当前的鳄蜥保护工作虽然在就地保护与种群恢复方面成效显著, 但承担展示与科普教育功能的动物园及相关场馆数量相对较少, 目前仅有广州动物园、广州长隆野生动物世界和北京动物园等少数单位开展相关工作, 其数量及面向公众的展示与科普网络的广度仍然有限。

6 总结与未来研究展望

鳄蜥在过去的20年间因3项关键突破而备受学界关注: 一是北美始新世蛇蜥类化石*Bahndwivici ammoskius*的发现(Conrad, 2006a), 为理解其演化历史提供了珍贵材料; 二是越南种群的发现及其后续被确立为越南亚种(Le & Ziegler, 2003; van Schingen-Khan et al., 2016b), 更新了其生物地理格局; 三是鳄蜥在厘清蛇蜥下目系统发育关系中发挥了关键作用(Conrad, 2008; Conrad et al., 2011)。这些发现显著提升了鳄蜥的基础研究价值。然而, 在人类活动和气候变化的双重压力下, 当前的核心挑战已转变为如何有效缓解其生存威胁, 并为野生种群的恢复与再引入项目提供切实可行的解决方案。在此背景下, 未来研究需进一步加强基础研究与保护

表2 全球鳄蜥迁地保护种群的规模与分布现状

Table 2 Current status of global *ex situ* conservation populations of the Chinese crocodile lizard

分类层级 Taxonomic level	地区 Region	机构数 Institutions	雄性 Male	雌性 Female	性别不明 Unknown	近12个月出生个体数 Births (12 months)	总计 Total
未定亚种 Unspecified subspecies	亚洲 Asia	7	8	11	71	3	90
	欧洲 Europe	56	70	78	148	35	296
	北美洲 North America	39	41	39	41	8	121
指名亚种 *Shinisaurus crocodilurus crocodilurus*	欧洲 Europe	11	3	7	13	–	23
越南亚种 *Shinisaurus crocodilurus vietnamensis*	欧洲 Europe	14	15	12	27	31	54
总计 Total	全球 Global	121	137	147	300	77	584

数据来源: Species360组织运营的动物信息管理系统(Zoological Information Management System, ZIMS, https://www.species360.org/)。本表数据仅涵盖Species360网络内的会员动物园及水族馆, 反映国际动物园体系内的鳄蜥迁地保护现状, 不能代表全球人工繁育或饲养种群的完整规模。不同分类单元间的机构数量存在重叠, 同一机构可能饲养多个分类单元, 因此不可直接累加。统计数据截至2026年1月。

Data source: Zoological Information Management System (ZIMS), operated by Species360 (https://www.species360.org/). The data presented in this table include only member zoos and aquariums within the Species360 network and therefore reflect the current status of *ex situ* conservation within the international zoo community rather than the complete global population of captive-bred or kept individuals. Institution counts may overlap among taxa, as a single institution may maintain multiple taxa and should not be directly summed. Data are current as of January 2026.

管理应用之间的衔接, 以补充关键科学证据, 并为野生种群恢复与再引入等保护实践提供可检验、可量化的决策依据。

6.1 构建整合性种群动态数据库

为实现精准保护, 首要任务是厘清基础种群数量信息。鉴于该物种栖息生境高度隐蔽且地理环境复杂, 建议采用环境DNA (eDNA)技术作为前期调查的核心手段, 在传统调查难以覆盖的溪沟开展物种存在性的快速筛查, 从而大幅提升空间分布探测的效率并降低调查成本(Reinhardt et al., 2019)。目前, 两个鳄蜥亚种之间确切的自然边界仍不明确(van Schingen-Khan et al., 2016b), 未来需要在中越边境等关键区域开展系统性的野外调查(特别是位于中越边境地区的广西防城港十万大山), 并整合形态、遗传、生态及行为学的多维数据, 进一步明确亚种的分布范围。此外, 针对目前调查多局限在孤立保护区、数据亟待更新的现状, 建议通过跨区域乃至跨国合作, 采用统一的标准化方法(如eDNA技术和基于个体尾纹识别的标记重捕法), 开展种群同步调查与长期监测。在此基础上, 构建基于个体识别、动态更新的种群数据库, 旨在准确评估种群结构并追踪个体扩散、存活率等关键参数, 从而推动鳄蜥保护从经验管理向数据驱动的科学决策转型。

6.2 评估气候变化背景下的种群脆弱性与适应性潜力

准确描述并预测物种对气候变化的生理与生态响应, 是当前保护生物学的核心议题。尽管已有研究通过人工模拟增温预测了鳄蜥肠道菌群对未来气候变化的响应规律, 但这些探索多局限于物种整体水平或不同发育阶段(Lin et al., 2023; Shi et al., 2025), 尚未深入探讨不同地理种群间的响应差异。明确具有进化意义的保护管理单元(management units, MUs)是实施精准保护的前提(Hu et al., 2020; Yang et al., 2022; Sun et al., 2023; Li et al., 2024)。基于现有的遗传学证据, 鳄蜥可划分为4个显著的MU, 即越南亚种种群、中国广西种群、中国广东罗坑种群及中国广东茂名种群(Xie et al., 2022)。未来的保护策略应立足于这4个单元的独立监测与管理, 精准评估各单元的种群现状, 以制定针对性的保护策略。

传统的物种分布模型往往忽略了扩散能力(Sahlean et al., 2014; Cooper & Soberón, 2018)、种间相互作用(Wisz et al., 2013)及关键的种内适应性差异(Hällfors et al., 2016; Jiang et al., 2023), 这可能导致评估结果存在偏差。考虑到种内气候耐受性差异在气候变化脆弱性评估中的关键作用, 越来越多的研究将气候适应性遗传变异纳入生态位模型中(Ruegg et al., 2018; Chen et al., 2022, 2023; Sang et al., 2022)。例如, 通过基因型-环境关联分析(genotype-environment association)可识别与局域气候适应相关的基因位点, 进而更精确地预测物种的范围变迁与种群存续能力(Razgour et al., 2019)。

对于鳄蜥这类世代周期较长(3–4年)的栖息地专性物种, 其适应气候变化的速度可能远滞后于气候变化的速率, 因而面临更高的局部灭绝风险。鉴于其4个管理单元存在显著的遗传分化, 它们可能在气候生态位宽度和适应潜力上存在差异。因此, 亟需开展物种尺度的基因组脆弱性(genomic vulnerability)评估, 以揭示不同地理种群对未来气候的差异化响应。在此基础上, 对于适应性潜力有限的种群, 可审慎考虑通过辅助基因流的方式, 从具有更佳气候适应基因型的“源种群”中引入遗传变异, 以增强其适应性与恢复力(Wood et al., 2021; Chen et al., 2022)。此外, 一些生理特征(如热耐受范围、选择体温等)的种内变异已被证实是影响物种气候变化脆弱性的关键因素(Mi et al., 2022; Jiang et al., 2023)。因此, 在预测鳄蜥的未来分布格局时, 必须将此类功能性生理性状的种内差异纳入模型, 从而构建一个融合遗传适应潜力与生理生态响应的、更为全面的气候变化风险评估框架。

6.3 圈养种群的遗传多样性管理与遗传拯救风险评估

维持圈养种群的遗传健康, 其核心在于最大限度地减少近亲繁殖并有效维持遗传多样性。在迁地保护(*ex situ* conservation)项目中, 由于近亲繁殖、遗传漂变以及对圈养环境的定向选择, 遗传多样性通常会在世代更替中不断流失(Frankham, 2008)。具体来讲, 由于圈养繁殖计划往往基于有限的野生个体, 在连续几代人工饲养的情况下, 近亲繁殖可能越来越难以避免(Rollinson et al., 2014)。这导致了一个核心的管理困境: 是应避免种群间杂交以保持其遗传完整性(但需承担近交衰退风险), 还是应促进种群

间杂交以规避近交衰退(存在远交衰退的风险) (Edmands, 2007)。因此, 未来的基础研究应在谱系信息、遗传结构与适应性差异评估的基础上, 发展更完善的风险评估框架(Frankham et al., 2011), 以量化不同遗传管理方案的长期后果。

近期研究为鳄蜥遗传拯救(genetic rescue)提供了新见解: Wen等(2024)发现, 越南种群与中国广西大桂山种群远交产生的后代, 在圈养环境中表现出更高的遗传变异、更多的后代数量以及更高的成体存活率。然而, 该证据仍主要来自圈养环境, 且野生种群目前并未观察到明显的近交衰退现象(Xie et al., 2022), 其局域适应性强度亦尚不明确。因此, 在圈养鳄蜥的遗传管理中, 对远交策略应持审慎态度, 并采取更为完善的风险评估框架(Frankham et al., 2011), 以明确潜在远交衰退的严重程度与持续时间。例如, 可借鉴Maroso等(2023)对亚平宁棕熊(*Ursus arctos marsicanus*)的研究, 利用全基因组数据进行前向遗传模拟(forward genetic simulations), 定量评估遗传拯救所带来的适应性收益与祖先基因丢失风险, 从而为鳄蜥制定出风险可控的最优保育策略。

在上述遗传多样性与风险评估证据的基础上, 圈养鳄蜥的管理实践应以“最大限度保留遗传多样性、尽量降低近交累积、控制潜在远交风险”为总体目标。首要任务是建立详尽的圈养鳄蜥种群谱系, 并基于最小化平均亲缘关系的原则进行科学配对, 以最大限度保留遗传多样性。同时, 可采用碎片化管理策略(fragmentation strategy), 即将种群分散饲养于不同机构, 使小种群在各自群体中发生遗传漂变, 但在物种整体水平维持更广泛的基因库; 并通过机构间定期个体交换, 将各独立种群的近交系数维持在可接受水平, 同时减缓鳄蜥对圈养环境的遗传适应, 从而降低其对未来再引入项目的潜在不利影响(Frankham, 2008)。对于是否实施远交或辅助基因流等策略, 应严格依托本节所述的风险评估框架(Frankham et al., 2011)与全基因组模拟结果来审慎决策, 避免仅凭短期繁殖表现作出不可逆的遗传管理选择。

6.4 科学野外放归与再引入项目优化

目前我国的鳄蜥野外放归工作已取得一定进展, 例如, 广西大桂山鳄蜥国家级自然保护区已经于2019年、2020年、2023年和2024年放归了上百只人工繁育的鳄蜥。随着鳄蜥再引入项目的广泛实施, 对不同类型种群进行科学分类管理至关重要。可参照基于种群转移历史的分类思路, 将鳄蜥种群划分为原生种群(无人工转移历史)、增强种群(通过人工转移补充个体)和再引入种群(完全由人工转移个体建立) (Donovan et al., 2020)。在此基础上, 进一步整合不同保护地和管理单元的种群数据, 将有助于更准确地评估物种现状、监测管理成效, 并为后续放归策略优化提供依据。在放归实践中, 源种群(source population)的选择被认为是影响放归成功的关键因素。首要原则是确保源种群在遗传上的适宜性, 放归个体的遗传背景必须经过审慎评估, 以杜绝不同保护管理单元间的人为基因混杂。其次, 再引入种群的成功建立和持续存在高度依赖于源种群的适应潜力与耐受能力, 因此, 适当应用保护基因组学(conservation genomics)与转录组学(transcriptomics)方法对源种群进行筛选, 有望显著提升鳄蜥再引入的成功率(He et al., 2016)。此外, 借鉴大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)和小熊猫(*Ailurus fulgens*)的健康管理经验, 利用宏基因组技术监测放归个体肠道微生物群、寄生虫及病毒的动态变化, 可为其健康状况与适应能力评估提供重要依据(Hu et al., 2024)。

放归后的短期生存率是衡量再引入成功的关键。对于圈养繁殖的肉食动物, 饥饿是导致其放归后早期死亡的主要因素之一(Jule et al., 2008; Berger-Tal et al., 2020)。研究表明, 在圈养阶段进行早期自然饮食训练(即在个体发育关键期模拟自然饮食提供食物), 能有效提高其放归后的适应能力。这种训练可改变觅食行为、提升食物处理技巧乃至优化肠道形态与微生物群落, 最终提高存活率(Whiteside et al., 2015; Yang HL et al., 2020)。因此, 放归前的自然饮食训练可能对鳄蜥的再引入起到同样的促进作用。然而, 当前对鳄蜥自然食性的认知仍存在空白。传统方法如洗胃法分析表明, 其食物以蚯蚓、蜘蛛及各种昆虫等无脊椎动物为主[①], 但鉴定精度多限于科(family)级水平。而通过直接观察, 则发现鳄蜥可捕食蛙、鱼乃至蜥蜴和蛇等脊椎动物

① 宁加佳 (2007) 广东罗坑自然保护区鳄蜥(*Shinisaurus crocodilurus*)的活动时间分配及食性. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.

(张玉霞, 1986; 于海等, 2006; 杨羽婕等, 2019)。为精确解析其食性构成, 建议采用基于粪便的DNA宏条形码(DNA metabarcoding)技术。这种非损伤性方法已广泛应用于珍稀物种的食性研究(陆琪等, 2019; Shao et al., 2021; 湛振杰等, 2023), 可为鳄蜥放归前训练策略的制定提供更可靠的证据基础。

尽管对濒危物种再引入的实践日益增多, 但放归后的长期系统性监测却常被忽视, 其工作往往未能持续至种群稳定建立之后的阶段(Klinard et al., 2020; Roznik & Reichling, 2021; Wielgus et al., 2023; Zhao et al., 2023)。短期监测在揭示种群动态变化(Alston et al., 2022)、行为适应(Rueda et al., 2021; Pero et al., 2023; Kessler & Dreslik, 2024)、种间关系(Tapia Aguilera & Gibbs, 2023; Murray et al., 2024; Stepkovitch et al., 2025)、生态系统功能(Raynor et al., 2021; Ratajczak et al., 2022)以及种群对气候变化的响应(Fernández-Chacón et al., 2011; Pomara et al., 2014; Stephens et al., 2018)等方面存在固有的局限性。相比之下, 通过对再引入个体及其后代的长期遗传监测, 能够全面评估种群在生态层面的适应能力(如存活率与增长率)与演化层面的长期潜力(如遗传多样性维持和近交水平变化) (Marshall et al., 2022; Gajdárová et al., 2023)。目前, 针对鳄蜥再引入后的监测数据极为有限, 仅在放归初期对其活动范围和节律进行过为期数月的跟踪(龙强等, 2007a, b)。为弥补这一不足, 未来应广泛应用无线电遥测与GPS追踪等技术, 对再引入种群的空间利用、扩散模式及行为生态进行长期、连续的观测。同时, 为准确评估种群的持续生存能力, 建议结合SNP等分子标记, 对连续多个世代的种群进行遗传学动态监测。

6.5 开发非损伤性表型指标用于个体评估与管理

在濒危物种的保护研究中, 现代分子技术如转录组学通常依赖有创或应激性取样, 这与动物保护的无创伦理原则相悖(Zemanova, 2020)。虽然宏基因组学可借助粪便实现无损采样, 但野外条件下鳄蜥的新鲜粪便样本难以获取, 而捕获取样又可能因应激影响数据真实性甚至危及个体。因此, 开发基于形态的非损伤性表型指标, 正成为协调科研需求与保护实践的一条重要替代路径。鳄蜥具备显著的体色多态性(何南等, 2011; Qiu et al., 2022), 为此类研究提供了理想的模型系统。我们近期开展的初步研究表明, 鳄蜥喉部与腹侧区域的红斑饱和度, 可能与其免疫状态(如皮肤微生物组成)和行为特征(如勇敢性)具有一定关联。这些发现提示, 诸如体色这类易于观测与量化的表型性状, 未来或可作为评估个体健康状况、行为策略乃至环境适应能力的快速、无创视觉指标。尽管其背后的生理与进化机制仍需深入探讨, 将“体色-行为-免疫”纳入统一研究框架, 无疑为鳄蜥的精准保护提供了新视角。在实践层面, 该方法具有多方面应用潜力: 在圈养繁殖中, 可结合体色与行为特征优化配对方案, 提升遗传管理的针对性; 在再引入项目中, 可借助体色筛选适应潜力较高的个体, 增强放归种群的整体适应性。

ORCID

吕彬 https://orcid.org/0000-0003-0272-3256
Mona van Schingen-Khan https://orcid.org/0000-0001-8875-1017
Thomas Ziegler https://orcid.org/0000-0002-4797-609X
杜卫国 https://orcid.org/0000-0002-1868-5664
华彦 https://orcid.org/0000-0001-8316-3937
武正军 https://orcid.org/0000-0002-2478-7034
齐银 https://orcid.org/0000-0003-0973-2307

参考文献

Ahl E (1930) Beiträge zur Lurch- und Kriechtierfauna Kwangsi's. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin, 1930, 310–332.

Alston JD, Clark JD, Gibbs DB, Hast J (2022) Density, harvest rates, and growth of a reintroduced American black bear population. The Journal of Wildlife Management, 86, e22298.

Auliya M, Altherr S, Ariano-Sanchez D, Baard EH, Brown C, Brown RM, Cantu JC, Gentile G, Gildenhuys P, Henningheim E, Hintzmann J, Kanari K, Krvavac M, Lettink M, Lippert J, Luiselli L, Nilson G, Nguyen TQ, Nijman V, Parham JF, Pasachnik SA, Pedrono M, Rauhaus A, Córdova DR, Sanchez ME, Schepp U, van Schingen-Khan M, Schneeweiss N, Segniagbeto GH, Somaweera R, Sy EY, Türkozan O, Vinke S, Vinke T, Vyas R, Williamson S, Ziegler T (2016) Trade in live reptiles, its impact on wild populations, and the role of the European market. Biological Conservation, 204, 103–119.

Bei RB, Chen JP, Liu HY, Huang JL, Yu H, Wu ZJ (2012) Isolation and characterization of 12 microsatellite loci in the Chinese crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*). Conservation Genetics Resources, 4, 743–745.

Berger-Tal O, Blumstein DT, Swaisgood RR (2020)

Conservation translocations: A review of common difficulties and promising directions. Animal Conservation, 23, 121–131.

Böhme W (1988) Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. Bonner Zoologische Monographien, 27, 1–176.

Chen YL, Ge DY, Ericson PGP, Song G, Wen ZX, Luo X, Yang QS, Lei FM, Qu YH (2023) Alpine burrow-sharing mammals and birds show similar population-level climate change risks. Nature Climate Change, 13, 990–996.

Chen YL, Jiang ZY, Fan P, Ericson PGP, Song G, Luo X, Lei FM, Qu YH (2022) The combination of genomic offset and niche modelling provides insights into climate change-driven vulnerability. Nature Communications, 13, 4821.

Cheng R, He MX, Zhong CY, Luo SY, Wu ZJ (2021) Comparison of swimming ability between wild and captive breeding *Shinisaurus crocodilurus*. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 39(1), 79–86. (in Chinese with English abstract) [程瑞, 何明先, 钟春英, 罗树毅, 武正军 (2021) 野生与人工繁育鳄蜥游泳能力比较. 广西师范大学学报(自然科学版), 39(1), 79–86.]

Conrad JL (2004) Skull, mandible, and hyoid of *Shinisaurus crocodilurus* Ahl (Squamata, Anguimorpha). Zoological Journal of the Linnean Society, 141, 399–434.

Conrad JL (2006a) An Eocene shinisaurid (Reptilia, Squamata) from Wyoming, U.S.A. Journal of Vertebrate Paleontology, 26, 113–126.

Conrad JL (2006b) Postcranial skeleton of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata: Anguimorpha). Journal of Morphology, 267, 759–775.

Conrad JL (2008) Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. Bulletin of the American Museum of Natural History, 310, 1–182.

Conrad JL, Ast JC, Montanari S, Norell MA (2011) A combined evidence phylogenetic analysis of Anguimorpha (Reptilia: Squamata). Cladistics, 27, 230–277.

Conrad JL, Head JJ, Carrano MT (2014) Unusual soft-tissue preservation of a crocodile lizard (Squamata, Shinisauria) from the Green River Formation (Eocene) and shinisaur relationships. The Anatomical Record, 297, 545–559.

Cooper JC, Soberón J (2018) Creating individual accessible area hypotheses improves stacked species distribution model performance. Global Ecology and Biogeography, 27, 156–165.

Costelli J Jr, Hecht MK (1971) The postcranial osteology of the lizard *Shinisaurus*: The appendicular skeleton. Herpetologica, 27, 87–98.

Donovan VM, Roberts CP, Wonkka CL, Beck JL, Popp JN, Allen CR, Twidwell D (2020) Range-wide monitoring of population trends for Rocky Mountain bighorn sheep. Biological Conservation, 248, 108639.

Edmands S (2007) Between a rock and a hard place: Evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. Molecular Ecology, 16, 463–475.

Estes R, de Queiroz K, Gauthier J (1988) Phylogenetic relationships within Squamata. In: Phylogenetic Relationships of the Lizard Families (eds Estes R, Pregill GK), pp. 119–281. Stanford University Press, Stanford.

Evans SE, Wang Y (2005) The early cretaceous lizard *Dalinghosaurus* from China. Acta Palaeontologica Polonica, 50, 725–742.

Fan TH (1931) Preliminary report of reptiles from Yaoshan, Kwangsi, China. Bulletin of the Department of Biology, College of Science, Sun Yat-Sen University, 11, 1–154.

Fernández-Chacón A, Bertolero A, Amengual A, Tavecchia G, Homar V, Oro D (2011) Spatial heterogeneity in the effects of climate change on the population dynamics of a Mediterranean tortoise. Global Change Biology, 17, 3075–3088.

Frankham R (2008) Genetic adaptation to captivity in species conservation programs. Molecular Ecology, 17, 325–333.

Frankham R, Ballou JD, Eldridge MDB, Lacy RC, Ralls K, Dudash MR, Fenster CB (2011) Predicting the probability of outbreeding depression. Conservation Biology, 25, 465–475.

Gajdárová B, Belotti E, Bufka L, Volfová J, Wölfl S, Mináriková T, Hollerbach L, Duľa M, Kleven O, Kutal M, Nowak C, Ozoliņš J, Tám B, Bryja J, Koubek P, Krojerová-Prokešová J (2023) Long-term genetic monitoring of a reintroduced Eurasian lynx population does not indicate an ongoing loss of genetic diversity. Global Ecology and Conservation, 42, e02399.

Gao K, Norell MA (1998) Taxonomic revision of *Carusia* (Reptilia, Squamata) from the late Cretaceous of the Gobi Desert and phylogenetic relationships of anguimorphan lizards. American Museum Novitates, 3230, 1–51.

Giachello S, Lefosse S, Simoncini A, Bonato L (2025) Species distribution models for the conservation of a micro-endemic animal: The contribution of regional land cover. Biodiversity and Conservation, 34, 1689–1707.

Gong MH, Huang CM, Yu H, Tang SQ, Li YB, Chen Z, Peng HY, Zhang MQ (2006) Survey of the Crocodile Lizard and Its Habitat in Yaoshan. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [龚明昊, 黄乘明, 于海, 唐绍清, 李友邦, 陈智, 彭红元, 张猛强 (2006) 瑶山鳄蜥及栖息地调查研究. 中国林业出版社, 北京.]

Haas G (1960) On the trigeminus muscles of the lizards *Xenosaurus grandis* and *Shinisaurus crocodilurus*. American Museum Novitates, 2017, 1–54.

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.

Hällfors MH, Liao JS, Dzurisin J, Grundel R, Hyvärinen M, Towle K, Wu GC, Hellmann JJ (2016) Addressing potential

local adaptation in species distribution models: Implications for conservation under climate change. Ecological Applications, 26, 1154–1169.

He MX, Xu SL, Li SL, Luo SY, Yang CS, Cheng R, Wu ZJ (2020) Correlation between locomotor performance and body measurements of captive breeding *Shinisaurus crocodilurus*. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 38(1), 120–126. (in Chinese with English abstract) [何明先, 许淑淋, 李诗林, 罗树毅, 阳春生, 程瑞, 武正军 (2020) 人工饲养鳄蜥运动能力及其与身体测量值的关系. 广西师范大学学报(自然科学版), 38(1), 120–126.]

He N, Wu ZJ, Cai FJ, Wang ZX, Yu H, Huang CM (2011) Sexual dimorphism of *Shinisaurus crocodilurus*. Chinese Journal of Ecology, 30, 7–11. (in Chinese with English abstract) [何南, 武正军, 蔡凤金, 王振兴, 于海, 黄乘明 (2011) 鳄蜥的两性异形. 生态学杂志, 30, 7–11.]

He N, Zhang XL, Chen N, Chen ZN, Wu ZJ (2022a) Genetic structure of the artificial breeding *Shinisaurus crocodilurus* in Luokeng Nature Reserve based on microsatellite DNA marker. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 40(4), 180–187. (in Chinese with English abstract) [何南, 张小丽, 陈宁, 陈泽柠, 武正军 (2022a) 基于SSR分析广东罗坑鳄蜥饲养种群的遗传结构. 广西师范大学学报(自然科学版), 40(4), 180–187.]

He N, Zhang XL, Que QQ, Chen ZN, Wu ZJ (2022b) Physiological thermoregulation of the Chinese crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in the Luokeng Nature Reserve, Guangdong. Chinese Journal of Wildlife, 43, 139–144. (in Chinese with English abstract) [何南, 张小丽, 阙青青, 陈泽柠, 武正军 (2022b) 广东罗坑自然保护区鳄蜥生理体温调节能力研究. 野生动物学报, 43, 139–144.]

He XP, Johansson ML, Heath DD (2016) Role of genomics and transcriptomics in selection of reintroduction source populations. Conservation Biology, 30, 1010–1018.

Hecht MK, Costelli J Jr (1969) The postcranial osteology of the lizard *Shinisaurus*: The vertebral column. American Museum Novitates, 2378, 1–21.

Hecht VL, Pham CT, Nguyen TT, Nguyen TQ, Bonkowski M, Ziegler T (2013) First report on the herpetofauna of Tay Yen Tu Nature Reserve, northeastern Vietnam. Biodiversity Journal, 4, 507–552.

Hu QX, Jiang YM, Zhao EM (1984) Taxonomic status of *Shinisaurus crocodilurus*. Acta Herpetologica Sinica, 3, 1–7. (in Chinese) [胡其雄, 江耀明, 赵尔宓 (1984) 鳄蜥*Shinisaurus crocodilurus*分类地位的研究. 两栖爬行动物学报, 3, 1–7.]

Hu YB, Thapa A, Fan HZ, Ma TX, Wu Q, Ma S, Zhang DL, Wang B, Li M, Yan L, Wei FW (2020) Genomic evidence for two phylogenetic species and long-term population bottlenecks in red pandas. Science Advances, 6, eaax5751.

Hu YS, Hu YB, Zhou WL, Wei FW (2024) Conservation genomics and metagenomics of giant and red pandas in the wild. Annual Review of Animal Biosciences, 12, 69–89.

Huang CM, Wu ZJ, Luo SY, He JS, Yang CS, Meng M, Yao L, Zeng ZG (2019) Mating ethogram of a video-aided study of mating and parturition in captive Chinese crocodile lizards (*Shinisaurus crocodilurus*). Asian Herpetological Research, 10, 253–260.

Huang CM, Yu H, Wu ZJ, Li YB, Wei FW, Gong MH (2008) Population and conservation strategies for the Chinese crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in China. Animal Biodiversity and Conservation, 31, 63–70.

Huang HY, Wang H, Li LM, Wu ZJ, Chen JP (2014) Genetic diversity and population demography of the Chinese crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in China. PLoS ONE, 9, e91570.

Huang WZ (2009) Present status of Chinese xenosaurs and its protection. Chinese Journal of Wildlife, 30, 287–289. (in Chinese with English abstract) [黄文志 (2009) 鳄蜥的现状及保护策略. 野生动物, 30, 287–289.]

Jiang HY, Luo SY, Zhou JB, Huang WZ, Li LM, Zhang XJ, He JS, Chen JP (2022) Skin microbiota was altered in crocodile lizards (*Shinisaurus crocodilurus*) with skin ulcer. Frontiers in Veterinary Science, 9, 817490.

Jiang HY, Ma JE, Li J, Zhang XJ, Li LM, He N, Liu HY, Luo SY, Wu ZJ, Han RC, Chen JP (2017) Diets alter the gut microbiome of crocodile lizards. Frontiers in Microbiology, 8, 2073.

Jiang HY, Zhang XJ, Li LM, Ma JG, He N, Liu HY, Han RC, Li HM, Wu ZJ, Chen JP (2019) Identification of *Austwickia chelonae* as cause of cutaneous granuloma in endangered crocodile lizards using metataxonomics. PeerJ, 7, e6574.

Jiang J, Wu ZJ, Yu H, Huang CM, Wang ZX (2009) Prey discrimination mechanisms of Chinese crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*). Zoological Research, 30, 553–558. (in Chinese with English abstract) [蒋洁, 武正军, 于海, 黄乘明, 王振兴 (2009) 鳄蜥的食物识别机制. 动物学研究, 30, 553–558.]

Jiang ZW, Ma L, Mi CR, Tao SA, Guo FY, Du WG (2023) Distinct responses and range shifts of lizard populations across an elevational gradient under climate change. Global Change Biology, 29, 2669–2680.

Jule KR, Leaver LA, Lea SEG (2008) The effects of captive experience on reintroduction survival in carnivores: A review and analysis. Biological Conservation, 141, 355–363.

Kessler EJ, Dreslik MJ (2024) Movement behavior and passive dispersal of a reintroduced population of alligator snapping turtles. The Journal of Wildlife Management, 88, e22511.

Klembara J (2008) A new anguimorph lizard from the Lower Miocene of north-west Bohemia, Czech Republic. Palaeontology, 51, 81–94.

Klinard NV, Matley JK, Halfyard EA, Connerton M, Johnson TB, Fisk AT (2020) Post-stocking movement and survival of hatchery-reared bloater (*Coregonus hoyi*) reintroduced to

Lake Ontario. Freshwater Biology, 65, 1073–1085.

Le QK, Ziegler T (2003) First record of the Chinese crocodile lizard from outside of China: Report on a population of *Shinisaurus crocodilurus* Ahl, 1930 from North-eastern Vietnam. Hamadryad, 27, 193–199.

Lembrechts JJ, Nijs I, Lenoir J (2019) Incorporating microclimate into species distribution models. Ecography, 42, 1267–1279.

Li QY, Luo SY, Yang CS, Li SR, Guo J, He JS, Chen YH, Huang CM, Wu ZJ, Du WG (2019) Impacts of maternal characteristics and temperature on juvenile survival in the crocodile lizard: Implications for conservation. Zoo Biology, 38, 272–280.

Li SH, Yeh CF, Jang-Liaw NH, Chang SW, Lin YH, Tsai CE, Chiu CC, Chen CW, Ke HR, Wang QY, Lu YW, Zheng KD, Fan PF, Zhang L, Liu Y (2024) Low but highly geographically structured genomic diversity of East Asian Eurasian otters and its conservation implications. Evolutionary Applications, 17, e13630.

Li SM, Cheng R, Zhong CY, Luo SY, He MX, Wu ZJ (2022) Comparison of behavior rhythm and time distribution from wild and captive *Shinisaurus crocodilurus* in summer. Chinese Journal of Wildlife, 43, 131–138. (in Chinese with English abstract) [李胜明, 程瑞, 钟春英, 罗树毅, 何明先, 武正军 (2022) 野生和人工饲养鳄蜥夏季行为时间分配及节律差异. 野生动物学报, 43, 131–138.]

Li XH, Tian HD, Wang Y, Li RQ, Song ZM, Zhang FC, Xu M, Li DM (2013) Vulnerability of 208 endemic or endangered species in China to the effects of climate change. Regional Environmental Change, 13, 843–852.

Li ZC, Xiao Z (2002) Discovery of *Shinisaurus crocodilurus* in Guangdong Province. Chinese Journal of Zoology, 37(5), 76–77. (in Chinese with English abstract) [黎振昌, 肖智 (2002) 广东省曲江县发现鳄蜥. 动物学杂志, 37(5), 76–77.]

Liang WB, Zhang YX, Su P, Long Q, Huang JQ (2006) Observation on time budget of *Shinisaurus crocodilurus* in captivity. Sichuan Journal of Zoology, 25, 264–266. (in Chinese) [梁文波, 张玉霞, 苏萍, 龙强, 黄金泉 (2006) 半自然状态下鳄蜥活动时间分配的初步研究. 四川动物, 25, 264–266.]

Lin ZZ, He MX, Zhong CY, Li YH, Tang SQ, Kang XD, Wu ZJ (2023) Responses of gut microbiota in crocodile lizards (*Shinisaurus crocodilurus*) to changes in temperature. Frontiers in Microbiology, 14, 1263917.

Liu XH, Zhou F, Pan GP (1989) New distribution of crocodile lizard in Yaoshan, Guangxi. Sichuan Journal of Zoology, 8(3), 32–33. (in Chinese) [刘小华, 周放, 潘国平 (1989) 广西瑶山鳄蜥的新分布. 四川动物, 8(3), 32–33.]

Liu YT, Tan Y, Tang SQ, Luo SY, He JS, Qin XD, Wu ZJ (2022) Diving behavior and its influencing factors of captive-reared crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*). Chinese Journal of Zoology, 57, 493–502. (in Chinese with English abstract) [刘亚婷, 谭茵, 唐三淇, 罗树毅, 何家松, 秦旭东, 武正军 (2022) 人工饲养鳄蜥的潜水行为及影响因素. 动物学杂志, 57, 493–502.]

Long Q, Zhang YX, Liang WB, Su CT, Deng ZY (2007a) Diurnal time distribution of *Shinisaurus crocodilurus* under releasing condition. Journal of Hainan Normal University (Natural Science), 20, 268–271. (in Chinese with English abstract) [龙强, 张玉霞, 梁文波, 苏春田, 邓志勇 (2007a) 放归鳄蜥昼间活动时间分配的初步研究. 海南师范学院学报(自然科学版), 20, 268–271.]

Long Q, Zhang YX, Liang WB, Su P, Luo BT, Huang JQ (2007b) Monitoring earlier activities of released Chinese crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*). Sichuan Journal of Zoology, 26, 308–311. (in Chinese with English abstract) [龙强, 张玉霞, 梁文波, 苏萍, 罗保庭, 黄金泉 (2007b) 圈养鳄蜥放归初期的活动监测. 四川动物, 26, 308–311.]

Lü M, Guo YD, Chen YH, Luo WX, Zeng XC, Jiang HY, Chen JP, Jing YX (2023) Identification and drug sensitivity analysis of *Citrobacter portucalensis* and *Morganella morganii* isolated from *Shinisaurus crocodilurus*. Chinese Journal of Wildlife, 44, 383–392. (in Chinese with English abstract) [吕美, 郭怡德, 陈耀还, 罗文贤, 曾晓晨, 江海英, 陈金平, 靖元孝 (2023) 鳄蜥源葡萄牙柠檬酸杆菌和摩氏摩根菌的分离鉴定及药敏分析. 野生动物学报, 44, 383–392.]

Lu Q, Hu Q, Shi XG, Jin SL, Li S, Yao M (2019) Metabarcoding diet analysis of snow leopards (*Panthera uncia*) in Wolong National Nature Reserve, Sichuan Province. Biodiversity Science, 27, 960–969. (in Chinese with English abstract) [陆琪, 胡强, 施小刚, 金森龙, 李晟, 姚蒙 (2019) 基于分子宏条形码分析四川卧龙国家级自然保护区雪豹的食性. 生物多样性, 27, 960–969.]

Luo SY, Li SR, Cen HY (2018) Comparison of morphology and health status between captive breeding and wild *Shinisaurus crocodilurus* at newborn and sub-adult stage. Chinese Journal of Zoology, 53, 368–374. (in Chinese with English abstract) [罗树毅, 李树然, 岑海瑶 (2018) 人工繁育与野外鳄蜥幼体及亚成体形态和健康状况的比较. 动物学杂志, 53, 368–374.]

Luo SY, Li YT, Wu ZJ, Cheng R, Chen YH, He JS (2021) Influencing factors of perch height of *Shinisaurus crocodilurus* in Daguishan Mountain, China. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 39(5), 182–189. (in Chinese with English abstract) [罗树毅, 黎永泰, 武正军, 程瑞, 陈耀还, 何家松 (2021) 广西大桂山鳄蜥的栖枝高度及其影响因素. 广西师范大学学报(自然科学版), 39(5), 182–189.]

Luo SY, Yang CS, Wu PP, He JS, Qin JH, Xie HX, Wu ZJ (2019) Estimating *Shinisaurus crocodilurus* population by removal sampling method. Guangxi Forestry Science, 48, 108–110. (in Chinese with English abstract) [罗树毅, 阳春生, 武盼盼, 何家松, 秦建汉, 谢鸿鑫, 武正军 (2019) 去除取样法估算鳄蜥的种群数量. 广西林业科学, 48,

108–110.]

Luo SY, Yang YJ, Yang CS, Guo J, Qin XD, Cen HY, Xie HX, Wu ZJ (2022) Field surveys suggest biennial reproduction cycle and competition-triggered dispersal of the endangered Chinese crocodile lizard. Asian Herpetological Research, 13, 190–197.

Macey JR, Schulte JA, Larson A, Tuniyev BS, Orlov N, Papenfuss TJ (1999) Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in anguid lizards and related taxonomic families. Molecular Phylogenetics and Evolution, 12, 250–272.

Maroso F, Padovani G, Muñoz Mora VH, Giannelli F, Trucchi E, Bertorelle G (2023) Fitness consequences and ancestry loss in the Apennine brown bear after a simulated genetic rescue intervention. Conservation Biology, 37, e14133.

Marshall IR, Brauer CJ, Wedderburn SD, Whiterod NS, Hammer MP, Barnes TC, Attard CRM, Möller LM, Beheregaray LB (2022) Longitudinal monitoring of neutral and adaptive genomic diversity in a reintroduction. Conservation Biology, 36, e13889.

McDowell SB, Bogert CM (1954) The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguinomorphan lizards. Bulletin of the American Museum of Natural History, 105, 1–142.

Mi CR, Ma L, Wang Y, Wu DY, Du WG, Sun BJ (2022) Temperate and tropical lizards are vulnerable to climate warming due to increased water loss and heat stress. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 289, 20221074.

Mo DY, Jiang HY, Huang MW, Wu ZJ, Chen JP (2019) Genetic diversity and SNPs distribution characteristics of *tlr*4 gene in different geographic populations of the Chinese crocodile lizard. Chinese Journal of Zoology, 54, 845–859. (in Chinese with English abstract) [莫大颖, 江海英, 黄铭威, 武正军, 陈金平 (2019) 不同地理种群鳄蜥*tlr*4基因遗传多样性及SNPs分布特点分析. 动物学杂志, 54, 845–859.]

Murray A, Sutherland R, Kays R (2024) Ecological effects of a declining red wolf population. Animal Conservation, 27, 396–407.

Nadeau CP, Urban MC, Bridle JR (2017) Coarse climate change projections for species living in a fine-scaled world. Global Change Biology, 23, 12–24.

Nguyen TQ, Hamilton P, Ziegler T (2022a) *Shinisaurus crocodilurus* (amended version of 2014 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T57287221A217811129. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T57287221A217811129.en. (accessed on 2025-10-15)

Nguyen TT, Ngo HT, Ha QQ, Nguyen TQ, Le TQ, Nguyen SH, Pham CT, Ziegler T, van Schingen-Khan M, Le MD (2022b) Molecular phylogenetic analyses and ecological niche modeling provide new insights into threats to the endangered crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*). Frontiers of Biogeography, 14, e54779.

Ning JJ, Huang CM, Yu H, Dai DL, Wu ZJ, Zhong YM (2006) Summer habitat characteristics of the Chinese crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in the Luokeng Nature Reserve, Guangdong. Zoological Research, 27, 419–426. (in Chinese with English abstract) [宁加佳, 黄乘明, 于海, 戴冬亮, 武正军, 钟移明 (2006) 广东罗坑自然保护区鳄蜥夏季生境特征. 动物学研究, 27, 419–426.]

Nopcsa FB (1932) Zur systematischen Stellung von *Shinisaurus*. Zoologischer Anzeiger, 97, 185–187.

Pero EM, Palm EC, Chitwood MC, Hildreth AM, Keller BJ, Sumners JA, Hansen LP, Isabelle JL, Millspaugh JJ (2023) Spatial acclimation of elk during population restoration to the Missouri Ozarks, USA. Animal Conservation, 26, 789–801.

Pomara LY, LeDee OE, Martin KJ, Zuckerberg B (2014) Demographic consequences of climate change and land cover help explain a history of extirpations and range contraction in a declining snake species. Global Change Biology, 20, 2087–2099.

Potter KA, Woods HA, Pincebourde S (2013) Microclimatic challenges in global change biology. Global Change Biology, 19, 2932–2939.

Pyron RA, Burbrink FT, Wiens JJ (2013) A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. BMC Evolutionary Biology, 13, 93.

Qiu X, Whiting MJ, Du WG, Wu ZJ, Luo SY, Yue BS, Fu JZ, Qi Y (2022) Colour variation in the crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) and its relationship to individual quality. Biology, 11, 1314.

Ratajczak Z, Collins SL, Blair JM, Koerner SE, Louthan AM, Smith MD, Taylor JH, Nippert JB (2022) Reintroducing bison results in long-running and resilient increases in grassland diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 119, e2210433119.

Raynor JL, Grainger CA, Parker DP (2021) Wolves make roadways safer, generating large economic returns to predator conservation. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 118, e2023251118.

Razgour O, Forester B, Taggart JB, Bekaert M, Juste J, Ibáñez C, Puechmaille SJ, Novella-Fernandez R, Alberdi A, Manel S (2019) Considering adaptive genetic variation in climate change vulnerability assessment reduces species range loss projections. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 116, 10418–10423.

Reinhardt T, van Schingen-Khan M, Windisch HS, Nguyen TQ, Ziegler T, Fink P (2019) Monitoring a loss: Detection of the semi-aquatic crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in inaccessible habitats via environmental DNA. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 29, 353–360.

Rieppel O (1980) The Phylogeny of Anguinomorph Lizards. Birkhäuser Verlag, Basel.

Rollinson N, Keith DM, Houde ALS, Debes PV, McBride MC, Hutchings JA (2014) Risk assessment of inbreeding and outbreeding depression in a captive-breeding program. Conservation Biology, 28, 529–540.

Roznik EA, Reichling SB (2021) Survival, movements and habitat use of captive-bred and reintroduced dusky gopher frogs. Animal Conservation, 24, 51–63.

Rueda C, Jiménez J, Palacios MJ, Margalida A (2021) Exploratory and territorial behavior in a reintroduced population of lberian lynx. Scientific Reports, 11, 14148.

Ruegg K, Bay RA, Anderson EC, Saracco JF, Harrigan RJ, Whitfield M, Paxton EH, Smith TB (2018) Ecological genomics predicts climate vulnerability in an endangered southwestern songbird. Ecology Letters, 21, 1085–1096.

Sahlean TC, Gherghel I, Papeş M, Strugariu A, Zamfirescu ŞR (2014) Refining climate change projections for organisms with low dispersal abilities: A case study of the Caspian whip snake. PLoS ONE, 9, e91994.

Sang YP, Long ZQ, Dan XM, Feng JJ, Shi TT, Jia CF, Zhang XX, Lai Q, Yang GL, Zhang HY, Xu XT, Liu HH, Jiang YZ, Ingvarsson PK, Liu JQ, Mao KS, Wang J (2022) Genomic insights into local adaptation and future climate-induced vulnerability of a keystone forest tree in East Asia. Nature Communications, 13, 6541.

Scheffers BR, Edwards DP, Diesmos A, Williams SE, Evans TA (2014) Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. Global Change Biology, 20, 495–503.

Shao XN, Lu Q, Xiong MY, Bu HL, Shi XY, Wang DJ, Zhao JD, Li S, Yao M (2021) Prey partitioning and livestock consumption in the world's richest large carnivore assemblage. Current Biology, 31, 4887–4897.

Shen JH, Gao HY, Sun S, Wu F, He N, Wang H, Hua Y, Wu ZJ (2025) Microhabitat selection characteristics and conservation implications of the Chinese crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*). Biodiversity Science, 33, 25203. (in Chinese with English abstract) [沈君瀚, 高海洋, 孙松, 吴飞, 何南, 王鹤, 华彦, 武正军 (2025) 鳄蜥的微生境选择特征及保护启示. 生物多样性, 33, 25203.]

Shi NJ, He MX, Lin ZZ, Kang XD, Wu ZJ (2025) Climate warming induces age-specific gut microbiota alterations and functional metagenomic changes in captive crocodile lizards (*Shinisaurus crocodilurus*). Global Ecology and Conservation, 63, e03905.

Smith KT (2017) First crocodile-tailed lizard (Squamata: *Pan-Shinisaurus*) from the Paleogene of Europe. Journal of Vertebrate Paleontology, 37, e1313743.

Stephens T, Wilson SC, Cassidy F, Bender D, Gummer D, Smith DHV, Lloyd N, McPherson JM, Moehrenschlager A (2018) Climate change impacts on the conservation outlook of populations on the poleward periphery of species ranges: A case study of Canadian black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). Global Change Biology, 24, 836–847.

Stepkovitch B, Neave G, Jensen MA, Tuft K, Moseby KE (2025) From threatened to threatening: Impacts of a reintroduced predator on reintroduced prey. Animal Conservation, 28, 5–18.

Stickley SF, Fraterrigo JM (2023) Microclimate species distribution models estimate lower levels of climate-related habitat loss for salamanders. Journal for Nature Conservation, 72, 126333.

Su P, Zhang YX, Zhao JY, Huang YQ (2006) Scientific managements of *Shinisaurus crocodilurus* in captivity. Sichuan Journal of Zoology, 25, 407–410. (in Chinese with English abstract) [苏萍, 张玉霞, 赵继艳, 黄永清 (2006) 半自然条件下鳄蜥的管理. 四川动物, 25, 407–410.]

Sun X, Liu YC, Tiunov MP, Gimranov DO, Zhuang Y, Han Y, Driscoll CA, Pang YH, Li CM, Pan Y, Velasco MS, Gopalakrishnan S, Yang RZ, Li BG, Jin K, Xu X, Uphyrkina O, Huang YY, Wu XH, Gilbert MTP, O'Brien SJ, Yamaguchi N, Luo SJ (2023) Ancient DNA reveals genetic admixture in China during tiger evolution. Nature Ecology & Evolution, 7, 1914–1929.

Tang GS, Liang XX, Yang MY, Wang TT, Chen JP, Du WG, Li H, Sun BJ (2020) Captivity influences gut microbiota in crocodile lizards (*Shinisaurus crocodilurus*). Frontiers in Microbiology, 11, 550.

Tang ZJ, Zhang YX (1986) Observation on indoor reproduction and larval growth of crocodile lizard. Chinese Journal of Zoology, 21(4), 10–12. (in Chinese) [唐振杰, 张玉霞 (1986) 鳄蜥室内繁殖及幼体生长的观察. 动物学杂志, 21(4), 10–12.]

Tapia Aguilera W, Gibbs JP (2023) Rewilding giant tortoises engineers plant communities at local to landscape scales. Conservation Letters, 16, e12968.

Townsend TM, Larson A, Louis E, Macey JR (2004) Molecular phylogenetics of Squamata: The position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. Systematic Biology, 53, 735–757.

van Schingen-Khan M, Ha QQ, Pham CT, Le TQ, Nguyen TQ, Bonkowski M, Ziegler T (2016a) Discovery of a new crocodile lizard population in Vietnam: Population trends, future prognoses and identification of key habitats for conservation. Revue suisse de Zoologie, 123, 241–251.

van Schingen-Khan M, Ihlow F, Nguyen TQ, Ziegler T, Bonkowski M, Wu ZJ, Rödder D (2014) Potential distribution and effectiveness of the protected area network for the crocodile lizard, *Shinisaurus crocodilurus* (Reptilia: Squamata: Sauria). Salamandra, 50, 71–76.

van Schingen-Khan M, Le MD, Ngo HT, Pham CT, Ha QQ, Nguyen TQ, Ziegler T (2016b) Is there more than one crocodile lizard? An integrative taxonomic approach reveals Vietnamese and Chinese *Shinisaurus crocodilurus* represent separate conservation and taxonomic units. Der Zoologische Garten, 85, 240–260.

van Schingen-Khan M, Pham CT, Thi HA, Nguyen TQ,

Bernardes M, Bonkowski M, Ziegler T (2015a) First ecological assessment of the endangered crocodile lizard *Shinisaurus crocodilurus* Ahl, 1930 in Vietnam: Microhabitat characterization and habitat selection. Herpetological Conservation and Biology, 10, 948–958.

van Schingen-Khan M, Schepp U, Pham CT, Nguyen TQ, Ziegler T (2015b) Last chance to see? A review of the threats to and use of the crocodile lizard. TRAFFIC Bulletin, 27, 19–26.

Wang ZX, Wu ZJ, Chen L, Yu S, Yu H, Huang CM, Jiang J (2009) Effects of pregnancy and ages on temperature selection and resting metabolic rates in Chinese crocodile lizard, *Shinisaurus crocodilurus*. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 27(2), 80–84. (in Chinese with English abstract) [王振兴, 武正军, 陈亮, 于仕, 于海, 黄乘明, 蒋洁 (2009) 年龄和怀卵对鳄蜥选择体温及静止代谢率的影响. 广西师范大学学报(自然科学版), 27(2), 80–84.]

Wang ZX, Wu ZJ, Yu H, Huang CM, Zhong YM (2008) Thermoregulatory and thermal dependence of resting metabolic rates in the Chinese crocodile lizard *Shinisaurus crocodilurus* in the Luokeng Nature Reserve, Guangdong. Acta Zoologica Sinica, 54, 964–971. (in Chinese with English abstract) [王振兴, 武正军, 于海, 黄乘明, 钟移明 (2008) 广东罗坑自然保护区鳄蜥的体温调节及静止代谢率的热依赖性. 动物学报, 54, 964–971.]

Wen GN, Xie HX, Du WG (2026) Fine-scale genetic structure and genetic diversity in the Chinese crocodile lizard. iScience, 29, 114258.

Wen GN, Xie HX, Luo SY, Yang CS, Tang XW, Hu YB, Du WG (2024) Outbreeding management offers the promise of genetic rescue for an endangered lizard. Current Zoology, 70, 721–727.

Whiteside MA, Sage R, Madden JR (2015) Diet complexity in early life affects survival in released pheasants by altering foraging efficiency, food choice, handling skills and gut morphology. Journal of Animal Ecology, 84, 1480–1489.

Wielgus E, Mandinyenya B, Wieprecht S, Heurich M (2023) Bringing the Black rhino back: Key factors for reintroduction success. Global Ecology and Conservation, 48, e02756.

Wiens JJ, Hutter CR, Mulcahy DG, Noonan BP, Townsend TM, Sites JW Jr, Reeder TW (2012) Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. Biology Letters, 8, 1043–1046.

Wisz MS, Pottier J, Kissling WD, Pellissier L, Lenoir J, Damgaard CF, Dormann CF, Forchhammer MC, Grytnes JA, Guisan A, Heikkinen RK, Høye TT, Kühn I, Luoto M, Maiorano L, Nilsson MC, Normand S, Öckinger E, Schmidt NM, Termansen M, Timmermann A, Wardle DA, Aastrup P, Svenning JC (2013) The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. Biological Reviews, 88, 15–30.

Wood G, Marzinelli EM, Campbell AH, Steinberg PD, Vergés A, Coleman MA (2021) Genomic vulnerability of a dominant seaweed points to future-proofing pathways for Australia's underwater forests. Global Change Biology, 27, 2200–2212.

Wu CH, Huang ZJ (1986) A comparison of the external characters and the skeletal system between *Shinisaurus crocodilurus* and *Xenosaurus grandis*. Sinozoologia, 4, 41–50. (in Chinese with English abstract) [吴翠蘅, 黄祝坚 (1986) 鳄蜥与异蜥外形及骨骼系统比较. 动物学集刊, 4, 41–50.]

Wu ZJ, Dai DL, Huang CM, Yu H, Ning JJ, Zhong YM (2007) Selection of *Shinisaurus crocodilurus* on forest type in mountain streams in Luokeng Nature Reserve of Guangdong Province. Chinese Journal of Ecology, 26, 1777–1781. (in Chinese with English abstract) [武正军, 戴冬亮, 黄乘明, 于海, 宁加佳, 钟移明 (2007) 广东省罗坑自然保护区鳄蜥对溪沟林型的选择. 生态学杂志, 26, 1777–1781.]

Wu ZJ, Dai DL, Ning JJ, Huang CM, Yu H (2012a) Seasonal differences in habitat selection of the crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in Luokeng Nature Reserve, Guangdong. Acta Ecologica Sinica, 32, 4691–4699. (in Chinese with English abstract) [武正军, 戴冬亮, 宁加佳, 黄乘明, 于海 (2012a) 广东罗坑自然保护区鳄蜥生境选择的季节性差异. 生态学报, 32, 4691–4699.]

Wu ZJ, Wang ZX, Liu HY, He N, Yu H, Huang CM (2012b) Thermal dependence of locomotor performance for *Shinisaurus crocodilurus* in the Luokeng Nature Reserve, Guangdong, China. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 30, 276–281. (in Chinese with English abstract) [武正军, 王振兴, 刘海洋, 何南, 于海, 黄乘明 (2012b) 广东罗坑自然保护区鳄蜥运动能力的热依赖性. 广西师范大学学报(自然科学版), 30, 276–281.]

Xie H, Chen L, Huang HY, He N, Liu HY, Wu ZJ (2017) Research on movement pattern and the influencing factors of *Shinisaurus crocodilurus* in the Luokeng Nature Reserve, Guangdong, China. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 35(4), 106–113. (in Chinese with English abstract) [谢海, 陈亮, 黄海燕, 何南, 刘海洋, 武正军 (2017) 广东罗坑自然保护区鳄蜥的移动格局及其影响因子. 广西师范大学学报(自然科学版), 35(4), 106–113.]

Xie HX, Liang XX, Chen ZQ, Li WM, Mi CR, Li M, Wu ZJ, Zhou XM, Du WG (2022) Ancient demographics determine the effectiveness of genetic purging in endangered lizards. Molecular Biology and Evolution, 39, msab359.

Xie MJ, Lv M, Zhao ZW, Li LM, Jiang HY, Yu YP, Zhang XJ, Liu P, Chen JP (2023) Plastisphere characterization in habitat of the highly endangered *Shinisaurus crocodilurus*: Bacterial composition, assembly, function and the comparison with surrounding environment. Science of the Total Environment, 900, 165807.

Xie MJ, Lv M, Zhao ZW, Li LM, Jiang HY, Yu YP, Zhang XJ, Liu P, Chen JP (2024) New insights of bacterial and eukaryotic phenotypes on the plastics collected from the typical natural habitat of the endangered crocodile lizard. Ecotoxicology and Environmental Safety, 280, 116541.

Xiong Y, Wu Q, Qin XD, Yang CS, Luo SY, He JS, Cheng QZ, Wu ZJ (2022) Identification of *Pseudomonas aeruginosa* from the skin ulcer disease of crocodile lizards (*Shinisaurus crocodilurus*) and probiotics as the control measure. Frontiers in Veterinary Science, 9, 850684.

Yang CS, Luo SY, Li YH, He JS, Wu ZJ (2017) Comparison of line transect versus mark-recapture methods for estimating population size of *Shinisaurus crocodilurus*. Chinese Journal of Wildlife, 38, 291–294. (in Chinese with English abstract) [阳春生, 罗树毅, 李钰慧, 何家松, 武正军 (2017) 样线法和标志重捕法在鳄蜥种群数量调查中的应用比较. 野生动物学报, 38, 291–294.]

Yang HL, Leng XQ, Du H, Luo J, Wu JP, Wei QW (2020) Adjusting the prerelease gut microbial community by diet training to improve the postrelease fitness of captive-bred *Acipenser dabryanus*. Frontiers in Microbiology, 11, 488.

Yang L, Wei FW, Zhan XJ, Fan HZ, Zhao PP, Huang GP, Chang J, Lei YH, Hu YB (2022) Evolutionary conservation genomics reveals recent speciation and local adaptation in threatened takins. Molecular Biology and Evolution, 39, msac111.

Yang YJ, Zeng ZG, Wang K, Luo SY, Yang CS, He JS, Wu ZJ, Nie HY (2019) Predation on lizards and snakes by crocodile lizards. Chinese Journal of Zoology, 54, 293–297. (in Chinese with English abstract) [杨羽婕, 曾治高, 王坤, 罗树毅, 阳春生, 何家松, 武正军, 聂海燕 (2019) 鳄蜥捕食蜥蜴和蛇的现象. 动物学杂志, 54, 293–297.]

Yang YJ, Zeng ZG, Xing KF, Li SR, Yang CS, Du WG (2020) Behavioural thermoregulation by the endangered crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in captivity. Journal of Thermal Biology, 93, 102731.

Yu H, Huang CM, Chen Z, Su LN, Cao HM, Gong MH (2005) Study on current population and habitats of *Shinisaurus crocodilurus* in Guiping City, Guangxi. Sichuan Journal of Zoology, 24, 395–400. (in Chinese with English abstract) [于海, 黄乘明, 陈智, 苏立宁, 曹华猛, 龚明昊 (2005) 广西桂平市鳄蜥种群及栖息地现状的分析研究. 四川动物, 24, 395–400.]

Yu H, Huang CM, Wu ZJ, Ning JJ, Dai DL (2006) Observation on habit of Chinese crocodile lizard. Sichuan Journal of Zoology, 25, 364–366. (in Chinese with English abstract) [于海, 黄乘明, 武正军, 宁加佳, 戴冬亮 (2006) 鳄蜥生活习性的观察. 四川动物, 25, 364–366.]

Yu S, Wu ZJ, Wang ZX, Chen L, Huang CM, Yu H (2009) Courtship and mating behavior of *Shinisaurus crocodilurus* bred in Luokeng Nature Reserve, Guangdong. Chinese Journal of Zoology, 44(5), 38–44. (in Chinese with English abstract) [于仕, 武正军, 王振兴, 陈亮, 黄乘明, 于海 (2009) 广东罗坑自然保护区饲养鳄蜥的求偶和交配行为. 动物学杂志, 44(5), 38–44.]

Zemanova MA (2020) Towards more compassionate wildlife research through the 3Rs principles: Moving from invasive to non-invasive methods. Wildlife Biology, 2020, 1–17.

Zeng YR, Xiong Y, Yang CS, He N, He JS, Luo WX, Chen YH, Zeng XC, Wu ZJ (2022) Investigation of parasitic infection in crocodile lizards (*Shinisaurus crocodilurus*) using high-throughput sequencing. Animals, 12, 2726.

Zhan ZJ, Zhang C, Chen MH, Wang JD, Fu AH, Fan YW, Luan XF (2023) DNA metabarcoding-based winter diet analysis of Eurasian otter (*Lutra lutra*) in the northern Greater Khingan Mountains. Biodiversity Science, 31, 22586. (in Chinese with English abstract) [湛振杰, 张超, 陈敏豪, 王嘉栋, 富爱华, 范雨薇, 栾晓峰 (2023) 基于DNA宏条形码技术的大兴安岭北部欧亚水獭冬季食性分析. 生物多样性, 31, 22586.]

Zhang TW, Cheng R, Wu ZJ, He MX, Zhong CY (2022) Comparison of selected body temperatures and running ability between captive-bred and wild *Shinisaurus crocodilurus*. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 40(6), 215–221. (in Chinese with English abstract) [张桐玮, 程瑞, 武正军, 何明先, 钟春英 (2022) 人工繁育与野外鳄蜥选择体温和运动能力的比较. 广西师范大学学报(自然科学版), 40(6), 215–221.]

Zhang XL, Alvarez F, Whiting MJ, Qin XD, Chen ZN, Wu ZJ (2022a) Climate change and dispersal ability jointly affects the future distribution of crocodile lizards. Animals, 12, 2731.

Zhang XL, Qin XD, Alvarez F, Chen ZN, Wu ZJ (2022b) Potential impact of land-use change on habitat quality in the distribution range of crocodile lizards in China. Ecology and Evolution, 12, e9390.

Zhang YX (1981) Ecological observation of crocodile lizard in Yaoshan, Guangxi. Chinese Journal of Zoology, 16(4), 12–14. (in Chinese) [张玉霞 (1981) 广西瑶山鳄蜥的生态观察. 动物学杂志, 16(4), 12–14.]

Zhang YX (1986) An endangered rare animal—Crocodile lizard. Chinese Journal of Zoology, 21(5), 38–39. (in Chinese) [张玉霞 (1986) 一种濒危的珍稀动物——鳄蜥. 动物学杂志, 21(5), 38–39.]

Zhang YX (1988) The crocodile lizard in Yaoshan. Chinese Journal of Wildlife, (3), 12–13. (in Chinese) [张玉霞 (1988) 瑶山鳄蜥. 野生动物, (3), 12–13.]

Zhang YX (1991) The Chinese Crocodile Lizard. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [张玉霞 (1991) 中国鳄蜥. 中国林业出版社, 北京.]

Zhang YX, Tang ZJ (1984) Discussion on geographical distribution and morphological variation of crocodile lizard. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 2, 39–41. (in Chinese) [张玉霞, 唐振杰 (1984) 鳄蜥的地理分布及其形态变异的探讨. 广西师范大学学报(自然科学版), 2, 39–41.]

Zhao CL, Feng JY, Sun ZJ, Zhu W, Chang J, Fan WB, Jiang

JP, Yue BS, Zhao T (2023) Intraspecific variation in microhabitat selection in reintroduced Chinese giant salamanders. Current Zoology, 69, 121–127.

Ziegler T, Böhme W (1997) Genitalstrukturen und Paarungsbiologie bei squamaten Reptilien, speziell den Platynota, mit Bemerkungen zur Systematik. Mertensiella, 8, 1–207.

Ziegler T, Le KQ, Nguyen VT, Hendrix R, Böhme W (2008) A comparative study of crocodile lizards (*Shinisaurus crocodilurus* Ahl, 1930) from Vietnam and China. The Raffles Bulletin of Zoology, 56, 181–187.

Ziegler T, Rauhaus A, Mutschmann F, Dang PH, Pham CT, Nguyen TQ (2016) Building up of keeping facilities and breeding projects for frogs, newts and lizards at the Me Linh Station for biodiversity in northern Vietnam, including improvement of housing conditions for confiscated reptiles and primates. Der Zoologische Garten, 85, 91–120.

Ziegler T, van Schingen-Khan M, Rauhaus A, Dang PH, Pham DTK, Pham CT, Nguyen TQ (2019) New insights into the habitat use and husbandry of crocodile lizards (Reptilia: Shinisauridae) including the conception of new facilities for Vietnamese crocodile lizards *Shinisaurus crocodilurus vietnamensis* in Vietnam and Germany. International Zoo Yearbook, 53, 250–269.

(责任编委: 王彦平　责任编辑: 闫文杰)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 25492, pages 1–10
doi: 10.17520/biods.2025492
cstr: 32101.14.biods.2025492

•保护与治理对策•

自然保护地和生态保护红线生物多样性与气候变化风险源的协同治理框架

华方圆[1*], 刘双祺[1], 彭杨靖[2], 龚善星[1], 申小莉[3], 金崑[2*]

1 北京大学城市与环境学院生态研究中心, 北京 100871; 2 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; 3 中国科学院植物研究所植被与环境变化重点实验室, 北京 100093

摘要: 生物多样性丧失与气候变化是当前全球面临的两大环境挑战, 且两者之间存在紧密联系, 迫切需要通过基于自然的解决方案(nature-based solutions, NbS)协同应对。作为我国开展生态保护工作、实现“30 × 30”目标的重要空间单元, 自然保护地和生态保护红线在这两大危机的协同治理方面具有重要潜力, 但其当前的管理与规划体系在此方面的设计仍显薄弱。本文基于适应性管理理念, 构建了一个“风险源识别–协同治理–成效评估”的闭环框架, 以NbS为路径实现生物多样性与气候变化风险源的协同治理。具体而言, 该框架将风险源划分为4类: (1)导致自然生态系统丧失与退化的因素; (2)阻碍生态系统恢复的因素; (3)不可持续的生产管理方式; (4)关键地块有效保护的缺失, 并提出从生态系统保护、恢复、可持续管理及空间格局优化4条路径来开展协同治理。该框架为在全球变化背景下提升自然保护地和生态保护红线协同治理的长期成效提供了方法支撑, 有望助力我国对《生物多样性公约》和《联合国气候变化框架公约》的协同履约。

关键词: 生物多样性; 气候变化; 自然保护地; 生态保护红线; 基于自然的解决方案(NbS)

华方圆, 刘双祺, 彭杨靖, 龚善星, 申小莉, 金崑 (2026) 自然保护地和生态保护红线生物多样性与气候变化风险源的协同治理框架. 生物多样性, 34, 25492. doi: 10.17520/biods.2025492; cstr: 32101.14.biods.2025492.
Hua FY, Liu SQ, Peng YJ, Gong SX, Shen XL, Jin K (2026) A framework for synergistically addressing the risk sources of biodiversity loss and climate change in protected areas and Ecological Conservation Redlines. Biodiversity Science, 34, 25492. doi: 10.17520/biods.2025492; cstr: 32101.14.biods.2025492.

A framework for synergistically addressing the risk sources of biodiversity loss and climate change in protected areas and Ecological Conservation Redlines

Fangyuan Hua[1*], Shuangqi Liu[1], Yangjing Peng[2], Shanxing Gong[1], Xiaoli Shen[3], Kun Jin[2*]

1 *Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China*
2 *Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*
3 *Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*

ABSTRACT

Background: Biodiversity loss and climate change constitute two of the most pressing global environmental challenges, characterized by tightly coupled drivers and reinforcing feedbacks, and therefore demand synergistic responses grounded in nature-based solutions (NbS). In China, protected areas and Ecological Conservation Redlines possess substantial potential for synergistically addressing the risk sources of biodiversity loss and climate change, especially under the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework and the push toward the “30 × 30” target. However, the existing management and planning systems remain insufficiently articulated to support such practices, highlighting an urgent need for more concrete, operational guidelines and integrated tools.

Results: This study proposes an innovative framework based on the concept of adaptive management, establishing a closed-loop process of “risk source identification–synergistically addressing–effectiveness evaluation”. This framework identified four categories of biodiversity loss and climate change risk sources: (1) factors causing loss and degradation

收稿日期 Received: 2025-12-11; 接受日期 Accepted: 2026-02-25
基金项目: 国家重点研发计划(2022YFF0802300)和国家自然科学基金(U2571212; 32471731) Supported by the National Key Research and Development Program of China (2022YFF0802300) and National Natural Science Foundation of China (U2571212; 32471731)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: fhua@pku.edu.cn; jk2002@caf.ac.cn

of natural ecosystems; (2) factors impeding ecosystem recovery; (3) unsustainable production and management practices; and (4) lack of effective protection for key sites. Correspondingly, four specific NbS pathways were proposed to address these risk sources: protecting natural ecosystems, restoring degraded ecosystems, sustainably managing human-dominated production landscapes, and optimizing the spatial pattern of protected area and Ecological Conservation Redline networks.

Prospects: The effective implementation of this framework hinges on addressing two critical prerequisites: institutional coordination for cross-jurisdictional landscape planning and capacity building for local managers. With these enabling conditions in place, the framework can equip policymakers and practitioners to synergistically achieve biodiversity conservation, climate change mitigation, and climate adaptation. Looking ahead, our framework has the potential to support China's coordinated implementation of the Convention on Biological Diversity and the United Nations Framework Convention on Climate Change, while offering valuable insights for the international community.

Key words: biodiversity; climate change; protected areas; Ecological Conservation Redlines; nature-based solutions

生物多样性丧失与气候变化是当前全球面临的两大环境挑战, 严重威胁着自然对人类的惠益和人类社会的可持续性(IPBES, 2019; IPCC, 2023)。这两者之间存在着互为因果、相互放大的紧密联系(Pörtner et al., 2023): 一方面, 气候变化会改变物种分布范围(Warren et al., 2018)、影响种间相互作用(Warren & Bradford, 2014)、增加极端气候事件频率和强度(Maxwell et al., 2019), 从而加剧生物多样性的丧失; 另一方面, 生物多样性对生态系统的功能和稳定性至关重要(Wang et al., 2024), 其丧失又会反过来削弱生态系统碳汇功能(Weiskopf et al., 2024), 并降低生态系统对极端事件的抵抗力和恢复力(De Boeck et al., 2018; Mahecha et al., 2024)。同时, 这两大危机还有着共同的重要风险源: 农业、林业和其他土地利用(agriculture, forestry and other land use, AFOLU)部门贡献了全球温室气体净排放的约20%–30% (IPCC, 2023), 而该部门的生产活动及其导致的自然生态系统丧失与退化也正是全球生物多样性面临的最大威胁之一(IPBES, 2019)。因此, 推动生物多样性与气候变化风险源的协同治理已成为国际社会普遍认可的一项紧迫任务(Pörtner et al., 2021)。其重要途径之一是采取"基于自然的解决方案" (nature-based solutions, NbS), 即对生态系统进行保护、恢复和可持续管理(Cohen-Shacham et al., 2016; Mori, 2020)——这正是对两大危机关键驱动因素的逆转。

保护地和其他有效的区域保护措施(other effective area-based conservation measures, OECMs)是开展上述NbS行动的重要空间单元。随着《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(简称《昆蒙框架》)、特别是"30 × 30"目标的提出(CBD, 2022), 全球的保护地和OECMs预计将获得更加强有力的政策支撑和资源投入, 为生物多样性与气候变化风险源的协同治理提供了充足的实施条件。作为推动《昆蒙框架》通过的COP15主席国, 我国的自然保护地体系及作为OECMs重要形式的生态保护红线区域(吕植, 2022)尤其具有显著的潜力。更进一步, 在国家公园建设的背景下, 如果能在区域尺度上对自然保护地和生态保护红线网络的空间格局进行优化, 使之更好地覆盖具有重要保护价值的地理单元, 并且显著提升其在当前及未来气候情境下的连通性(Xu et al., 2024), 将能够进一步提升其为生物多样性保护与气候变化适应作出的贡献, 有望成为协同治理方面的"全球样板"。

尽管已有一些研究总结归纳了可应用于生物多样性与气候变化协同治理的各类行动(Shin et al., 2022; Smith et al., 2022), 但在我国现有的自然保护地和生态保护红线规划与管理体系中, 上述协同治理方面的设计仍显薄弱, 缺乏具体、可操作的实施指南与集成工具, 制约了相关实践的开展。尤其是考虑到已有研究提示, 未来的全球变化可能削弱我国现有保护地网络的长期成效(Wu et al., 2023a, b), 如何应对这种动态变化及其伴随的复杂性与不确定性(Lawler, 2009; Tanner-McAllister et al., 2017)就显得尤为突出和紧迫。针对上述需求, 本研究基于"适应性管理" (adaptive management)的理念(McCarthy & Possingham, 2007), 尝试提出一个创新性的动态应对框架, 构建"风险源识别–协同治理–成效评估"的闭环流程, 以期为在自然保护地和生态保护红线通过NbS路径进行生物多样性与气候变

化风险源协同治理提供系统性的解决方案。

1 协同治理框架概述

在提出具体的协同治理框架之前, 有必要先厘清其针对的空间范围, 即我国自然保护地与生态保护红线所构成的保护网络。这二者既存在紧密的交叠, 又具有差异互补的协同关系: 在空间上, 生态保护红线的范围既包含了绝大多数自然保护地, 也纳入了其他具有关键生态功能但尚未划定为保护地的区域; 在功能上, 生态保护红线侧重的是“生态底线”的刚性约束, 而自然保护地管理更加严格, 侧重对特定自然生态系统和物种的专门保护与恢复。本文提出的协同治理框架在总体逻辑与核心路径上对二者一体适用, 因此在后续的具体论述中, 将同时对二者进行分析; 当涉及仅在某一制度背景下特有的管理情境或工具(如生态保护红线内的商品林采伐)时, 本文将在相关部分予以明确说明。

1.1 “风险源”的定义

本框架将“风险源”宽泛地界定为各类可能威胁生物多样性、加剧气候变化及其影响的驱动因子, 包含了会对自然保护地和生态保护红线的生物多样性保护与气候治理成效造成负面影响的一系列复杂因素。具体而言, 它既包括了会导致自然生态系统发生丧失与退化的直接威胁因素, 也包括了制约旨在减缓或扭转上述丧失与退化的干预取得成效的各种障碍。

1.2 协同治理的实现路径

本框架以NbS (Cohen-Shacham et al., 2016)作为实现协同治理的基本路径, 同时融入了有关保护地网络连通性的科学认知(Saura et al., 2018; Stralberg et al., 2020)。具体而言, 管理者和决策者可从以下4条路径着手:

(1)保护自然生态系统。组成和结构完好的自然生态系统具有丰富的生物多样性和碳储量(Newbold et al., 2015; Potapov et al., 2017; Watson et al., 2018), 相较于退化的生态系统, 也具有更强的应对气候变化的能力(Frey et al., 2016; Betts et al., 2018)。因此, 对于完整性较好的生态系统, 应采取有效的保护措施, 严格落实自然保护地和生态保护红线内的人为活动管控要求, 有针对性地识别和治理可能造成其丧失或退化的风险源, 从而长期维持其在生物多样性保护、气候变化缓解与适应方面的能力。

(2)恢复退化生态系统。同理, 对于存在自然生态系统丧失或退化现象的自然保护地和生态保护红线, 应当采取有效的生态恢复措施, 协调以山水林田湖草沙一体化保护和修复工程为代表的恢复行动, 通过消除或减缓驱动上述丧失与退化、阻碍生态系统恢复的风险源, 促使生态系统向符合当地生物地理条件的、应有的状态恢复(Gann et al., 2019), 从而提升其生物多样性、碳储量和应对气候变化的能力(Strassburg et al., 2020; Rayden et al., 2023)。

(3)可持续管理生产用地。在实践中, 为了保障当地居民的合理需求, 我国的很多自然保护地和生态保护红线都存在农林牧渔业生产用地等人类主导的景观。这类生态系统尽管在组成和结构上与自然生态系统有明显区别, 但仍然可以发挥支撑生物多样性、吸收和固定CO_2的重要功能(Norris, 2008; Lessmann et al., 2022)。然而, 不当的管理方式不仅会削弱上述功能, 还可能对周边土地产生负面的外溢影响(Didham et al., 2015)。因此, 同样有必要在本框架中纳入此类风险源, 对生产生活用地进行可持续的管理。

(4)优化空间格局。在当前及未来气候变化情境下, 上级决策者应确保自然保护地与生态保护红线网络始终对具有高保护价值的地块有较好的覆盖(Fan et al., 2023; Wu et al., 2023b); 同时, 还应使各自然保护地与生态保护红线之间保持较好的连通性(Brennan et al., 2022; Xu et al., 2024), 以维持物种的长期存续及生态系统应对气候变化的能力(Beazley et al., 2023; Gillingham et al., 2024)。为使自然保护地和生态保护红线网络达成这些目标, 决策者应抓住自然保护地整合优化、国家公园建设等机遇, 评估增加其面积或优化其空间配置(configuration)的必要性与具体方案, 充分体现生态保护红线划定的动态性和整体性原则, 从而为在更大尺度上实现生物多样性和气候变化的协同治理提供保障。

结合前述风险源的定义, 我们可以根据与这4条实现路径的对应关系将本框架中的风险源分为以下4类: (1)导致自然生态系统丧失与退化的因素;

(2)阻碍生态系统恢复的因素; (3)不可持续的生产管理方式; (4)关键地块有效保护的缺失。它们各自的具体形式可参见表1。

1.3 框架的闭环流程

本框架采用适应性管理的理念, 即通过定期监测评估管理措施成效, 并据此不断优化和迭代管理措施, 从而不断接近管理目标(McCarthy & Possingham, 2007), 这一策略可帮助应对协同治理中的复杂性与不确定性(Lawler, 2009; Tanner-McAllister et al., 2017)。该理念的一个生动的实践案例, 是世界自然基金会(World Wide Fund for Nature, WWF)香港分会对米埔湿地的管理(WWF-Hong Kong, 2024): 其通过制定五年期的管理计划、设定具体的保育目标并实施持续的监测研究, 从而能系统地评估威胁、测试管理干预措施(如调控水位以营造不同生境), 并依据反馈动态调整策略, 以应对气候变化等外部威胁。

在本框架中, 具体而言, 各自然保护地与生态保护红线的管理者应参照以下闭环流程步骤(图1), 按适用于特定风险源的循环周期, 开展生物多样性和气候变化风险源的协同治理工作: (1)识别风险源: 结合4类风险源各自的特征, 建立差异化、多源数据融合的持续监测机制, 定期识别辖区内存在的上述各类风险源及其具体表现形式, 并评估判断其存在的普遍性和严重程度。(2)协同治理风险源: 基于风险源识别结果, 有针对地制定和实施恰当、可行、合规的协同治理方案; 如前序已实施风险源治理, 则应基于治理成效判断调整后续治理方案的必要性及其方式, 制定并实施新的治理方案。(3)评估风险源治理成效: 建立多维成效评估体系, 在协同治理方案实施后, 对其进行成效的监测和有效性评估。具体而言, 应从3个维度开展评估: 风险源的规模和严重程度、生物多样性保护的成效、气候变化缓解与适应的成效。评估结果直接反馈至下一循环, 指导新一轮的风险源识别和治理。

2 各类风险源的识别与治理

对于前述的4大类风险源, 本框架分别对其提出了相应的识别方法与治理路径。通过对辖区的各类风险源进行持续监测、分类施策, 自然保护地和生态保护红线的管理者和决策者将能够更加精准地开展协同治理工作。

表1 本文提出的"自然保护地和生态保护红线生物多样性与气候变化风险源的协同治理框架"涉及的风险源类别、具体形式及相应的基于自然的解决方案(NbS)

Table 1 Categories and specific forms of risk sources as well as corresponding nature-based solutions (NbS) in our framework on synergistically addressing the risk sources of biodiversity loss and climate change in protected areas and Ecological Conservation Redlines

风险源类别 Risk source category	具体形式 Specific form	相应的NbS路径 Corresponding NbS pathways
导致自然生态系统丧失与退化的因素 Factors causing loss and degradation of natural ecosystems	(1)土地利用改变: 人类对自然生态系统所在土地的侵占、改变或利用 (1) Land use change: Conversion, alteration, or utilization of lands supporting natural ecosystems	保护、恢复 Protection, restoration
	(2)过度利用: 人类对野生动植物不可持续的采伐、采摘、盗猎 (2) Over-exploitation: Unsustainable harvesting, collecting, or poaching of wild plants and animals	
	(3)其他: 其他人类活动干扰、外来种入侵、污染、各类人为或自然灾害 (3) Others: Other anthropogenic disturbances, invasive alien species, pollution, and various human-induced or natural disasters	
阻碍生态系统恢复的因素 Factors impeding ecosystem recovery	土壤退化、种源缺乏、其他适宜的非生物或生物条件缺乏 Soil degradation, lack of propagule sources, and absence of other suitable abiotic or biotic conditions	恢复 Restoration
不可持续的生产管理方式 Unsustainable production and management practices	过度施用农药化肥、破坏土壤、欠缺污染处理机制、过度放牧或捕捞 Excessive application of pesticides and fertilizers, soil disturbance, lack of pollution control measures, overgrazing, or overfishing	可持续管理 Sustainable management
关键地块有效保护的缺失 Lack of effective protection for key sites	在当前或未来气候情境下, 现有自然保护地和生态保护红线网络对高保护价值地块的覆盖不足, 或其连通性较差 The existing network of protected areas and Ecological Conservation Redlines currently, or under future climate scenarios, fails to sufficiently cover sites of high conservation value, or lacks adequate connectivity	空间格局优化 Spatial optimization

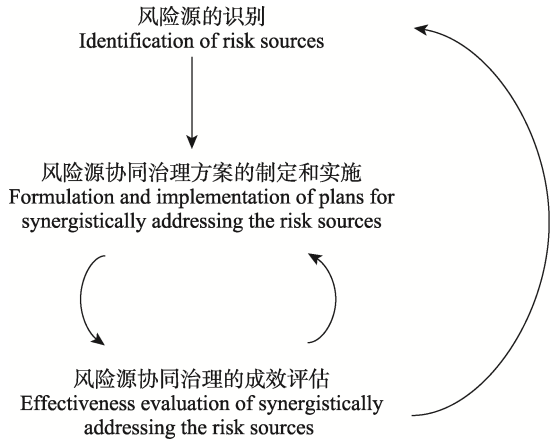


图1　基于适应性管理的生物多样性和气候变化风险源协同治理流程总览

Fig. 1　Overview of the adaptive management framework for synergistically addressing the risk sources of biodiversity loss and climate change

2.1　导致自然生态系统丧失与退化的因素

自然保护地与生态保护红线的管理者应设立定期监测机制, 评估辖区内是否存在导致自然生态系统丧失与退化的因素。此类评估应以合理的频率(如每1–3个月)开展, 并充分整合遥感影像、实地巡护及群众举报等多源数据; 一旦发现存在风险源, 应准确辨识其地理位置, 并及时开展现场调查, 以核实问题的性质和严重程度, 明确责任主体。目前, 在实践中, 此类风险源的监测在很大程度上仍依赖护林员巡护; 要进一步推进监测机制的现代化、自动化, 就需要自然保护地人类活动监管系统、生态保护红线生态环境监督平台等现有的遥感监管体系开放、改进、推广自查功能, 从而更好地为基层管理者赋能。

如果自然保护地与生态保护红线内存在此类风险源, 应当在与相关部门合作消除或控制相应威胁并进行依法追责(除入侵物种、自然灾害等非人为直接责任情形外)的基础上, 通过腾退违规用地、救助放归被盗猎个体、恢复受损植被等措施减缓乃至扭转其负面影响。对于一些历史遗留的开发建设、长期存在的“天窗”, 需因地制宜制定专项整改方案, 并结合赎买等方式使其有序退出。从长期角度考虑, 管理者还应超越单一的管控思维, 将周边社区视为关键的利益相关方与合作者。一方面, 要努力开展相关法规政策的宣传教育; 另一方面, 也需深入了解当地社区的生计状况, 因地制宜地推动替代生计, 积极探索发展生态旅游、争取补助资金、设立生态管护公益岗位(赵翔等, 2018)等机制, 使社区在保护中受益, 从根源上控制自然生态系统丧失与退化的驱动力。值得强调的是, 当前, 以国家公园为主体的自然保护地体系建设凭借其更高的管理权限、更统一的规划以及更充足的资金保障, 为破解上述两大治理难题提供了历史性机遇。

2.2　阻碍生态系统恢复的因素

如果上述导致自然生态系统发生丧失或退化的所有风险源已得到有效治理, 但生态恢复成效却仍不显著, 那么自然保护地与生态保护红线的管理者应考虑与相关科研机构合作, 通过针对性调研, 评估辖区内的待恢复区域是否存在阻碍生态恢复的因素。

当上述障碍得到识别之后, 应当制定并实施针对性的措施, 包括改良土壤、提供种源、创造适宜的微气候、引入与目标物种有密切种间关系的物种等。同时需设立监测机制, 以恢复最终希望实现的“参照生态系统” (reference ecosystems)作为参考(Gann et al., 2019), 定期评估恢复进程, 并基于评估结果调整方案(详见后文)。值得强调的是, 在设定恢复目标与制定具体措施时, 应当充分运用当地社区的本土生态知识与生态智慧, 并将其潜在的社会与生态惠益纳入考量。

具体到我国的生态恢复实践, 目前尚有一些值得商榷之处: 以森林恢复为例, 过去一大常见的误区是忽视待恢复地的实际情况, 大面积栽种树种单一的人工林(Li BV et al., 2024), 其生物多样性和碳储量与天然林相比仍存在差距(Hua et al., 2022); 而在滨海湿地恢复中, 主动恢复也是主要的措施, 其成本效益仍有提升空间(Liu & Ma, 2024)。目前, 恢复生态学界的共识是生态系统的恢复应秉持“最适方法”的原则(Gann et al., 2019): 生态系统如能自然恢复, 则应让其自然恢复, 但需确保恢复进程朝向当地应有的自然生态系统, 否则需予以人工干预; 在生态恢复不能自然推进的情况下, 采取最小程度的人工干预; 全面的人为介入只应在生态恢复完全无法启动的情况下才使用。

2.3　不可持续的生产管理方式

此类风险源的识别机制与导致自然生态系统丧失与退化的因素类似, 同样需依赖多源数据、定

期监测; 不同的是仅需重点监测存在农林牧渔业生产的区域。关于生产管理方式是否“可持续”的界定, 首先应当判断其是否符合有关部门“不扩大现有建设用地、用海用岛、耕地、水产养殖规模和放牧强度”的规定, 结合对生产地块的生物多样性与碳储量监测来综合研判(详见后文), 亦可参考我国已发布的各相关行业或团体标准。

对于不可持续生产的责任主体, 一方面需依据相关法律法规督促、引导其整改, 另一方面也要与当地社区积极沟通合作, 综合运用宣传教育、能力建设(Li YJ et al., 2024)和经济补偿(王昌海等, 2012)等多种保护策略与工具, 激励、帮助其采用可持续的生产管理方式, 从根源上避免不可持续的农林牧渔业生产。与此同时, 仍应正常开展合理合规的生产管理活动: 以林业为例, 尽管树种更新和商品林的抚育采伐属于符合有关部门规定、可在生态保护红线内开展的人为活动, 但实践中仍有一些地区未对生态保护红线内的人工林实施任何实质性的管理措施, 使之停滞在生产效益、生物多样性及气候效益皆不佳的状态(Ren et al., 2025)。

2.4 关键地块有效保护的缺失

在区域尺度上, 为优化自然保护地和生态保护红线网络的空间格局, 相关决策者应在有适宜机会时辨识现有网络之外的、宜被新纳入有效保护的地块。值得强调的是, 当前国家公园建设的深化, 尤其是《国家公园法》的颁布实施, 为系统梳理、整合与完善现有自然保护地体系提供了关键的政策窗口与行动契机。在此过程中, 应优先考虑的关键地块包括3类: (1)生态系统较为完好, 生物多样性、碳储量和气候变化应对能力均较为突出; (2)具有较独特的生物多样性或生物地理条件, 能提升现有网络对生物多样性的代表性(Fan et al., 2023); (3)对于连通性提升有着较高重要性(Saura et al., 2019)或者能够作为气候避难所(climate refugia)或气候廊道(climate corridors) (Stralberg et al., 2020)。

上述地块可能处于不同形式的人类利用下, 对相关利益方发挥着不同程度的社会经济价值。鉴于我国的自然保护地和生态保护红线对准入的土地利用存在严格限制, 将此类地块纳入意味着其原有利用方式可能需要调整甚至腾退。为确保社会公平与现实可行性, 决策者应在符合政府土地规划的前提下, 通过针对性的实地调研, 评估地块当前的权属状况、实际利用方式及其对利益相关方的社会经济价值。在此基础上, 应与利益相关方进行协商, 核算并向其支付合理的生态补偿。

需指出的是, 从广义上讲, 适宜的地块也不是必须要被划为自然保护地或生态保护红线, 将其纳入其他各类OECMs, 例如我国正在探索的保护小区和陆生野生动物重要栖息地等保护形式, 也均可以填补现有保护空缺(周志华等, 2025), 改善自然保护地和生态保护红线网络的连通性。

3 协同治理成效评估

为确保风险源的识别与治理行动科学有效, 本框架构建了一套针对协同治理直接对象与最终目标的成效评估体系, 管理者可从以下3个维度系统开展评估, 以全面反映治理成效, 并为后续的持续优化提供依据。

3.1 风险源的规模和严重程度

作为协同治理的直接对象, 治理方案所针对的生物多样性和气候变化风险源的规模与严重程度变化可用作评估成效的量化指标。对此类指标的选取、监测方法、评估周期, 可参考前述相关内容的设定。

3.2 生物多样性保护的成效

生物多样性的保护与恢复是协同治理的最终目标之一, 因此, 其实现的程度可作为协同治理成效的重要指征。具体而言, 特定自然保护地或生态保护红线的管理者可结合辖区特点, 从以下3类指标中进行选择, 并配合与之相适应的监测方法和评估周期:

(1)旗舰物种的生存状况。对于生态系统的旗舰物种, 可以通过评估其生存状况来反映自然保护地或生态保护红线的生物多样性保护成效(彭杨靖等, 2021)。此类监测可参考我国在大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、东北虎(*Panthera tigris altaica*)、东北豹(*P. pardus orientalis*)等物种监测中积累的经验, 将传统的样线样点调查与红外相机阵列、自动录音机阵列、轻量化卫星追踪设备等近年来广泛使用的技术相结合。具体可选用的指标包括但不限于旗舰物种的种群数量、占域率、适宜栖息地面积及以上三者的变化趋势。

(2)指示类群的群落结构。对于生态学研究中常用的指示类群, 如鸟类、兽类、传粉昆虫等, 可通过评估其群落结构来反映生物多样性保护成效。在指标选择上, 需要注意单纯的物种丰富度可能并非恰当的指标(Fletcher et al., 2025), 应更多强调具有特定功能性状, 因而与保护密切相关的物种子集(Lelli et al., 2019), 例如依赖成熟栖息地的种团(guild)的物种占比, 或是群落组成与参照生态系统中群落的相似性。此类监测可与中国生物多样性监测与研究网络(Sino BON)建设、候鸟迁飞通道保护修复等工作相协调, 以提高评估的效率和可比性。

(3)栖息地特征。对于生态系统中一些特定的生物或非生物特征, 如果已有研究证明其可以指征对群落整体而言的栖息地状况(Mott et al., 2023), 则可作为生物多样性状况的代理(proxy)指标, 例如陆地生态系统中的各类植被结构指标(Carrasco et al., 2019), 特别是近年来利用激光雷达等新兴遥感技术得到的结构复杂性指标。此类指标在选取时需谨慎查证其适用的情况与局限性。

3.3 气候变化缓解与适应的成效

气候变化及其对生物多样性影响的缓解是协同治理的另一个最终目标, 因此, 其实现的程度同样可作为协同治理成效的重要指征。具体而言, 减缓和适应各自有一套对应的监测方案, 它们适用的空间尺度存在差异:

(1)气候变化缓解成效。生态系统碳储量及其动态可以直接衡量自然保护地或生态保护红线对缓解气候变化所作的贡献。在特定自然保护地或生态保护红线的尺度上, 管理者应该通过结合样地调查数据与遥感数据, 以合理的频率(如每3–5年)定期开展该指标的核算(邓舒雨等, 2018)。此类监测可与我国的森林资源清查等周期性的国家调查相协调, 以提高评估的效率和可比性。

(2)气候变化适应成效。本框架中, 气候变化适应主要是通过发挥生态系统自身的缓冲能力(Frey et al., 2016; Betts et al., 2018)和进行空间格局优化实现的。其中, 前者的成效评价更适合统括在前述生物多样性监测中进行。而后者的成效应当在自然保护地和生态保护红线网络的尺度上开展, 通过构建基于现实数据的物种分布和迁移模型, 模拟考察未来气候情境下物种迁移及受上述网络保护的情况(Stralberg et al., 2020; Xu et al., 2024), 评估开展的周期可配合自然保护地和生态保护红线网络的调整机会。

4 展望

本研究面向我国自然保护地与生态保护红线的管理实践, 提出了一个以适应性管理为核心、以NbS为路径的生物多样性与气候变化风险源协同治理框架, 其“风险源识别–协同治理–成效评估”的闭环流程为生物多样性保护、气候变化缓解与适应的多重目标提供了系统性的实现路径; 在全球变化的背景下, 本框架还特别强调了通过优化自然保护地和生态保护红线网络的空间格局, 以保障其长期成效。

然而, 本框架要在我国有效落地, 还将有赖于克服两大现实挑战。首先, 识别并纳入关键地块、提升连通性的措施要求在区域尺度上进行空间规划与统筹, 这势必会涉及不同行政区、不同主管部门之间的协调, 需要在国家层面进行制度创新, 建立跨区域、跨部门的决策与管理机制; 当前, 生态环境法典的编纂或将能通过建立统一的权责体系与协同框架, 为此类统筹规划提供根本的法律和制度基础。其次, 本框架对基层管理者的能力提出了较高的要求, 如果缺乏外部支持, 其中涉及的各类监测、治理与评估任务容易流于形式。因此, 上级部门或专业机构需要配套提供标准化的工具包、系统性的能力建设以及持续的技术支援, 以将这些任务转化为基层可执行的常规工作。未来, 若上述制度与能力挑战能够得到有效应对, 本框架将有望助力我国对《生物多样性公约》和《联合国气候变化框架公约》的协同履约, 并为国际社会提供具有参考价值的协同治理“中国方案”。

ORCID

华方圆 https://orcid.org/0000-0001-8514-8757
刘双祺 https://orcid.org/0000-0002-4641-6517
彭杨靖 https://orcid.org/0000-0002-6977-3584
龚善星 https://orcid.org/0000-0002-8630-6769

参考文献

Beazley KF, Hum JD, Lemieux CJ (2023) Enabling a National Program for Ecological Corridors in Canada in support of biodiversity conservation, climate change adaptation, and indigenous leadership. Biological Conservation, 286, 110286.

Betts MG, Phalan B, Frey SJK, Rousseau JS, Yang ZQ (2018) Old-growth forests buffer climate-sensitive bird populations from warming. Diversity and Distributions, 24, 439–447.

Brennan A, Naidoo R, Greenstreet L, Mehrabi Z, Ramankutty N, Kremen C (2022) Functional connectivity of the world's protected areas. Science, 376, 1101–1104.

Carrasco L, Giam X, Papeş M, Sheldon KS (2019) Metrics of LiDAR-derived 3D vegetation structure reveal contrasting effects of horizontal and vertical forest heterogeneity on bird species richness. Remote Sensing, 11, 743.

CBD (Convention on Biological Diversity) (2022) Decision Adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity 15/4: Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. CBD, Montreal, Canada.

Cohen-Shacham E, Walters G, Janzen C, Maginnis S (2016) Nature-based Solutions to Address Global Societal Challenges. IUCN, Gland, Switzerland.

De Boeck HJ, Bloor JMG, Kreyling J, Ransijn JCG, Nijs I, Jentsch A, Zeiter M (2018) Patterns and drivers of biodiversity–stability relationships under climate extremes. Journal of Ecology, 106, 890–902.

Deng SY, Dong XZ, Ma MZ, Zang ZH, Xu WT, Zhao CM, Xie ZQ, Shen GZ (2018) Evaluating the effectiveness of Shennongjia National Nature Reserve based on the dynamics of forest carbon pools. Biodiversity Science, 26, 27–35. (in Chinese with English abstract) [邓舒雨, 董向忠, 马明哲, 臧振华, 徐文婷, 赵常明, 谢宗强, 申国珍 (2018) 基于森林碳库动态评估神农架国家级自然保护区的保护成效. 生物多样性, 26, 27–35.]

Didham RK, Barker GM, Bartlam S, Deakin EL, Denmead LH, Fisk LM, Peters JMR, Tylianakis JM, Wright HR, Schipper LA (2015) Agricultural intensification exacerbates spillover effects on soil biogeochemistry in adjacent forest remnants. PLoS ONE, 10, e0116474.

Fan XY, Xu WH, Zang ZH, Ouyang ZY (2023) Representativeness of China's protected areas in conserving its diverse terrestrial ecosystems. Ecosystem Health and Sustainability, 9, 0029.

Fletcher RJ Jr, Green RE, Bladon EK, Atkinson PW, Phalan BT, Williams D, Visconti P, Balmford A (2025) Beyond species richness for biological conservation. Conservation Letters, 18, e13124.

Frey SJK, Hadley AS, Johnson SL, Schulze M, Jones JA, Betts MG (2016) Spatial models reveal the microclimatic buffering capacity of old-growth forests. Science Advances, 2, e1501392.

Gann GD, McDonald T, Walder B, Aronson J, Nelson CR, Jonson J, Hallett JG, Eisenberg C, Guariguata MR, Liu JG, Hua FY, Echeverría C, Gonzales E, Shaw N, Decleer K, Dixon KW (2019) International Principles and Standards for the Practice of Ecological Restoration, Second Edition. Restoration Ecology, 27(S1), S1–S46.

Gillingham PK, Britton JR, Jones G, Miller-Rushing A, Stafford R, Slater H (2024) Climate change adaptation for biodiversity in protected areas: An overview of actions. Biological Conservation, 289, 110375.

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.

IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services) (2019) Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES Secretariat, Bonn, Germany.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2023) Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland.

Lawler JJ (2009) Climate change adaptation strategies for resource management and conservation planning. Annals of the New York Academy of Sciences, 1162, 79–98.

Lelli C, Bruun HH, Chiarucci A, Donati D, Frascaroli F, Fritz Ö, Goldberg I, Nascimbene J, Tøttrup AP, Rahbek C, Heilmann-Clausen J (2019) Biodiversity response to forest structure and management: Comparing species richness, conservation relevant species and functional diversity as metrics in forest conservation. Forest Ecology and Management, 432, 707–717.

Lessmann M, Ros GH, Young MD, de Vries W (2022) Global variation in soil carbon sequestration potential through improved cropland management. Global Change Biology, 28, 1162–1177.

Li BV, Wu SY, Hua FY, Mi XC (2024) The past and future of ecosystem restoration in China. Current Biology, 34, R379–R387.

Li YJ, Zhang XX, Huang QN, Pathera D, An ZC, Jiao XQ, Zhang FS (2024) Improving smallholders' capacity building by creating an enabling environment for sustainable crop production. Agricultural Systems, 220, 104083.

Liu NN, Ma ZJ (2024) Ecological restoration of coastal wetlands in China: Current status and suggestions. Biological Conservation, 291, 110513.

Lü Z (2022) Meeting China's "3030 Goal" on biodiversity conservation. Frontiers, (4), 24–34. (in Chinese with English abstract) [吕植 (2022) 中国生物多样性保护与"3030目标". 人民论坛·学术前沿, (4), 24–34.]

Mahecha MD, Bastos A, Bohn FJ, Eisenhauer N, Feilhauer H, Hickler T, Kalesse-Los H, Migliavacca M, Otto FEL, Peng J, Sippel S, Tegen I, Weigelt A, Wendisch M, Wirth C, Al-Halbouni D, Deneke H, Doktor D, Dunker S, Duveiller G, Ehrlich A, Foth A, García-García A, Guerra CA,

Guimarães-Steinicke C, Hartmann H, Henning S, Herrmann H, Hu P, Ji C, Kattenborn T, Kolleck N, Kretschmer M, Kühn I, Luttkus ML, Maahn M, Mönks M, Mora K, Pöhlker M, Reichstein M, Rüger N, Sánchez-Parra B, Schäfer M, Stratmann F, Tesche M, Wehner B, Wieneke S, Winkler AJ, Wolf S, Zaehle S, Zscheischler J, Quaas J (2024) Biodiversity and climate extremes: Known interactions and research gaps. Earth's Future, 12, e2023EF003963.

Maxwell SL, Butt N, Maron M, McAlpine CA, Chapman S, Ullmann A, Segan DB, Watson JEM (2019) Conservation implications of ecological responses to extreme weather and climate events. Diversity and Distributions, 25, 613–625.

McCarthy MA, Possingham HP (2007) Active adaptive management for conservation. Conservation Biology, 21, 956–963.

Mori AS (2020) Advancing nature-based approaches to address the biodiversity and climate emergency. Ecology Letters, 23, 1729–1732.

Mott R, Prowse TAA, Jackson MV, Rogers DJ, O'Connor JA, Brookes JD, Cassey P (2023) Measuring habitat quality for waterbirds: A review. Ecology and Evolution, 13, e9905.

Newbold T, Hudson LN, Hill SLL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Börger L, Bennett DJ, Choimes A, Collen B, Day J, De Palma A, Díaz S, Echeverria-Londoño S, Edgar MJ, Feldman A, Garon M, Harrison MLK, Alhusseini T, Ingram DJ, Itescu Y, Kattge J, Kemp V, Kirkpatrick L, Kleyer M, Correia DLP, Martin CD, Meiri S, Novosolov M, Pan Y, Phillips HRP, Purves DW, Robinson A, Simpson J, Tuck SL, Weiher E, White HJ, Ewers RM, Mace GM, Scharlemann JPW, Purvis A (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature, 520, 45–50.

Norris K (2008) Agriculture and biodiversity conservation: Opportunity knocks. Conservation Letters, 1, 2–11.

Peng YJ, Huang ZH, Lin LL, Wang RF, Cui GF (2021) Exploring evaluation methods for integrity and authenticity of terrestrial natural ecosystems in national parks: The case of Qianjiangyuan National Park system pilot. Biodiversity Science, 29, 1295–1307. (in Chinese with English abstract) [彭杨靖, 黄治昊, 林乐乐, 王锐锋, 崔国发 (2021) 国家公园陆地自然生态系统完整性与原真性评价方法探索: 以钱江源国家公园体制试点为例. 生物多样性, 29, 1295–1307.]

Pörtner HO, Scholes RJ, Agard J, Archer E, Arneth A, Bai X, Barnes D, Burrows M, Chan L, Cheung WL, Diamond S, Donatti C, Duarte C, Eisenhauer N, Foden W, Gasalla MA, Handa C, Hickler T, Hoegh-Guldberg O, Ichii K, Jacob U, Insarov G, Kiessling W, Leadley P, Leemans R, Levin L, Lim M, Maharaj S, Managi S, Marquet PA, McElwee P, Midgley G, Oberdorff T, Obura D, Osman E, Pandit R, Pascual U, Pires APF, Popp A, Reyes-García V, Sankaran M, Settele J, Shin YJ, Sintayehu DW, Smith P, Steiner N, Strassburg B, Sukumar R, Trisos C, Val AL, Wu J, Aldrian E, Parmesan C, Pichs-Madruga R, Roberts DC, Rogers AD, Díaz S, Fischer M, Hashimoto S, Lavorel S, Wu N, Ngo HT (2021) IPBES-IPCC Co-sponsored Workshop Report on Biodiversity and Climate Change. IPBES, Bonn, Germany & IPCC, Geneva, Switzerland.

Pörtner HO, Scholes RJ, Arneth A, Barnes DKA, Burrows MT, Diamond SE, Duarte CM, Kiessling W, Leadley P, Managi S, McElwee P, Midgley G, Ngo HT, Obura D, Pascual U, Sankaran M, Shin YJ, Val AL (2023) Overcoming the coupled climate and biodiversity crises and their societal impacts. Science, 380, eabl4881.

Potapov P, Hansen MC, Laestadius L, Turubanova S, Yaroshenko A, Thies C, Smith W, Zhuravleva I, Komarova A, Minnemeyer S, Esipova E (2017) The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013. Science Advances, 3, e1600821.

Rayden T, Jones KR, Austin K, Radachowsky J (2023) Improving climate and biodiversity outcomes through restoration of forest integrity. Conservation Biology, 37, e14163.

Ren H, Corlett RT, Hui DF, Guo QF (2025) Rewilding artificial forests in China and the world. The Innovation Life, 3, 100113.

Saura S, Bertzky B, Bastin L, Battistella L, Mandrici A, Dubois G (2018) Protected area connectivity: Shortfalls in global targets and country-level priorities. Biological Conservation, 219, 53–67.

Saura S, Bertzky B, Bastin L, Battistella L, Mandrici A, Dubois G (2019) Global trends in protected area connectivity from 2010 to 2018. Biological Conservation, 238, 108183.

Shin YJ, Midgley GF, Archer ERM, Arneth A, Barnes DKA, Chan LN, Hashimoto S, Hoegh-Guldberg O, Insarov G, Leadley P, Levin LA, Ngo HT, Pandit R, Pires APF, Pörtner HO, Rogers AD, Scholes RJ, Settele J, Smith P (2022) Actions to halt biodiversity loss generally benefit the climate. Global Change Biology, 28, 2846–2874.

Smith P, Arneth A, Barnes DKA, Ichii K, Marquet PA, Popp A, Pörtner HO, Rogers AD, Scholes RJ, Strassburg B, Wu JG, Ngo H (2022) How do we best synergize climate mitigation actions to co-benefit biodiversity? Global Change Biology, 28, 2555–2577.

Stralberg D, Carroll C, Nielsen SE (2020) Toward a climate-informed North American protected areas network: Incorporating climate-change refugia and corridors in conservation planning. Conservation Letters, 13, e12712.

Strassburg BBN, Iribarrem A, Beyer HL, Cordeiro CL, Crouzeilles R, Jakovac CC, Braga Junqueira A, Lacerda E, Latawiec AE, Balmford A, Brooks TM, Butchart SHM, Chazdon RL, Erb KH, Brancalion P, Buchanan G, Cooper D, Díaz S, Donald PF, Kapos V, Leclère D, Miles L, Obersteiner M, Plutzar C, de M Scaramuzza CA, Scarano FR, Visconti P (2020) Global priority areas for ecosystem restoration. Nature, 586, 724–729.

Tanner-McAllister SL, Rhodes J, Hockings M (2017) Managing for climate change on protected areas: An

adaptive management decision making framework. Journal of Environmental Management, 204, 510–518.

Wang CH, Cui LJ, Mao XF (2012) Local households' perceptions of green agriculture. Biodiversity Science, 20, 735–744. (in Chinese with English abstract) [王昌海, 崔丽娟, 毛旭锋 (2012) 保护区周边农户对绿色农业认知度分析. 生物多样性, 20, 735–744.]

Wang SP, Hong PB, Adler PB, Allan E, Hautier Y, Schmid B, Spaak JW, Feng YH (2024) Towards mechanistic integration of the causes and consequences of biodiversity. Trends in Ecology & Evolution, 39, 689–700.

Warren R, Price J, Graham E, Forstenhaeusler N, VanDerWal J (2018) The projected effect on insects, vertebrates, and plants of limiting global warming to 1.5℃ rather than 2℃. Science, 360, 791–795.

Warren RJ II, Bradford MA (2014) Mutualism fails when climate response differs between interacting species. Global Change Biology, 20, 466–474.

Watson JEM, Evans T, Venter O, Williams B, Tulloch A, Stewart C, Thompson I, Ray JC, Murray K, Salazar A, McAlpine C, Potapov P, Walston J, Robinson JG, Painter M, Wilkie D, Filardi C, Laurance WF, Houghton RA, Maxwell S, Grantham H, Samper C, Wang S, Laestadius L, Runting RK, Silva-Chávez GA, Ervin J, Lindenmayer D (2018) The exceptional value of intact forest ecosystems. Nature Ecology & Evolution, 2, 599–610.

Weiskopf SR, Isbell F, Arce-Plata MI, Di Marco M, Harfoot M, Johnson J, Lerman SB, Miller BW, Morelli TL, Mori AS, Weng ES, Ferrier S (2024) Biodiversity loss reduces global terrestrial carbon storage. Nature Communications, 15, 4354.

Wu H, Fang SM, Yu L, Hu SG, Chen X, Cao Y, Du ZR, Shen XL, Liu XH, Ma KP (2023a) Limited co-benefits of protected areas in Southwest China under current climate change and human modification. Journal of Environmental Management, 330, 117190.

Wu H, Yu L, Shen XL, Hua FY, Ma KP (2023b) Maximizing the potential of protected areas for biodiversity conservation, climate refuge and carbon storage in the face of climate change: A case study of Southwest China. Biological Conservation, 284, 110213.

WWF-Hong Kong (World Wide Fund for Nature Hong Kong) (2024) Mai Po Management Plan: 2024–2029. WWF-Hong Kong, Hong Kong, China.

Xu DM, Peng J, Dong JQ, Jiang H, Liu ML, Luo YH, Xu ZH (2024) Expanding China's protected areas network to enhance resilience of climate connectivity. Science Bulletin, 69, 2273–2280.

Zhao X, Zhu ZY, Lü Z, Xiao LY, Mei S, Wang H (2018) An observation to the new initiative of community conservation guard posts in the pilot Three-River-Source National Park. Biodiversity Science, 26, 210–216. (in Chinese with English abstract) [赵翔, 朱子云, 吕植, 肖凌云, 梅索南措, 王昊 (2018) 社区为主体的保护: 对三江源国家公园生态管护公益岗位的思考. 生物多样性, 26, 210–216.]

Zhou ZH, Jin XH, Luo Y, Li DQ, Yue JB, Liu F, He T, Li X, Dong H, Luo P (2025) Analyses and suggestions on mechanisms of forestry and grassland administrations in China to achieve targets of Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Biodiversity Science, 33, 24487. (in Chinese with English abstract) [周志华, 金效华, 罗颖, 李迪强, 岳建兵, 刘芳, 何拓, 李希, 董晖, 罗鹏 (2025) 中国林草部门落实《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》的机制、成效分析及建议. 生物多样性, 33, 24487.]

(责任编委: 李俊生　责任编辑: 黄祥忠)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (6): 26086, pages 1–11
doi: 10.17520/biods.2026086
cstr: 32101.14.biods.2026086

•保护与治理对策•

《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》全球目标与执行尺度差异及解决路径

田瑜[1], 耿宜佳[2], 李俊生[1*], 李明[1]

1. 自然资源部中国地质调查局自然资源综合调查指挥中心, 北京 100055; 2. 中国环境科学研究院国家环境保护区域生态过程与功能评估重点实验室, 北京 100012

摘要: 生物多样性丧失已成为当前全球面临的三大环境挑战之一。本文聚焦《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(简称《昆蒙框架》)全球目标与国家/地方执行的系统性尺度差异, 从政策与时间、监测与指标、空间与地理、资源与功能4个维度展开分析。结果发现, 全球愿景在向本土转化过程中面临多重挑战: 政策层面存在“承诺快、行动慢”的时间滞后; 监测指标存在“分辨率不足”问题; 空间治理存在行政边界与生态完整性冲突; 资源层面存在约7,000亿美元资金缺口及“保护1美元、破坏30美元”的投入失衡。进一步指出, 差异成因包括政策更新行政成本高、数据能力不均衡、空间治理碎片化及经济激励机制错位。为弥合尺度鸿沟, 本文提出多尺度协同治理路径: 政策上嵌入国家法律与预算体系; 技术上构建“卫星–社区”多层监测体系; 空间上推广其他有效的区域保护措施(other effective area-based conservation measures, OECMs)与跨国保护区网络; 资源上推动有害补贴改革与创新金融工具。本文认为, 解决尺度差异的核心在于构建弹性治理范式, 需全球治理关注地方生态质量、国家执行强化生物多样性宏观约束、资源动员重构负向金融流向, 以实现2030年生物多样性保护愿景。

关键词: 昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架; 尺度错配; 监测框架; 资源动员; 尺度差异

田瑜, 耿宜佳, 李俊生, 李明 (2026) 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》全球目标与执行尺度差异及解决路径. 生物多样性, 34, 26086. doi: 10.17520/biods.2026086; cstr: 32101.14.biods.2026086.
Tian Y, Geng YJ, Li JS, Li M (2026) Scale discrepancies between global goals and implementation of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework and pathways to resolution. Biodiversity Science, 34, 26086. doi: 10.17520/biods.2026086; cstr: 32101.14.biods.2026086.

Scale discrepancies between global goals and implementation of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework and pathways to resolution

Yu Tian[1], Yijia Geng[2], Junsheng Li[1*], Ming Li[1]

1 *Command Center for Comprehensive Survey of Natural Resources, China Geological Survey, Ministry of Natural Resources of the People's Republic of China, Beijing 100055, China*
2 *State Environmental Protection Key Laboratory of Regional Eco-process and Function Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China*

ABSTRACT

Background & Aims: Biodiversity loss has become one of the three major global environmental challenges. This paper focuses on the systematic discrepancies between the global goals of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework (KMGBF) and the implementation scales at national/local levels, analyzing them from four dimensions: policy and timing, monitoring and indicators, space and geography, and resources and functions.
Results: The translation of global visions into local action faces multiple challenges: a time lag of “rapid commitment, slow action” at the policy level; insufficient resolution in monitoring indicators; conflicts between administrative boundaries and ecological integrity in spatial governance; and a resource gap of approximately $700 billion coupled

收稿日期 Received: 2026-03-15; 接受日期 Accepted: 2026-06-10
基金项目: 地质调查项目(自然资源统一调查评价试点) (DD202607202915) Supported by the Geological Survey Project (Pilot for Unified Investigation and Assessment of Natural Resources) (DD202607202915)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lijunsheng001@mail.cgs.gov.cn

with an investment imbalance where "$1 is invested in protection while $30 is spent on destruction." The research indicates that the causes of these discrepancies include high administrative costs for policy updates, uneven data capabilities, fragmented spatial governance, and misaligned economic incentives.
Conclusion & Recommendation: To bridge the scale gap, we propose a multi-scale collaborative governance pathway: embedding policies into national legal and budgetary systems; building a multi-layered "satellite-community" monitoring system technologically; promoting other effective area-based conservation measures (OECMs) and transboundary protected area networks spatially; and promoting the reform of harmful subsidies and innovative financial instruments in the resource sector. This paper argues that the key to resolving scale discrepancies lies in constructing a resilient governance paradigm, requiring global governance to focus on local ecological quality, national implementation to strengthen macro constraints on biodiversity, and resource mobilization to redirect negative financial flows, thereby achieving the 2030 biodiversity conservation vision.
Key words: Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework; scale mismatch; monitoring framework; resource mobilization; scale discrepancies

生物多样性作为地球生命系统的基石, 正面临着严峻的危机, 已成为全球三大环境挑战之一。《生物多样性和生态系统服务全球评估报告》(The Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services)指出, 当前物种灭绝速率已达到自然背景水平的数十倍至数百倍, 全球约75%的陆地生态系统已显著改变, 约66%的海洋环境受到人类影响, 生态系统完整性下降约30% (IPBES, 2019)。目前, 约有50%的全球国内生产总值高度或中度依赖于自然资源及其提供的服务(WEF, 2020), 全球生物多样性下降的危机不仅削弱了自然界对人类生存的支撑能力, 更直接威胁到全球粮食安全、水资源保障及气候韧性。

在此背景下, 2022年12月在加拿大蒙特利尔举办的联合国《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity, CBD)第十五次缔约方大会(COP15)通过了《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(简称《昆蒙框架》)。这一框架被视为继"爱知目标"之后的全球生物多样性治理里程碑, 确立了到2030年遏制并扭转生物多样性丧失趋势、到2050年实现"人与自然和谐共生"的长期愿景。《昆蒙框架》通过设定4项2050年长期目标和23项2030年行动目标, 旨在构建一个高雄心、可衡量的治理体系, 涵盖了保护地建设、生态修复、污染控制、资源动员、遗传资源惠益分享等关键领域(CBD, 2022a; 马克平, 2023; 徐靖和王金洲, 2023)。

《昆蒙框架》形成了包括《昆蒙框架》文本和《<昆蒙框架>的监测框架》(以下简称"监测框架"), 以及建立了《规划、监测、报告和审查机制》等一系列相关决定, 构建并显著强化了"规划–监测–报告–审查"机制(CBD, 2022a, b, c), 通过定期的全球审查程序, 旨在克服"爱知目标"时期因缺乏有效监督而导致的执行不足问题(CBD, 2020)。然而, 国际环境协定的效力终究取决于各国在本土尺度上的执行力度。历史经验表明, 全球层面的宏观议程在面向国家及地方尺度实施的过程中, 往往会因为尺度差异产生显著的"雄心落差"与"执行不足"。

1 全球愿景与本土执行之间的多维度鸿沟

《昆蒙框架》在全球层面达成了共识, 23项行动目标构成了2030年前全球生物多样性治理的共同行动体系, 为各国开展政策调整、空间保护、生态恢复、资源动员和监测评估提供了参照, 但在进入2026年这一"执行关键节点"时, 全球目标与国家和地方实际行动之间的尺度差异愈发显著(CBD, 2026)。然而, 全球–国家–地方之间的尺度差异并非都以同等方式、同等强度体现在23项行动目标中, 部分目标直接涉及全球目标向国家制度体系的嵌入, 如主流化目标(目标14)要求将生物多样性纳入政策、法规、规划和发展进程; 部分目标具有显著的空间属性, 如保护地目标3要求到2030年保护至少30%的陆地和海洋; 也有部分目标更多表现为特定领域治理议题、程序性要求或支持性条件, 如企业风险披露目标(目标15)要求大型跨国公司和金融机构监测、评估和披露其生物多样性风险、依赖程度和影响, 改革有害激励措施目标(目标18)要求到2030年每年至少减少5,000亿美元对生物多样性有害的补贴。为此, 本文筛选具有明显"尺度差异"的

目标, 从政策逻辑、技术体系、空间布局及资源配置4个维度进行深入剖析, 而对于其他目标, 本文将在相关分析中作为背景或补充内容予以体现。

首先, 在政策与时间尺度上, 全球议程的紧迫性与国家行政程序的周期性存在冲突。缔约方大会设定的2030年期限要求各国迅速更新国家生物多样性战略与行动计划(National Biodiversity Strategies and Action Plans, NBSAP), 但在实际操作中, 各国面临着复杂的国内立法、跨部门协调以及预算分配流程, 导致“承诺快、行动慢”的现象普遍存在。

其次, 监测与指标尺度的差异限制了治理的精准度。监测框架虽然设定了标题指标, 但这些指标在反映地方尺度生态过程的精细化需求时, 往往显得“分辨率不足”。由于数据获取能力的不均, 发展中国家在国家尺度上难以提供与全球要求对齐的量化证据, 形成了“信息尺度断层”。

再次, 空间与地理维度的差异直接挑战了保护目标的公平性与科学性。以保护地目标(目标3)为例, 全球30%的比例在落实到不同地理条件、生态系统类型和经济发展水平的国家时, 并不能简单转化为统一的面积分配任务, 而需要进一步处理生态完整性、保护地代表性、连通性、其他有效的区域保护措施(other effective area-based conservation measures, OECMs)识别、生态恢复优先区以及地方社区管理之间的关系。尽管已有相关研究关注到该问题, 但如何平衡行政边界与生态边界、保护面积与保护质量、国家保护目标与社区权利的关系, 尤其是在保护地扩张过程中如何权衡, 仍然是空间治理中的核心难点(Pimm et al., 2018; Shen et al., 2023; 田瑜和李俊生, 2024)。

最后, 在资源与功能尺度上, 全球资金动员的愿景与国家财政体系的惯性存在结构性错位。全球每年约7,000亿美元的生物多样性资金缺口(Deutz et al., 2020), 以及1∶30的“保护与破坏”投入失衡(即保护投入仅为破坏投入的三十分之一) (UNEP, 2026), 深刻揭示了全球宏观功能定位与国家尺度经济激励机制之间的错位。在很多国家, 财政预算、产业补贴、土地开发收益和基础设施投资仍有很强的制度惯性, 生物多样性保护资金难以与农业、能源、交通、城市建设等领域中的潜在负向激励措施相抗衡。

2 尺度差异的原因分析

2.1 政策执行的时间尺度差异

政策与时间维度的执行尺度差异体现在全球目标的紧迫性与国家战略更新和执行的滞后性。CBD要求“每一个缔约方须按照其特殊情况和能力, 制定国家生物多样性战略或改编现有战略……”(SCBD, 2011)。因此, NBSAP是各缔约方在国家层面履行公约的主要政策工具, 是构成公约规划、监测、报告与审查机制的核心组成部分。根据《昆蒙框架》“规划–监测–报告–审查”机制要求, 缔约方在COP16前应提交修订后的NBSAP或国家目标(CBD, 2022a, b, c)。2025年2月, COP16续会又通过了决定16/31和16/32, 分别对监测框架进行技术更新、明确全球审查程序与国家报告模板(CBD, 2025a, b)。

从实施链条来看, NBSAP承担着连接全球目标与国家行动的纽带, 负责将全球目标转化为国家战略、部门政策和地方行动方案; 国家目标是“对外可比的承诺清单”, 便于通过在线报告工具快速提交并公开展示; CBD网站的信息交换机制(Clearing-House Mechanism, CHM)作为在线报告工具(https://www.cbd.int/chm), 将NBSAP和国家目标作为《昆蒙框架》执行的入口, 并将其与国家报告的模板化填报相衔接, 从而跟踪各国的执行进展。

截至2024年12月, 已有44个国家提交修订后的NBSAP, 119个缔约方上传了国家目标(EC, 2024a)。2025年2月的更新数据显示, 提交修订NBSAP的国家增至46个, 上传国家目标的国家达到124个(EC, 2025)。截至2025年10月, 全球已提交55份NBSAP与140份国家目标(Liu, 2025)。根据2026年2月在罗马召开的执行问题附属机构第六次会议(SBI-6)的最新数据, 已提交更新NBSAP的缔约方为74个, 约为37.8%; 提交国家目标的为147个, 约为75.0% (IISD, 2026), 执行进展呈现出明显的时间差异。

呈现这种“目标提交快、规划更新慢、取得成效更慢”的时间格局, 原因之一是NBSAP更新通常需要跨部门协商、地方征求意见与预算口径对接, 其政治与行政成本远高于国家目标文本提交, 因此“先提交目标”在制度上更容易实现。其次, 由于支持手段迟滞, 即资金到位滞后、能力不足等问题对报告与规划提交造成较大压力, 这在发展中国家尤

为明显。同时, 全球环境基金(Global Environment Facility, GEF)等机构用于支持发展中国家能力建设的资金拨付往往在2026年初才到位, 给国家尺度的评估工作留下了极短的窗口期, 直接影响了全球审查报告的完整性和科学性(GEF, 2025; TNC, 2025)。为此, 这种“目标领先于规划”的现象, 导致全球层面的雄心在转化为国内具体的政策时出现时间差。

2.2 监测指标覆盖的尺度差异

监测指标覆盖的尺度差异体现在宏观指标与微观生态过程的脱节和数据能力的不均衡与信息尺度断层, 通过技术支撑, 可缩小这些尺度间的差异, 从而促进生态环境监测实现从“数据获取”走向“精准决策”。

(1)宏观指标与微观生态过程的脱节。监测框架是《昆蒙框架》实现可核查性的核心。Affinito等(2025)的差距分析显示, 现有的监测指标对全球目标的覆盖情况并不理想。在仅使用强制性的标题指标和二元指标的情况下, 监测框架对《昆蒙框架》要素的覆盖度仅为19%–40%。即使考虑到所有可选组成和辅助指标, 仍有约12%的目标要素完全缺乏监测指标和方法(Affinito et al., 2025)。这种“空缺”意味着全球层面的监测往往只能捕捉到“保护地面积”等粗略的政策指标, 但对于“生态连通性” “基因多样性流动”或“有害补贴削减的实际生态影响”等精细化的指标或聚焦措施, 由于不涉及实际结果, 或缺乏标准化定义与量化方法, 难以全面监测其相关要素, 或在理论上相关, 却缺乏数据支撑。由此, 当国家和地方层面的行动需要具体指导时, 因缺乏对应尺度的指标, 治理往往陷入“有行动、无数据”的困境。

(2)数据能力的不均衡与信息尺度断层。数据获取能力是衡量执行尺度的关键标尺。发达国家通常拥有完善的地面监测网络、高分辨率遥感数据和成熟的环境经济核算体系。相比之下, 许多发展中国家甚至缺乏基础的物种调查数据, 非洲和南亚的部分缔约方高度依赖人工调查, 数据更新频率远滞后于全球要求的两年一次的审查节奏(CBD, 2020); 缺乏历史基线数据, 也将导致无法准确评估GBF目标实施后的“变化趋势”和保护成效。这种因数据和监测资源分配失衡, 导致一些关键热点地区的生物多样性保护成效由于缺乏证据而被低估。由此, 数据质量参差不齐可能导致全球评估时无法真实反映实际成效, 甚至导致资源错配(Affinito et al., 2025), 从而削弱了GBF目标实施进展全球盘点机制的权威性。

(3)技术赋能对尺度差异的弥合潜力。在技术支撑层面, 卫星遥感(satellite remote sensing, SRS)为弥合全球生物多样性目标与地方监测能力之间的尺度差异提供了重要路径。已有研究表明, SRS可支持58个生物多样性指标, 涉及6项GBF行动目标(Timmermans & Kissling, 2023; UNEP-WCMC, 2025)。其核心作用在于通过构建“生物多样性关键指标–卫星遥感观测变量–技术路径” (表1)的转换链条, 将离散的样地调查数据扩展为具有空间连续性和时间动态性的监测体系。SRS正在通过多时相观测与多源数据融合, 实现从地块尺度向景观乃至全球尺度的跃迁, 同时将静态监测拓展为时间序列动态分析, 从而在生态修复评估、保护地连通性分析以及生态系统功能监测等方面显著提升指标的空间表达能力与决策支撑能力, 通过搭建生物多样性早期预警体系, 提升《昆蒙框架》实施的科学化与智能化(Yu et al., 2025)。

2.3 保护地与空间治理的地理尺度差异

目标3即到2030年保护30%的陆地和海洋, 是《昆蒙框架》最受关注的目标。然而, 地理尺度的差异决定了实现这一目标的成本与路径在各国间存在巨大分野。其一, 根据《保护星球报告2024》(Protected Planet Report 2024), 全球陆地保护率约为17.6%, 海洋保护率仅为8.4%。要达到30%的目标, 全球仍需新增保护面积数百万平方公里(UNEP-WCMC & IUCN, 2024)。该报告同时强调, 保护地的质量、有效性与公平治理同样重要。在行政边界与生态边界不一致的情况下, 保护地扩张若缺乏连通性与代表性, 可能出现“面积达标、生态不达标”的空间差距(田瑜和李俊生, 2024)。

其二, 生态系统的运行不遵循人为的行政边界, 但保护区的划定往往受限于不同层级行政管辖权限(如县、省或州、国家的管理权限)。目标3强调保护地的有效性和连通性, 但在国家执行层面, 跨界自然保护地的管理面临法律、资金和政治上的多重障碍。目前, 全球超过2/3的关键生物多样性区域(key biodiversity areas, KBAs)已被保护地或OECMs

表1　卫星遥感技术(SRS)在弥合全球生物多样性目标与地方监测能力尺度差异方面的应用

Table 1　Applications of the satellite remote sensing (SRS) in bridging the scale discrepancies between global biodiversity targets and local monitoring capabilities

《昆蒙框架》目标 KMGBF target	关键指标 Key indicator	基于基本生物多样性变量的卫星遥感观测变量 SRS variables based on EBVs	技术路径 Technical pathway	尺度提升效果 Upscaling effect
目标2 (生态修复) Target 2 (Ecological restoration)	生态系统恢复程度 Degree in ecosystem restoration	植被覆盖 Vegetation cover	多时相光学遥感 Multi-temporal optical remote sensing	样地至景观连续监测 Continuous monitoring from sample plot to landscape
目标2 (生态修复) Target 2 (Ecological restoration)	生态系统恢复程度 Degree in ecosystem restoration	地上生物量 Aboveground biomass	激光雷达/合成孔径雷达反演 Light detection and ranging (LiDAR)/synthetic aperture radar (SAR) inversion	区域至全球一致量化 Consistent quantification from regional to global scales
目标2 (生态修复) Target 2 (Ecological restoration)	生态系统功能恢复 Ecosystem function recovery	初级生产力 Primary productivity	时间序列/模型反演 Time series/model inversion	年度至连续动态监测 Annual to continuous dynamic monitoring
目标3 (保护地) Target 3 (Protected areas)	保护地覆盖率/连通性 Protected area coverage/connectivity	土地覆盖 Land cover	分类与变化检测 Classification and change detection	行政统计至空间连续表达 Administrative statistics to spatial continuous representation
目标3 (保护地) Target 3 (Protected areas)	生态连通性 Ecological connectivity	生态系统破碎化 Ecosystem fragmentation	景观指数分析 Landscape index analysis	斑块至景观网络结构 Patch to landscape network structure
目标3 (保护地) Target 3 (Protected areas)	生态系统代表性 Ecosystem representativeness	结构异质性 Structural heterogeneity	空间统计分析 Spatial statistical analysis	样方至区域结构 Quadrat to regional structure
目标4 (物种保护) Target 4 (Species conservation)	栖息地变化/分布趋势 Habitat change/ distribution trends	生境结构变量 Habitat structure variables	遥感驱动物种分布模型 Remote sensing-driven species distribution models	样点至潜在分布连续预测 Continuous prediction from sample point to potential distribution
目标6 (入侵物种) Target 6 (Invasive species)	入侵风险/扩散动态 Invasion risk/diffusion dynamics	植被物候 Vegetation phenology	时间序列变化检测 Time-series change detection	静态调查至动态过程监测 Static survey to dynamic process monitoring
目标8 (气候变化) Target 8 (Climate change)	碳储量/生态系统功能 Carbon storage/ ecosystem functions	地上生物量/叶面积指数等 Aboveground biomass (AGB)/ leaf area index (LAI), etc.	–	多源融合 Multi-source fusion
目标10 (生态系统服务) Target 10 (Ecosystem services)	生态系统功能 Ecosystem function	叶面积指数/蒸散发/总初级生产力 LAI/evapotranspiration (ET)/gross primary productivity (GPP)	遥感生态模型 Remote sensing ecological models	点位至连续区域功能区 Point to continuous regional functional areas
目标10 (生态系统服务) Target 10 (Ecosystem services)	功能多样性 Functional diversity	植物功能性状 Plant functional traits	高光谱/机器学习等 Hyperspectral/machine learning, etc.	–
目标10 (生态系统服务) Target 10 (Ecosystem services)	生物多样性替代指标 Biodiversity alternative indicators	光谱多样性 Spectral variability	高光谱/多光谱分析 Hyperspectral/multispectral analysis	样方至连续景观 Quadrat to continuous landscape

卫星遥感观测变量主要依据Timmermans和Kissling (2023)提出的SRS产品及其扩展方向; 关键指标依据《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(KMGBF)的监测框架, 其中, SRS变量基于物种分布、功能多样性等基本生物多样性变量(EBVs), 可通过模型或替代变量间接获取。
SRS variables in the table are primarily based on the SRS products and their extension directions proposed by Timmermans & Kissling (2023). The key indicators follow the monitoring framework of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework (KMGBF), in which SRS variables are derived from essential biodiversity variables (EBVs) such as species distribution and functional diversity, and can be obtained indirectly through models or proxy variables.

部分或完全覆盖, 1/3仍处于保护真空(UNEP-WCMC, 2025)。这种空间治理的碎片化使得全球层面的生态完整性目标在地方尺度上被切割为孤立的“生态孤岛”。

其三, 由于地理区位、自然条件、社会经济状况等因素, 各国保护地覆盖比例差异极大。如哥斯达黎加、塞舌尔等国家的保护区面积已超过国土面积的30%, 而印度仅有约5%的海洋区域受到保护, 印度尼西亚有不到7%的陆地得到正式保护(Maxwell et al., 2020)。如果全球尺度上的“30%”被

僵化地解释为“各国30%”, 可能导致生态价值较低的地区被大量划入, 而高价值但面临开发压力的热点地区反而被排除在外, 形成空间质量的“降级”。这种差异意味着全球目标的实现不能简单依靠各国各自保护本国30%的区域, 而需要更加协调和差异化的全球保护策略。

作为COP15主席国, 中国针对目标3作出了杰出贡献, 建立了“生态保护红线”制度, 划定陆域国土面积的30%以上作为管控区, 保护了90%的典型陆地生态系统类型和85%的国家重点保护野生动植物种群(Wang et al., 2024)。这一制度通过“多规合一”, 将全球保护目标在国家和省级空间规划中实现了刚性落地, 有效地解决了行政权力与生态空间不匹配的问题(Friends of the Earth, 2024)。与此同时, 欧盟通过推行《自然恢复条例》(Nature Restoration Regulation) (EC, 2024b) 来推动保护地目标的落地实施, 要求成员国到2030年采取恢复措施, 覆盖至少20%的欧盟陆地和海洋面积, 并要求恢复措施在2030年之前, 优先在Natura 2000自然保护地网络内实施。欧盟模式的特点是利用跨国法律框架要求成员国在地方尺度上采取行动, 特别是在森林、湿地和农业生态系统等受损严重的区域(IUCN, 2024)。

2.4 资源动员与功能的尺度差异

这种尺度差异并非简单的数量增减, 而是深刻影响着资源动员的效率, 保护行动的实效, 以及市场机制的介入途径, 具体体现在以下三个层面:

(1)资金总量的全球愿景与区域困境。《昆蒙框架》目标19要求到2030年每年动员资金至少2,000亿美元, 其中发达国家到2025年每年向发展中国家提供至少200亿美元。然而, 资金流动的尺度差异令人担忧。联合国环境规划署(UNEP) 2026年的报告指出, 尽管2023年针对基于自然的解决方案(nature-based solutions, NbS)的公共资金流有所增加(约2,200亿美元), 但流向发展中国家的资金增速仍无法匹配其履约压力(UNEP, 2026)。具体到国家层面, 许多高生物多样性国家(如非洲集团成员)面临债务危机与履约投入的矛盾。研究表明, 非洲在2023年的NbS投资甚至出现了76%的崩塌式下降, 导致全球目标在这些关键生态节点的执行遭遇资金短缺，难以落地(Lehmann et al., 2026)。

(2)保护与破坏的功能对立。在资金的功能属性上, 目标18要求到2030年每年削减至少5,000亿美元的有害补贴(CBD, 2022d)。然而, 当前的全球经济激励体系仍处于严重的负向尺度失衡状态。UNEP发布的《2026年自然融资状况》(State of Finance for Nature 2026)报告显示, 以2023年数据计算, 自然负向资金流约为7.3万亿美元, 而NbS资金流仅约2,200亿美元, 形成了“保护1美元、破坏30美元”的投入失衡; 同时, 用于农业、化石燃料、水资源等领域的有害补贴(被识别出对生物多样性有负面影响的额外补贴)约为年均2.4万亿美元, 约占自然保护支出的10倍以上(UNEP, 2026)。

这种功能错位意味着国家财政部门在地方尺度上发放的农业肥料、渔业捕捞燃料等有害补贴, 其破坏效应在数额上远超环境部门所能争取到的保护资金。目标18要求各缔约方在2025年底前识别这些有害补贴措施, 但在实际执行中, 由于涉及复杂的政治经济学博弈, 各国在国家报告中对补贴改革的承诺往往模糊不清, 这将导致在进展审查中将本质上的“意愿不够” “行动力不足”错判成“数据/证据不足”。

(3)私人资本参与的尺度屏障。私人部门贡献了全球负向资金流的近70% (约4.9万亿美元), 但在基于NbS投入中仅占10%左右。这一投资规模上的巨大差距, 源于生物多样性信用(biodiversity credits, BC)等金融工具尚未成熟, 且企业在国家尺度上面临着“披露标准不一”和“绿色壁垒”的挑战(WEF, 2020), 环境、社会和公司治理(environmental, social and governance, ESG)倡议在向具体的行业投资准则转译时, 缺乏强制性的法律接口, 导致资源动员的传导机制始终无法向正向倾斜, 进一步固化了这种屏障。此外, 在政策执行的深度上, 发达经济体与新兴经济体也展现了不同的路径尺度(EC, 2022), 以欧盟和中国为例, 分别走出“法理驱动、多层协调”和“政治主导、层级传导”两条截然不同的路径(表2)。

欧盟与中国在落实《昆蒙框架》上均设定了到2030年实现至少保护30%的陆地和海洋面积，并有效恢复至少30%的退化生态系统核心目标, 并将生物多样性治理嵌入区域/国家整体发展战略(欧盟绿色协议、中国生态文明建设)。二者差异主要体现在

表2 欧盟与中国的生物多样性相关政策路径比较

Table 2 Comparison of biodiversity-related policy pathways between the EU (European Union) and China

维度 Dimension	欧盟 EU	中国 China
政策转化路径 Policy translation pathway	以《欧盟2030生物多样性战略》为基础, 将《昆蒙框架》目标嵌入欧洲绿色协议、自然恢复、农业、森林、污染治理和供应链监管等政策体系, 突出“区域战略–成员国落实–欧盟监督”的制度化路径 Based on the EU Biodiversity Strategy for 2030, the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework (KMGBF) targets are embedded into the European Green Deal, nature restoration, agriculture, forestry, pollution control, and supply chain regulation, following an institutionalised pathway of “regional strategy–member state implementation–EU oversight”	以《中国生物多样性保护战略与行动计划(2023–2030年)》为核心, 将《昆蒙框架》目标嵌入生态文明建设、美丽中国建设、国土空间治理、生态保护红线、国家公园和自然保护地体系, 突出“中央统筹–部门协同–地方执行”的治理路径 Centered on the China National Biodiversity Conservation Strategy and Action Plan (2023–2030), the KMGBF targets are embedded into the ecological civilization initiative, the beautiful China initiative, territorial spatial governance, ecological conservation redlines, the national park system, and the protected area system, following a governance pathway of “central coordination-sectoral collaboration-local execution”
目标对齐方式 Target alignment	2024年向《生物多样性公约》(CBD)提交落实《昆蒙框架》的区域目标, 覆盖GBF全部目标, 并将各目标与欧盟层面的法律和非法律政策工具相衔接, 体现出较强的目标清单化和工具匹配特征 In 2024, submitted regional targets to the CBD that cover all GBF targets and align each with EU-level legal and non-legal policy instruments, reflecting a strong feature of target listing and tool-matching	行动计划直接吸收《昆蒙框架》核心目标, 明确到2030年实现“3030目标”, 即至少30%的陆地、内陆水域、沿海和海洋区域得到有效保护和管理, 同时至少30%的退化生态系统得到有效恢复 The action plan directly incorporates the core GBF targets, explicitly committing to achieve the “3030 target” by 2030, i.e., at least 30% of terrestrial, inland water, coastal and marine areas effectively conserved and managed, and at least 30% of degraded ecosystems effectively restored
法律约束强度 Legal binding force	《自然恢复条例》于2024年生效, 是欧盟首个大陆尺度的综合性自然恢复法律, 规定到2030年恢复措施覆盖至少20%的欧盟陆地和海域, 并最终到2050年覆盖所有需要恢复的生态系统 The Nature Restoration Regulation entered into force in 2024 as the EU’s first continent-scale comprehensive law on nature restoration, requiring restoration measures to cover at least 20% of the EU's land and sea areas by 2030 and eventually all ecosystems in need of restoration by 2050	法律约束呈“政策规划 + 部门法律 + 专项制度”组合特征。生物多样性保护主要依托环境保护、野生动物、湿地、森林、草原、海洋、生物安全、自然保护地等领域法律法规及政策文件推进, 整体上更依赖行政规划和专项行动传导 Legal binding follows a combined approach of “policy planning + sectoral laws + special programmes”. Biodiversity conservation primarily relies on laws, regulations and policy documents in the fields of environmental protection, wildlife, wetlands, forests, grasslands, oceans, biosafety, and protected areas, with implementation largely driven through administrative plans and special campaigns
政策工具类型 Types of policy instruments	以法规、指令、成员国计划、财政预算、市场准入和供应链尽责监管等工具为主, 强调通过统一规则约束成员国、企业和市场主体。例如自然恢复条例要求成员国提交国家恢复计划并开展监测报告 Relies primarily on regulations, directives, member state plans, budget allocations, market access requirements, and supply chain due diligence, emphasising binding rules for member states, enterprises and market players (e.g., the Nature Restoration Regulation requires member states to submit national restoration plans and conduct monitoring reports)	以国家战略、空间管控、重大生态工程、行政监督、生态补偿、执法专项行动和技术监测为主, 强调通过政府主导和层级责任推进目标落地。生态保护红线、国家公园、自然保护地体系和山水林田湖草沙一体化保护修复是主要抓手 Relies primarily on national strategies, spatial zoning controls, major ecological projects, administrative supervision, ecological compensation, special enforcement actions, and technical monitoring, emphasising government-led and hierarchical responsibility to achieve targets. Key instruments include ecological conservation redlines, national parks, the protected area system, and integrated protection and restoration of mountains-rivers-forests-farmlands-lakes-grasslands-deserts

来源：EC, 2020, 2024b, 2026; 生态环境部, 2024. Sources: EC, 2020, 2024b, 2026; MEE, 2024.

路径与工具上: 欧盟以《自然恢复条例》等具有法律约束力的法规、指令和供应链监管为手段, 强调区域统一规则与成员国执行监督的制度化路径; 中国则以行政规划、生态保护红线、国家公园体系及重大生态工程为抓手, 依赖中央统筹与层级责任推进的政策规划与法律法规组合方式。总体来看, 欧盟模式通过法律、成员国责任和透明监督机制将全球目标转化为区域治理义务; 中国模式则通过国家战略、空间管控和重大工程将全球目标嵌入生态文明建设和国土空间治理体系。除此之外, 部分拉美国家等的核心特征与中国和欧盟均有不同, 并非依赖统一的行政与法律框架, 而是通过技术工具、灵活的政策空间和市场机制, 激励包括私营部门、地方社区等在内的多元主体主动参与和推动实现。

3 解决途径的建议

《昆蒙框架》全球目标与执行尺度之间的差异, 既是当前全球治理的瓶颈, 也是未来4年变革的契机。通过政策、技术、空间和资源4个尺度协同的系统分析, 可以清晰地看到, 治理的失败往往源于宏观愿景在向下传导时的尺度降维, 以及微观行动在向上反馈时的信息失真。解决这一问题的根本途径不在于消灭尺度差异, 而在于构建一个具有弹性的多尺度协同治理范式。

3.1 政策尺度协同: 将履约转化为国家治理常态

要解决“承诺快、规划慢”的问题, 关键在于将《昆蒙框架》目标从国际承诺转化为国家治理体系中的稳定制度安排。(1)在全球目标实施协同方面, 建议倡导全球科学机构(如生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)、全球生物多样性信息网络(Global Biodiversity Information Facility, GBIF)、世界生物圈保护区网络(World Network of Biosphere Reserves, WNBR)等科学知识国际网络)基于现有数据和科学方法, 自主开展针对生态修复目标(目标2)和目标3的全球优先区域识别和目标区间分析, 重点关注生态系统完整性、代表性和连通性; 在这一全球分析框架基础上, 各国政府自愿采纳, 结合本国国情进一步细化国家级目标和实施路径, 将其作为本国制定或更新NBSAP的自愿性参考。(2)在法律层面, 将相关国际机制转化为国家立法支撑依据, 将生物多样性保护从部门规章提升至国家法律层面, 为跨部门协同治理提供法定依据。(3)在主流化机制构建上, 建议将NBSAP与国家中长期发展规划、国土空间规划、年度财政预算和部门绩效考核等相衔接, 形成“全球目标–国家任务–部门职责–地方行动”的制度传导链条。例如印度尼西亚实施的预算标记(budget tagging)制度, 可有效追踪财政资金在地方尺度的生物多样性投向(BIOFIN, 2025)。(4)在利益攸关方参与方面, 作为目标15、目标21和目标22强调的关键信息提供者、执行者和监督者, 可通过企业自然相关信息披露、公众科学监测、社区共管、开放数据平台和多利益攸关方伙伴关系, 提高政策执行的透明度和社会监督能力。此外, 作为专业评估的补充, 可依托大语言模型等人工智能工具对各国政策的目标雄心与执行强度开展自动化审查, 包括构建NBSAP与国家报告语料库, 建立标准化评估框架, 对各国目标覆盖度、政策工具类型、指标完整性和执行强度进行半自动化识别与比对, 以及搭建公开透明的仪表盘和公众参与界面等, 提升治理透明度与公众参与度。

3.2 技术尺度协同: 构建“从卫星到社区”的指标链条

为弥合“分辨率赤字”, 建议构建能够在全球可比性与地方适用性之间转换的多层级的监测体系, 并形成“全球标题指标–国家分项指标–地方观测证据”相衔接的指标链条。(1)实施指标分层策略。在全球标题指标框架下, 允许各国基于本国国情制定特定分项指标, 通过统一元数据标准、指标解释和数据质量控制机制与全球框架的有效对接(SEEA, 2024)。(2)推进遥感、地面数据与统计数据融合。卫星遥感能够提供跨区域、连续、可重复的生态空间信息, 适合支持生态系统范围、土地覆盖变化、保护地连通性、退化生态系统恢复和城市蓝绿空间等指标监测, 但遥感数据难以单独解释物种种群变化、生态系统质量、地方管理成效和社区感知。建议将遥感产品与生物多样性调查、自然资源统计、保护地管理数据、社区监测和公民科学数据相结合, 形成从空间格局到生态功能、从宏观趋势到地方行动的证据链。可借助联合国生物多样性实验室(UN Biodiversity Lab)等平台提供的全球空间数据集(已覆盖41%的标题指标), 弥补发展中国家基础数据的不足(UNDP & UNEP-WCMC, 2024)。(3)强化科学与政策接口建设。深化IPBES、地球观测组织-生物多样性观测网络(Group on Earth Observations Biodiversity Observation Network, GEO BON)、CBD技术机构、国家科研机构、统计部门和地方管理部门之间的协作, 促进全球评估的科学尺度与地方治理的技术尺度相协调, 推动监测体系从“履约填报工具”转变为“治理决策工具” (Liu, 2025)。

3.3 空间尺度协同: 推广“OECMs”与跨界生态网络

解决空间治理难题的关键在于灵活地将全球空间目标转化为具有生态完整性、连通性和治理有效性的实际空间安排。为此, 空间协同治理应从“面积达标”转向“质量、连通性和功能达标”。一方面审慎地推广OECMs。OECMs能够将部分未被纳入传统自然保护地体系、但实际产生长期生物多样性保护效果的区域纳入空间治理视野, 例如社区保育地、传统领地、生态保护红线区、水源涵养地、军事禁区、宗教圣地或特定生产景观中的保育区域。世界自然保护联盟(IUCN)关于OECMs的指南强调, OECMs虽不属于传统保护地体系, 但必须能够实现长期、有效的生物多样性就地保护效果。因此, OECMs不应被简单视为增加保护面积的统计工具, 而应建立明确的识别标准、边界划定、治理主体、

管理措施和成效评估机制(Jonas, 2024; Wang & Deng, 2025)。另一方面, 以生态系统完整性和生态廊道连通性为依据推动跨区域、跨流域和跨国空间合作。许多关键生态过程, 如物种迁徙、流域水文循环、海洋生态连通和外来入侵物种扩散, 不受行政边界限制。如果仅以行政辖区为单元落实保护目标, 容易造成生态网络破碎化和保护责任分割。因此, 建议: (1)国家层面在国土空间规划、自然保护地体系、生态保护红线、生态修复工程和流域治理之间建立空间协同机制; (2)区域层面则可依托跨境保护区、国际河流合作机制、海洋保护区网络和区域性生物多样性合作平台, 共享监测数据、执法信息和技术资源。通过提升保护网络的生态代表性、连通性和实际管理成效, 实现空间协同的目标。

3.4 资源尺度协同: 重塑经济激励结构

解决1∶30 “保护与破坏”投入失衡是执行的重中之重。(1)全球层面。基于已有的全球资源统筹思路与实践(如GEF效益指数和全球生物多样性框架基金(Global Biodiversity Framework Fund, GBFF))对最不发达国家的资金预留, 以及昆明生物多样性基金(Kunming Biodiversity Fund, KBF)的投资导向等, 建议在优先国家识别中进一步纳入“有害补贴倒挂”的考量, 拓宽资金机制的关注范围, 推广“债务换自然” (debt-for-nature swaps, DNS)等创新工具, 实现全球资源在生态风险与资金缺口双高地区的补充。(2)国家层面。一是制定国家级有害补贴识别与补贴改革路线图。农业、渔业、能源、交通和基础设施领域中的部分补贴, 可能通过鼓励过度投入、土地转换、污染排放或资源过度开发, 对生物多样性造成负面影响。各国可考虑先从财政影响大、生态损害明显、改革可行性较高的补贴类型入手, 建立补贴清单、影响评估和分阶段退出机制, 并将财政支持转向生态友好型农业、病虫害综合防治、生态修复、可持续渔业和社区保护。乌干达的实践表明将农业化学品补贴转向支持有机农业发展与病虫害综合防治可实现环境效益与社会效益的协同提升(Akullo, 2025; Sengalama et al., 2025)。二是应用创新金融工具, 加强公共财政、国际资金和市场化工具之间的衔接。公共财政仍然稳定在支持保护地管理、生态修复、监测体系建设、地方能力提升和社区参与; 可引进国际资金用于生物多样性丰富但财政和技术能力不足的国家和地区; 市场化工具在风险可控和规则明确的前提下可作为补充, 包括债务换自然、生态补偿、生物多样性信用、自然相关信息披露和绿色金融产品等。同时推动DNS机制与生物多样性信贷试点, 确保卡利基金(Cali Fund) 50%的资金能够分配到地方社区(Baker & Smith, 2025)。

综上, 《昆蒙框架》目前的进展显示, 国际社会正通过制度创新(如中国生态保护红线、欧盟《自然恢复条例》执行、全球审查机制的建立)尝试弥合目标与执行的尺度差异。然而, 要确保目标真正实现, 则要关注地方尺度的生态质量与社会公平, 在全球治理层面超越数字指标; 将生物多样性打造成为宏观经济的核心约束, 国家执行层面超越部门界限; 重构自然负向的全球资金流向, 避免零散投入, 整合专项资金用途, 加强监管。

ORCID

田瑜 https://orcid.org/0009-0001-0800-0684
耿宜佳 https://orcid.org/0009-0006-8600-5532

参考文献

Affinito F, Butchart SHM, Nicholson E, Hirsch T, Williams JM, Campbell JE, Ferrari MF, Gabay M, Gorini L, Kalamujic Stroil B, Kohsaka R, Painter B, Pinto JC, Scholz AH, Straza TRA, Tshidada N, Vallecillo S, Widdicombe S, Gonzalez A (2025) Assessing coverage of the monitoring framework of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework and opportunities to fill gaps. Nature Ecology & Evolution, 9, 1280–1294.

Akullo M (2025) Redesigning Harmful Subsidies to Protect Uganda’s Biodiversity. https://www.undp.org/uganda/blog/ redesigning-harmful-subsidies-protect-ugandas-biodiversity. (accessed on 2026-06-01)

Baker K, Smith J (2025) Nature-Related Finance and Indigenous Peoples: Advancing Equity to Halt and Reverse Nature Loss. https://www.unepfi.org/wordpress/wp-content/uploads/2025/04/43-Nature-Finance-and-Indigenous-Peoples-2.pdf. (accessed on 2026-06-01)

BIOFIN (Biodiversity Finance Initiative) (2025) Key Takeaways from the Largest-ever Gathering of Biodiversity Finance Experts in Europe, Asia and the Pacific. https://www.biofin.org/news-and-media/key-takeaways-largest-ever-gathering-biodiversity-finance-experts-europe-asia-and. (accessed on 2026-06-01)

CBD (Convention on Biological Diversity) (2020) Global Biodiversity Outlook 5: Summary for Policymakers. https://www.cbd.int/gbo/gbo5/publication/gbo-5-spm-en.pdf. (accessed on 2026-06-01)

CBD (Convention on Biological Diversity) (2022a) Decision

Adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity: 15/4. Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-15/cop-15-dec-04-en.pdf. (accessed on 2026-06-01)

CBD (Convention on Biological Diversity) (2022b) Decision Adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity: 15/5. Monitoring Framework for the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-15/cop-15-dec-05-en.pdf. (accessed on 2026-06-01)

CBD (Convention on Biological Diversity) (2022c) Decision Adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity: 15/6. Mechanisms for Planning, Monitoring, Reporting and Review. https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-15/cop-15-dec-06-en.pdf. (accessed on 2026-06-01)

CBD (Convention on Biological Diversity) (2022d) Decision Adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity: 15/7. Resource Mobilization. https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-15/cop-15-dec-07-en.pdf. (accessed on 2026-06-01)

CBD (Convention on Biological Diversity) (2025a) Decision Adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity: 16/31. Monitoring framework for the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework (technical updates). https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-16/cop-16-dec-31-en.pdf. (accessed on 2026-06-01)

CBD (Convention on Biological Diversity) (2025b) Decision Adopted by the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity on 27 February 2025: 16/32. Mechanisms for planning, monitoring, reporting and review including the global review of collective progress in the implementation of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework to be conducted at the seventeenth and nineteenth meetings of the Conference of the Parties. https://www.cbd.int/doc/decisions/cop-16/cop-16-dec-32-en.pdf. (accessed on 2026-06-01)

CBD (Convention on Biological Diversity) (2026) First milestone in a marathon year of biodiversity negotiations reached Parties to the Convention on Biological Diversity Advance Key Implementation Enablers Ahead of a Decisive COP 17 in October. https://www.cbd.int/article/2026-02-20-SBI-6-closing-press-release. (accessed on 2026-06-01)

Deutz A, Heal GM, Niu R, Swansonc E, Townshendc T, Lic Z, Delmard A, Meghjid A, Sethid SA, Tobin-de la Puente J (2020) Financing Nature: Closing the Global Biodiversity Financing Gap. https://www.paulsoninstitute.org/conservation/financing-nature-report. (accessed on 2026-06-01)

EC (European Commission) (2020) Communication from the Commission to the European Parliament, the Council, the European Economic and Social Committee and the Committee of the Regions: EU Biodiversity Strategy for 2030 Bringing Nature Back into Our Lives. https://eur-lex.europa.eu/resource.html?uri=cellar:a3c806a6-9ab3-11ea-9d2d-01aa75ed71a1.0001.02/DOC_1&format=PDF. (accessed on 2026-06-01)

EC (European Commission) (2022) Global biodiversity: The EU is Committed to Protecting and Restoring Biodiversity, as Agreed in the Global Biodiversity Framework. https://environment.ec.europa.eu/topics/nature-and-biodiversity/global-biodiversity_en. (accessed on 2026-06-01)

EC (European Commission) (2024a) Two Years of Landmark Global Biodiversity Framework Show Results, but Work Must Continue. Directorate-General for Environment. https://environment.ec.europa.eu/news/landmark-gbf-shows-results-two-years-work-must-continue-2024-12-19_en. (accessed on 2026-06-01)

EC (European Commission) (2024b) Nature Restoration Regulation: Supporting the restoration of ecosystems for people, the climate and the planet. https://environment.ec.europa.eu/topics/nature-and-biodiversity/nature-restoration-regulation_en. (accessed on 2026-06-01)

EC (European Commission) (2025) EU Welcomes Positive COP16 Biodiversity Negotiations in Rome. https://environment.ec.europa.eu/news/eu-welcomes-positive-cop16-biodiversity-negotiations-outcome-2025-02-28_en. (accessed on 2026-06-01)

EC (European Commission) (2026) Progress Made on Biodiversity, but Faster Action Needed to Protect Europe's Food, Water, Economy and Nature, Says Report. https://environment.ec.europa.eu/news/progress-made-biodiversity-swifter-action-needed-2026-02-12_en. (accessed on 2026-06-01)

Friends of the Earth (2024) Red Lines for a Green Future: Exploring Exclusionary Approaches to Protecting Biodiversity and People. https://foe.org/wp-content/uploads/2024/10/ECR-Report_FOE-US.pdf. (accessed on 2026-06-01)

GEF (Global Environment Facility) (2025) Global Biodiversity Framework Fund. https://www.thegef.org/what-we-do/topics/global-biodiversity-framework-fund. (accessed on 2026-06-01)

IISD (International Institute for Sustainable Development) (2026) Summary report, 16–19 February 2026: 6th Meeting of the Subsidiary Body on Implementation of the Convention on Biological Diversity (CBD SBI 6). https://enb.iisd.org/subsidiary-body-implementation-convention-biological-diversity-cbd-sbi6-summary. (accessed on 2026-06-01)

IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services) (2019) Summary for Policymakers of the Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services. https://zenodo.org/records/3553579. (accessed on 2026-06-01)

IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2024) Nature Restoration Regulation. https://environment.ec.europa.eu/topics/nature-and-biodiversity/nature-restoration-regulation_en. (accessed on 2026-06-01)

Jonas HD, Wood P, Woodley S, Volume Editors (2024) Guidance on Other Effective Area-based Conservation Measures (OECMs). IUCN, Gland, Switzerland.

Lehmann I, Kok M, Immerzeel R, Marques A (2026) Implications of global distributive justice principles for implementation of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Conservation Biology, 40, e70167.

Liu AC (2025) National implementation of the Kunming-Montreal global biodiversity framework: A comparative law perspective. Laws, 14, 92.

Ma KP (2023) Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework: An important global agenda for biodiversity conservation. Biodiversity Science, 31, 23133. (in Chinese) [马克平 (2023) 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》是重要的全球生物多样性保护议程. 生物多样性, 31, 23133.]

Maxwell SL, Cazalis V, Dudley N, Hoffmann M, Rodrigues ASL, Stolton S, Visconti P, Woodley S, Kingston N, Lewis E, Maron M, Strassburg BBN, Wenger A, Jonas HD, Venter O, Watson JEM (2020) Area-based conservation in the twenty-first century. Nature, 586, 217–227.

MEE (Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China) (2024) MEE released China's Biodiversity Conservation Strategy and Action Plan (2023–2030). (in Chinese) [生态环境部(2024) 生态环境部发布《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/t20240118_1064111.shtml. (accessed on 2026-06-01)

Pimm SL, Jenkins CN, Li BV (2018) How to protect half of Earth to ensure it protects sufficient biodiversity. Science Advances, 4, eaat2616.

SCBD (Secretariat of the Convention on Biological Diversity) (2011) Convention on Biological Diversity: Text and Annexes. https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf. (accessed on 2026-06-01)

SEEA (System of Environmental Economic Accounting) (2024) Update on recent progress on the monitoring framework for the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. https://seea.un.org/en/news/update-recent-progress-monitoring-framework-kunming-montreal-global-biodiversity-framework. (accessed on 2026-06-01)

Sengalama T, Akullo M, Ogwal F, Nakafeero A (2025) Uganda Identifies Harmful Subsidies for Possible Redesign Options. https://www.undp.org/sites/g/files/zskgke326/files/2025-12/technical_brief_2025_harmful_subsidies_in_uganda.pdf. (accessed on 2026-06-01)

Shen XL, Liu MZ, Hanson JO, Wang JY, Locke H, Watson JEM, Ellis EC, Li S, Ma KP (2023) Countries' differentiated responsibilities to fulfill area-based conservation targets of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. One Earth, 6, 548–559.

Tian Y, Li JS (2024) Analysis of the connotation and implementation path for the 30 by 30 target in the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Biodiversity Science, 32, 24086. (in Chinese with English abstract) [田瑜, 李俊生 (2024) 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》"3030"目标的内涵及实现路径分析. 生物多样性, 32, 24086.]

Timmermans J, Kissling DW (2023) Advancing terrestrial biodiversity monitoring with satellite remote sensing in the context of the Kunming-Montreal global biodiversity framework. Ecological Indicators, 154, 110773.

TNC (The Nature Conservancy) (2025) Biodiversity Finance Trends 2025: Tracking Trends Towards Financing the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. https://www.nature.org/content/dam/tnc/nature/en/documents/b/i/Biodiversity-Finance-Trends-2025-Report.pdf. (accessed on 2026-06-01)

UNDP (United Nations Development Programme), UNEP-WCMC (UN Environment Programme World Conservation Monitoring Centre) (2024) Using Spatial Data to Support the Development of Plans for National Monitoring Systems for the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. https://unbiodiversitylab.org/wp-content/uploads/2026/02/Guidance-Using-Spatial-Data-to-Support-GBF-En-Update-2025-r4-1.pdf. (accessed on 2026-06-01)

UNEP (United Nations Environment Programme) (2026) Nature in the red: Powering the trillion dollar nature transition economy. https://wedocs.unep.org/handle/20.500.11822/49119. (accessed on 2026-07-01)

UNEP-WCMC (UN Environment Programme World Conservation Monitoring Centre), IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2024) Protected Planet Report 2024. https://digitalreport.protectedplanet.net. (accessed on 2026-06-01)

UNEP-WCMC (UN Environment Programme World Conservation Monitoring Centre) (2025) Beyond Coverage: Strengthening the Quality of Protected and Conserved Areas. https://www.unep-wcmc.org/en/news/beyond-coverage-strengthening-the-quality-of-protected-and-conserved-areas. (accessed on 2026-06-01)

Wang LJ, Zheng H, Chen YZ, Huang BB (2024) Ecological redline policy strengthens sustainable development goals through the strict protection of multiple ecosystem services. Global Ecology and Conservation, 56, e03306.

Wang XQ, Deng Y (2025) Key issues and advancement strategies for China's OECMs in alignment with the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Biodiversity Science, 33, 24569. (in Chinese with English abstract) [王晓倩, 邓毅 (2025) 与《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》衔接的中国OECMs关键问题与推进策略. 生物多样性, 33, 24569.]

WEF (World Economic Forum) (2020) New Nature Economy Report II: The Future of Nature and Business. https://www3.weforum.org/docs/WEF_The_Future_Of_Nature_And_Business_2020.pdf. (accessed on 2026-06-01)

Xu J, Wang JZ (2023) Analysis of the main elements and implications of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Biodiversity Science, 31, 23020. (in Chinese with English abstract) [徐靖, 王金洲 (2023) 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》主要内容及其影响. 生物多样性, 31, 23020.]

Yu L, Gu JT, Wu H, Du ZR, Li XY, Shen XL, Zhu L, Ma KP (2025) Biodiversity early warning for the objectives of Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Biodiversity Science, 33, 25329. (in Chinese with English abstract) [俞乐, 顾珈同, 武慧, 杜贞容, 李曦煜, 申小莉, 朱丽, 马克平 (2025) 面向《昆蒙框架》目标的生物多样性早期预警. 生物多样性, 33, 25329.]

(责任青年编委: 赵富伟　实习责任编辑: 葛兴芳)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (6): 26007, pages 1–17
doi: 10.17520/biods.2026007
cstr: 32101.14.biods.2026007

•战略生物资源专题•

中国与周边海域软骨鱼类相似性比较及CITES相关履约技术支持

路昊明[1,2], 徐浩[3], 张利峰[4], 李延[5], 胡骏熙[2,6], 张保卫[1], 张洁[2*]

1. 安徽大学生命科学与医学工程学院, 合肥 230601; 2. 中国科学院动物研究所动物多样性保护与有害动物防控全国重点实验室, 北京 100101; 3. 深圳海关动植物检验检疫技术中心, 广东深圳 518045; 4. 中国海关科学技术研究中心, 北京 100026; 5. 中国远洋渔业协会, 北京 100125; 6. 河北大学生命科学学院, 河北保定 071002

摘要: 软骨鱼类是演化历史最悠久, 分布最广泛的脊椎动物类群之一, 在海洋生态系统中发挥着重要作用。中国是软骨鱼类重要的栖息地, 但长期以来研究较为薄弱。随着多种因素导致的软骨鱼类资源衰退, 该类群在国际自然保护领域日益受到关注, 区域渔业组织和国际公约对软骨鱼类的资源利用和贸易进行了强制性约束。其中《濒危野生动植物种国际贸易公约》(Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES)要求在进行附录II物种的国际贸易及附录I物种的非商业性贸易时, 缔约方科学机构须进行“非致危性判定” (Non-detriment Findings, NDFs)。考虑到开展软骨鱼类NDF应参考周边国家和地区同类物种多样性信息及生活史参数, 本研究通过文献调查厘定了日本、澳大利亚、新西兰和东南亚地区海域的软骨鱼类物种名录, 使用Jaccard相似性系数将其与中国海域软骨鱼类物种组成相似性进行对比, 并对CITES软骨鱼类相关履约技术进行了探讨。结果表明: 日本有软骨鱼类225种, 东南亚有284种, 澳大利亚有338种, 新西兰有120种, 以上国家和地区与中国软骨鱼类(共259种)的Jaccard相似性系数分别为0.6080、0.4403、0.2159和0.1416。截至2026年3月, CITES附录共列入软骨鱼类6目14科35属216种(其中我国分布有72种), 共有15个公约缔约方针对56个附录软骨鱼类物种提交了127份NDF。中国作为CITES重要的缔约方, 对附录I和附录II软骨鱼类物种的NDF开展尚处于起步阶段。本文选择了代表性物种镰状真鲨(*Carcharhinus falciformis*), 依6大步骤构建了CITES附录II鲨鱼的从海上引进NDF框架, 初步判断镰状真鲨从海上引进的整体风险等级为中等。当CITES履约机构为镰状真鲨从海上引进的具体案例开展正式NDF时, 本研究框架可为其提供方法和数据的支撑, 并能显示哪些环节需要进一步补充数据或经专家组研判。本研究进一步厘清了中国及周边海域的软骨鱼类多样性格局, 并为中国的CITES履约提供了本底信息和技术支持, 对中国和周边海域的软骨鱼类多样性保护和资源可持续利用提供了参考。

关键词: 软骨鱼类; CITES履约; Jaccard相似性系数; 非致危性判定; 镰状真鲨

路昊明, 徐浩, 张利峰, 李延, 胡骏熙, 张保卫, 张洁 (2026) 中国与周边海域软骨鱼类相似性比较及CITES相关履约技术支持. 生物多样性, 34, 26007. doi: 10.17520/biods.2026007; cstr: 32101.14.biods.2026007.

Lu HM, Xu H, Zhang LF, Li Y, Hu JX, Zhang BW, Zhang J (2026) Similarity comparison of chondrichthyan fishes in China and surrounding waters and technical support for CITES compliance. Biodiversity Science, 34, 26007. doi: 10.17520/biods.2026007; cstr: 32101.14.biods.2026007.

Similarity comparison of chondrichthyan fishes in China and surrounding waters and technical support for CITES compliance

Haoming Lu[1,2], Hao Xu[3], Lifeng Zhang[4], Yan Li[5], Junxi Hu[2,6], Baowei Zhang[1], Jie Zhang[2*]

1 *School of Life Sciences and Medical Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China*
2 *State Key Laboratory of Animal Biodiversity Conservation and Integrated Pest Management, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*
3 *Animal and Plant Inspection and Quarantine Technology Center of Shenzhen Customs District, Shenzhen, Guangdong 518045,*

收稿日期 Received: 2026-01-07; 接受日期 Accepted: 2026-04-27
基金项目: 农业农村部渔业渔政管理局项目(2024-200-09240264)和科技基础资源调查专项(2023FY100403) Supported by the Project of Bureau of Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs (2024-200-09240264) and Special Project on the Survey of Basic Science and Technology Resources (2023FY100403)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangjie@ioz.ac.cn

China
4 *Science and Technology Research Center of China Customs, Beijing 100026, China*
5 *China Overseas Fisheries Association, Beijing 100125, China*
6 *College of Life Sciences, Hebei University, Baoding, Hebei 071002, China*

ABSTRACT

Aims: Chondrichthyan fishes are among the oldest and most widely distributed vertebrate groups, playing a vital role in marine ecosystems. Although China provides critical habitats for chondrichthyan fishes, domestic research on this group has historically been limited. With the global decline of fishery resources, these species have attracted increasing international attention. Consequently, regional fisheries organizations and international conventions have imposed mandatory restrictions on the resource utilization and trade of chondrichthyans. Specifically, the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES) requires Contracting Parties to issue "Non-detriment Findings" (NDFs) for the international trade of Appendix II species and non-commercial trade of Appendix I species. As a key Contracting Party to CITES, China is still in the early stages of developing NDFs. For its future NDF development, it is essential to reference the diversity data and life history parameters of chondrichthyans from neighboring countries and regions.

Methods: This study primarily relied on a comprehensive literature review to compile separate checklists of chondrichthyan species in the waters of Japan, Australia, New Zealand, and Southeast Asia region. The Jaccard similarity coefficient was then employed to compare their species composition with that of chondrichthyan fishes in Chinese waters. Furthermore, relevant compliance techniques for chondrichthyan fishes listed in the CITES Appendices were discussed.

Results: Waters of Japan, Southeast Asia region, Australia, and New Zealand harbor 225, 284, 338, and 120 species of chondrichthyan fishes, respectively. The Jaccard similarity coefficients between these regions and China (259 species) were 0.6080, 0.4403, 0.2159, and 0.1416, respectively. A review of the CITES Appendices and the submission status of NDFs revealed that, by March 2026, CITES had listed 216 species belonging to 35 genera, 14 families, and 5 orders, with 15 Contracting Parties having submitted 127 NDFs for 56 appendix-listed species. Given that China's development of NDFs is in its infancy, this study selected the silky shark (*Carcharhinus falciformis*) to establish a six-step NDF framework for the introduction from the sea (IFS) of CITES Appendix II chondrichthyan species. Our preliminary assessment indicates that the overall risk level for the introduction of the silky shark from the sea is medium. This framework can provide methodological and data support for CITES authorities when formulating formal NDFs for specific silky shark cases, while also identifying the steps that require further data supplementation and expert consultation.

Significance: This study further clarifies the diversity patterns of chondrichthyan fishes in China and its surrounding waters. It provides baseline information and technical support for China's CITES compliance, offering a valuable reference for the conservation of chondrichthyan diversity and the sustainable utilization of resources in China and adjacent marine regions.

Key words: chondrichthyan fishes; CITES compliance; Jaccard similarity coefficient; NDF; silky shark

软骨鱼纲物种统称为软骨鱼类, 包括银鲛类、鲨类和鳐类, 是脊椎动物中最为独特和古老的分支之一(Carrier et al., 2012; Stein et al., 2018)。软骨鱼类体表一般覆盖盾鳞、骨骼由软骨组成、雄性具鳍脚行体内受精而区别于硬骨鱼类(朱元鼎和孟庆闻, 2001)。

软骨鱼类除了具有较高的科学研究价值外, 还有重要的生态价值和经济价值, 是不可忽视的海洋生物资源。软骨鱼类一般为中层捕食者或顶级捕食者, 对猎物种群起到调控作用, 并影响着食物网结构(Cortés, 1999; Myers et al., 2007; Baum & Worm, 2009; Carrier et al., 2012)。软骨鱼类的肉、鳍、皮、骨骼、内脏和牙齿均能被人类利用(Sjafrie et al., 2020)。据统计, 仅2023年一年就有620,708吨鲨鱼和鳐类以及7,640吨银鲛类被以各种形式捕捞(Weigmann et al., 2024)。此外, 自然栖息地中的活体大型软骨鱼类, 如噬人鲨(*Carcharodon carcharias*)、双吻前口蝠鳐(*Mobula birostris*)、鲸鲨(*Rhincodon typus*)等, 也是生态旅游爱好者钟爱的观察对象。与软骨鱼类有关的生态旅游业每年可为全球40多个国家创造约3亿美元的收入(Araujo et al., 2024)。

软骨鱼类具有生长速度较慢、性成熟时间较晚、产生的后代数量较少而体型较大等生物学特征, 使其面对人类的捕捞和利用时, 种群恢复能力较差(Carrier et al., 2012)。以软骨鱼类为目标渔获的渔业, 以及捕捞其他物种的渔业对软骨鱼类的兼捕(bycatch)

均造成了软骨鱼类种群数量的下降，据统计，约有50%的软骨鱼类捕捞量来自兼捕，而兼捕渔业在很大程度上不受管理和制约，并已经使部分鲨类和鳐类物种区域性灭绝(Stevens et al., 2000; Pacoureau et al., 2021)。另外，人类活动造成的栖息地丧失、环境污染和气候变化也在破坏着软骨鱼类赖以生存的海洋环境(Wheeler et al., 2020)。

根据世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, 以下简称IUCN) 2021年的评估，全球已有32.6%的软骨鱼类物种面临着灭绝的威胁，软骨鱼类资源需要得到科学的保护和管理(Dulvy et al., 2021)。中国海域和少数淡水流域是软骨鱼类重要的栖息地，拥有200种以上的软骨鱼类物种，中国所在的西北太平洋海域也是全球十大软骨鱼类多样性热点地区之一，继西南太平洋、东印度洋和西印度洋之后位列第四(Weigmann, 2016)。2001年出版的《中国动物志·圆口纲，软骨鱼纲》记载了中国有分布的217种软骨鱼类(朱元鼎和孟庆闻, 2001)；张清榕和杨圣云(2005)在2005年整理出了236种中国有分布的软骨鱼类。中国所在的西太平洋地区，日本、澳大利亚、东南亚等国家和地区周边海域的软骨鱼类多样性较高。因此，对上述区域软骨鱼类的特有性、共有物种以及各海域多样性做进一步分析和了解，有助于在世界或洋区范围内进行保护和管理。

软骨鱼类的生存和保护现状一直被重要的国际多边环境协议《濒危野生动植物种国际贸易公约》(Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES) (以下简称《公约》)所关注。CITES旨在通过严格管制全球野生动植物合法贸易，来保护受灭绝威胁的野生动植物。自2003年以来, CITES缔约方将越来越多的软骨鱼类物种列入了《公约》附录I、附录II和附录III (Cardeñosa et al., 2018)。根据《公约》文本第三条、第四条和其他相关条款，缔约方在进行附录I物种的非商业性贸易，以及附录II物种的出口贸易和从海上引进时，出口国和从海上引进行为的主体国的科学机构依照一项被称为“非致危性判定”(Non-detriment Findings, NDFs)的科学判定，认定出口贸易和/或从海上引进的行为不致危害该物种的生存时，才可对该物种的贸易签发许可证(Castello & Stewart, 2010; 李沫潼等, 2025)。中国于1981年正式加入CITES，是《公约》重要的缔约方(蒋志刚, 2011)。然而，中国目前对附录软骨鱼类物种非致危性判定的开展尚属起步阶段，对CITES履约工作的国际趋势了解不足，履约工作中的技术要点和框架需要进一步细化研究。由于CITES附录所列的鲨类和蝠鲼等类群具有较强的洄游性，其分布往往跨越整个大洋盆地，且捕捞位置处于公海，各缔约方常常对这些物种进行从海上引进活动，因此所开展的非致危性判定具有特殊性。且缔约方在对跨国境分布、洄游性和栖息于开阔大洋的物种开展非致危性判定时，对各缔约方的共有种群进行整体评估，可增加非致危性判定的科学性和可信度。另外, CITES作为多边环境协议，涉及大量缔约方，其附录物种的管理标准具备可比性和一致性。以上原因使得我们在开展非致危性判定的过程中，既需要参考其他缔约方的已有经验，也需要对中国周边海域的软骨鱼类物种组成情况进行详尽了解。

基于以上背景，本研究内容包括：(1)厘定出日本、澳大利亚、新西兰及东南亚地区周边海域的软骨鱼类物种名录；(2)对以上四片海域与中国海域的软骨鱼类物种组成相似性进行对比；(3)对CITES附录的软骨鱼类物种列入情况和各缔约方的软骨鱼类物种NDF提交状况进行全面梳理，挑选1个具有代表性的物种，构建中国软骨鱼类物种NDF框架。研究结果将有助于解析中国海域软骨鱼类在太平洋海域中的多样性水平，明确中国周边海域的软骨鱼类多样性格局，并为中国CITES履约提供必要的信息和技术参考。

1 材料与方法

1.1 软骨鱼类多样性名录梳理

中国软骨鱼类物种名录来自本研究团队同期发表的另一项研究(张洁等, 2026)；日本、澳大利亚、新西兰及东南亚地区周边海域的软骨鱼类物种名录主要来自对文献资料和线上数据库的梳理(截至2025年9月30日)。本研究所指的东南亚地区共包括11个国家：柬埔寨、老挝、泰国、越南、缅甸、马来西亚、印度尼西亚、菲律宾、新加坡、文莱、东帝汶，以下简称“东南亚”。具体信息来源如下：

(1)线上数据库：物种正名、异名参考世界海洋

生物物种数据库(World Register of Marine Species, WoRMS) (https://www.marinespecies.org/); 物种分布参考鱼类资料库(https://www.fishbase.org/)、澳大利亚鱼类网(https://fishesofaustralia.net.au/)。

(2)世界性及区域性鱼类多样性专著: 《日本産魚類検索: 全種の同定》(第三版) (中坊徹次, 2013)、*Field Guide to Sharks of the Southeast Asian Region* (Ahmad & Lim, 2012)、*Identification Guide to Sharks, Rays and Skates of the Southeast Asia Region, 2nd edn.* (Ahmad et al., 2019)、*Identification Guide to Sharks, Rays, Skates and Chimaeras of the Southeast Asia Region, Vol. 2* (Ahmad et al., 2020)、*The Fishes of New Zealand* (Roberts et al., 2015)、*Sharks of the World: A Complete Guide* (Ebert et al., 2021)、*Rays of the World* (Last et al., 2016b)。

(3)本研究区域近年来发表新物种、新分布记录的学术论文: 日本鲨类和银鲛类(Taniuchi et al., 1985; Nakayama et al., 2020; Teramura et al., 2025); 日本鳐类(Okamura & Kitajima, 1984; Wada et al., 2021); 东南亚鲨类(Nakaya & Séret, 2000; Séret & Last, 2007; Tassapon, 2019; White et al., 2019; Ebert & Jang, 2022); 东南亚银鲛类(Finucci et al., 2018; Ebert et al., 2024); 东南亚鳐类(Borsa et al., 2018; Tassapon, 2019; Misawa et al., 2023); 新西兰鲨类和银鲛类(Ocean, 1993; Finucci et al., 2024; White et al., 2024); 新西兰鳐类(Roberts, 1991; Last et al., 2016a)。

1.2 各海域软骨鱼类物种组成相似性比较

使用Jaccard相似性系数对中国与日本、澳大利亚、新西兰、东南亚周边海域软骨鱼类的相似性进行比较(田雅楠等, 2020; 许佳等, 2024), 计算公式为:

$$q = \frac{c}{a + b - c} \tag{1}$$

其中, a为A群落中的物种总数, b为B群落中的物种总数, c为A和B群落中共有的物种数。当q值在0–0.25之间时, 两群落极不相似; 在0.25–0.50之间时, 为中等不相似; 在0.50–0.75之间时为中等相似; 在0.75–1.00之间时为极相似。

1.3 中国软骨鱼类物种非致危性判定框架的构建

根据CITES (https://checklist.cites.org/#/en) (截至2026年3月5日)的附录物种名单, 整理出软骨鱼类物种完全名录一份; 另外, 根据CITES官网的NDF数据库, 对附录软骨鱼类的NDF案例提交和公布情况进行整理, 筛选出NDF提交和公布份数、已提交和公布NDF的国家数最多的软骨鱼类物种。若该物种是我国有分布且有国际贸易和从海上引进的物种, 则选取该物种进行NDF框架的构建。NDF框架的构建包括框架的建立和具体数据的收集, 其中框架的建立重点参考2023年CITES发布的11个NDF指南模块(https://cites.org/eng/node/138336), 主要包括其中的模块1至模块3, 以及模块5和模块6; 此外, 还参考欧盟编纂的软骨鱼类NDF指导手册*CITES Non-detriment Findings Guidance for Shark Species (Second, Revised Version)* (Mundy-Taylor et al., 2014)。

NDF框架建立后, 对具体数据进行收集, 主要包括物种的生物学脆弱性和保护状况、贸易和渔业捕捞压力以及保护和管理措施这几类数据。NDF框架构建时所收集数据的来源主要包括:

(1)网络数据库: IUCN红色名录网站(https://www.iucnredlist.org/); CITES物种贸易数据库(https://trade.cites.org/#); 中西太平洋渔业委员会网站(https://www.wcpfc.int/); 大西洋金枪鱼养护国际委员会渔业捕捞数据库(https://www.iccat.int/en/); 美洲间热带金枪鱼委员会渔业捕捞数据库(https://www.iattc.org/); 印度洋金枪鱼委员会渔业捕捞数据库(https://iotc.org); 联合国粮农组织渔业与水产养殖数据库(https://www.fao.org/fishery)等。

(2)区域渔业管理组织资源评估报告(Rice & Harley, 2013; Clarke et al., 2018)。

(3)物种生物学及渔业管理研究论文: 物种年龄与生长: 西北太平洋海域(Oshitani et al., 2003; Joung et al., 2008)和其他海域(Compagno, 1984; Branstetter, 1987; Bonfil, 2008; Hall et al., 2012; Grant et al., 2018); 种群生物学(Smith et al., 1998; Cortés, 2002; Furlong-Estrada et al., 2014; Cortés et al., 2015); 群体遗传学(Clarke et al., 2015; Li et al., 2023); 营养级(Cortés, 1999); 贸易量(Clarke et al., 2006; Cardeñosa et al., 2022); 延绳钓渔业死亡率(Beerkircher et al., 2002; Musyl et al., 2011; Coelho et al., 2012); 围网捕捞渔业死亡率(Hutchinson et al.,

2013, 2015; Poisson et al., 2014; Eddy et al., 2016); 中国远洋捕捞业自主研究数据(丁朋朋等, 2017; 李云凯等, 2018; 孙康等, 2021; 沈永富等, 2023)。

数据收集完成后，在CITES的水生生物eNDF平台(https://user.cites-endf.org/)进行数据填入，eNDF平台会自动对各部分内容进行风险等级的评估。

2 研究结果

2.1 中国周边各国家和地区海域软骨鱼类物种组成

中国共有软骨鱼类14目59科114属259种(图1)。澳大利亚和东南亚周边海域中，软骨鱼类物种数量均高于中国。其中，澳大利亚软骨鱼类共14目58科127属338种，其中鲨类共9目35科75属186种，占澳大利亚软骨鱼类物种总数的55.03%；银鲛类1目3科5属14种，占4.14%；鳐类4目20科47属138种，占40.83%。东南亚软骨鱼类共14目55科115属284种，其中鲨类9目34科68属157种，占东南亚软骨鱼类物种总数的55.28%；银鲛类1目2科3属5种，占1.76%；鳐类4目19科44属122种，占42.96%。日本和新西兰周边海域软骨鱼类物种数低于中国。日本软骨鱼类共14目60科110属225种，其中，鲨类9目38科64属125种，占日本软骨鱼类物种总数的55.56%；银鲛类1目2科4属13种，占5.78%；鳐类4目20科42属87种，占38.67%；新西兰软骨鱼类共11目35科63属120种。其中，鲨类7目25科45属80种，占新西兰软骨鱼类物种总数的66.67%；银鲛类1目3科5属13种，占10.83%；鳐类3目7科27种，占22.50%。

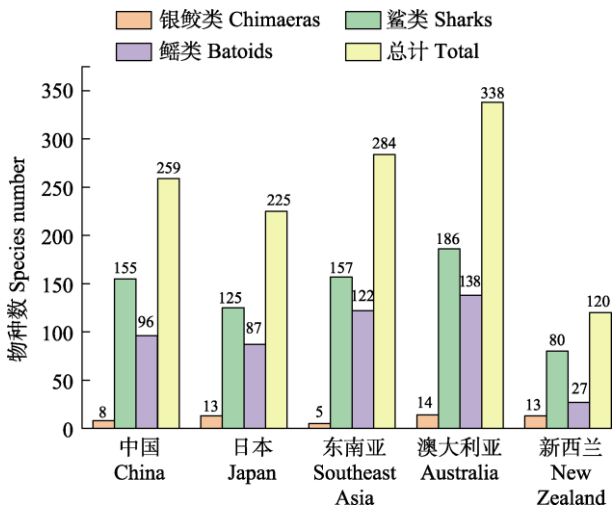


图1 中国及周边国家和地区软骨鱼类物种组成

Fig. 1 Species composition of chondrichthyan fishes in China and adjacent countries and regions

2.2 中国与周边国家和地区海域软骨鱼类物种组成相似性比较

中国与周边国家和地区海域软骨鱼类物种的Jaccard相似性系数如表1所示。其中，日本海域和东南亚海域与中国海域的软骨鱼类物种组成相似性较高：中国海域和日本海域软骨鱼类全部物种、鲨类物种、鳐类物种和银鲛类物种相似性系数均为中等相似；中国海域与东南亚海域软骨鱼类全部物种、鲨类物种、鳐类物种、银鲛类物种的相似性程度分别为中等不相似、中等相似、中等不相似和极不相似。澳大利亚海域和新西兰海域与中国海域的物种组成相似性程度较低：中国海域与澳大利亚海域软骨鱼类全部物种、鳐类物种、银鲛类物种相似性程度均为极不相似，鲨类为中等不相似；中国海域与新西兰海域软骨鱼类全部物种、鲨类物种、鳐类物种、银鲛类物种的相似性程度均为极不相似。

中国与周边国家和地区海域的共有物种数如图2所示。日本海域、东南亚海域与中国海域软骨鱼类共有物种数较多：中国海域与日本海域软骨鱼类的共有物种共183种，其中共有鲨类物种112种，共有鳐类物种64种，共有银鲛类物种7种；中国海域与东南亚海域软骨鱼类的共有物种为166种，其

表1 中国与周边国家和地区软骨鱼类物种组成的Jaccard相似性系数比较

Table 1 Comparison of Jaccard similarity index of chondrichthyan species composition between China and adjacent countries and regions

	鲨类 Sharks	鳐类 Batoids	银鲛类 Chimaeras	总体 Total
中国-日本 China-Japan	0.6667	0.5378	0.5000	0.6080
中国-东南亚 China-Southeast Asia	0.5220	0.3540	0.1818	0.4403
中国-澳大利亚 China-Australia	0.2772	0.1359	0.2222	0.2159
中国-新西兰 China-New Zealand	0.2051	0.0424	0.1053	0.1416

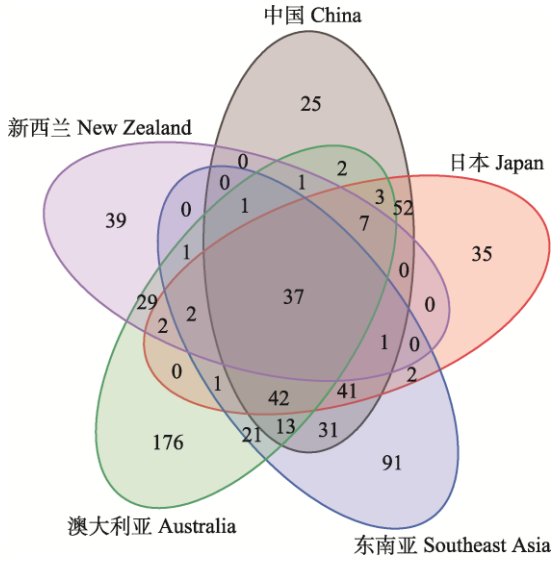


图2　中国与周边国家和地区软骨鱼类共有物种数

Fig. 2　Number of shared chondrichthyan species between China and adjacent countries and regions

中共有鲨类物种107种，共有鳐类物种57种，共有银鲛类物种2种。澳大利亚海域、新西兰海域与中国海域共有物种数较少：中国海域与澳大利亚海域软骨鱼类的共有物种共106种，其中共有鲨类物种74种，共有鳐类物种28种，共有银鲛类物种4种；中国海域与新西兰海域软骨鱼类的共有物种共47种，其中共有鲨类物种40种，共有鳐类物种5种，共有银鲛类物种2种。

共有37个物种在本研究涉及的5片海域中都有分布(附录1)，分属于六鳃鲨目、角鲨目、真鲨目和鲼形目，均为远洋物种或深海物种。镰状真鲨(*Carcharhinus falciformis*)也包含于其中。作为西太平洋广泛分布的物种，在NDF进行过程中，我们更应该充分考虑该物种在各国家各海域的情况。

2.3　CITES附录软骨鱼类列入情况

经过对CITES官网数据库的梳理，截至2026年3月5日，CITES附录共列入软骨鱼类6目14科35属216种(附录2)。其中，附录I共列入4目4科5属16种，包括犁头鳐目1科2属5种，鲼形目1科1属9种，真鲨目1科1属1种，须鲨目1科1属1种；附录II共列入软骨鱼类5目11科30属179种，包括犁头鳐目3科7属55种，鲼形目1科1属7种，真鲨目3科15属93种，鼠鲨目3科5属8种和角鲨目1科2属16种；附录III列入鲼形目1科2属21种，包括江魟科的江魟属(*Potamotrygon*) 20种，副江魟属(*Paratrygon*) 1种。所有附录物种中，涉及到NDF提交的附录I及附录II软骨鱼类物种共6目14科34属195种(图3)。

另外，值得关注的是，在2025年于乌兹别克斯坦召开的CITES第20次缔约方大会(20th meeting of the Conference of the Parties, CoP20)上，7项与软骨鱼类相关的公约附录修订提案均获全数通过(https://cites.org/eng/CoP/20/amendment-proposals)。其中，共11个物种由附录II移入附录I，包括鲸鲨、长鳍真鲨(*Carcharhinus longimanus*)及蝠鲼科全部物种；共45个物种列入附录II，包括翅鲨(*Galeorhinus galeus*)、星鲨属(*Mustelus*)和刺鲨科全部物种；蓝吻犁头鳐科和圆犁头鳐科物种添加注释“野生标本商业出口零配额”(附录2)。

在时间方面，CITES附录I和附录II的软骨鱼类物种列入情况在2025年之前总体呈现出递增的趋势，且在2023年表现出史无前例的“大暴发”(图4)。2003年和2005年，分别列入2种和1种，2007年和2014年均列入7种，2017年和2019年分别列入12种和21种，2023年则列入了104种，包括真鲨科和犁头鳐科全部物种。

从21世纪初至CoP20为止，CITES附录中还有20个物种发生了列入级别的变化(附录2)。其中，由附录II提升至附录I的有11个物种；由附录III提升至附录II的有9个物种。

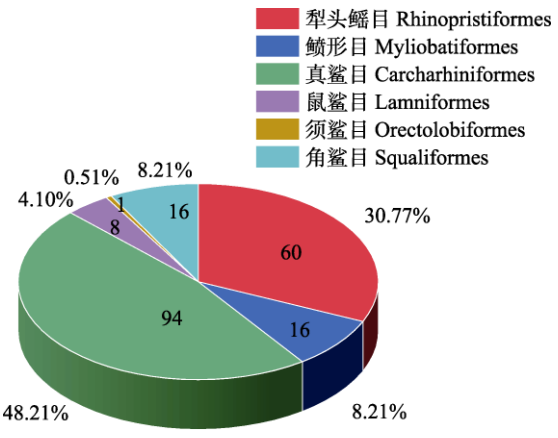


图3　CITES附录I及附录II涉及到非致危性判定(NDFs)提交的软骨鱼类物种组成状况

Fig. 3　Chondrichthyan species composition of CITES Appendix I and II related to Non-detriment Findings (NDFs) submission

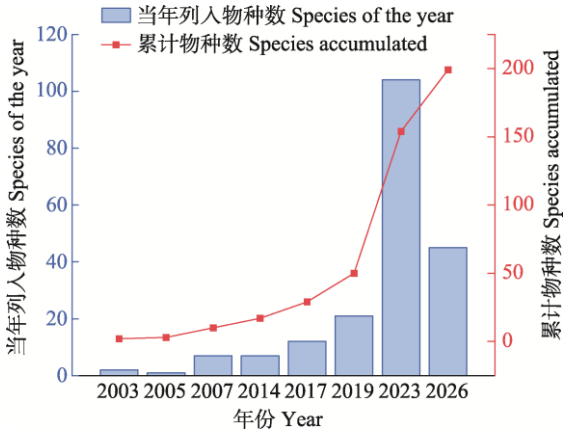


图4　CITES附录I及附录II软骨鱼类物种列入情况(按年份)
Fig. 4　Listing history of Chondrichthyan species into CITES Appendix I and II (by year)

表2　CITES缔约方镰状真鲨非致危性判定(NDFs)报告提交状况
Table 2　Non-detriment Findings (NDFs) for *Carcharhinus falciformis* submitted by CITES parties

国家 Country	NDF提交年份 Year of NDF submission
斯里兰卡 Sri Lanka	2017
印度尼西亚 Indonesia	2018
新西兰 New Zealand	2018
印度 India	2019
哥斯达黎加 Costa Rica	2020, 2022, 2023
危地马拉 Guatemala	2021, 2023
孟加拉 Bangladesh	2022
萨尔瓦多 El Salvador	2024

2.4　CITES附录软骨鱼类NDF各缔约方提交情况

在NDF提交方面，已有15个公约缔约方针对56个附录II软骨鱼类物种提交和公布了127份NDF (附录2)。其中，澳大利亚提交的NDF数量和物种数最多，共39份37个物种；纳米比亚、厄瓜多尔、巴西和英国提交的NDF数量和物种数量最少，各1份1个物种。已提交NDF的56个附录II软骨鱼类物种中，镰状真鲨共有8个缔约方为其提交了11份NDF，是现有NDF中最受重视的物种(表2)。镰状真鲨是远洋性真鲨，在太平洋、大西洋和印度洋，以及我国东海、台湾海域和南海都有广泛分布(Ebert et al., 2021)。已有研究表明，我国广州和香港的鱼翅市场上镰状真鲨占比分别为19.17%和12.74% (Cardeñosa et al., 2022)；而大西洋的金枪鱼围网渔业中，镰状真鲨可占兼捕的鲨鱼总数量的71.5% (Amandè et al., 2010)，因此该物种也是远洋捕捞和鱼翅贸易中备受关注的物种。

基于以上原因，本研究选取镰状真鲨为代表构建中国附录II软骨鱼类从海上引进NDF判定框架。

2.5　中国镰状真鲨NDF框架

本研究以网络数据库、文献资料为基础，借助CITES 2023年NDF指南模块、欧盟NDF指导手册和eNDF平台构建了中国的镰状真鲨NDF框架(表3, 附录2)。NDF框架的构建主要包括以下6个步骤:

第一部分: 物种信息的初步考虑，判定NDF是否必要。结论为镰状真鲨的贸易和从海上引进受CITES管辖，有必要进行NDF。

第二部分: 物种的生物学脆弱性和保护情况，判定物种的生物学脆弱性水平和整体保护问题的地理范围。结论为镰状真鲨的生物学脆弱性属于中等风险等级，整体保护问题属于高风险等级。

第三部分为物种所受压力评估，判定物种所受贸易压力和捕捞压力。结论为镰状真鲨所受贸易压力和捕捞压力均属于中等风险等级。

第四部分为已知的管理措施，这一部分需要列举针对NDF判定物种的管理措施，及每条措施的履行机制、制定前的数据收集状况、专家建议的听取状况和实施效果。这一部分共列举了11条与软骨鱼类相关的中国渔业法律法规和区域渔业管理组织的决议，但每条法律法规和决议的实施效果需要相关领域专家进一步讨论，结论为高风险等级。

第五部分初步判断镰状真鲨从太平洋公海引进的整体风险等级为中等风险，框架中存在着一些被判定为高风险等级的警示因子，在针对具体案例开展正式NDF时需要重点关注。

第六部分为进一步建议，本部分对中国镰状真鲨和其他软骨鱼类的研究、管理和保护提出了6条建议: 包括科研和管理部门的通力合作、开展系统全面的资源调查和科学研究、建立完善的软骨鱼类监测管理机制、组织相关专家对保护和管理措施的制定和实施效果进行研判、建立软骨鱼类保护的区域合作机制和关注国际和国内软骨鱼类保护的不对称性。

表3　中国镰状真鲨非致危性判定(NDFs)框架

Table 3　Chinese Non-detriment Findings (NDFs) framework for *Carcharhinus falciformis*

衡量指标 Measurement indicators	判定结果 Result	风险等级 Risk level
(一)初步考虑及信息收集 Preliminary consideration		
物种是否需要提交NDF Is NDF necessary	CITES附录II，需要进行NDF CITES appendix II and NDF needed	
(二)生物学脆弱性与保护 Intrinsic biological vulnerability and conservation		
性成熟年龄 Age at maturity	5–15年 5–15 years	中风险 Medium risk
性成熟体长 Size at maturity	超过200 cm Over 200 cm	高风险 High risk
最大年龄 Maximum age	10–25年 10–25 years	中风险 Medium risk
最大体长 Maximum size	超过300 cm Over 300 cm	高风险 High risk
自然死亡率 Natural mortality rate	约0.17–0.4 Approximately 0.17–0.4	中风险 Medium risk
成熟雌性产仔量 Pup production per mature female	2–15胎仔 2–15 pups	中风险 Medium risk
种群内禀增长率 Intrinsic rate of population increase	低于0.15 Lower than 0.15	高风险 High risk
渔业资源的地理分布 Geographic distribution of stock	世界三大洋 All three oceans	低风险 Low risk
现存资源量剩余 Current stock size relative to historic abundance	约30%–50% About 30%–50%	中风险 Medium risk
行为因素 Behavioural factors	幼体部分行为增加脆弱性 Behavior of juveniles adding vulnerability	中风险 Medium risk
营养级 Trophic level	4.6 ± 0.4	高风险 High risk
总体生物学脆弱性 Overall intrinsic biological vulnerability		**中等风险 Medium risk**
保护问题的地理范围 Geographic extent of conservation concern		
该物种是否进行过渔业资源评估 Stock assessment status	是 Yes	高风险 High risk
国家物种红色名录评估 National redlist assessment	否 No	高风险 High risk
地区性IUCN红色名录评估等级 Regional IUCN Redlist status	数据缺乏(DD) (欧洲) Data Deficient (DD) (Europe)	中风险 Medium risk
全球性IUCN红色名录评估等级 Global IUCN Redlist status	易危 Vulnerable (VU)	中风险 Medium risk
种群变化趋势 Population trend	正在减少，约为历史水平的47%–50% Declining, 47%–50% of historical records	中风险 Medium risk
总体保护问题的地理范围 Overall geographic extent of conservation concern		**高风险 High risk**
(三)物种所受压力评估 Pressure on species		
物种所受合法贸易压力 Legal trade	在香港和广东鱼翅市场约占12%–19% Accounts for 12%–19% in Hongkong and Guangdong sharkfin markets	中风险 Medium risk
物种所受非法贸易压力 Illegal trade	海关调查显示少量针对此物种的非法鱼翅贸易存在 Illegal trade exist in customs	中风险 Medium risk
整体贸易压力 Overall trade pressure		**中等风险 Medium risk**
物种捕捞死亡率 Fishing mortality	中国远洋船队围网兼捕镰状真鲨死亡率约为20%–70% Mortality in Chinese purse seine fisheries 20%–70%	中风险 Medium risk
丢弃死亡率 Discard mortality	不明 Uncertain	高风险 High risk
捕捞是否具有年龄/性别/体型选择性 Age/Sex/Size selectiveness	中国兼捕的个体最大可达200 cm以上 Largest individual over 200 cm	中风险 Medium risk
IUU渔业(非法、未上报、不受管理)规模 IUU fishery	不明，中国不存在以鲨鱼为目标物种的捕捞活动 Uncertain, no fisheries targeting sharks exist in China	高风险 High risk
整体捕捞压力 Overall fishing pressure		**中等风险 Medium risk**
(四)现有的保护和管理措施 Current conservation and management measures		
(1)渔业许可证制度 Fishery licensing system		
(2)渔业投入及产出控制制度 Fishery input and output control system		
(3)完善数据收集与报送体系 Improve the data collection and reporting system		
(4)远洋渔业国家观察员制度 National observer system for distant water fisheries		

表3 (续) Table 3 (continued)

衡量指标 Measurement indicators	判定结果 Result	风险等级 Risk level
(5)远洋渔业渔捞日志制度 Fishery logbook system		
(6)伏季休渔制度 Summer fishing moratorium		
(7)关于进一步做好鲨鱼和蝠鲼物种履约管理工作的通知 Notice on further improving the management of convention compliance for shark and manta ray		
(8)加强远洋水产品进出口监管 Strengthening the supervision of import and export of highsea aquatic products		
(9)严厉打击非法渔业活动 Severe crackdown on illegal fishing activities		
(10)海关严厉打击走私野生动物制品活动 Customs cracks down on smuggling of wildlife products		
(11)公务接待不再提供鱼翅 Stop offering sharkfin soup		
措施的制定情况和实施效果未知, 需要专家进一步讨论, 高风险 Unkown effects requring further discussion of experts, high risk		
(五)整体风险等级: 中等风险 Overall risk level: Medium risk		
(六)进一步建议 Further suggestions		
(1)科研和管理部门的通力合作 Foster close cooperation between scientific research and regulatory agencies		
(2)开展系统全面的资源调查和科学研究 Conduct systematic, comprehensive resource surveys and scientific research		
(3)建立完善的软骨鱼类监测管理机制 Establish a well-developed monitoring and management mechanism for chondrichthyans		
(4)组织相关专家对保护和管理措施的制定和实施效果进行研判 Organize relevant experts to evaluate the formulation and implementation effectiveness of conservation and management measures		
(5)建立软骨鱼类保护的区域合作机制 Establish regional cooperation mechanisms for chondrichthyan conservation		
(6)关注国际和国内软骨鱼类保护的不对称性 Address the asymmetries between domestic and international chondrichthyan conservation efforts		

由于暂时缺乏CITES管理机构已确定的具体案例, 所以本NDF框架并非针对具体的镰状真鲨从海上引进案例的常规NDF, 而是对镰状真鲨由太平洋公海从海上引进这一贸易活动整体风险等级的评估。

3 讨论

3.1 中国周边海域软骨鱼类生物多样性与相似性格局形成原因

中国与日本、东南亚、澳大利亚和新西兰四片海域之间的软骨鱼类物种多样性格局的形成, 具有多方面的原因。自然环境方面, 澳大利亚的海岸线极长, 约36,000 km, 超过12,000个岛屿位于从热带(约9° S)至南温带亚南极地区(47° S)的广大水域之中, 且东临太平洋, 西邻印度洋, 两片大洋在大陆南部交汇(Butler et al., 2010)。复杂的海洋环境孕育了多种多样的海洋生态系统, 为软骨鱼类提供了丰富的觅食场所和繁殖场所(Kroon et al., 2016; Gaylard et al., 2020; Harry et al., 2024)。此外, 澳大利亚一直以来重视对海洋生物多样性的研究, 使其海域内的新物种可以得到及时发现。充足多样的栖息地和充裕的研究基础, 使澳大利亚拥有西太平洋最高的软骨鱼类多样性。位居第二的东南亚海域, 包括中南半岛、马来半岛海岸线, 以及马来群岛的无数岛屿, 主要为热带浅海大陆架, 被称为“珊瑚三角区” (Great Coral Triangle), 是世界海洋生物多样性的中心(Barber et al., 2011)。日本海域和新西兰海域物种数量较少, 主要是由于日本和新西兰均为纬度较高的岛国, 大陆架狭窄, 热带海洋生态系统发育不完善或不发育, 且水温较低, 软骨鱼类以温带、冷水和深海类型为主。其中日本海域软骨鱼类数量又多于新西兰海域, 主要是由于其南部列岛(冲绳等)纬度较低, 且受黑潮影响, 珊瑚礁有一定发育, 热带软骨鱼类物种可以在此处定居(Yamaguchi & Tanaka, 2024)。

在相似性方面, 从本研究结果来看, 中国海域软骨鱼类物种组成与日本海域相似性程度最高, 与东南亚海域相似性程度其次, 而与南半球的澳大利亚海域和新西兰海域的相似性程度均为极不相似, 但与新西兰最不相似。可以看出, 中国与周边海域软骨鱼类种类组成的相似性程度的趋势大致为: 北半球海域比南半球海域更相似, 地理位置较近的海域比地理位置较远的海域更相似。这种相似性格局的形成, 既有各海域与中国的相对距离远近的原因, 也与更广阔尺度中海洋生物地理区域的划分有关。海洋生物地理学研究依据温度、海床特征、物种组

成等因素，对全球近岸海域使用界(Realm)-省(Province)-生态区(Ecoregion)的三级划分法(Spalding et al., 2007)。其中界是最高级单位，全球近岸海域共被划分为12个界。中国黄渤海、东海、台湾省部分沿海，以及日本沿海，均位于温带北太平洋界(Temperate Northern Pacific)中的冷温带西北太平洋省(Cold Temperate Northwest Pacific)和暖温带西北太平洋省(Warm Temperate Northwest Pacific)。中国海域与日本海域间软骨鱼类最高的相似性，或可用生物地理区域上的重叠和邻接来解释。东南亚海域所属的中印度-太平洋界(Central Indo-Pacific)，共分为12个省，但与中国海域重叠仅有南中国海省(South China Sea Province)，可见东南亚海域与中国在省一级生物地理区域重叠程度上不及日本，这造成了东南亚海域与中国软骨鱼类相似性低于日本。澳大利亚海域在所统计的四片海域中，与中国的相似性位居第三。从生物地理区域角度分析，澳大利亚海域北部与中国南海同属中印度-太平洋界，但并无省一级的重叠；而澳大利亚南部海域则属于温带澳大拉西亚界(Temperate Australasia)，与中国海域存在界一级的分隔。新西兰海域则主要属于温带澳大拉西亚界，并包括了南大洋界的亚南极新西兰省(Subantarctic New Zealand)，与中国海域既无界一级，也无省一级的重叠，使得新西兰海域软骨鱼类物种组成的相似性与中国海域相比最低。

此外，各类群的相似性系数对比结果可以看出，各海域鲨类数量虽都高于鳐类数量，但各海域鲨类物种与中国海域鲨类物种的相似性系数均高于各海域鳐类物种与中国海域鳐类物种的相似性系数。这主要是由于鲨类主要栖息于海洋中上层，游泳和扩散能力一般更强；而鳐类大部分为底栖物种，地理隔离作用更强，物种特有性更明显。这也从另一个方面表明，对于不同的软骨鱼类群，应采取不同的保护和管理措施。

本研究中揭示的软骨鱼类的多样性、相似性格局与世界海洋生物地理区域在一定程度上相互印证，为西太平洋海域生物地理区域的划分提供了科学参考。

3.2 CITES附录软骨鱼类列入情况探讨

近年来，随着分子生物学技术的发展以及海洋生物多样性研究的深入展开，许多软骨鱼类物种的分类有效性发生了变化。由于部分软骨鱼类物种分类有效性的修订和新物种的发现，CITES在CoP20后对附录中已列入的软骨鱼类的分类框架进行了修订，主要修订内容如下：蝠鲼科中，日本蝠鲼(*Mobula japanica*)作为蝠鲼(*M. mobular*)的次定同物异名处理，而侏蝠鲼(*M. eregoodoo*)被短暂降为异名后又恢复了有效性(White et al., 2018; Notarbartolo di Sciara et al., 2020)；锯鳐科中，小齿锯鳐(*Pristis microdon*)和大齿锯鳐(*P. perotteti*)作为锯鳐(*P. pristis*)的次定同物异名处理(Faria et al., 2013)；蓝吻犁头鳐科中，佩氏蓝吻犁头鳐(*Glaucostegus petiti*)作为吻斑蓝吻犁头鳐(*G. cemiculus*)的次定同物异名处理；小眼蓝吻犁头鳐(*G. microphthalmus*)作为蓝吻犁头鳐(*G. typus*)的次定同物异名处理；棘蓝吻犁头鳐(*G. spinosus*)未列入附录(Heemstra et al., 2022)。此外，圆犁头鳐科和蓝吻犁头鳐科列入附录II后，还各有1个新物种被描述和发表——幽灵尖犁头鳐(*Rhynchobatus mononoke*)和李氏蓝吻犁头鳐(*Glaucostegus younholeei*)，CoP20后已补充列入附录II (Habib & Islam, 2021; Koeda et al., 2021)。而在CoP20后新列入附录II的软骨鱼类物种中，还存在着尚未被CITES方面认识到的分类学争议：新列入的鲨类物种沃氏星鲨(*Mustelus walkeri*)，实际为同属物种南澳星鲨(*M. antarcticus*)的次定同物异名(White et al., 2021)。

综上所述，按目前的实际物种有效性而言，CITES附录共列入软骨鱼类6目14科35属215种，涉及NDF的附录I和附录II共6目14科34属194种。但由于分类有效性为一种持续变动的体系，本研究在进行计算时，使用的数据均与CITES官网附录保持一致。

特定软骨鱼类类群在列入CITES后发生的分类有效性变化，表明了基础分类学研究在保护生物学实践中仍具有不可替代的重要性，因为物种的厘定乃是保护的基础，若物种有效性不清晰，不仅在履约过程中界定不明，还可能会引起保护行为的反效果。这也警醒我们，我国仍需要更多地将形态学与分子生物学技术相结合，对软骨鱼类进行基础分类和分布研究(Iwatsuki et al., 2011; Zhang et al., 2015)，以进一步厘清我国软骨鱼类的物种组成和有效性

情况。

具体到我国情况来说，附录III中列入的软骨鱼类物种均属于鲼形目江魟科，栖息于南美洲淡水流域，我国并无分布。CITES附录III列入物种的管理模式与附录I和附录II不同。附录III列入的是某些缔约方认为需要进行贸易管制的物种，列入时会标注缔约方名称，若无标注特定种群，则该缔约方出口时，管理机构需提供出口许可证，该物种有分布的其他缔约方出口时需提供原产地证书。对该物种进行再出口(先进口后出口)的缔约方，需提供再出口证明书(Heinrich et al., 2022)。若附录III列入物种标注了仅包含特定国家的种群，则其他缔约方出口时不需要CITES文件。涉及附录III物种的国际贸易均不需要开展NDF，故本研究不做详细讨论。

附录I和附录II中，我国有分布的软骨鱼类物种共72种，约占我国软骨鱼类物种总数的27.79%，占整个附录软骨鱼类物种总数的33.33%。由此可见，CITES附录I和附录II物种中，我国有分布的物种占比可观，《公约》相关规定对我国软骨鱼类的保护和管理工作具有重要影响。

按CITES附录较重视的类群而言，在216种列入附录的软骨鱼类物种中，真鲨目中列入3科15属94种，犁头鳐目则列入4科9属60种，真鲨目与犁头鳐目共154种，约占CITES附录软骨鱼类物种总数的71.29%。如此高的列入占比，分别反映了CITES对于软骨鱼类保护的两种主要倾向。对于真鲨目的真鲨科(全科列入)而言，其中存在着大量在形态上区分难度较大的近缘种，且易受近海渔业捕捞或公海商业化捕捞影响(Ebert et al., 2021)，CITES同时考虑了其分类学的复杂性和所受的威胁；对于真鲨目双髻鲨科(全科列入)和犁头鳐目物种而言，双髻鲨科除1个物种数据缺乏(DD)外，其余所有成员均被IUCN红色名录评为受威胁等级，且在某些海域中渔获量已下降90%以上(Gallagher & Klimley, 2018)；而犁头鳐目的锯鳐科和其他犁头鳐类物种，在全球范围内有70%以上物种被列入受威胁等级，且同时面临着严峻的过度捕捞威胁和保护措施的空缺(Moore, 2017)。对于双髻鲨科和犁头鳐目而言，CITES将其列入附录，更主要是基于这两个类群确凿无疑的受威胁现状。

我国栖息有真鲨目鱼类11科33属74种，犁头鳐目鱼类4科6属13种。然而，其中并不包含我国国家重点保护野生动物名录中的受保护物种；考虑到CITES对这两个软骨鱼类类群的保护倾向性及其生存状况，我国作为缔约方，应将真鲨目和犁头鳐目物种作为软骨鱼类保护措施制定以及NDF开展和提交中的重点类群。

3.3 中国附录II软骨鱼类物种NDF相关建议

2023年，CITES编纂了NDF指南模块(Modules) (https://cites.org/eng/node/138336)。NDF新指南模块对NDF开展过程中各缔约方所遇到的痛点、难点问题提供了可能的解决手段；中国作为CITES的重要缔约方，以及附录软骨鱼类物种的捕捞和利用国，NDF的开展和提交问题是履约工作中无法绕开的重点。所以本研究结合CITES 2023年的NDF指南模块，以及本研究的中国镰状真鲨NDF框架，对中国未来软骨鱼类NDF的开展和提交，及资源保护提出6点建议:

(1) NDF的开展和提交需要CITES履约机构及相关科研和管理部门的通力合作。CITES履约机构分为管理机构和科学机构。我国的CITES管理机构为国家濒危物种进出口管理办公室；科学机构为国家濒危物种科学委员会。在中国，软骨鱼类的科学研究工作主要由中国科学院动物研究所、中国水产科学研究院东海水产研究所等机构展开；软骨鱼类的资源保护和管理主要由农业农村部渔业渔政管理局负责；中国海关及其附属科学机构则活跃于濒危野生生物进出口管理的第一线(Zhang et al., 2024)。NDF工作中，既需要大力保护鲨鱼资源，在国际履约中承担大国责任；也需要多机构联合决策，维护本国渔业利益。具体履约工作中，履约机构应与科研和管理部门通力合作，多方调研，厘定出最关乎国家利益和最应优先进行NDF的物种和种群。

(2)开展系统全面的资源调查和科学研究。中国对所捕捞的附录II软骨鱼类的生物学信息仍然欠缺足够的自主研究，目前所掌握的自主数据达不到提交正式NDF的水平。本研究所编制的镰状真鲨NDF框架中，对于中国所捕获的镰状真鲨的种群遗传学结构、种群内禀增长率、自然死亡率等种群相关信息还缺乏实测数据支持。研究表明，使用核基因微卫星位点和线粒体基因位点相结合的分析手段，我国学者较好地解析过软骨鱼类的种群遗传结构(Qi

et al., 2022), 谱系基因组学也在鱼类种群遗传学中进一步展开(Qi et al., 2023)。未来我国也应进一步使用现代种群遗传学研究方法对列入CITES附录II的软骨鱼类种群结构进行研究, 以更好地划分保护和管理单元并合理引用区域渔业组织和研究机构已公开的科学数据。在掌握种群遗传结构的同时联合开展鲨鱼生活史的研究, 对捕捞种群的内禀增长率、自然死亡率进行研究, 以获取更多的自主数据用于开展正式的NDF, 以及对捕捞量制定配额, 并在上述相关宏观和微观研究中, 培养我国亟需的软骨鱼类研究人才队伍。

(3)建立完善的软骨鱼类监测管理机制。本研究在NDF框架编制过程中发现, 对于镰状真鲨所受贸易压力的细节, 尚缺乏自主研究, 各类鲨鱼制品中镰状真鲨所占的比重了解不够充分, 海关走私截获物中镰状真鲨所占份额也缺乏信息。应采取分子鉴定与形态鉴定相结合的方式, 对CITES附录中软骨鱼类的贸易物种和贸易量进行定期市场调查。DNA条形码技术及与之相关的研发手段可以对软骨鱼类制品进行物种识别(Zeng et al., 2016)。这些技术的开发、使用和推广将为软骨鱼类贸易压力的研究提供有力支持。2023年的NDF指南模块中提到, 开展水生物种的NDF工作时, 应注意当前NDF中的物种是否已经取得了合法来源性判定(legal acquisition finding, LAF), 即贸易中的标本是否是合法取得的。另外, 还应在NDF开展时, 正确使用标本的来源码。例如, 软骨鱼类标本的来源码一般为W (从野外获得), 从海上引进的镰状真鲨可用X (从公海捕捞)。

(4)正式提交NDF前, 应组织相关专家对保护和管理措施的制定和实施效果进行研判。NDF框架的第四步中, 除了对保护和管理措施进行罗列, 还应对每条措施的制定和实施情况进行评估, 具体包括: 履行机制如何; 制定前是否收集和分析了足够数据; 管理措施与专家意见是否一致; 能否缓解物种所受压力。这些评估需要由相关领域专家研判后才能进行下一步NDF判定。

(5)建立软骨鱼类保护的区域合作机制。CITES附录II中NDF提交较多的软骨鱼类, 如镰状真鲨、大青鲨(*Prionace glauca*)等, 分布广泛, 洄游性强; 软骨鱼类的贸易和加工产业链往往涉及多个国家和地区。由此看来, 软骨鱼类的保护需要建立区域合作机制, 以高效协调各方行动。各区域渔业管理组织掌握着广阔的大洋区域内远洋鱼类及其他动物的捕捞信息, 中国方面应加强与区域渔业管理组织的合作, 获取关于列入CITES附录的软骨鱼类物种捕捞和管理的更精确信息。

(6)关注国际和国内软骨鱼类保护的不对称性。在全球软骨鱼类种群和资源衰退的背景之下, CITES对软骨鱼类的生存状况愈发关注, 目前已有超过200种软骨鱼类被列入CITES附录; 中国有分布的259种软骨鱼类中, 有50%以上被IUCN评估为“受威胁状态” (张洁等, 2026); 与此相对, 列入中国国家重点保护野生动物名录的软骨鱼类仅有4个物种——噬人鲨、姥鲨(*Cetorhinus maximus*)、鲸鲨和黄半魟(*Hemitrygon bennettii*, 仅限珠江淡水种群) (Zhang et al., 2010; Rigby et al., 2020)。CITES附录I和附录II中列入的物种, 除上述3种鲨类外, 在中国均不属于受保护物种。本文所涉及的镰状真鲨目前仍处于“暂缓核准”进入保护名录状态。附录物种的捕捞和贸易数据以及相应配额划分方面, 在我国仍存在显著空白, 这也是今后制定鲨鱼NDF最为困难的地方。我国软骨鱼保护相关的法律法规与目前CITES对水生生物, 特别是软骨鱼的关注程度之间存在一定的不对称性, 这一差距可能制约中国履约成效, 建议主管部门尽快统筹协调, 完善相关制度, 以提升中国在国际履约中的影响力。

致谢: 感谢中华人民共和国濒危物种科学委员会多年来对鲨鱼保护和研究工作提供的支持以及宝贵的学习机会。

ORCID

路昊明 https://orcid.org/0009-0008-1451-1000
徐浩 https://orcid.org/0009-0004-4232-1627
李延 https://orcid.org/0009-0000-8722-8806
胡骏熙 https://orcid.org/0009-0008-6574-8796
张保卫 https://orcid.org/0000-0003-4289-4754
张洁 https://orcid.org/0000-0001-8186-035X

参考文献

Ahmad A, Lim APK (2012) Field Guide to Sharks of the Southeast Asian Region. SEAFDEC/MFRDMD, Kuala Terengganu.

Ahmad A, Lim APK, Fahmi, Dharmadi, Tassapon K (2019) Identification Guide to Sharks, Rays and Skates of the Southeast Asia Region, 2nd edn. SEAFDEC/MFRDMD, Kuala Terengganu.

Ahmad A, Lim APK, Fahmi, Tassapon K, Dharmadi (2020) Identification Guide to Sharks, Rays, Skates and Chimaeras of the Southeast Asia Region, Vol. 2. SEAFDEC/MFRDMD, Kuala Terengganu.

Amandè MJ, Ariz J, Chassot E, de Molina AD, Gaertner D, Murua H, Pianet R, Ruiz J, Chavance P (2010) Bycatch of the European purse seine tuna fishery in the Atlantic Ocean for the 2003–2007 period. Aquatic Living Resources, 23, 353–362.

Araujo G, Baylina N, Huveneers C, Peddemors V, Simeon BM, Séret B (2024) Socio-economic significance—Tourism. In: The Global Status of Sharks, Rays, and Chimaeras (eds Jabado RW, Morata AZA, Bennett RH, Finucci B, Ellis JR, Fowler SL, Grant MI, Barbosa AP, Sinclair SL), pp. 57–60. IUCN, Gland.

Barber PH, Cheng SH, Erdmann MV, Tenggardjaja K, Ambariyanto A (2011) Evolution and conservation of marine biodiversity in the Coral Triangle: Insights from stomatopod Crustacea. Crustacean Issues, 19, 129–156.

Baum JK, Worm B (2009) Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. Journal of Animal Ecology, 78, 699–714.

Beerkircher LR, Cortés E, Shivji MS (2002) Characteristics of shark bycatch observed on pelagic longlines off the southeastern United States, 1992–2000. Marine Fisheries Review, 64(4), 40–49.

Bonfil R (2008) The biology and ecology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. In: Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation (eds Camhi MD, Pikitch EK, Babcock EA), pp. 114–127. Blackwell Publishing, Oxford.

Borsa P, Arlyza IS, Hoareau TB, Shen KN (2018) Diagnostic description and geographic distribution of four new cryptic species of the blue-spotted maskray species complex (Myliobatoidei: Dasyatidae; *Neotrygon* spp.) based on DNA sequences. Journal of Oceanology and Limnology, 36, 827–841.

Branstetter S (1987) Age, growth and reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. Environmental Biology of Fishes, 19, 161–173.

Butler AJ, Rees T, Beesley P, Bax NJ (2010) Marine biodiversity in the Australian region. PLoS ONE, 5, e11831.

Cardeñosa D, Fields AT, Babcock EA, Zhang HR, Feldheim K, Shea SK, Fischer GA, Chapman DD (2018) CITES-listed sharks remain among the top species in the contemporary fin trade. Conservation Letters, 11, e12457.

Cardeñosa D, Shea SK, Zhang HR, Fischer GA, Simpfendorfer CA, Chapman DD (2022) Two thirds of species in a global shark fin trade hub are threatened with extinction: Conservation potential of international trade regulations for coastal sharks. Conservation Letters, 15, e12910.

Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (2012) Biology of Sharks and Their Relatives, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton.

Castello L, Stewart DJ (2010) Assessing CITES non-detriment findings procedures for *Arapaima* in Brazil. Journal of Applied Ichthyology, 26, 49–56.

Clarke CR, Karl SA, Horn RL, Bernard AM, Lea JS, Hazin FH, Prodöhl PA, Shivji MS (2015) Global mitochondrial DNA phylogeography and population structure of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. Marine Biology, 162, 945–955.

Clarke S, Langley A, Lennert-Cody C, Aires-da-Silva A, Maunder M (2018) Pacific-wide silky shark (*Carcharhinus falciformis*) stock status assessment. In: Scientific Committee Fourteenth Regular Session, Western and Central Pacific Fisheries Commission (WCPFC), Working Paper WCPFC-SC14-2018/SA-WP-08. Busan.

Clarke SC, Magnussen JE, Abercrombie DL, McAllister MK, Shivji MS (2006) Identification of shark species composition and proportion in the Hong Kong shark fin market based on molecular genetics and trade records. Conservation Biology, 20, 201–211.

Coelho R, Fernandez-Carvalho J, Lino PG, Santos MN (2012) An overview of the hooking mortality of elasmobranchs caught in swordfish pelagic longline fishery in the Atlantic Ocean. Aquatic Living Resources, 25, 311–319.

Compagno LJV (1984) FAO Species Catalogue. Vol. 4 Sharks of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Part 2-Carcharhiniformes. Food & Agriculture Organisation, Rome.

Cortés E (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES Journal of Marine Science, 56, 707–717.

Cortés E (2002) Incorporating uncertainty into demographic modeling: Application to shark populations and their conservation. Conservation Biology, 16, 1048–1062.

Cortés E, Domigo A, Miller P, Forselledo R, Mas F, Arocha F, Campana S, Coelho R, Da Silva C, Hazin FHV, Holtzhausen H, Keene K, Lucena F, Ramirez K, Santos MN, Semba-Murakami Y, Yokawa K (2015) Expanded ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. Collective Volume of Scientific Papers, ICCAT, 71, 2637–2688.

Ding PP, Dai XJ, Gao CX, Wu F, Wang T (2017) Preliminary study of biological information for silky shark in the Western and Central Pacific Ocean. Marine Sciences, 41(10), 33–40. (in Chinese with English abstract) [丁朋朋, 戴小杰, 高春霞, 吴峰, 王腾 (2017) 中西太平洋镰状真鲨的生物学信息初步研究. 海洋科学, 41(10), 33–40.]

Dulvy NK, Pacoureau N, Rigby CL, Pollom RA, Jabado RW, Ebert DA, Finucci B, Pollock CM, Cheok J, Derrick DH, Herman KB, Sherman CS, Vanderwright WG, Lawson JM,

Walls RHL, Carlson JK, Charvet P, Bineesh KK, Fernando D, Ralph GM, Matsushiba JH, Hilton-Taylor C, Fordham SV, Simpfendorfer CA (2021) Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. Current Biology, 31, 4773–4787.

Ebert DA, Dando M, Fowler S (2021) Sharks of the World: A Complete Guide. Princeton University Press, Princeton.

Ebert DA, Jang JJ (2022) *Galeus friedrichi* (Carcharhiniformes: Pentanchidae), a new sawtail catshark from the Philippines. Journal of the Ocean Science Foundation, 39, 45–53.

Ebert DA, Krajangdara T, Kemper JM (2024) *Chimaera supapae* (Holocephali: Chimaeriformes: Chimaeridae), a new species of chimaera from the Andaman Sea of Thailand. Raffles Bulletin of Zoology, 72, 84–90.

Eddy C, Brill R, Bernal D (2016) Rates of at-vessel mortality and post-release survival of pelagic sharks captured with tuna purse seines around drifting fish aggregating devices (FADs) in the equatorial eastern Pacific Ocean. Fisheries Research, 174, 109–117.

Faria VV, McDavitt MT, Charvet P, Wiley TR, Simpfendorfer CA, Naylor GJP (2013) Species delineation and global population structure of Critically Endangered sawfishes (Pristidae). Zoological Journal of the Linnean Society, 167, 136–164.

Finucci B, Didier D, Ebert DA, Green ME, Kemper JM (2024) *Harriotta avia* sp. nov.—A new rhinochimaerid (Chimaeriformes: Rhinochimaeridae) described from the Southwest Pacific. Environmental Biology of Fishes, 107, 841–865.

Finucci B, White WT, Kemper JM, Naylor GJP (2018) Redescription of *Chimaera ogilbyi* (Chimaeriformes; Chimaeridae) from the Indo-Australian region. Zootaxa, 4375, 191–210.

Furlong-Estrada E, Tovar-Avila J, Rios-Jara E (2014) Ecological risk assessment of artisanal capture methods on sharks fished at the entrance of the Gulf of California. Hidrobiológica, 24, 83–97.

Gallagher AJ, Klimley AP (2018) The biology and conservation status of the large hammerhead shark complex: The great, scalloped, and smooth hammerheads. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 28, 777–794.

Gaylard S, Waycott M, Lavery P (2020) Review of coast and marine ecosystems in temperate Australia demonstrates a wealth of ecosystem services. Frontiers in Marine Science, 7, 453.

Grant MI, Smart JJ, White WT, Chin A, Baje L, Simpfendorfer CA (2018) Life history characteristics of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the central west Pacific. Marine and Freshwater Research, 69, 562–573.

Habib KA, Islam MJ (2021) Description of a new species of giant guitarfish, *Glaucostegus younholeei* sp. nov. (Rhinopristiformes: Glaucostegidae) from the northern Bay of Bengal, Bangladesh. Zootaxa, 4995, 129–146.

Hall NG, Bartron C, White WT, Dharmadi, Potter IC (2012) Biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Carcharhinidae) in the eastern Indian Ocean, including an approach to estimating age when timing of parturition is not well defined. Journal of Fish Biology, 80, 1320–1341.

Harry AV, Simpfendorfer CA, Huveneers C, Peddemors V, Heupel MR, Mukherji S, Gutteridge A, D'Alberto BM, Braccini M, Smart J, Johnson G, Usher M, Flanagan E (2024) Australia. In: The Global Status of Sharks, Rays, and Chimaeras (eds Jabado RW, Morata AZA, Bennett RH, Finucci B, Ellis JR, Fowler SL, Grant MI, Barbosa AP, Sinclair SL), pp. 1829–1844. IUCN, Gland.

Heemstra PC, Heemstra E, Ebert DA, Holleman W, Randall JE (2022) Coastal Fishes of the Western Indian Ocean, Vol. I. South African Institute for Aquatic Biodiversity, Makhanda.

Heinrich S, Shepherd CR, Sy EY (2022) Using CITES appendix III to protect native species found in international trade: The case of the Philippines. Philippine Journal of Science, 151, 127–137.

Hutchinson MR, Itano DG, Muir JA, Holland KN (2015) Post-release survival of juvenile silky sharks captured in a tropical tuna purse seine fishery. Marine Ecology Progress Series, 521, 143–154.

Hutchinson MR, Itano DG, Muir JA, Leroy B, Holland KN (2013) Fishery interactions and post-release survival rates of silky sharks caught in purse seine fishing gear. In: Scientific Committee Ninth Regular Session, Western and Central Pacific Fisheries Commission (WCPFC), WCPFC-SC9-2013/ EB-WP-12. Pohnpei.

Iwatsuki Y, Miyamoto K, Nakaya K, Zhang J (2011) A review of the genus *Platyrhina* (Chondrichthys: Platyrhinidae) from the northwestern Pacific, with descriptions of two new species. Zootaxa, 2738, 26–40.

Jiang ZG (2011) Non-detrimental Findings should be enhanced for the management of international trade in endangered species of wild fauna and flora. Biodiversity Science, 19, 495–496. (in Chinese) [蒋志刚 (2011) 濒危野生动植物种国际贸易管理亟待加强贸易物种的非致危性判定. 生物多样性, 19, 495–496.]

Joung SJ, Chen CT, Lee HH, Liu KM (2008) Age, growth, and reproduction of silky shark, *Carcharhinus falciformis*, in northeastern Taiwan waters. Fisheries Research, 90, 78–85.

Koeda K, Itou M, Yamada M, Motomura H (2021) *Rhynchobatus mononoke*, a new species of wedgefish (Rhinopristiformes: Rhinidae) from Japan, with comments on *Rhynchobatus laevis* (Bloch and Schneider 1801). Ichthyological Research, 68, 223–238.

Kroon FJ, Thorburn P, Schaffelke B, Whitten S (2016) Towards protecting the Great Barrier Reef from land-based pollution. Global Change Biology, 22, 1985–2002.

Last PR, Stewart AL, Séret B (2016a) A new temperate deepwater skate of the genus *Bathyraja* (Rajoidei: Arhynchobatidae) from the South-West Pacific. Zootaxa,

4132, 107–117.

Last PR, White WT, de Carvalho MR, Séret B, Stehmann MFW, Naylor GJP (2016b) Rays of the World. CSIRO Publishing, Clayton.

Li CY, Tsai WP, Ranatunga RR, Samidon M, Liu SY (2023) Genetic stock structure of the silky shark *Carcharhinus falciformis* in the Indo-Pacific Ocean. PLoS ONE, 18, e0292743.

Li MT, He T, Li W, Liao J, Zeng Y (2025) Regulating international trade in wild fauna and flora: An analysis of CITES terminology. Biodiversity Science, 33, 24545. (in Chinese with English abstract) [李沫潼, 何拓, 李薇, 廖菁, 曾岩 (2025) 从CITES的术语看野生动植物国际贸易监管规则. 生物多样性, 33, 24545.]

Li YK, Gao XD, Wang LY, Fang L (2018) Trophic niche partitioning of pelagic sharks in Central Eastern Pacific inferred from stable isotope analysis. Chinese Journal of Applied Ecology, 29, 309–313. (in Chinese with English abstract) [李云凯, 高小迪, 王琳禹, 方琳 (2018) 东太平洋中部中上层鲨鱼群落营养生态位分化. 应用生态学报, 29, 309–313.]

Misawa R, Babaran RP, Motomura H (2023) *Okamejei panayensis* sp. nov., a new skate (Rajiformes: Rajidae) from the Philippines. Ichthyological Research, 70, 161–176.

Moore A (2017) Are guitarfishes the next sawfishes? Extinction risk and an urgent call for conservation action. Endangered Species Research, 34, 75–88.

Mundy-Taylor V, Crook V, Foster S, Fowler S, Sant G, Rice J (2014) CITES Non-detriment Findings Guidance for Shark Species (Second, Revised Version). A Framework to assist Authorities in making Non-detriment Findings (NDFs) for species listed in CITES Appendix II. Report prepared for the Germany Federal Agency for Nature Conservation. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.

Musyl MK, Brill RW, Curran DS, Fragoso NM, McNaughton LM, Nielsen A, Kikkawa BS, Moyes CD (2011) Post release survival, vertical and horizontal movements, and thermal habitats of five species of pelagic sharks in the central Pacific Ocean. Fishery Bulletin, 109, 341–368.

Myers RA, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP, Peterson CH (2007) Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. Science, 315, 1846–1850.

Nakabo T (2013) Fishes of Japan with Pictorial Keys to the Species, 3rd edn. Tokai University Press, Hadano. (in Japanese) [中坊徹次 (2013) 日本産魚類検索: 全種の同定, 第三版. 東海大學出版会, 秦野.]

Nakaya K, Séret B (2000) Re-description and taxonomy of *Pentanchus profundicolus* Smith & Radcliffe, based on a second specimen from the Philippines (Chondrichthyes, Carcharhiniformes, Scyliorhinidae). Ichthyological Research, 47, 373–378.

Nakayama N, Matsunuma M, Endo H (2020) A preliminary review and *in situ* observations of the spookfish genus *Harriotta* (Holocephali: Rhinochimaeridae). Ichthyological Research, 67, 82–91.

Notarbartolo di Sciara G, Adnet S, Bennett M, Broadhurst MK, Fernando D, Jabado RW, Laglbauer BJ, Stevens G (2020) Taxonomic status, biological notes, and conservation of the longhorned pygmy devil ray *Mobula eregoodoo* (Cantor, 1849). Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 30, 104–122.

Ocean SP (1993) Checklist of the coastal fishes of Lord Howe, Norfolk, and Kermadec Islands. Pacific Science, 47, 136–170.

Okamura O, Kitajima T (1984) Fishes of the Okinawa Trough and the Adjacent Waters, Vol. 1. Japan Fisheries Resource Conservation Association, Tokyo.

Oshitani S, Nakano S, Tanaka S (2003) Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the Pacific Ocean. Fisheries Science, 69, 456–464.

Pacoureau N, Rigby CL, Kyne PM, Sherley RB, Winker H, Carlson JK, Fordham SA, Barreto R, Fernando D, Francis MP, Jabado RW, Herman KB, Liu KM, Marshall AD, Pollom RA, Romanov EV, Simpfendorfer CA, Yin JS, Kindsvater HK, Dulvy NK (2021) Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. Nature, 589, 567–571.

Poisson F, Filmalter JD, Vernet AL, Dagorn L (2014) Mortality rate of silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) caught in the tropical tuna purse seine fishery in the Indian Ocean. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 71, 795–798.

Qi JW, Pan HJ, Wang XC, Xuan ZY, Pan XF, Li XZ, Shen Y, Yang J, Zhang J, Li M (2023) Genomic insights into the postintroduction failure of the Asian icefish *Protosalanx chinensis* in China. Molecular Ecology, 32, 3942–3959.

Qi JW, Shi FL, Zhang BW, Chen X, Xing J, Furumitsu K, Corush JB, Yamaguchi A, Zhang J (2022) Insights into genetic variation and demographic history of sharpnose rays: Examinations of three species of *Telatrygon* (Elasmobranchii, Dasyatidae) from the Indo-West Pacific. Integrative Zoology, 17, 1063–1077.

Rice J, Harley S (2013) Updated stock assessment of silky sharks in the Western and Central Pacific Ocean. In: Scientific Committee Ninth Regular Session, Western and Central Pacific Fisheries Commission (WCPFC), WCPFC-SC9-2013/SA-WP-03. Pohnpei.

Rigby CL, Bin Ali A, Chen X, Derrick D, Dharmadi, Ebert DA, Fahmi, Gautama DA, Herman K, Ho H, Hsu H, Krajangdara T, Seyha L, Sianipar A, Vo VQ, Yuneni RR, Zhang J (2020) *Hemitrygon bennetti*. The IUCN Red List of Threatened Species: e.T161533A104115348. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T161533A104115348.en. (accessed on 2026-03-17)

Roberts CD (1991) Fishes of the Chatham Islands, New Zealand: A trawl survey and summary of the ichthyofauna. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research,

25, 1–19.

Roberts CD, Stewart AL, Struthers CD (2015) The Fishes of New Zealand, Vol. 2. Te Papa Press, Wellington.

Séret B, Last PR (2007) Four new species of deep-water catsharks of the genus *Parmaturus* (Carcharhiniformes: Scyliorhinidae) from New Caledonia, Indonesia and Australia. Zootaxa, 1657, 23–39.

Shen YF, Zang DS, Wu F, Dai XJ, Li YK (2023) Age and growth of silky shark, *Carcharhinus falciformis*, from the Eastern Pacific by vertebrae. Journal of Fisheries of China, 47(8), 97–108. (in Chinese with English abstract) [沈永富, 臧东升, 吴峰, 戴小杰, 李云凯 (2023) 东太平洋镰状真鲨年龄和生长. 水产学报, 47(8), 97–108.]

Sjafrie ND, Oktaviyani S, Kurniawan W (2020) Domestic utilization of shark and ray: An example from Muncar Subdistrict, Banyuwangi Regency, East Java Province, Indonesia. Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation, 13, 3309–3321.

Smith SE, Au DW, Show C (1998) Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. Marine and Freshwater Research, 49, 663–678.

Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson MA, Halpern BS, Jorge MA, Lombana AL, Lourie SA, Martin KD (2007) Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. BioScience, 57, 573–583.

Stein RW, Mull CG, Kuhn TS, Aschliman NC, Davidson LNK, Joy JB, Smith GJ, Dulvy NK, Mooers AO (2018) Global priorities for conserving the evolutionary history of sharks, rays and chimaeras. Nature Ecology & Evolution, 2, 288–298.

Stevens JD, Bonfil R, Dulvy NK, Walker PA (2000) The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. ICES Journal of Marine Science, 57, 476–494.

Sun K, Dai XJ, Gao CX, Wu F, Wang XF (2021) The analysis of catch rate and mortality on the bycatch of silky shark (*Carcharhinus falciformis*) in different operating modes of purse seine in the Western and Central Pacific Ocean. Marine Science Bulletin, 40, 434–440. (in Chinese with English abstract) [孙康, 戴小杰, 高春霞, 吴峰, 王学昉 (2021) 中西太平洋围网不同作业方式兼捕镰状真鲨渔获率和死亡率分析. 海洋科学通报, 40, 434–440.]

Taniuchi T, Tachikawa H, Kurata Y, Nose Y (1985) Galapagos shark, *Carcharhinus galapagensis*, from the Ogasawara Islands, Japan. Japanese Journal of Ichthyology, 31, 449–452.

Tassapon K **(**2019) New record of cartilaginous fishes found in Thai waters and the adjacent areas and an updated species list in 2019. Burapha Science Journal, 24, 599–621.

Teramura A, Senou H, Hirase S (2025) *Chimaera stellata*, a new species described from the northwestern Pacific Ocean, with the redescription of *Chimaera owstoni* Tanaka 1905 (Chondrichthyes: Chimaeridae). Ichthyological Research, 72, 117–129.

Tian YN, Ahat P, Issak M, Tumur A (2020) Numerical classification and species diversity of terricolous lichen communities in Bogda Mountain of Xinjiang, China. Acta Ecologica Sinica, 40, 4605–4616. (in Chinese with English abstract) [田雅楠, 帕丽旦·艾海提, 买吾拉江·衣沙克, 艾尼瓦尔·吐米尔 (2020) 新疆博格达山地面生地衣群落数量分类及物种多样性. 生态学报, 40, 4605–4616.]

Wada H, Furuhashi R, Yamada M, Fujii T, Yoshida T, Wibowo K, Araki M, Ito D, Akaike T, Nakagawa R, Shibuya S, Koreeda R, Dewa YN, Mochida I, Motomura H (2021) First records of 122 fish species from Tokunoshima island, the Amami Islands, Kagoshima, Japan. Ichthy, Natural History of Fishes of Japan, 7, 35–52.

Weigmann S (2016) Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. Journal of Fish Biology, 88, 837–1037.

Weigmann S, Didier D, Finucci B, Nakaya K, Naylor GJP, Séret B, Straube N, Vaz DFB (2024) Biodiversity, taxonomy, and systematics of extant chondrichthyan fishes. In: The Global Status of Sharks, Rays, and Chimaeras (eds Jabado RW, Morata AZA, Bennett RH, Finucci B, Ellis JR, Fowler SL, Grant MI, Barbosa AP, Sinclair SL), pp. 7–23. IUCN, Gland.

Wheeler CR, Gervais CR, Johnson MS (2020) Anthropogenic stressors influence reproduction and development in elasmobranch fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 30, 373–386.

White WT, Arunrugstichai S, Naylor GJP (2021) Revision of the genus *Mustelus* (Carcharhiniformes: Triakidae) in the northern Indian Ocean, with description of a new species and a discussion on the validity of *M. walkeri* and *M. ravidus*. Marine Biodiversity, 51, 42.

White WT, Corrigan S, Yang L, Henderson AC, Bazinet AL, Swofford DL, Naylor GJP (2018) Phylogeny of the manta and devilrays (Chondrichthyes: Mobulidae), with an updated taxonomic arrangement for the family. Zoological Journal of the Linnean Society, 182, 50–75.

White WT, Kyne PM, Harris M (2019) Lost before found: A new species of whaler shark *Carcharhinus obsolerus* from the Western Central Pacific known only from historic records. PLoS ONE, 14, e0209387.

White WT, Stewart AL, O'Neill HL, Naylor GJP (2024) Dichichthyidae, a new family of deepwater sharks (Carcharhiniformes) from the Indo-West Pacific, with description of a new species. Fishes, 9, 121.

Xu J, Cui XJ, Zhang YF, Wu C, Sun YD (2024) Fish diversity and distribution in the Nanling Region. Biodiversity Science, 32, 23482. (in Chinese with English abstract) [许佳, 崔小娟, 张翼飞, 吴昌, 孙远东 (2024) 南岭地区鱼

类多样性及其地理分布. 生物多样性, 32, 23482.]

Yamaguchi A, Tanaka S (2024) Japan. In: The Global Status of Sharks, Rays, and Chimaeras (eds Jabado RW, Morata AZA, Bennett RH, Finucci B, Ellis JR, Fowler SL, Grant MI, Barbosa AP, Sinclair SL), pp. 1687–1695. IUCN, Gland.

Zeng Y, Wu ZZ, Zhang CG, Meng ZB, Jiang ZG, Zhang J (2016) DNA barcoding of mobulid ray gill rakers for implementing CITES on elasmobranch in China. Scientific Reports, 6, 37567.

Zhang J, Chen JJ, Lu HM (2024) China. In: The Global Status of Sharks, Rays, and Chimaeras (eds Jabado RW, Morata AZA, Bennett RH, Finucci B, Ellis JR, Fowler SL, Grant MI, Barbosa AP, Sinclair SL), pp. 1629–1645. IUCN, Gland.

Zhang J, Lu HM, Chen JJ, Chen JY, Mao YF, Hu JX, Zhang BW (2026) Latin-English-Chinese-Japanese checklist of Chinese chondrichthyans and a comparison of diversity among marine regions. Biodiversity Science, 34, 25522. (in Chinese with English abstract) [张洁, 路昊明, 陈佳杰, 陈江源, 毛宇帆, 胡骏熙, 张保卫 (2026) 中国软骨鱼类拉-英-汉-日物种名录及各海域多样性比较. 生物多样性, 34, 25522.]

Zhang J, Yamaguchi A, Zhou Q, Zhang C (2010) Rare occurrences of *Dasyatis bennettii* (Chondrichthyes: Dasyatidae) in freshwaters of Southern China. Journal of Applied Ichthyology, 26, 939–941.

Zhang J, Yang BJ, Yamaguchi A, Furumitsu K, Zhang BW (2015) Mitochondrial genome of longheaded eagle ray *Aetobatus flagellum* (Chondrichthyes: Myliobatidae). Mitochondrial DNA, 26, 763–764.

Zhang QR, Yang SY (2005) Species composition, distribution and resources of Chinese chondrichthyan fishes. Journal of Xiamen University (Natural Science), 44(B06), 207–211. (in Chinese with English abstract) [张清榕, 杨圣云 (2005) 中国软骨鱼类种类、地理分布及资源. 厦门大学学报(自然科学版), 44(B06), 207–211.]

Zhu YD, Meng QW (2001) Fauna Sinica·Cyclostomata·Chondrichthyes. Science Press, Beijing. (in Chinese) [朱元鼎, 孟庆闻 (2001) 中国动物志·圆口纲, 软骨鱼纲. 科学出版社, 北京.]

(责任编委: 白明　责任编辑: 闫文杰)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2026007

附录2 濒危野生动植物种国际贸易公约(CITES)履约技术相关信息

Appendix 2 Information on technical implementation of the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES)

附录2-1 CITES附录软骨鱼类物种完全名录

分类 Taxonomy	物种 Species	生效时间 Time
CITES附录I软骨鱼类物种 Chondrichthyan species of CITES Appendix I		
犁头鳐目 Rhinopristiformes (1科2属5种)		
锯鳐科 Pristidae (全科列入) (列入2属5种)		2007.7.13
钝锯鳐属 *Anoxypristis* (1种)	钝锯鳐 *Anoxypristis cuspidata*	2007.7.13
锯鳐属 *Pristis* (列入4种)	昆士兰锯鳐 *Pristis clavata*	2007.7.13
	栉齿锯鳐 *Pristis pectinata*	2007.7.13
	锯鳐 *Pristis pristis*	2007.7.13
	后鳍锯鳐 *Pristis zijsron*	2007.7.13
鳐形目 Myliobatiformes (列入1科1属9种)		
蝠鲼科 Mobulidae (列入1属9种)		
蝠鲼属 *Mobula* (列入9种)	阿氏前口蝠鲼 *Mobula alfredi*	2026.3.5
	双吻前口蝠鲼 *Mobula birostris*	2026.3.5
	侏蝠鲼 *Mobula eregoodoo*	2026.3.5
	下口蝠鲼 *Mobula hypostoma*	2026.3.5

	库氏蝠鲼 *Mobula kuhlii*	2026.3.5
	蝠鲼 *Mobula mobular*	2026.3.5
	芒基蝠鲼 *Mobula munkiana*	2026.3.5
	褐背蝠鲼 *Mobula tarapacana*	2026.3.5
	印度蝠鲼 *Mobula thurstoni*	2026.3.5
真鲨目 Carcharhiniformes (列入1科1属1种)		
真鲨科 Carcharhinidae (列入1属1种)		
真鲨属 *Carcharhinus* (列入1种)	长鳍真鲨 *Carcharhinus longimanus*	2026.3.5
须鲨目 Orectolobiformes (1科1属1种)		
鲸鲨科 Rhincodontidae (1属1种)		
鲸鲨属 *Rhincodon* (1种)	鲸鲨 *Rhincodon typus*	2026.3.5

附录II软骨鱼类物种 Chondrichthyan species of CITES Appendix II

分类	物种名	生效时间
犁头鳐目 Rhinopristiformes (列入3科7属55种)		
蓝吻犁头鳐科 Glaucostegidae (列入1属7种)		
蓝吻犁头鳐属 *Glaucostegus* (列入7种)	蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus typus*	2019.11.26
	索氏蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus thouin*	2019.11.26
	吻斑蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus cemiculus*	2019.11.26
	钝蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus obtusus*	2019.11.26
	哈氏蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus halavi*	2019.11.26

	颗粒蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus granulatus*	2019.11.26
	李氏蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus younholeei*	2019.11.26
圆犁头鳐科 Rhinidae (全科列入, 列入3属11种)		2019.11.26
尖犁头鳐属 *Rhynchobatus* (列入9种)	澳洲尖犁头鳐 *Rhynchobatus australiae*	2019.11.26
	库氏尖犁头鳐 *Rhynchobatus cooki*	2019.11.26
	及达尖犁头鳐 *Rhynchobatus djiddensis*	2019.11.26
	无斑尖犁头鳐 *Rhynchobatus immaculatus*	2019.11.26
	光滑尖犁头鳐 *Rhynchobatus laevis*	2019.11.26
	非洲尖犁头鳐 *Rhynchobatus luebberti*	2019.11.26
	瞬眼尖犁头鳐 *Rhynchobatus palpebratus*	2019.11.26
	斯氏尖犁头鳐 *Rhynchobatus springeri*	2019.11.26
	幽灵尖犁头鳐 *Rhynchobatus mononoke*	2019.11.26
圆犁头鳐属 *Rhina*	圆犁头鳐 *Rhina ancylostoma*	2019.11.26
方头犁头鳐属 *Rhynchorhina*	方头犁头鳐 *Rhynchorhina mauritaniensis*	2019.11.26
犁头鳐科 Rhinobatidae (全科列入, 3属37种)		2023.2.23
弧犁头鳐属 *Acroteriobatus* (10种)	突吻弧犁头鳐 *Acroteriobatus annulatus*	2023.2.23
	安氏弧犁头鳐 *Acroteriobatus andysabini*	2023.2.23

	布氏弧犁头鳐 *Acroteriobatus blochii*	2023.2.23
	灰斑弧犁头鳐 *Acroteriobatus leucospilus*	2023.2.23
	南非弧犁头鳐 *Acroteriobatus ocellatus*	2023.2.23
	阿曼弧犁头鳐 *Acroteriobatus omanensis*	2023.2.23
	色拉兰弧犁头鳐 *Acroteriobatus Salalah*	2023.2.23
	斯氏弧犁头鳐 *Acroteriobatus stehmanni*	2023.2.23
	印度弧犁头鳐 *Acroteriobatus variegatus*	2023.2.23
	桑吉巴尔弧犁头鳐 *Acroteriobatus zanzibarensis*	2023.2.23
犁头鳐属 *Rhinobatos* (18种)	白斑犁头鳐 *Rhinobatos albomaculatus*	2023.2.23
	安氏犁头鳐 *Rhinobatos annandalei*	2023.2.23
	奥氏犁头鳐 *Rhinobatos austini*	2023.2.23
	婆罗犁头鳐 *Rhinobatos borneensis*	2023.2.23
	长犁头鳐 *Rhinobatos holcorhynchus*	2023.2.23
	斑纹犁头鳐 *Rhinobatos hynnicephalus*	2023.2.23
	暗斑犁头鳐 *Rhinobatos irvinei*	2023.2.23
	印度尼西亚犁头鳐 *Rhinobatos jimbaranensis*	2023.2.23
	光背犁头鳐 *Rhinobatos lionotus*	2023.2.23
	马氏犁头鳐 *Rhinobatos manai*	2023.2.23

	裸背犁头鳐 *Rhinobatos nudidorsalis*	2023.2.23
	彭氏犁头鳐 *Rhinobatos penggali*	2023.2.23
	红海犁头鳐 *Rhinobatos punctifer*	2023.2.23
	拉廊府犁头鳐 *Rhinobatos ranongensis*	2023.2.23
	琴犁头鳐 *Rhinobatos rhinobatos*	2023.2.23
	塞氏犁头鳐 *Rhinobatos sainsburyi*	2023.2.23
	许氏犁头鳐 *Rhinobatos schlegelii*	2023.2.23
	怀氏犁头鳐 *Rhinobatos whitei*	2023.2.23
拟犁头鳐属 *Pseudobatos* (9种)	布氏拟犁头鳐 *Pseudobatos buthi*	2023.2.23
	银点拟犁头鳐 *Pseudobatos glaucostigmus*	2023.2.23
	霍氏拟犁头鳐 *Psedobatos horkelii*	2023.2.23
	大西洋拟犁头鳐 *Pseudobatos lentiginosus*	2023.2.23
	白吻拟犁头鳐 *Pseudobatos leucorhynchus*	2023.2.23
	白点拟犁头鳐 *Pseudobatos percellens*	2023.2.23
	太平洋拟犁头鳐 *Pseudobatos planiceps*	2023.2.23
	普氏拟犁头鳐 *Pseudobatos prahli*	2023.2.23
	环吻拟犁头鳐 *Pseudobatos productus*	2023.2.23

鳐形目 Myliobatiformes (列入1属7种)		
江魟科 Potamotrygonidae (列入1属7种)		
江魟属 *Potamotrygon* (列入7种)	白斑江魟 *Potamotrygon albimaculata*	2023.2.23
	亨利江魟 *Potamotrygon henley*	2023.2.23
	加布提江魟 *Potamotrygon jabuti*	2023.2.23
	利氏江魟 *Potamotrygon leopoldi*	2023.2.23
	马氏江魟 *Potamotrygon marquesi*	2023.2.23
	巴西江魟 *Potamotrygon signata*	2023.2.23
	华氏江魟 *Potamotrygon wallacei*	2023.2.23
真鲨目 Carcharhiniformes (3科15属93种; 实际92种)		
双髻鲨科 Sphyrnidae (2属9种)		
双髻鲨属 *Sphyrna* (8种)	路氏双髻鲨 *Sphyrna lewini*	2014.9.14
	无沟双髻鲨 *Sphyrna mokarran*	2014.9.14
	锤头双髻鲨 *Sphyrna zygaena*	2014.9.14
	长吻双髻鲨 *Sphyrna corona*	2023.2.23
	短吻双髻鲨 *Sphyrna media*	2023.2.23
	小眼双髻鲨 *Sphyrna tudes*	2023.2.23
	窄头双髻鲨 *Sphyrna tiburo*	2023.2.23
	吉氏双髻鲨 *Sphyrna gilberti*	2023.2.23

真双髻鲨属 *Eusphyra* (1种)	布氏真双髻鲨 *Eusphyra blochii*	2023.2.23
真鲨科 Carcharhinidae (11属55种)		
真鲨属 *Carcharhinus* (34种)	镰状真鲨 *Carcharhinus falciformis*	2017.4.10
	黑吻真鲨 *Carcharhinus acronotus*	2023.11.25
	白边鳍真鲨 *Carcharhinus albimarginatus*	2023.11.25
	大鼻真鲨 *Carcharhinus altimus*	2023.11.25
	似钝吻真鲨 *Carcharhinus amblyrhynchoides*	2023.11.25
	钝吻真鲨 *Carcharhinus amblyrhynchos*	2023.11.25
	安汶真鲨 *Carcharhinus amboinensis*	2023.11.25
	婆罗真鲨 *Carcharhinus borneensis*	2023.11.25
	短尾真鲨 *Carcharhinus brachyurus*	2023.11.25
	直齿真鲨 *Carcharhinus brevipinna*	2023.11.25
	黑边真鲨 *Carcharhinus cautus*	2023.11.25
	狐形真鲨 *Carcharhinus cerdale*	2023.11.25
	科氏真鲨 *Carcharhinus coatesi*	2023.11.25
	杜氏真鲨 *Carcharhinus dussumieri*	2023.11.25
	昆士兰真鲨 *Carcharhinus fitzroyensis*	2023.11.25
	直翅真鲨 *Carcharhinus galapagensis*	2023.11.25

	半齿真鲨 *Carcharhinus hemiodon*	2023.11.25
	霍氏真鲨 *Carcharhinus humani*	2023.11.25
	长孔真鲨 *Carcharhinus isodon*	2023.11.25
	光齿真鲨 *Carcharhinus leiodon*	2023.11.25
	低鳍真鲨 *Carcharhinus leucas*	2023.11.25
	黑边鳍真鲨 *Carcharhinus limbatus*	2023.11.25
	麦氏真鲨 *Carcharhinus macloti*	2023.11.25
	乌翅真鲨 *Carcharhinus melanopterus*	2023.11.25
	灰真鲨 *Carcharhinus obscurus*	2023.11.25
	佩氏真鲨 *Carcharhinus perezii*	2023.11.25
	铅灰真鲨 *Carcharhinus plumbeus*	2023.11.25
	小尾真鲨 *Carcharhinus porosus*	2023.11.25
	西氏真鲨 *Carcharhinus sealei*	2023.11.25
	长吻真鲨 *Carcharhinus signatus*	2023.11.25
	沙拉真鲨 *Carcharhinus sorrah*	2023.11.25
	蒂氏真鲨 *Carcharhinus tilstoni*	2023.11.25
	爪哇真鲨 *Carcharhinus tjutjot*	2023.11.25
	逝绝真鲨 *Carcharhinus obsoletus*	2023.11.25

斜齿鲨属 *Scoliodon* (2种)	宽尾斜齿鲨 *Scoliodon laticaudus*	2023.11.25
	大吻斜齿鲨 *Scoliodon macrorhynchos*	2023.11.25
露齿鲨属 *Glyphis* (3种)	恒河露齿鲨 *Glyphis gangeticus*	2023.11.25
	加氏露齿鲨 *Glyphis garricki*	2023.11.25
	露齿鲨 *Glyphis glyphis*	2023.11.25
宽鳍鲨属 *Lamiopsis* (2种)	特氏宽鳍鲨 *Lamiopsis temminckii*	2023.11.25
	灰体宽鳍鲨 *Lamiopsis tephrodes*	2023.11.25
窄吻鲨属 *Nasolamia* (1种)	窄吻鲨 *Nasolamia velox*	2023.11.25
柠檬鲨属 *Negaprion* (2种)	尖齿柠檬鲨 *Negaprion acutidens*	2023.11.25
	短吻柠檬鲨 *Negaprion brevirostris*	2023.11.25
大青鲨属 *Prionace* (1种)	大青鲨 *Prionace glauca*	2023.11.25
斜锯牙鲨属 *Rhizoprionodon* (7种)	尖吻斜锯牙鲨 *Rhizoprionodon acutus*	2023.11.25
	巴西斜锯牙鲨 *Rhizoprionodon lalandii*	2023.11.25
	太平洋斜锯牙鲨 *Rhizoprionodon longurio*	2023.11.25

	短鳍斜锯牙鲨 *Rhizoprionodon oligolinx*	2023.11.25
	加勒比斜锯牙鲨 *Rhizoprionodon porosus*	2023.11.25
	泰勒斜锯牙鲨 *Rhizoprionodon taylori*	2023.11.25
	大西洋斜锯牙鲨 *Rhizoprionodon terraenovae*	2023.11.25
弯齿鲨属 *Loxodon* (1种)	广鼻弯齿鲨 *Loxodon macrorhinus*	2023.11.25
剑吻鲨属 *Isogomphodon* (1种)	剑吻鲨 *Isogomphodon oxyrhynchus*	2023.11.25
三齿鲨属 *Triaenodon* (1种)	灰三齿鲨 *Triaenodon obesus*	2023.11.25
皱唇鲨科 Triakidae (列入2属29种, 实际28种)		
翅鲨属 *Galeorhinus* (1种)	翅鲨 *Galeorhinus galeus*	2026.03.05
星鲨属 *Mustelus* (28种, 实际27种)	白鳍星鲨 *Mustelus albipinnis*	2026.03.05
	安达曼星鲨 *Mustelus andamanensis*	2026.03.05
	南澳星鲨 *Mustelus antarcticus*	2026.03.05
	宽鼻星鲨 *Mustelus asterias*	2026.03.05
	加利福尼亚星鲨 *Mustelus californicus*	2026.03.05
	美星鲨 *Mustelus canis*	2026.03.05
	尖齿星鲨 *Mustelus dorsalis*	2026.03.05

	横带星鲨 *Mustelus fasciatus*	2026.03.05
	灰星鲨 *Mustelus griseus*	2026.03.05
	褐星鲨 *Mustelus henlei*	2026.03.05
	小眼星鲨 *Mustelus higmani*	2026.03.05
	新西兰星鲨 *Mustelus lenticulatus*	2026.03.05
	新月星鲨 *Mustelus lunulatus*	2026.03.05
	白斑星鲨 *Mustelus manazo*	2026.03.05
	南美星鲨 *Mustelus mento*	2026.03.05
	小星鲨 *Mustelus minicanis*	2026.03.05
	阿拉伯星鲨 *Mustelus mosis*	2026.03.05
	星鲨 *Mustelus mustelus*	2026.03.05
	诺氏星鲨 *Mustelus norrisi*	2026.03.05
	南非星鲨 *Mustelus palumbes*	2026.03.05
	黑斑星鲨 *Mustelus punctulatus*	2026.03.05
	暗星鲨 *Mustelus ravidus*	2026.03.05
	舒氏星鲨 *Mustelus schmitti*	2026.03.05
	北美星鲨 *Mustelus sinusmexicanus*	2026.03.05
	史氏星鲨 *Mustelus stevensi*	2026.03.05

	沃氏星鲨 *Mustelus walkeri* (*本种实为南澳星鲨*Mustelus antarcticus*同物异名)	2026.03.05
	惠氏星鲨 *Mustelus whitneyi*	2026.03.05
	威氏星鲨 *Mustelus widodoi*	2026.03.05
角鲨目 Squaliformes (列入1科2属16种)		
刺鲨科 Centrophoridae (2属16种)		
刺鲨属 *Centrophorus* (13种)	黑缘刺鲨 *Centrophorus atromarginatus*	2026.03.05
	颗粒刺鲨 *Centrophorus granulosus*	2026.03.05
	哈氏刺鲨 *Centrophorus harrissoni*	2026.03.05
	等齿刺鲨 *Centrophorus isodon*	2026.03.05
	莱氏刺鲨 *Centrophorus lesliei*	2026.03.05
	长鳍刺鲨 *Centrophorus longipinnis*	2026.03.05
	低鳍刺鲨 *Centrophorus lusitanicus*	2026.03.05
	皱皮刺鲨 *Centrophorus moluccensis*	2026.03.05
	塞舌尔刺鲨 *Centrophorus seychellorum*	2026.03.05
	叶鳞刺鲨 *Centrophorus squamosus*	2026.03.05
	锯齿刺鲨 *Centrophorus tessellatus*	2026.03.05
	同齿刺鲨 *Centrophorus uyato*	2026.03.05
	西澳刺鲨 *Centrophorus westraliensis*	2026.03.05
	黑缘刺鲨 *Centrophorus atromarginatus*	2026.03.05

田氏鲨属 *Deania* (3种)	喙吻田氏鲨 *Deania calcea*	2026.03.05
	深水田氏鲨 *Deania profundorum*	2026.03.05
	四棘田氏鲨 *Deania quadrispinosa*	2026.03.05
鼠鲨目 Lamniformes (3科5属8种)		
姥鲨科 Cetorhinidae (1属1种)		
姥鲨属 *Cetorhinus* (1种)	姥鲨 *Cetorhinus maximus*	2003.2.13
长尾鲨科 Alopiidae (1属3种)		
长尾鲨属 *Alopias* (3种)	大眼长尾鲨 *Alopias superciliosus*	2017.4.10
	狐形长尾鲨 *Alopias vulpinus*	2017.4.10
	浅海长尾鲨 *Alopias pelagicus*	2017.4.10
鼠鲨科 Lamnidae (3属4种)		
噬人鲨属 *Carcharodon* (1种)	噬人鲨 *Carcharodon carcharias*	2005.1.12
鼠鲨属 *Lamna* (1种)	鼠鲨 *Lamna nasus*	2014.9.14
鲭鲨属 *Isurus* (2种)	尖吻鲭鲨 *Isurus oxyrinchus*	2019.11.26
	长臂鲭鲨 *Isurus paucus*	2019.11.26

附录2-2 CITES附录III软骨鱼类物种

分类 Taxonomy	物种 Species	国别 Nations	列入时间 Time
鳐形目 Myliobatiformes (1科2属21种)			
江魟科 Potamotrygonidae (2属21种)			
副江魟属 *Paratrygon* (1种)	巴西副江魟 *Paratrygon aiereba*	哥伦比亚, 玻利维亚, 巴西, 厄瓜多尔, 秘鲁, 委内瑞拉	2017.1.03
江魟属 *Potamotrygon* (21种)	阿曼达江魟 *Potamotrygon amandae*	阿根廷, 玻利维亚, 巴西, 巴拉圭	2017.1.03
	阿达马斯托江魟 *Potamotrygon adamastor*	巴西	2017.1.03
	亚马逊江魟 *Potamotrygon amazona*	巴西	2017.1.03
	短尾江魟 *Potamotrygon brachyura*	阿根廷, 巴西, 乌拉圭, 巴拉圭	2017.1.03
	密星江魟 *Potamotrygon constellata*	哥伦比亚, 巴西	2017.1.03
	福氏江魟 *Potamotrygon falkneri*	阿根廷, 玻利维亚, 巴拉圭, 巴西, 秘鲁	2017.1.03
	加氏江魟 *Potamotrygon garmani*	巴西	2017.1.03
	多棘江魟 *Potamotrygon histrix*	阿根廷, 玻利维亚, 巴西, 巴拉圭	2017.1.03
	高背江魟 *Potamotrygon humerosa*	巴西	2017.1.03

	利玛江魟 *Potamotrygon limai*	巴西	2017.1.03
	玛河江魟 *Potamotrygon magdalenae*	哥伦比亚	2017.1.03
	南美江魟 *Potamotrygon motoro*	哥伦比亚等多国	2017.1.03
	红斑江魟 *Potamotrygon ocellata*	巴西	2017.1.03
	奥氏江魟 *Potamotrygon orbignyi*	哥伦比亚	2017.1.03
	潘塔纳尔江魟 *Potamotrygon pantanensis*	玻利维亚, 巴西, 巴拉圭	2017.1.03
	帝王江魟 *Potamotrygon rex*	巴西	2017.1.03
	施罗德江魟 *Potamotrygon schroederi*	哥伦比亚, 巴西, 委内瑞拉	2017.1.03
	舒马赫江魟 *Potamotrygon schuhmacheri*	阿根廷, 巴西, 巴拉圭	2017.1.03
	耶氏江魟 *Potamotrygon yepezi*	哥伦比亚	2017.1.03
	锉棘江魟 *Potamotrygon scobina*	哥伦比亚	2017.1.03

附录2-3 CITES附录软骨鱼类物种列入级别变化情况

物种 Species	附录III Appendix III	附录II Appendix II	附录I Appendix I
阿氏前口蝠鳐 *Mobula alfredi*		2014.09.14	2026.03.05
双吻前口蝠鳐 *Mobula birostris*		2014.09.14	2026.03.05
侏蝠鳐 *Mobula eregoodoo*		2017.04.04	2026.03.05
下口蝠鳐 *Mobula hypostoma*		2017.04.04	2026.03.05
库氏蝠鳐 *Mobula kuhlii*		2017.04.04	2026.03.05
蝠鳐 *Mobula mobular*		2017.04.04	2026.03.05
芒基蝠鳐 *Mobula munkiana*		2017.04.04	2026.03.05
褐背蝠鳐 *Mobula tarapacana*		2017.04.04	2026.03.05
印度蝠鳐 *Mobula thurstoni*		2017.04.04	2026.03.05
长鳍真鲨 *Carcharhinus longimanus*		2014.09.14	2026.03.05
鲸鲨 *Rhincodon typus*		2003.02.13	2026.03.05
白斑江魟 *Potamotrygon albimaculata*	2017.01.03	2023.2.23	
亨利江魟 *Potamotrygon henley*	2017.01.03	2023.2.23	
加布提江魟 *Potamotrygon jabuti*	2017.01.03	2023.2.23	
利氏江魟 *Potamotrygon leopoldi*	2017.01.03	2023.2.23	
马氏江魟 *Potamotrygon marquesi*	2017.01.03	2023.2.23	
巴西江魟 *Potamotrygon signata*	2017.01.03	2023.2.23	
华氏江魟 *Potamotrygon wallacei*	2017.01.03	2023.2.23	

姥鲨 *Cetorhinus maximus*	2000.09.13	2003.02.13
噬人鲨 *Carcharodon carcharias*	2001.01.29	2005.01.12

附录2-4 CITES公约缔约方NDF提交情况

物种名 Species	列入时间 Year of listing	缔约方 Contracting year	NDF提交时间 NDF year
长鳍真鲨 *Carcharhinus longimanus*	2014	澳大利亚 Australia	2014
		印度 India	2017
布氏真双髻鲨 *Eusphyra blochii*	2023	印度尼西亚 Indonesia	2023
		澳大利亚 Australia	2023
路氏双髻鲨 *Sphyrna lewini*	2014	澳大利亚 Australia	2014
		美国 America	2015
		斯里兰卡 Sri Lanka	2017
		哥斯达黎加 Costa Rica	2020
		印度尼西亚 Indonesia	2023
		印度 India	2017
		美国 America	2017
无沟双髻鲨 *Sphyrna mokarran*	2014	澳大利亚 Australia	2014
		美国 America	2015
		斯里兰卡 Sri Lanka	2017
		哥斯达黎加 Costa Rica	2020
		印度尼西亚 Indonesia	2023
		印度 India	2017
		美国 America	2017
		澳大利亚 Australia	2023
锤头双髻鲨 *Sphyrna zygaena*	2014	澳大利亚 Australia	2014
		美国 America	2015
		新西兰 New Zealand	2018
		美国 America	2017
		印度 India	2017
		斯里兰卡 Sri Lanka	2017
		哥斯达黎加 Costa Rica	2020
		印度尼西亚 Indonesia	2023
		孟加拉 Bangladesh	2022
		澳大利亚 Australia	2023
鼠鲨 *Lamna nasus*	2014	澳大利亚 Australia	2014
		美国 America	2014
		美国 America	2017
		新西兰 New Zealand	2018

双吻前口蝠鲼 *Mobula birostris*	2014	美国 America	2019
		印度 India	2017
		孟加拉 Bangladesh	2022
阿氏前口蝠鲼 *Mobula alfredi*	2014	印度 India	2017
镰状真鲨 *Carcharhinus falciformis*	2017	斯里兰卡 Sri Lanka	2017
		印度尼西亚 Indonesia	2018
		新西兰 New Zealand	2018
		印度 India	2019
		哥斯达黎加 Costa Rica	2020
		危地马拉 Guatemala	2021
		哥斯达黎加 Costa Rica	2022
		孟加拉 Bangladesh	2022
		哥斯达黎加 Costa Rica	2023
		危地马拉 Guatemala	2023
		萨尔瓦多 El Salvador	2024
白边鳍真鲨 *Carcharhinus albimarginatus*		澳大利亚 Australia	2023
高翅真鲨 *Carcharhinus altimus*		澳大利亚 Australia	2023
似钝吻真鲨 *Carcharhinus amblyrhynchoides*		澳大利亚 Australia	2023
钝吻真鲨 *Carcharhinus amblyrhynchos*		澳大利亚 Australia	2023
安汶真鲨 *Carcharhinus amboinensis*		澳大利亚 Australia	2023
短尾真鲨 *Carcharhinus brachyurus*		澳大利亚 Australia	2023
短鳍真鲨 *Carcharhinus brevipinna*		澳大利亚 Australia	2023
黑边真鲨 *Carcharhinus cautus*		澳大利亚 Australia	2023
考氏真鲨 *Carcharhinus coatesi*		澳大利亚 Australia	2023
昆士兰真鲨 *Carcharhinus fitzroyensis*		澳大利亚 Australia	2023
直翅真鲨 *Carcharhinus galapagensis*		澳大利亚 Australia	2023
低鳍真鲨 *Carcharhinus leucas*		澳大利亚 Australia	2023
黑边鳍真鲨 *Carcharhinus limbatus*		澳大利亚 Australia	2023
麦氏真鲨 *Carcharhinus macloti*		澳大利亚 Australia	2023
乌翅真鲨 *Carcharhinus melanopterus*		澳大利亚 Australia	2023
灰真鲨 *Carcharhinus obscurus*		澳大利亚 Australia	2023
铅灰真鲨 *Carcharhinus plumbeus*		澳大利亚 Australia	2023
沙拉真鲨 *Carcharhinus sorrah*		澳大利亚 Australia	2023
蒂氏真鲨 *Carcharhinus tilsoni*		澳大利亚 Australia	2023
广鼻弯齿鲨 *Loxodon macrorhinus*		澳大利亚 Australia	2023
尖齿柠檬鲨 *Negaprion acutidens*		澳大利亚 Australia	2023
大青鲨 *Prionace glauca*	2023	澳大利亚 Australia	2023
		纳米比亚 Namibia	2023

		厄瓜多尔 Ecuador	2023
		新西兰 New Zealand	2025
尖吻斜锯牙鲨 *Rhizoprionodon acutus*		澳大利亚 Australia	2023
短沟斜锯牙鲨 *Rhizoprionodon oligolinx*		澳大利亚 Australia	2023
泰勒斜锯牙鲨 *Rhizoprionodon taylori*		澳大利亚 Australia	2023
灰三齿鲨 *Triaenodon obesus*		澳大利亚 Australia	2023
布氏真双髻鲨 *Eusphyra blochii*		澳大利亚 Australia	2023
蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus typus*		澳大利亚 Australia	2019
塞氏犁头鳐 *Rhinobatos sainsburyi*		澳大利亚 Australia	2023
眉斑尖犁头鳐 *Rhynchobatus palpebratus*		澳大利亚 Australia	2019
大眼长尾鲨 *Alopias superciliosus*	2017	印度 India	2019
		哥斯达黎加 Costa Rica	2020
		危地马拉 Guatemala	2021
		哥斯达黎加 Costa Rica	2022
		萨尔瓦多 El Salvador	2024
		哥斯达黎加 Costa Rica	2023
狐形长尾鲨 *Alopias vulpinus*	2017	美国 America	2018
		印度 India	2019
		哥斯达黎加 Costa Rica	2020
		危地马拉 Guatemala	2021
		哥斯达黎加 Costa Rica	2022
		萨尔瓦多 El Salvador	2024
		哥斯达黎加 Costa Rica	2023
浅海长尾鲨 *Alopias pelagicus*	2017	印度 India	2019
		哥斯达黎加 Costa Rica	2020
		危地马拉 Guatemala	2021
		哥斯达黎加 Costa Rica	2022
		萨尔瓦多 El Salvador	2024
		哥斯达黎加 Costa Rica	2023
褐背蝠鳐 *Mobula tarapacana*	2017	美国 America	2018
		孟加拉 Bangladesh	2022
下口蝠鳐 *Mobula hypostoma*	2017	美国 America	2018
库氏蝠鳐 *Mobula kuhlii*	2017	孟加拉 Bangladesh	2022
蝠鳐 *Mobula mobular*	2017	新西兰 New Zealand	2018
		孟加拉 Bangladesh	2022
印度蝠鳐 *Mobula thurstoni*	2017	美国 America	2018
		孟加拉 Bangladesh	2022
尖吻鲭鲨 *Isurus oxyrinchus*	2019	美国 America	2019

		新西兰 New Zealand	2019
		英国 United Kingdom	2022
		印度尼西亚 Indonesia	2023
		巴西 Brazil	2023
		欧盟 European Union	2022
长臂鲭鲨 *Isurus paucus*	2019	印度尼西亚 Indonesia	2023
颗粒蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus granulatus*	2019	孟加拉 Bangladesh	2022
钝蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus obtusus*	2019	孟加拉 Bangladesh	2022
索氏蓝吻犁头鳐 *Glaucostegus thouin*	2019	孟加拉 Bangladesh	2022
澳洲尖犁头鳐 *Rhynchobatus australiae*	2019	印度尼西亚 Indonesia	2023
光滑尖犁头鳐 *Rhynchobatus laevis*	2019	印度尼西亚 Indonesia	2023
		孟加拉 Bangladesh	2022
斯氏尖犁头鳐 *Rhynchobatus springeri*	2019	印度尼西亚 Indonesia	2023
圆犁头鳐 *Rhina ancylostoma*	2019	印度尼西亚 Indonesia	2023

附录2-5 从海上引进非致危性判定(NDF)框架-以太平洋镰状真鲨(*Carcharhinus falciformis*)为例

1. 初步考虑 Primary considerations

1.1 缔约方履约机构信息

问题	答案
缔约方名称	中华人民共和国
CITES管理机构(名称, 地址, 联系方式)	名称: 国家濒危物种进出口管理办公室(濒管办) 地址: 中华人民共和国北京市东城区和平里东路18号 电话: 010-84239873
CITES科学机构(名称, 地址, 联系方式)	名称: 中华人民共和国濒危物种科学委员会 地址: 中华人民共和国北京市朝阳区北辰西路1号院中国科学院动物研究所 电话/传真: +86-10-64807170 电子邮件: ccites@ioz.ac.cn 网址: cites.org.cn

1.2 物种分类

纲	软骨鱼纲 Chondrichthyes
目	真鲨目 Carcharhiniformes
科	真鲨科 Carcharhinidae
属	真鲨属 *Carcharhinus*
种	镰状真鲨 *Carcharhinus falciformis*
曾用名	黑印真鲨 *Carcharhinus menisorrah*

1.3 CITES列入情况

附录I	
附录II	2017/04/10, CITES第十七届缔约方大会(CoP17)
附录III	
未列入	

1.4 该物种合法取得情况说明

总结	中国不批准以鲨鱼为目标物种的远洋渔业, 中国在太平洋公海海域捕捞引进的镰状真鲨个体均为以金枪鱼、剑鱼等类群为目标物种的围网和延绳钓渔业的兼捕(bycatch)渔获物。镰状真鲨未列入中国国家重点保护野生动物名录, 非国家保护物种, 按一般渔获物种管理。中国远洋捕捞船队在太平洋公海海域作业时遵守区域渔业管理组织中西太平洋渔业委员会(WCPFC)和美洲间热带金枪鱼委员会(IATTC)的规定, 对无意中兼捕的镰状真鲨个体, 从海上引进后将第一时间交予政府主管

	部门。 区域渔业管理组织相关规定: WCPFC保护与管理措施CMM2019-04: 缔约方, 非缔约合作方及参与国家和地区渔船必须减少鲨鱼兼捕, 以鲨鱼为目标种类的渔船需要对鲨鱼做到“完全利用”, 不得割鳍弃鲨。每条鲨鱼个体必须与鱼鳍一起独立包装, 但长鳍真鲨(*Carcharhinus longimanus*), 镰状真鲨和鲸鲨(*Rhincodon typus*)三个物种任何渔船均不得保存。若无意间捕到这三个物种, 应在卸货时第一时间上交政府部门。 IATTC决议C-23-08: 围网渔船不得保留、运输、储存, 上岸镰状真鲨; 意外捕获的冷库中的镰状真鲨尸体必须在上岸时交给本国主管部门; 延绳钓渔船兼捕镰状真鲨重量不得超过目标渔获数量的20%; IATTC科学工作人员需要向委员会告知镰状真鲨的育儿场, 成员国船只不得在育儿场进行捕鱼活动; 船身长12 m以下, 使用纯手动渔具, 并在捕捞作业过程中不向母船运送渔获的小渔船, 不在本决议限制范围内; 加强对生物学和捕捞的科学研究。

1.5 物种来源说明

野生(Wild, W)	
牧养(Ranched, R)	
圈养繁殖(Bred in Captivity, F)	
人工繁育(Captive-Bred, C)	
从海上引进(Introduction from the Sea, X)	我国捕捞的太平洋镰状真鲨个体主要来自WCPFC及IATTC管理区域内作业的远洋渔船的兼捕渔获物; 我国近海基本没有成规模的镰状真鲨渔获, 所以物种来源为从海上引进(Introduction from the Sea, X)。
人工辅助繁殖(Assisted production, Y)	

1.6 目的

从海上引进(Introduction from the Sea)后上交政府主管部门。

1.7 NDF类型及范围

类型	本NDF框架并非针对具体案例的常规NDF, 而是对由太平洋海域从海上引进镰状真鲨所进行的风险评估, 结论将是镰状真鲨这一物种从海上引进的整体风险等级。
NDF范围	主要针对从太平洋公海区域从海上引进的镰状真鲨。

1.8 标本描述(年龄, 性别, 身体部位或衍生物等)

标本类型	中国远洋渔业船队遵守各区域渔业管理组织的相关规定, 不批准以鲨鱼为目标物种的渔业捕捞活动, 使用延绳钓、围网等渔具兼捕镰状真鲨后, 不进行割鳍弃鲨, 船上保存的鱼翅重量不超过鱼体总重量的5%, 上岸后将兼捕的镰状真鲨交予政府主管部门。 从海上引进的镰状真鲨标本为完整个体或割去鱼翅的鱼体。 尺寸方面, 据我国自主研究, 中西太平洋渔船倾向于捕获体型较小的未成年个体: 中西太平洋延绳钓捕获个体中雌性优势叉长组为80–180 cm (总雌性样本的63.08%); 雄性优势叉长组为60–150 cm (总雄性样本的75.1%) (丁朋朋等, 2017)。 东太平洋船只则更倾向于捕获体型较大的成年个体: 优势全长组为160–220 cm (占总体样本数60.47%) (沈永富等, 2023)。

1.9 标本捕捞区域

标本捕捞区域描述	中国远洋渔业船队在太平洋的作业范围主要位于中西太平洋渔业委员会(WCPFC)和美洲间热带金枪鱼委员会(IATTC)的管辖范围内。中西太平洋渔业委员会的管辖范围为太平洋西部和中部。 美洲间热带金枪鱼委员会(IATTC)的管辖范围主要是东太平洋海域, 北美洲和南美洲西岸海域: 

2. 物种生物学脆弱性及保护问题相关风险水平(判断标准依据欧盟2014年软骨鱼类NDF指南及CITES水生生物eNDF平台)

2.1 物种的内在生物学脆弱性

生物学指标	风险等级	结果
性成熟年龄	低风险 (小于5年)	
	中风险 (5–15年)	镰状真鲨的性成熟年龄随分布海域不同而变化。 1. 太平洋海域: 雄性5–6年, 雌性6–7年(日本, Oshitani et al., 2003)。 雄性9.3年, 雌性9.2–10.2年(中国台湾海域, Joung et al., 2008)。**中国远洋捕捞的镰状真鲨: 雌性13.50 ± 0.43年, 雄性13.42 ± 0.46年(东太平洋, 沈永富等, 2023)。** 2. 印度洋海域: 雄性13年, 雌性15年(Hall et al., 2012)。 3. 大西洋海域: 雄性6–7年, 雌性7–9年(Branstetter, 1987)。
	高风险 (大于15年)	
	未知, 高风险	
性成熟体长	低风险 (小于40 cm)	
	中风险 (40–200 cm)	
	高风险 (大于200 cm)	超过200 cm TL, 高风险。 **1.** 太平洋海域: 雄性212.5 cm, 雌性210–220 cm (中国台湾海域, Joung et al., 2008); **中国远洋捕捞的镰状真鲨: 雌性207.60 ± 2.43 cm, 雄性200.67 ± 3.60 cm (东太平洋, 沈永富等, 2023); 雌性192.79 cm, 雄性184.49 cm (中西太平洋, 平均值, 丁朋朋等, 2017)**。 2. 印度洋海域: 雄性207.6 cm, 雌性215.6 cm (Hall et al., 2012)。 3. 大西洋海域: 雄性210–220 cm, 雌性 > 225 cm (Branstetter, 1987)
	未知, 高风险	
最大年龄	低风险 (小于10年)	
	总体处于中风险(10–25年)	总体处于中风险(10–25年) 1. 太平洋海域: 最大年龄为雄性23年, 雌性28年(Grant et al., 2018); **中国远洋捕捞的镰状真鲨: 雌性18年, 雄性17年(东太平洋海域, 沈永富等, 2023)** 2. 印度洋海域: 雄性和雌性为19–20年(Hall et al., 2012)。 3. 大西洋墨西哥湾海域: 雄性20年, 雌性22年(Bonfil et al., 1993)。
	高风险 (大于25年)	
	未知, 高风险	
最大体长	低风险 (小于100 cm)	
	中风险 (100–300 cm)	
	高风险 (大于300 cm)	大多数镰状真鲨种群的最大体长均超过300 cm。 1. 太平洋海域: VBGF模型测算得到的渐进体长为332 cm (Joung et al., 2008)。**中国远洋捕捞的镰状真鲨: 观测到的最大雌性222.58 cm, 雄性233.47 cm (东太平洋, 沈永富**

		等, 2023)。 2. 印度洋海域: 雌性最大体长为320.4 cm (Hall et al., 2012)。 3. 大西洋海域墨西哥湾南部: 最大体长为330 cm (Compagno, 1984)。
	未知, 高风险	
自然死亡率M	低风险 (高于0.4)	
	中风险 (0.17–0.4)	1. 太平洋海域: 0.179 (Smith et al., 1998)。 2. 大西洋海域: 0.17–0.21 (Cortes, 2002)。 3. 加利福尼亚湾: 0.26 (Furlong-Estrada et al., 2014)。 **我国所捕捞种群的自然死亡率有待研究。**
	高风险 (低于0.17)	
	未知, 高风险	
成熟雌性产仔量	低风险 (超过15个)	
	中风险 (2–15个)	成熟雌性产仔量随分布区域不同而变化: 1. 太平洋及大西洋海域: 最少每胎1–2胎仔, 最多每胎10–16胎仔(Branstetter, 1987; Oshitani et al., 2003; Joung et al., 2008)。 **中国远洋捕捞的镰状真鲨: 每胎4–15胎仔, 平均8尾胎仔(中西太平洋, 丁朋朋等, 2017)。** 2. 东印度洋海域: 每胎2–14胎仔(Hall et al., 2012)。
	高风险 (少于2个)	
	未知, 高风险	
种群内禀增长率r	低风险 (超过0.35)	
	中风险 (0.15–0.35)	
	高风险 (低于0.15)	大西洋海域: 0.078 (北部); 0.042 (南部) (Cortés et al., 2015)。 **西太平洋及中国种群暂无实测种群内禀增长率。**
	未知, 高风险	
渔业资源的地理分布	低风险 (整个大洋)	镰状真鲨分布于太平洋, 印度洋和大西洋的热带和亚热带海域, 栖息于远洋开阔水域中, 洄游能力极强。WCPFC将中西太平洋海域中的镰状真鲨作为一个渔业资源进行分析和管理(Rice & Harley, 2013)。
	中风险 (部分大洋)	
	高风险 (单一国家)	
	未知, 高风险	
现存资源量占历史资源丰度的多少	低风险 (超过50%)	
	中风险 (25%–50%)	WCPFC在而2013年的资源评估认为已经下降到了原有资源量的30%。2018年进行的镰状真鲨渔业资源评估认为中西太平洋海域的镰状真鲨资源量下降到了原有水平的47%–50% (Rice & Harley, 2013; Clarke & Langley, 2018)。
	高风险	

	(低于25%)	
	未知, 高风险	
行为因素	低风险 (较少行为增加脆弱性)	
	中风险 (部分行为增加脆弱性)	新生幼鱼和数龄幼鱼栖息在沿岸珊瑚礁附近的育幼场所。在这一阶段, 它们主要活动于海床附近或中下层水层, 容易受到底层和中上层延绳钓渔业的伤害。幼鱼随后向近海移动, 趋向于聚集在漂浮物(天然或人造的浮式集鱼装置)下方; 它们经常聚集于海山附近, 并经常出没于金枪鱼群周围(Bonfil, 2008)。有分群现象: 亚成鱼在近海育儿场, 成鱼在更远的近海(Compagno, 1984)。
	高风险 (大量行为增加脆弱性)	
	未知, 高风险	
营养级	低风险 (营养级2–3)	
	中风险 (营养级3–4)	
	高风险 (营养级 > 4)	根据研究, 镰状真鲨营养级在4.2左右, 属于较高范畴(Cortés, 1999); Fishbase数据: 4.5。 **中国东太平洋延绳钓捕获个体实测: 4.6 ± 0.4 (李云凯等, 2018)。**
	未知, 高风险	
总体生物学脆弱性评估	**中等风险**	

2.2 保护问题

指标	风险等级	结果
渔业资源评估状况	低风险 (已进行资源评估, 未出现过度捕捞)	
	中风险 (已进行资源评估, 过度捕捞已经出现或正在出现)	
	高风险 (已进行资源评估, 过度捕捞确已出现)	渔业资源已经出现了过度捕捞, 且过度捕捞现象确实存在。WCPFC在2013年的资源评估认为已经下降到了原有资源量的30%。2018年进行的镰状真鲨渔业资源评估认为中西太平洋海域的镰状真鲨资源量下降到了原有水平的47%–50% (Rice & Harley, 2013; Clarke & Langley, 2018)。
	未知, 高风险 (未进行资源评估)	
国家物种红色名	低风险	

录评估	(已评估, 结果为无危LC)	
	中风险 (已评估, 结果为近危NT或易危VU)	
	高风险 (已评估, 结果为濒危EN或极危CR或数据缺乏DD)	
	未知, 高风险 (未评估)	镰状真鲨未列入中国国家重点保护野生动物名录, 未进行过国家红色名录评估。对于真鲨属(*Carcharhinus*)物种, 中国国家物种红色名录仅对短尾真鲨(*Carcharhinus brachyurus*)和乌翅真鲨(*Carcharhinus melanopterus*)两个物种进行过评估(汪松和解焱, 2009)。
IUCN红色名录评估等级(地区)	低风险 (已评估, 结果为无危LC)	
	中风险 (已评估, 结果为近危NT或易危VU)	除欧洲种群被评为数据缺乏DD外, 全球的镰状真鲨均为易危VU。 见https://www.iucnredlist.org/species/39370/205782570
	高风险 (已评估, 结果为濒危EN、极危CR或数据缺乏DD)	
	未知, 高风险 (未评估)	
IUCN红色名录评估等级(全球)	低风险 (已评估, 结果为无危LC)	
	中风险 (已评估, 结果为近危NT或易危VU)	镰状真鲨在全球范围被IUCN名录评级为易危VU
	高风险 (已评估, 结果为濒危EN、极危CR或数据缺乏DD)	
	未知, 高风险 (未评估)	
种群变化趋势	低风险 (种群数量稳定, 大于历史水平的70%)	
	中风险 (种群数量下	太平洋海域种群数量正在减少。根据IUCN的红色名录评估和WCPFC 2018年的渔业资源评估, 该物种的渔业资源量/种

	降, 为历史水平的40%–70%)	群数量已经下降到了历史水平的47%–50%。 https://www.iucnredlist.org/species/39370/205782570 https://www.wcpfc.int/sharks
	高风险 (种群数量下降, 为历史水平的40%以下)	
	未知, 高风险	
保护问题的地理范围	低风险 (仅有少量种群受到威胁)	
	中风险 (整个国家或区域性的种群受到威胁)	
	高风险 (全球种群都受到威胁)	全球范围内的种群都受到威胁; 该物种IUCN全球范围内评级为易危VU, 在全球范围内均受到兼捕和过度捕捞问题的影响。
	未知, 高风险	
整体保护问题的风险水平	**高风险**	

3. 物种所受压力相关风险水平

3.1 贸易压力

问题	风险等级	答案
合法贸易强度	低风险 (市场需求极少, 基本没有商品流通)	
	中风险 (市场需求中等, 有一定数量产品流通)	根据CITES贸易数据库的记录, 中国镰状真鲨的出口贸易中的主要商品种类为鱼翅。而且根据一项2006年的研究, 香港鱼翅拍卖市场中2%–6%的鱼翅为镰状真鲨的鱼翅(Clarke et al., 2006); 根据2020年的调查, 镰状真鲨鱼翅在广州鱼翅市场上占19.17%, 在香港鱼翅市场上占12.74% (Cardeñosa et al., 2022)。 镰状真鲨的肉及其他身体部分同样也会进入中国市场销售。但其销售细节由于缺乏研究和数据, 目前尚不清楚。 https://trade.cites.org/
	高风险 (市场需求高, 有大量产品流通)	
	未知, 高风险	
	该结论的可信程度 中等	
非法贸易强度	低风险 (无非法贸易)	
	中风险	国内贸易中, 镰状真鲨不属于我国保护动物, 国内贸易合法;

	(存在非法贸易)	而在海关执法领域, 少量针对镰状真鲨的非法贸易确实存在。根据中国海关官网, 在全国多个海关口岸, 海关工作人员都曾截获过走私或未申报的鱼翅及鱼皮、鱼肉、颌骨标本、软骨等其他鲨鱼制品。其中部分属于镰状真鲨。但镰状真鲨在海关所截获动物制品中具体所占比重缺乏定量研究。 http://www.customs.gov.cn/
	高风险 (存在大量非法贸易)	
	未知, 高风险	
	该结论的可信程度 中等	
整体贸易压力的风险水平	**中等风险**	
以上结论的整体可信度	**中等**	

3.2 渔业捕捞压力

问题	风险等级	答案
捕捞死亡率	低风险 (死亡率极低, 小于20%)	
	中风险 (死亡率处于20%–95%之间)	很少有研究确定延绳钓渔业的船上死亡率。剑鱼延绳钓渔业镰状真鲨死亡率的估计值从太平洋和大西洋的11% (Musyl et al., 2011)到55.8%和66.3% (Beerkircher et al., 2002; Coelho et al., 2012)不等。三项研究(发表于2014年至2016年)考察了与热带围网渔具相关的该物种死亡率。对镰状真鲨船上死亡率(59%–69%)和总体死亡率(81%–95%)的高估计反映了镰状真鲨在太平洋西部和中部(Hutchinson et al., 2015)和印度洋(Poisson et al., 2014)围网捕捞作业中遇到的恶劣条件。东太平洋(Eddy et al., 2016)记录的该物种船上死亡率较低(59%)。中国在中西太平洋的金枪鱼围网渔业中兼捕的鲨鱼物种主要为镰状真鲨, 有学者研究了2018–2019年中国远洋捕捞船队使用围网在中西太平洋海域兼捕的镰状真鲨的死亡率情况。两种主要的围网捕捞方式中, 捕捞自由鱼群(FSC)的围网兼捕镰状真鲨死亡率为0.00%–92.86%; 捕捞人工集鱼群(FAD)的围网兼捕镰状真鲨死亡率为20.26%–76.71%。两者之间无显著差别($P > 0.05$) (孙康等, 2021)。
	高风险 (死亡率高, >95%)	
	未知, 高风险	
	该结论的可信程度 高	
丢弃死亡率	低风险 (死亡率极低, 小于20%)	我国远洋渔船对所兼捕的鲨鱼物种中可以保留的物种进行完全地利用, 对不允许保留的物种在上岸后交予有关部门, 对鲨鱼进行完全利用, 不丢弃所捕鲨鱼。

	中风险 (死亡率处于20%–95%之间)	
	高风险 (死亡率高, >95%)	
	未知, 高风险	
	该结论的可信程度 中等	
体型/年龄/性别选择性	低风险 (捕捞无选择性)	
	中风险 (捕捞具一定程度选择性)	据我国自主研究, 中西太平洋渔船倾向于捕获体型较小的未成年个体: 中西太平洋延绳钓捕获个体中雌性优势叉长组为80–180 cm (总雌性样本的63.08%); 雄性优势叉长组为60–150 cm (总雄性样本的75.1%) (丁朋朋等, 2017)。 东太平洋船只则更倾向于捕获体型较大的成年个体: 优势全长组为160–220 cm (占总体样本数60.47%) (沈永富等, 2023)。
	高风险 (捕捞只针对某一性别/年龄/体型个体)	
	未知, 高风险	
	该结论的可信程度 中等	
IUU渔业规模 (非法, 未上报, 不受管理的渔业)	低风险 (无IUU渔业)	
	中风险 (有IUU渔业记录)	
	高风险 (大量IUU渔业)	
	未知, 高风险	中国不批准以鲨鱼为主要捕捞目标的渔业活动, 目前关于中国的镰状真鲨非法捕捞信息暂时未知。
	该结论的可信程度 中等	
整体捕捞压力的风险水平	**中等风险**	
以上结论的整体可信度	**中等**	

4. 现有的保护和管理措施

4.1 保护和管理措施(需专家讨论具体风险等级)

措施名称	措施内容

渔业许可证制度	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	根据《中华人民共和国渔业法》和《远洋渔业管理规定》, 所有中国远洋渔船均应办理登记、检验手续, 经批准后方可作业; 根据区域渔业管理组织要求, 对在相关海域作业的远洋渔船, 按规定履行注册程序。多部门联合强化远洋渔船审批、登记、捕捞许可和报废监管, 统一发布《中华人民共和国渔业捕捞许可证(公海)》等渔业船舶证书证件标准化格式。
渔业投入及产出控制制度	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	严格遵守区域渔业管理组织关于捕捞渔船数量和吨位限额制度、分鱼种捕捞配额制度。“十三五”期间, 远洋渔业规模保持稳定; “十四五”期间继续严格控制远洋渔业规模, 坚持远洋渔船数量控制在3,000艘以内、远洋渔业总产量控制在230万吨左右的目标。严格执行各区域渔业管理组织有关禁渔区、禁渔期的养护管理措施, 主动实施公海自主休渔措施。
完善数据收集与报送体系	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	不断完善远洋渔业基本生产统计数据的收集报送, 提高数据质量, 推进数据共享和集成管理。建立了涵盖远洋渔业企业信息、远洋渔船信息、船位监测、渔捞日志、渔获转载、国家观察员、港口采样、科学调查和生产性探捕等全方位的远洋渔业数据采集体系, 并按照有关区域渔业管理组织的规定, 及时报送各类渔业数据。中国主张充分合理的数据共享和研究, 使科学数据在管理决策中尽可能发挥最大作用, 同时切实保障数据安全, 为各区域渔业资源养护和长期可持续利用作出应有的贡献。
远洋渔业国家观察员制度	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	中国积极实施国家观察员制度, 持续推进国家观察员派遣工作规范化、制度化。中西部太平洋、南太平洋区域的观察员项目均通过相关区域渔业管理组织的审查或认证。在满足区域渔业管理组织有关观察员覆盖率(5%)的规定要求基础上, 积极推动电子观察员应用。2021年起启动实施公海转载观察员制度, 对未纳入区域渔业管理组织管理的转载活动, 进行监管。不断加强职业观察员队伍建设, 将渔业观察员纳入《中华人民共和国职业分类大典(2022年版)》职业工种范围, 为观察员制度的实施提供了制度保障。
远洋渔业渔捞日志制度	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	中国对公海海域金枪鱼、鱿鱼、竹荚鱼和秋刀鱼等渔业全面实施渔捞日志制度, 渔捞日志回收率达100%, 填报质量逐年提高; 对在有关合作国家海域开展的渔业活动, 按合作国家要求填报渔捞日志。积极开展电子渔捞日志的研发、测试和推广应用工作, 逐步实现公海渔船电子渔捞日志的全覆盖, 积极参与区域渔业管理组织的电子渔捞日志计划, 提高数据获取的及时性和准确性。2022年7月, 中国发布公海渔船电子渔捞日志有关管理措施, 明确经中国政府批准的所有公海渔船, 自2024年1月起全面实施电子渔捞日志管理。
伏季休渔制度	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	我国在渤海、黄海、东海、南海四大海区都实行全面的伏季休渔制度, 覆盖沿海11个省(市、区)和香港、澳门两个特别行政区, 休渔渔船近10万艘。35° N以北的海域休渔期为7月1日至9月1日, 35°–26°30' N之间海域为6月16日至9月15日, 26°30' N以南的海域为6月1日至8月1日, 上述海域内禁止拖网和帆张网作业; 12° N以北的南海海域, 包括北部湾为6月1日至8月1日, 除刺网、钓具、笼捕外的其他作业全部禁止。

关于进一步做好鲨鱼和蝠鲼物种履约管理工作的通知	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	2015年, 农业部渔业渔政管理局、国家濒危物种进出口管理办公室联合发布该通知。在公海作业的我国远洋渔船, 需要遵守区域渔业管理组织和我国法律法规的规定, 捕获CITES附录的鲨鱼和蝠鲼物种的, 需要做好记录, 并将头和尾部之外的鱼体需要保留至首次上岸点。渔船靠岸后, 交由县级以上渔业主管部门进行鉴定。经鉴定确系合法捕获的, 上报农业部渔业局批准并转国家濒管办。国家濒管办根据CITES公约有关规定审核办理海上引进证明。
加强远洋水产品进出口监管	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	中国严格实施水产品进出口监管, 积极履行市场国义务。根据相关区域渔业管理组织养护管理措施的要求, 对包括中国远洋渔船捕捞产品在内的大目金枪鱼、剑鱼、蓝鳍金枪鱼以及南极犬牙鱼实施进出口合法性认证。根据韩国、智利、欧盟等进口国(地区)以及俄罗斯等出口国要求, 对相关进出口产品进行合法性认证, 并按照相关国家核查要求进行调查反馈, 确保进出口渔获物来源合法合规。对列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》管制的物种, 按照要求实施海上引进。
严厉打击非法渔业活动	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	中国对远洋渔业实施严格监管, 坚持对违规行为“零容忍”, 积极采取立法、行政等措施打击违规远洋渔船和远洋渔业企业。对相关国家和国际组织等提供的有关中国渔船涉嫌违规线索, 认真予以调查, 对调查核实的违规远洋渔业企业和远洋渔船进行严厉处罚, 并通过适当形式通报。2016年以来, 先后取消6家、暂停22家远洋渔业企业从业资格, 根据违规情节轻重对相关企业所属渔船及船长给予取消项目、暂停项目、不予申报新项目、罚款等不同程度的处罚, 处罚金额达10多亿元。
海关严厉打击走私野生动物制品活动	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	中国海关法规定, 野生动物制品入关前必须进行申报, 经核查种类, 数量及合法性后方可入关。中国海关对未经申报的走私野生动物制品行为进行严厉打击。近年来, 各地海关口岸查获多起走私鱼翅及鱼皮等其他鲨鱼制品, 其中物种组成包括镰状真鲨。
WCPFC保护与管理措施2019年第4号	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	缔约方, 非缔约合作方及参与国家和地区渔船必须减少鲨鱼兼捕, 以鲨鱼为目标种类的渔船需要对鲨鱼做到“完全利用“, 不得割鳍弃鲨。每条鲨鱼个体必须与鱼鳍一起独立包装, 但长鳍真鲨, 镰状真鲨和鲸鲨三个物种任何渔船不得保存, 捕到应立即放生。若无意间捕到这三个物种, 应在卸货时第一时间上交政府部门
党政机关国内公务接待管理规定	低风险 中风险 高风险 未知, 高风险	该规定明确表示自2013年开始, 中国政府公务员公务接待中, 工作餐不得供应鱼翅。国内多家著名餐饮企业响应政府号召, 也不再售卖鱼翅。

a) 现有的管理措施是否合理, 能否减轻物种所受压力?

措施名称	履行机制如何	制定前是否收集并分析了足够数据	管理措施与专家意见是否一致	能否缓解物种所受压力

渔业许可证制度	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足
渔业投入与产出控制制度	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足
完善数据收集与报送体系	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足
远洋渔业国家观察员制度	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足
远洋渔业渔捞日志制度	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足

伏季休渔制度	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足
关于进一步做好鲨鱼和蝠鲼物种履约管理工作的通知	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足
加强远洋水产品进出口监管	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足
严厉打击非法渔业活动	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足
海关严厉打击走私野生动物制品	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足

WCPFC保护与管理措施2019年第4号	1.好(充分的履行机制) 2.中等(一些相关履行机制存在) 3.差(相关履行机制不足) 4.未知(相关履行机制缺乏信息)	1.数据收集和分析充分 2.收集并分析了部分数据 3.收集并分析了极其有限的数据 4.未进行数据的收集和分析	1.与专家意见一致 2.与专家意见部分一致 3.与专家意见不一致 4.未咨询专家意见	1.良好缓解 2.中等程度缓解 3.未能缓解 4.不适用于缓解物种压力 5.信息不足
标准				
低风险	履行机制充分, 数据收集和分析充分, 与专家意见一致, 良好缓解压力			
中风险	履行机制存在, 收集分析了部分数据, 与专家意见部分一致, 中等缓解压力			
高风险	履行机制不足, 数据收集和分析极少, 与专家意见不一致, 未能缓解/不适用于缓解压力			
未知, 高风险	措施的制定和履行信息未知			
现有管理措施风险等级	**保护与管理措施的制定和实施效果暂时未知, 高风险**			

注: 保护与管理措施的制定和实施效果需要组织相关专家进行研讨后得出结果。

5. 镰状真鲨从海上引进整体风险等级

镰状真鲨从太平洋公海引进的整体风险等级预估为**中等**。以上海海洋大学为代表的国内科研机构, 已对中国在中西太平洋和东太平洋公海海域的镰状真鲨捕捞量、年龄和生长、营养级等生物学脆弱性指标, 以及捕捞死亡率等渔业压力指标做了一定的研究。但在NDF框架制定过程中, 仍存在着评级为高风险的警示因子。在生物学脆弱性方面, 镰状真鲨体型较大, 种群内禀增长率低, 营养级高; 保护方面, 国内尚未对镰状真鲨进行物种红色名录评估, 未将镰状真鲨列入国家重点保护野生动物名录; 保护和管理措施方面, 较为缺乏针对镰状真鲨的政策及法律法规, 且已有措施的制定情况和实施效果仍有待相关专家进行讨论。未来针对镰状真鲨从海上引进的具体案例正式开展NDF时, 应对框架中的各高风险因子进行重点关注。

6. 进一步养护和管理建议

基于本NDF框架的内容, 以下将对镰状真鲨的养护和管理提出6点进一步建议:

（1） NDF的进行和提交, 需要CITES履约机构及相关科研和管理部门的通力合作。CITES履约机构分为管理机构和科学机构。我国的CITES管理机构为国家濒危物种进出口管理办公室(濒管办); 科学机构为国家濒危物种科学委员会(濒科委)。在中国, 软骨类的科学研究工作主要由中国科学院动物研究所、中国水产科学研究院东海水产研究所、上海海洋大学等机构展开: 中国科学院动物研究所擅长以精准的研究手段判断物种和种群的多样性水平、种群动态和致危机制, 谱系和溯源研究可以保证国际

上更多的数据共享; 东海所擅长形态学分类并保有大量国内外软骨鱼类标本; 上海海洋大学常年执行农业部远洋渔业观察员项目, 对海上引进鲨鱼标本的采集和鲨鱼生物学及生活史研究具有得天独厚的条件; 软骨鱼类的资源保护和管理, 主要由农业农村部渔业渔政管理局负责; 中国海关及其附属科学机构, 则活跃于濒危野生生物进出口管理的第一线(Zhang et al., 2024)。NDF工作中, 既需要大力保护鲨鱼资源, 在国际履约中承担大国责任; 也需要多机构联合决策, 维护本国渔业利益。具体履约工作中, 履约机构应与科研和管理部门通力合作, 多方调研, 厘定出最关乎国家利益和最应优先进行NDF的物种和种群。

（2） 开展系统全面的资源调查和科学研究。中国对所捕捞的附录II软骨鱼类的生物学信息, 仍然欠缺足够的自主研究, 目前所掌握的自主数据达不到提交正式NDF的水平。本研究所编制的镰状真鲨NDF框架中, 对于中国所捕获的镰状真鲨的种群遗传学结构、种群内禀增长率、自然死亡率等种群相关信息, 还缺乏实测数据支持。未来我国也应进一步使用现代种群遗传学研究方法对列入附录II的软骨鱼类种群结构进行研究, 以更好地划分保护和管理单元并合理引用区域渔业组织和研究机构已公开的科学数据。在掌握种群遗传结构的同时联合开展鲨鱼生活史的研究, 对捕捞种群的内禀增长率、自然死亡率进行研究, 以获取更多的自主数据用于提交正式的NDF, 以及对捕捞量制定配额, 并在上述相关宏微观研究中, 培养我国迫切需要的软骨鱼类研究人才和队伍。

（3） 建立完善的软骨鱼类监测管理机制。本研究的NDF框架编制过程中发现, 对于镰状真鲨所受贸易压力的细节, 尚缺乏自主研究, 各类鲨鱼制品中镰状真鲨所占的比重了解不够充分, 海关走私截获物中镰状真鲨所占份额也缺乏信息。应采取分子鉴定与形态鉴定相结合的方式, 对附录软骨鱼类的贸易物种和贸易量进行定期市场调查。DNA条形码技术及与之相关的研发手段可以对软骨鱼类制品进行物种识别(Zeng et al., 2016)。这些技术的开发、使用和推广将为软骨鱼类贸易压力的研究提供有力支持。

（4） 针对具体案例开展NDF时, 应组织相关专家对保护和管理措施的制定和实施效果进行研判。NDF框架的第四步中, 除了对保护和管理措施进行罗列, 还应对每条措施的制定和实施情况进行评估, 具体包括: 履行机制如何; 制定前是否收集和分析了足够数据; 管理措施与专家意见是否一致; 能否缓解物种所受压力。这些评估需要由相关领域专家研判后才能得出较为准确的结论。

（5） 建立软骨鱼类保护的区域合作机制。CITES附录II中NDF提交较多的软骨鱼类, 如镰状真鲨、大青鲨等, 分布广泛, 洄游性强; 软骨鱼类的贸易和加工产业链, 往往也涉及多个国家和地区。由此看来, 软骨鱼类的保护需要建立区域合作机制, 以高效协调各方行动。各区域渔业管理组织(Regional Fishery Management Organisitions, RFMOs)掌握着广阔的大洋区域内远洋鱼类及其他动物的捕捞信息, 中国方面应加强与区域渔业管理组织的合作, 获取关于附录软骨鱼类物种捕捞和管理的更精确信息。

（6） 关注国际和国内软骨鱼类保护的不对称性。在全球软骨鱼类种群和资源衰退的背景之下, CITES对软骨鱼类的生存状况愈发关注, 目前已有超过200种软骨鱼类被列入CITES附录; 中国有分布的259种软骨鱼类中, 有50%以上被IUCN评估为“受威胁状态”; 与此相对, 列入中国国家重点保护野生动物名录的软骨鱼类仅有4个物种——噬人鲨(*Carcharodon carcharias*)、姥鲨(*Cetorhinus maximus*)、鲸鲨和黄半魟(*Hemitrygon bennetti*, 仅限珠江淡水种群) (Zhang et al., 2010; Rigby et al., 2020)。CITES附录I和附录II中列入的物种, 除上述3种鲨类外, 在中国均不属于受保护物种。本文所涉及的镰状真鲨目前仍处于“暂缓核准”进入保护名录状态。附录物种的捕捞和贸易数据以及相应配额划分方面, 在我国仍存在显著空白, 这也是今后开展鲨鱼NDF最为困难的地方。我国软骨鱼保护相关的法律法规与目前CITES对水生生物, 特别是软骨鱼的关注程度之间存在一定的不对称性, 这一差距可能制约中国履约成效, 建议主管部门尽快统筹协调, 完善相关制度, 以提升中国的国际履约能力。

参考文献

Beerkircher LR, Cortes E, Shivji MS (2002) Characteristics of shark bycatch observed on pelagic longlines off the southeastern United States, 1992–2000. Marine Fisheries Review, 64(4), 40.

Bonfil R (2008) The biology and ecology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. In: Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation. Blackwell Publishing, Oxford.

Bonfil R, Mena R, de Anda D (1993) Biological paramenters of commercially exploited silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, from the Campeche Bank, Mexico. NOAA Tech. Rep. NMFS, 115, 73–86.

Branstetter S (1987) Age, growth and reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of

Mexico. Environmental Biology of fishes, 19, 161–173.

Cardeñosa D, Shea SK, Zhang H, Fischer GA, Simpfendorfer CA, Chapman DD (2022) Two thirds of species in a global shark fin trade hub are threatened with extinction: Conservation potential of international trade regulations for coastal sharks. Conservation Letters, 15(5), e12910.

Clarke CR, Karl SA, Horn RL, Bernard AM, Lea JS, Hazin FH, Prodöhl PA, Shivji MS (2015) Global mitochondrial DNA phylogeography and population structure of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. Marine Biology, 162, 945–955.

Clarke S, Langley A, Lennert-Cody C, Aires-da-Silva A, Maunder M (2018) Pacific-wide silky shark (*Carcharhinus falciformis*) stock status assessment. In: Scientific Committee Fourteenth Regular Session, Western and Central Pacific Fisheries Commission.

Clarke SC, Magnussen JE, Abercrombie DL, McAllister MK, Shivji MS (2006) Identification of shark species composition and proportion in the Hong Kong shark fin market based on molecular genetics and trade records. Conservation Biology, 20, 201–211.

Coelho R, Fernandez-Carvalho J, Lino PG, Santos MN (2012) An overview of the hooking mortality of elasmobranchs caught in swordfish pelagic longline fishery in the Atlantic Ocean. Aquatic Living Resources, 25, 311–319.

Compagno LJV (1984) FAO species catalogue, Vol. 4. Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) Fisheries Synopsis No. 125, 4 (2), 251–655.

Cortés E (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES Journal of Marine Science, 56, 707–717.

Cortés E (2002) Incorporating uncertainty into demographic modeling: Application to shark populations and their conservation. Conservation Biology, 16, 1048–1062.

Cortés E, Domigo A, Miller P, Forselledo R, Mas F, Arocha F, Campana S, Coelho R, Da Silva C, Hazin FHV, Holtzhausen H, Keene K, Lucena F, Ramirez K, Santos MN, Semba-Murakami Y, Yokawa K (2015) Expanded ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. Collective Volume of Scientific Papers, ICCAT, 71, 2637–2688.

Ding PP, Dai XJ, Gao CX, Wu F, Wang T (2017) Preliminary study of biological information for silky shark in the Western and Central Pacific Ocean. Marine Sciences, 41(10), 33–40. (in Chinese with English abstract) [丁朋朋, 戴小杰, 高春霞, 吴峰, 王腾 (2017) 中西太平洋镰状真鲨的生物学信息初步研究. 海洋科学, 41(10), 33–40.]

Eddy C, Brill R, Bernal D (2016) Rates of at-vessel mortality and post-release survival of pelagic sharks captured with tuna purse seines around drifting fish aggregating devices (FADs) in the equatorial eastern Pacific Ocean. Fisheries Research, 174, 109–117.

Furlong-Estrada E, Tovar-Avila J, Rios-Jara E (2014) Ecological risk assessment of artisanal capture methods on sharks fished at the entrance of the Gulf of California. Hidrobiológica, 24(2), 83–97.

Grant MI, Smart JJ, White WT, Chin A, Baje L, Simpfendorfer CA (2018) Life history characteristics of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the central west Pacific. Marine and Freshwater Research, 69, 562–573.

Hall NG, Bartron C, White WT, Dharmadi, Potter IC (2012) Biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Carcharhinidae) in the eastern Indian Ocean, including an approach to estimating age when timing of parturition is not well defined. Journal of Fish Biology, 80, 1320–1341.

Hutchinson MR, Itano DG, Muir JA, Holland KN (2015) Post-release survival of juvenile silky sharks captured in a tropical tuna purse seine fishery. Marine Ecology Progress Series, 521, 143–154.

Jabado RW, Morata AZA, Bennett RH, Finucci B, Ellis JR, Fowler SL, Grant MI, Barbosa AP, Sinclair SL (eds.) (2024) The Global Status of Sharks, Rays, and Chimaeras. IUCN, Gland.

Joung SJ, Chen CT, Lee HH, Liu KM (2008) Age, growth, and reproduction of silky shark, *Carcharhinus falciformis*, in northeastern Taiwan waters. Fisheries Research, 90(1–3), 78–85.

Li YK, Gao XD, Wang LY, Fang L (2018) Trophic niche portioning of pelagic sharks in Central Eastern Pacific inferred from stable isotope analysis. Chinese Journal of Applied Ecology, 29, 309–313. (in Chinese with English abstract) [李云凯, 高小迪, 王琳禹, 方琳 (2018) 东太平洋中部中上层鲨鱼群落营养生态位分化. 应用生态学报, 29, 309–313.]

Li CY, Tsai WP, Ranatunga RR, Samidon M, Liu SY (2023) Genetic stock structure of the silky shark *Carcharhinus falciformis* in the Indo-Pacific Ocean. PLoS ONE, 18, e0292743.

Musyl MK, Brill R, Curran DS, Fragoso NM, McNaughton L, Nielsen A, Kikkawa BS, Moyes CD (2011) Post release survival, vertical and horizontal movements, and thermal habitats of five species of pelagic sharks in the central Pacific Ocean. Fishery Bulletin, 109(4), 341.

Oshitani S, Nakano S, Tanaka S (2003) Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the Pacific Ocean. Fisheries Science, 69, 456–464.

Poisson F, Filmalter JD, Vernet AL, Dagorn L (2014) Mortality rate of silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) caught in the tropical tuna purse seine fishery in the Indian Ocean. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 71, 795–798.

Rice J, Harley S (2013) Updated stock assessment of silky sharks in the Western and Central Pacific Ocean. In: Scientific Committee Ninth Regular Session, Western and Central Pacific Fisheries Commission.

Rigby CL, Bin Ali A, Chen X, Derrick D, Dharmadi, Ebert DA, Fahmi, Gautama DA, Herman K, Ho H, Hsu H, Krajangdara T, Seyha L, Sianipar A, Vo VQ, Yuneni RR, Zhang J (2020) *Hemitrygon bennetti*. The IUCN Red List of Threatened Species: e.T161533A104115348. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T161533A104115348.en. (accessed on 2026-03-17)

Shen YF, Zang DS, Wu F, Dai XJ, Li YK (2023) Age and growth of silky shark, *Carcharhinus falciformis*, from the Eastern Pacific by vertebrae. Journal of Fisheries of China, 47(8), 97–108. (in Chinese with English abstract) [沈永富, 臧东升, 吴峰, 戴小杰, 李云凯 (2023) 东太平洋镰状真鲨年龄和生长. 水产学报, 47(8), 97–108.]

Smith SE, Au DW, Show C (1998) Intrinsic rebound potentials of 26 species of Pacific sharks. Marine and Freshwater Research, 49, 663–678.

Sun K, Dai XJ, Gao CX, Wu F, Wang XF (2021) The analysis of catch rate and mortality on the bycatch of silky shark (*Carcharhinus falciformis*) in different operating modes of purse seine in the Western and Central Pacific Ocean. Marine Science Bulletin, 40, 434–440. (in Chinese with

English abstract) [孙康, 戴小杰, 高春霞, 吴峰, 王学昉 (2021) 中西太平洋围网不同作业方式兼捕镰状真鲨渔获率和死亡率分析. 海洋科学通报, 40, 434–440.]

Wang S, Xie Y (2009) China Species Red List, Volume II: Vertebrates, Part I. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [汪松, 解焱 (2009) 中国物种红色名录 第二卷 脊椎动物 上册. 高等教育出版社, 北京.]

Zeng Y, Wu ZZ, Zhang CG, Meng ZB, Jiang ZG, Zhang J (2016) DNA barcoding of mobulid ray gill rakers for implementing CITES on elasmobranch in China. Scientific Reports, 6, 37567.

Zhang J, Chen JJ, Lu HM (2024) China. In: The Global Status of Sharks, Rays, and Chimaeras (eds Jabado RW, Morata AZA, Bennett RH, Finucci B, Ellis JR, Fowler SL, Grant MI, Barbosa AP, Sinclair SL), pp. 1629–1645. IUCN, Gland.

Zhang J, Yamaguchi A, Zhou Q, Zhang C (2010) Rare occurrences of *Dasyatis bennettii* (Chondrichthyes: Dasyatidae) in freshwaters of Southern China. Journal of Applied Ichthyology, 26, 939–941.

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (6): 26073, pages 1–10
doi: 10.17520/biods.2026073
cstr: 32101.14.biods.2026073

•保护与治理对策•

人工智能背景下中国履行《生物多样性公约》获取与惠益分享制度的挑战与优化路径

李保平*，张展豪，魏雅丹*

桂林电子科技大学法学院，广西桂林 541004

摘要：《生物多样性公约》及其项下《名古屋议定书》构建了全球生物多样性获取与惠益分享的核心国际法框架，旨在通过公平公正的利益分配推动生物多样性保护与可持续利用。中国作为首批缔约方，已将该制度纳入国家战略，并通过《知识产权强国建设纲要》等政策文件及《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》等成果践行着大国担当。然而，在人工智能技术重塑生态治理模式、全球生物多样性保护进入数智化新阶段的背景下，获取与惠益分享制度仍面临核心术语界定适配性不足、权属分置与操作程序滞后、国际公约之间的协同不畅等挑战，尚未形成与数智化发展相适应的成熟制度体系。本文立足当前人工智能与生态环境前沿发展态势，结合跨境遗传资源数据采集、算法育种、传统知识数字化开发等典型实践案例，提出应精准界定核心术语适配标准、构建人工智能赋能的权属分置与流程优化机制，以及建立智能协同的国际公约协调体系等对策，为中国高质量履行《生物多样性公约》，实现遗传资源与传统知识的可持续利用及公平惠益分享提供技术支撑与制度参考。

关键词：生物多样性公约；获取与惠益分享；人工智能；生态数智化；遗传资源数字序列信息

李保平，张展豪，魏雅丹 (2026) 人工智能背景下中国履行《生物多样性公约》获取与惠益分享制度的挑战与优化路径. 生物多样性, 34, 26073. doi: 10.17520/biods.2026073; cstr: 32101.14.biods.2026073.
Li BP, Zhang ZH, Wei YD (2026) Challenges and optimization paths for China in implementing the access and benefit-sharing system of the Convention on Biological Diversity in the context of artificial intelligence. Biodiversity Science, 34, 26073. doi: 10.17520/biods.2026073; cstr: 32101.14.biods.2026073.

Challenges and optimization paths for China in implementing the access and benefit-sharing system of the Convention on Biological Diversity in the context of artificial intelligence

Baoping Li*, Zhanhao Zhang, Yadan Wei*

Law School, Guilin University of Electronic Technology, Guilin, Guangxi 541004, China

ABSTRACT

Background & Aims: The Convention on Biological Diversity (CBD) and its Nagoya Protocol have established a core international legal framework for the access and benefit-sharing (ABS) of genetic resources and associated traditional knowledge, aiming to advance biodiversity conservation and sustainable use through fair and equitable benefit distribution. Global biodiversity governance is undergoing rapid digital and intelligent transformation. Artificial intelligence (AI) is deeply integrated into genetic resource monitoring, digital sequence information (DSI) collection, AI-assisted breeding, and digital conservation of traditional knowledge, bringing both opportunities and new challenges to the ABS system under the Convention on Biological Diversity (CBD) and its Nagoya Protocol. As a major biodiversity country and key contracting party, China has incorporated ABS into national strategies, promoted the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework, and established the Kunming Biodiversity Fund. However, China's ABS system is not fully adapted to AI-driven digital scenarios, especially in the governance of DSI and digitalized traditional knowledge. This study aims to identify the core challenges in terminology adaptation, ownership allocation, operational procedures, and international coordination, and to propose digital-oriented and feasible pathways for

收稿日期 Received: 2026-03-06; 接受日期 Accepted: 2026-05-20
基金项目：国家社会科学基金(22BMZ032) Supported by the National Social Science Foundation of China (22BMZ032)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: ping@guet.edu.cn; wyd@guet.edu.cn

improving China's ABS implementation. The objectives are to enhance compliance with CBD obligations, safeguard national biodiversity sovereignty and the rights of indigenous and local communities, and achieve fair and equitable benefit-sharing and sustainable use of genetic resources and associated traditional knowledge in the AI era.
Results: As an early contracting party, China has integrated the ABS system into its national strategy, fulfilled major-country responsibilities by issuing policy documents such as the Outline for Building a Powerful Country in Intellectual Property (2021–2035), contributed to international outcomes including the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework, and set up a biodiversity conservation fund for financial support. However, as AI reshapes ecological governance and global biodiversity conservation enters a new digital and intelligent era, China's ABS system still faces challenges: insufficient adaptability of core term definitions, outdated ownership separation and operational procedures, and weak coordination with international conventions. Meanwhile, practical constraints such as enterprise resistance, high technical costs, international negotiation divergences, and emerging risks including algorithm opacity, data security, and cross-border abuse of digital sequence information on genetic resources (DSI) further impede implementation. A mature institutional system compatible with digital and intelligent development has not yet been established.
Suggestions: To adapt to the AI era, China needs digital-oriented institutional innovation for upgrading its ABS system. We suggest establishing digital-adapted evaluation system to clarify the qualification of local communities and the ownership of digitalized traditional knowledge. An AI-empowered mechanism for ownership separation and whole-process tracing supported by blockchain and big data platforms should be constructed to regulate DSI collection, cross-border flow, and benefit distribution. Coordination with related international conventions should be strengthened through digital rule alignment and genetic resource source disclosure requirements. These pathways can improve the efficiency, fairness, and enforceability of the ABS system, protect national biodiversity security and community rights, and provide a Chinese solution for the global digital governance of genetic resources and traditional knowledge under the post-2020 global biodiversity framework.
Key words: Convention on Biological Diversity; access and benefit-sharing; artificial intelligence; ecological digitalization; digital sequence information on genetic resources

在全球生态环境治理数智化转型加速推进的今天, 《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity, CBD)及其项下《名古屋议定书》依然是全球生物多样性保护与遗传资源可持续利用的核心法律基石, 国际公约确立的获取与惠益分享制度(access and benefit-sharing, ABS)已成为平衡遗传资源保护与利益分配的关键机制。中国作为生物多样性大国和公约的核心缔约国, 始终以高度的责任感推进ABS制度落地: 在政策层面, 《知识产权强国建设纲要(2021–2035年)》《中国生物多样性保护战略与行动计划(2023–2030年)》等文件将遗传资源及传统知识保护纳入顶层设计; 在国际层面, 通过推动《昆明宣言》《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(以下简称《昆蒙框架》)的达成, 为全球生物多样性获取与惠益分享制度实施贡献中国智慧(徐靖和王金洲, 2023); 在实践层面, 率先设立昆明生物多样性基金, 构建生物多样性保护多元化资金保障体系, 赢得国际社会广泛认可。

当前, 人工智能(artificial intelligence, AI)技术已深度渗透到生态环境治理的全链条, 从遗传资源的智能监测、传统知识的数字化保护到惠益分享的流程追溯, 数智化工具正为获取与惠益分享制度带来革命性机遇。但不容忽视的是, 中国在获取与惠益分享制度的推进速度方面, 尚未跟上技术革新与国际治理的双重需求。如国际核苷酸序列数据库协作组织(International Nucleotide Sequence Database Collaboration, INSDC)要求生物样本来源地、原产地元数据强制披露, 并将来源披露作为数据共享前提(INSDC, 2023)。但国内跨境采集的惠益分享义务尚未与INSDC的跨境惠益分享规则相对应。因此, 仍存在遗传资源数字序列信息跨境获取和利用时未履行来源披露与惠益分享义务的风险, 导致国内规则与国际数据库规则脱节。人工智能育种企业利用多区域遗传资源数据训练算法却无法追溯社区贡献度的问题也屡见不鲜。生物遗传资源的分布式特征与人工智能监测数据的碎片化矛盾凸显, 传统知识的数字化传播引发权属界定新难题, 不同国际公约在数智化场景下的规则冲突更加复杂, 中国尚未构建起适配人工智能时代需求的获取与惠益分享制度体系, 这在一定程度上制约了生物多样性保护的精细化水平与惠益分享的公平性实现。基于此, 本文将立足中国国情, 结合人工智能与生态环境领

域前沿技术及典型实践案例, 系统梳理获取与惠益分享制度实施中的核心挑战, 探索兼具创新性与可行性的解决路径, 综合运用理论研究与实证分析等方法, 旨在为高效履行《生物多样性公约》提供技术支持与决策参考。

1 《生物多样性公约》获取与惠益分享制度的核心框架与数智化新要求

1.1 遗传资源与传统知识获取与惠益分享的核心条款演进

CBD构建了全球生物多样性获取与惠益分享的基础制度框架, 明确了遗传资源国家主权、事先知情同意(prior informed consent, PIC)、共同商定条件(mutually agreed terms, MAT)、公平公正惠益分享等核心原则。《名古屋议定书》作为CBD的补充协定, 进一步细化了获取程序、惠益类型和履约监督等可操作规则, 共同形成覆盖遗传资源与传统知识的完整ABS国际法体系。随着人工智能技术深度应用于遗传资源勘探、遗传资源数字序列信息(digital sequence information on genetic resources, DSI)采集、智能育种研发等场景, CBD与《名古屋议定书》的传统条款在数智化场景下出现适用边界模糊、解释依据缺失等突出问题, ABS制度面临全新挑战。首先, “获取”的定义被数字技术突破。人工智能对跨境遗传资源数据的实时采集、分析与建模, 未发生实体资源转移, 是否构成CBD所指的“获取”行为, 现有条款无明确界定。2024年某国际生物科技企业通过智能监测设备对中国云南西双版纳野生药用植物进行DSI采集, 未进行实体资源转移也未履行PIC程序, 该行为的定性在现有公约框架下缺乏明确法律依据(赵富伟, 2025)。其次, DSI的惠益分享规则相对空白。全球大型遗传数据库(如INSDC)中约15%的植物DSI来源于中国, 但相关惠益分享实现率不足5%, DSI是否纳入ABS规制、如何落实惠益分享, 尚未形成统一认定标准(CBD, 2025)。最后, AI创新成果的惠益主体难以界定。如: 国内某育种企业基于全国10余省份水稻遗传资源数据训练AI育种模型并实现商业化, 原始资源提供社区未获得任何惠益补偿, 算法育种成果的惠益分配主体与分配方式缺乏规则指引。

在传统知识保护方面, 《生物多样性公约》第8(j)条及《名古屋议定书》第7、12条赋予土著和地方社区持有传统知识的获取与惠益分享权利, 但未明确口头传承、文献记录及数字化转化等不同形式传统知识的保护路径(薛达元, 2017)。当前, 人工智能技术已推动传统知识进入数字化传播新阶段, 相关商业开发案例凸显了规则适配的迫切性。例如: 中医典籍的智能检索数据库已面向全球开放, 境外药企可通过不同的检索平台获取古方文献数据用于新药研发并申请专利, 却未与中国相关主体达成惠益分享协议; 某科技企业利用自然语言处理技术对苗族传统育种经验进行算法建模, 开发的智能育种系统实现商业收益后, 未向苗族社区分配利益, 引发权属纠纷。这些案例使得传统知识的适用边界大幅拓展, 但也导致“公知领域”与“专有权利”的划分更加模糊, 现有的公约条款难以覆盖数字化场景下传统知识的获取与惠益分享规则需求。

1.2 国际公约的协同关系与数智化冲突

全球生物多样性获取与惠益分享治理由多个国际公约协同支撑。《生物多样性公约》、《名古屋议定书》、《粮食与农业植物遗传资源国际条约》(International Treaty on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture, ITPGRFA)、《与贸易相关的知识产权协定》(Agreement on Trade-Related Aspects of Intellectual Property Rights, TRIPS)、《国际植物新品种保护公约》(International Convention for the Protection of New Varieties of Plants, UPOV)、《产权组织知识产权、遗传资源和相关传统知识条约》(WIPO Treaty on Intellectual Property, Genetic Resources and Associated Traditional Knowledge, WIPO GRATK Treaty)共同构成多元国际法体系。但各公约在立法目标、适用范围与利益导向上存在固有差异(于文轩, 2013)。ITPGRFA采用多边机制体现粮农遗传资源的获取与惠益分享, 与CBD形成功能互补; WIPO GRATK条约以专利来源强制披露为核心, 与CBD的ABS原则形成规范对接, 旨在通过知识产权程序保障遗传资源来源透明与惠益分享落实。而TRIPS与UPOV则以现代知识产权保护为核心, 更侧重技术创新方权益, 对遗传资源与传统品种原始提供方的惠益保障明显不足(张小勇, 2018)。获取与惠益分享相关国际条约核心规则及数智化适配性比较如表1所示。

表1　获取与惠益分享相关国际条约的核心规则及数智化适配性比较

Table 1　Core rules relevant international treaties on access and benefit-sharing and comparison of their digital adaptability

项目 Item	公约要旨 Core objective	与CBD关系 Relationship with CBD	遗传资源获取与惠益分享核心规则 Core rules on access and benefit-sharing of genetic resources	传统知识获取与惠益分享规则 Rules on access and benefit-sharing for traditional knowledge	数智化适配性主要缺口 Main gaps in Digital & AI adaptability
《生物多样性公约》 Convention on Biological Diversity (CBD)	基础国际条约, 统筹生物多样性保护与可持续利用 A foundational international treaty governing the conservation and sustainable use of biological diversity	–	国家主权原则; 事先知情同意与共同商定条件规则 Principle of national sovereignty; prior informed consent and mutually agreed terms regimes	承认传统知识重要性 Recognizes the significance of traditional knowledge	缺乏人工智能场景“获取”“惠益”的界定标准 Lacks defined criteria for “access” and “benefits” under artificial intelligence scenarios
《名古屋议定书》 Nagoya Protocol	CBD补充法律文件, 细化获取与惠益分享规则 Supplementary legal instrument to the CBD that elaborates access and benefit-sharing rules	补充并细化CBD中获取与惠益分享规定 Supplements and elaborates the access and benefit-sharing provisions of the CBD	提供获取与惠益分享法律框架; 明确经济与非经济惠益形式 Establishes a legal framework for access and benefit-sharing; defines monetary and non-monetary benefits	确保土著和地方社区的PIC与惠益分享 Guarantees PIC and benefit-sharing for indigenous and local communities	未覆盖数字化传统知识的获取与惠益分享规则 Fails to cover access and benefit-sharing rules for digitized traditional knowledge
《粮食和农业植物遗传资源国际条约》 International Treaty on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture (ITPGRFA)	专注于粮农植物遗传资源的国际法律框架 International legal framework focusing on plant genetic resources for food and agriculture	与CBD相辅相成, 侧重粮农植物遗传资源 Complementary to the CBD, with a special focus on agricultural plant genetic resources	多边获取与惠益分享系统; 设立多边惠益分享基金 Multilateral access and benefit-sharing system set up a multilateral benefit-sharing fund	涉及与粮农相关的传统知识保护利用 Covers the conservation and utilization of food and agriculture related traditional knowledge	多边系统未对接人工智能数据追溯平台 The multilateral system is not linked to AI data traceability platforms
《与贸易相关的知识产权协定》 Agreement on Trade-Related Aspects of Intellectual Property Rights (TRIPS)	世贸组织管辖的多边贸易协定, 聚焦知识产权保护 Multilateral trade agreement under WTO focusing on intellectual property protection	知识产权保护与生物多样性保护目标一致 Aligns with the objectives of biodiversity conservation through intellectual property protection	知识产权商业化惠益, 不专门针对遗传资源 Regulates commercial benefits from intellectual property, with no special provisions for genetic resources	无专门规定 No dedicated provisions	未明确人工智能育种成果的知识产权归属 Does not clarify intellectual property ownership of AI-bred crop varieties
《国际植物新品种保护公约》 International Convention for the Protection of New Varieties of Plants (UPOV Convention)	植物新品种保护及产权相关国际公约 International convention on the protection of new plant varieties and related proprietary rights	CBD在植物新品种保护方面的补充 CBD as complement to the new plant variety protection system	植物新品种商业利用相关惠益分享 Benefit-sharing related to the commercial utilization of new plant varieties	涉及与植物新品种相关的传统知识保护问题 Addresses issues on protecting traditional knowledge associated with new plant varieties	缺乏算法育种与传统品种权益的协调规则 Lacks coordination rules for algorithmic breeding and rights to traditional varieties

人工智能与遗传资源数字序列信息的深度应用, 让传统规则差异全面升级为数智化冲突, 公约间协同失灵问题集中暴发(Lawson et al., 2024)。第一, 《粮食与农业植物遗传资源国际条约》的多边惠益分享系统尚未实现与人工智能育种数据平台的对接和追溯互通, 导致跨境粮农遗传资源利用轨迹无法追踪、贡献度难以量化。例如, 中国某AI育种企业整合了全球20余个国家的小麦遗传资源数据进行品种研发, 因多边系统与企业智能平台的数据标准不统一, 无法精准核算各资源提供国的贡献度, 惠益分享难以落地。第二, 知识产权规则与AI育种权益分配脱节。《植物新品种保护国际公约》对植物新品种进行知识产权保护, 聚焦植物新品种权保护, 但未覆盖基于传统品种数据训练形成的算法育种成果, 权利归属与惠益分配存在规则空白, 可能会导致传统品种提供社区的权益被忽视。如2025年国内某企业基于广西瑶族社区的传统玉米品种数据训练AI算法, 培育的高抗旱玉米新品种获得植物新品种权, 商业化后为企业带来巨额收益, 但瑶族社区未获得任何惠益补偿。第三, WIPO条约与CBD在数智化场景下衔接不足。WIPO GRATK条约的来源披露义务未明确覆盖DSI与算法模型训练数据, 在AI驱动的跨境数据采集、算法育种等场景中, 难以通过专利审查环节实现对CBD框架下PIC、MAT义务的有效核验。第四,

数智化协同机制整体缺失。尽管CBD要求缔约方在互不冲突前提下协同履约, 但DSI利用、算法创新、跨境数据流动等新型场景尚未被纳入公约框架, 数智化场景下的规则协同机制尚未建立, 这为中国等缔约方实施获取与惠益分享制度带来新的挑战。

2 中国履行《生物多样性公约》获取与惠益分享制度的困境与数智化挑战

2.1 核心术语的中国适配性不足与数智化适配缺口

土著和地方社区是《生物多样性公约》《名古屋议定书》的核心术语, 但国际文书未明确其定义与指征。中国虽不存在狭义上的土著社区, 但存在具有原住民特征的广义民族地方社区, 其是否具备传统知识获取与惠益分享权利主体资格, 成为制度实施的首要难题。土著和地方社区适用性评价指标体系的构建, 从社会、经济、文化、资源环境4个维度开展主体资格认定, 为我国民族地方社区适用ABS规则提供了量化依据(李保平和薛达元, 2021)。但该评价指标体系尚未融入数智化评价维度, 难以适配数字化场景下的权利主体认定需求。例如, 云南纳西族社区已建立东巴文化相关传统知识数字化数据库, 具备人工智能技术应用能力, 而部分偏远民族社区尚未实现传统知识数字化, 二者在数字化保护能力上差异显著, 但现有指标体系无法区分该差异, 导致数字化能力较强的社区其数字化成果的权益难以得到精准保护。

中国生物多样性相关传统知识涵盖了传统选育农业遗传资源、传统医药、与生物资源可持续利用相关的传统技术及生产生活方式、与生物多样性相关的传统文化、传统生物地理标志产品相关知识(马瑛等, 2019), 且正加速向数字化转型。但现有获取与惠益分享制度未明确数字化传统知识的权属界定标准, 相关实践案例已凸显权益保护的漏洞。例如, 贵州苗族社区与某科技企业合作, 利用AI技术对传统苗药种植经验进行数字化建模形成算法模型, 该企业利用该模型进行商业化开发后, 否认社区对模型的所有权, 引发法律诉讼; 境外某机构通过智能数据抓取技术获取中国传统医药知识数据库的上万条数据, 用于开发智能诊疗产品并实现海外商业化, 却未履行PIC与MAT程序, 相关社区与国家的权益均未得到保障。这些问题将导致传统知识的获取与惠益分享权利难以得到有效保障。

2.2 遗传资源获取与惠益分享制度的实践困境

我国生物遗传资源种类多、分布广、来源复杂, ABS制度整体面临权属不清、保护薄弱、监测滞后、追溯缺失、进出境监管失灵、惠益分配不公、知识产权衔接不足等系统性挑战, 且在数智化背景下进一步放大。现行法律仅明确了自然资源的国家所有, 但未针对遗传资源建立专门的物权与权利分置规则, 所有权、管理权、使用权、惠益收益权的边界模糊, 直接导致保护、监测、追溯、进出境管理、惠益分享、知识产权等全链条制度难以落地。

(1)权利主体模糊, 数智化认证缺失。遗传资源兼具生态属性与经济价值, 无法简单套用普通的物权制度。国家、地方社区、科研机构、企业的权利边界不清晰, 保护主体与责任主体不明确。人工智能虽可实现资源分布的精准监测, 但未建立权属主体数字化认证与确权体系, 使得PIC和MAT缺乏明确的相对方。例如: 陕西略阳杜仲(*Eucommia ulmoides*)已实现智能监测全覆盖, 但因权属数字化确权与代表机制缺失, 企业开展DSI采集时无法确定合规对接主体, 最终无法履行ABS程序和各项义务。

(2)人工智能监测和追溯未嵌入监管流程。现有监测以实体资源为主, 难以覆盖全域、实时、跨境的遗传资源采集行为; 追溯体系未与人工智能技术深度融合, 无法对多源数据、算法训练、成果流转进行全链条追踪。对于社区专属资源、跨区域资源、多原产地资源等不同类型遗传资源, 尚未形成分类化、标准化、可追溯的ABS实施流程。例如: 某AI育种企业利用云南文山三七(*Panax notoginseng*)数据开展算法研发, 因未接入AI贡献度核算与追溯系统, 无法量化各社区贡献, 惠益分享无法兑现, 公平性受损。

(3)进出境管理仅监管实体转移, DSI跨境流动易失控。传统进出境监管以实体生物资源为对象, 对人工智能、卫星遥感、云端采集等非物理获取行为无约束手段。境外机构可在不入境和不取样的情况下完成全基因组DSI采集与商业利用, 现有海关、登记、审批制度完全失效, 国家主权与惠益权益面临严重流失风险。例如: 2025年某国际机构通过遥感技术对青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)开展数字化采集并用于商业研发, 我国无法依据现行

的ABS制度进出境规则予以规制。

(4)分配机制悬空, 知识产权创新成果权属脱节。惠益分享未与知识产权申请、授权、登记形成联动, AI育种、算法模型、数字产品等新型成果未纳入惠益分享的适用范围。企业利用遗传资源数据与传统知识形成专利、新品种权、软件著作权时, 无需披露来源、无需核算贡献、无需分配收益, 原始提供方长期被排除在利益分配之外。

2.3 协调与相关国际条约的矛盾关系

中国作为生物多样性保护相关国际公约的缔约方, 在获取与惠益分享制度实施中面临多重公约规则的协调压力。首先, 因尚未缔结《粮食与农业植物遗传资源国际条约》, 使得中国在获取他国粮农遗传资源数据时面临法律壁垒。例如, 国际粮农遗传资源数据库对非缔约方设置严格的访问限制, 中国AI育种企业无法获取境外稀缺的小麦、玉米遗传资源DSI, 导致高端育种算法研发面临数据短缺问题; 而若加入该条约, 中国作为大豆、水稻等粮农遗传资源提供大国(武建勇等, 2013), 其数字化遗传资源数据的跨境流动与惠益分享又将受到多边机制约束, 数据跨境流动的主权保护面临挑战。此外, 《与贸易相关的知识产权协定》《国际植物新品种保护公约》(1991版)的规则设计与《生物多样性公约》的获取与惠益分享目标存在着一定张力。前者侧重保护育种等现代技术创新成果的知识产权, 后者则强调遗传资源原始提供方的惠益分享权利(刘丽军和宋敏, 2011)。在数智化时代, 遗传资源以DSI形式跨境流通、AI基于多源数据训练形成算法创新成果, 使两类规则的价值冲突进一步凸显, 国际规则应回应“数据来源披露、贡献度量化、惠益自动分配”三项数智化新要求, 但现有公约尚未建立DSI与AI育种的权利协调机制。一方面, 知识产权规则未将遗传资源数据来源和传统知识贡献纳入专利授权审查要件; 另一方面, ABS惠益分享规则未明确AI算法模型、数字育种成果的惠益触发条件与分配标准, 两者缺乏数智化场景下的协调规则。例如, 国内某企业利用AI技术基于江西万年稻作文化社区的传统水稻品种数据训练出新型育种算法, 该算法获得国家发明专利, 专利实施后年收益超亿元, 但作为原始资源提供方的万年稻作社区未获得任何惠益分享, 现有国际公约未对该类情况的权利平衡作出明确规定。如何处理不同公约之间的矛盾分歧, 促进不同国际公约的协同增效, 成为中国亟待解决和不可规避的技术难题。

综上, 人工智能背景下中国实施《生物多样性公约》获取与惠益的分享背景及挑战如图1所示。

3 人工智能时代中国履行获取与惠益分享制度的优化路径

3.1 完善核心术语界定: 建数智化适配的评价体系

人工智能时代, 传统知识数字化、DSI跨境利用、AI算法育种等新型场景, 将改变土著和地方社区行使ABS权利、履行相关义务的方式与能力。现有的土著和地方社区评价指标体系未纳入数字化能力维度, 无法识别不同社区在数据管理、智能监测、数字维权、惠益追溯等方面的显著差异, 直接导致社区无法被精准认定为合法权利主体, 难以依托数字工具有效行使PIC、MAT, 且社区对数字化传统知识、DSI贡献的惠益主张缺乏制度依据。因此, 应明确IPLCs在人工智能时代的主体资格、行为能力与权利边界, 为ABS制度落地提供前提。因此, 建议在原有社会、经济、文化、资源环境4个一级指标基础上(李保平和薛达元, 2021), 增加“数字化能力”一级指标, 包含传统知识数字化保护水平、人工智能技术应用熟练度、数据管理能力等3个二级指标, 以及数字化档案完整性、智能监测设备覆盖率等5个辅助量化指标, 形成“4+1”的综合评价体系。该体系有利于具有传统生产生活方式且具备一定数字化保护能力的民族社区, 如云南纳西族、贵州苗族等已实现传统知识数字化的社区, 明确其传统知识获取与惠益分享权利主体资格, 确保数字化场景下的权益不受侵害。

针对传统知识的数字化转型, 结合典型案例反映的权属问题, 界定不同形式传统知识的获取与惠益分享规则。对于已数字化的文献类传统知识(如中医典籍数据库), 将知识产权局、中医药管理局等主管部门明确为权属代表, 要求境外机构通过智能检索、数据下载等方式利用该类知识时, 需履行PIC程序并通过区块链技术实现惠益分享的追溯, 避免境外药企非法利用中医典籍数据研发专利的情况再次发生; 对于基于人工智能技术建模的传统知识(如民族育种经验的算法模型), 借鉴贵州苗族社区

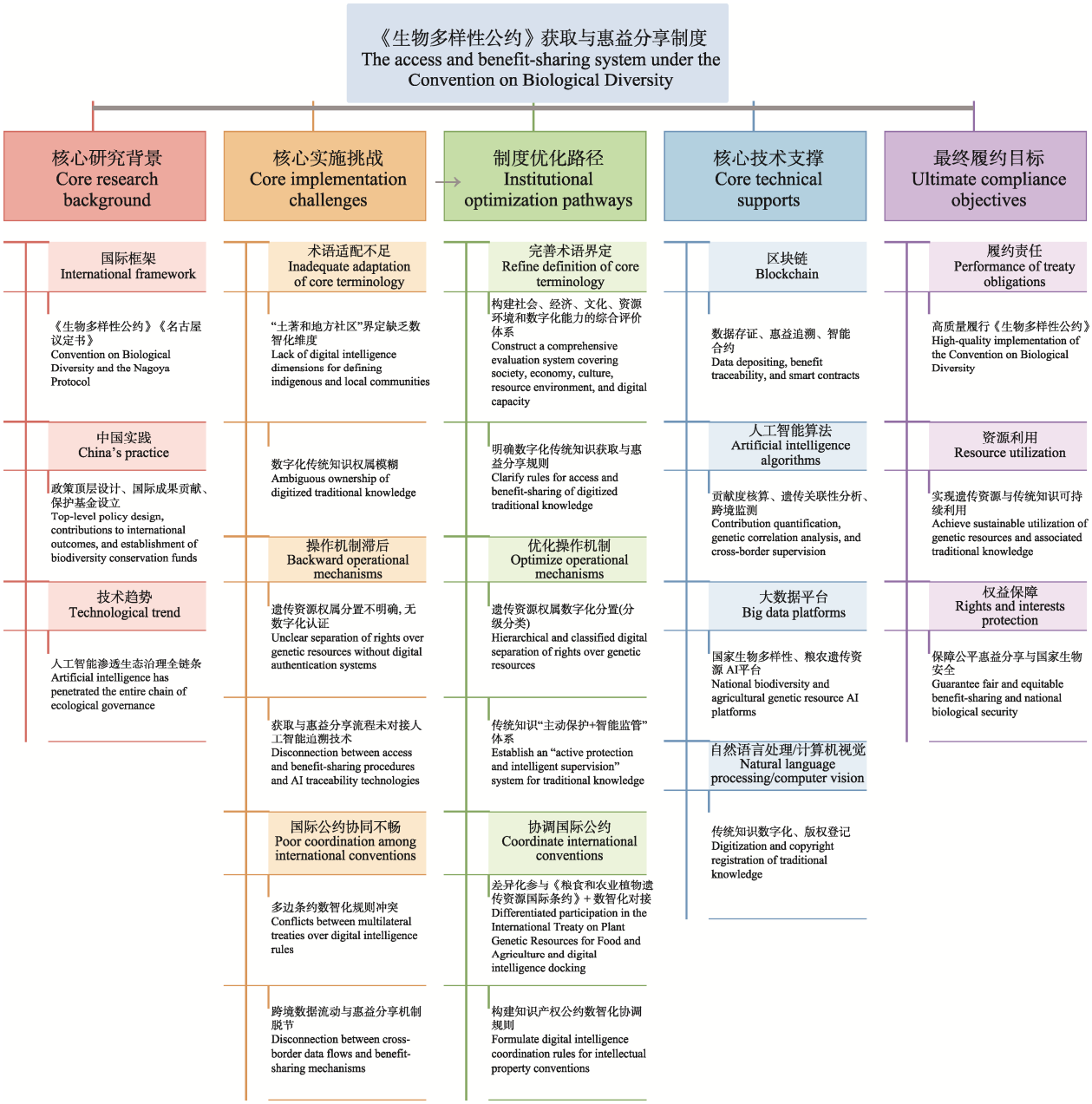


图1　人工智能背景下中国实施《生物多样性公约》获取与惠益分享制度的背景、挑战及优化路径

Fig. 1　Background, challenges and optimization pathways for China's implementation of the access and benefit-sharing system under the Convention on Biological Diversity in the context of artificial intelligence

与科技企业的合作纠纷案例教训, 采用"社区+技术方"的共有权属模式, 明确社区可享有较高比例的商业化收益分成, 保障社区的核心权益。

3.2　优化获取与惠益分享操作机制: 打造人工智能赋能的全流程体系

3.2.1　构建遗传资源权属的数字化分置模式

根据遗传资源的原产地特征, 结合不同类型遗传资源的实践困境, 建立分级分类的权属主体代表机制, 并融入人工智能技术实现全流程追溯: 对于原产地社区可追溯的遗传资源(如: 湖南保靖黄金茶), 由社区成立数字化管理委员会, 通过区块链技术对遗传资源的获取、利用、收益等数据进行上链存证, 社区代表与利用方通过智能合约履行PIC与MAT程序, 确保惠益分享实时到账, 解决社区级资源惠益分配滞后问题; 对于跨区域分布的遗传资源(如: 云南文山三七), 由地方政府指定主管部门搭

建人工智能数据监管平台, 整合各分布区域的遗传资源数据, 通过算法模型核算不同区域的贡献度, 实现惠益的公平分配, 解决多区域资源贡献度难以核算的问题; 对于多原产地的遗传资源, 如杜仲、银杏(*Ginkgo biloba*), 由省级政府牵头建立跨区域遗传资源数字化联盟, 接入国家生物多样性大数据平台, 通过人工智能技术实现全国范围内的资源追溯与惠益统筹, 解决秦岭杜仲等资源权属主体不明确的问题; 此外, 针对境外利用方, 由国家主管部门建立跨境遗传资源数据出境审核系统, 利用人工智能技术对数据传输行为进行实时监测, 针对境外机构采集青海湖裸鲤等遗传资源DSI的行为进行精准规制, 确保境外利用方严格履行PIC与MAT程序。

3.2.2 强化传统知识的数字化惠益分享保护

中国遗传资源相关传统知识类型多样、权属主体复杂, 在人工智能与数字化场景下, 非法获取和跨境商业利用等侵权行为频发, 亟需将国际法规则与数智化监管相结合。《特加里瓦伊埃里道德行为守则》(The Tkarihwaié:ri Code of Ethical Conduct)与《阿格维古准则》(Akwé: Kon Voluntary Guidelines)均为CBD框架下专门针对传统知识保护与惠益分享的自愿性国际准则, 直接服务于ABS制度落地, 核心是保障土著和地方社区对传统知识的PIC、MAT与公平惠益分享。在数字化时代, 这两项准则的核心价值将进一步体现。因传统知识以文本、数据、算法模型等数字形态传播, 权属更难界定、使用更难追踪、惠益更难保障, 而上述准则所强调的社区主体地位、来源披露、使用授权、收益回馈等原则, 恰好为数字化场景下ABS权利行使提供直接依据。因此, 在履行和实施国际公约传统知识惠益分享条款时, 可借鉴《特加里瓦伊埃里道德行为守则》《阿格维古准则》等国际经验, 结合中国传统知识的数字化特征及相关侵权案例, 构建“主动保护+智能监管”的获取与惠益分享体系。建立传统知识数字化保护数据库, 运用自然语言处理、计算机视觉等人工智能技术, 对口头传承的传统知识进行数字化转化与版权登记, 明确权属主体, 从源头避免智能爬虫非法抓取数据的问题; 对进入公知领域的传统知识(如: 经典中医方剂), 采用“防御性保护+惠益分享”模式, 通过人工智能技术追踪境外机构的利用行为, 对境外药企利用中医方剂数据研发专利等商业化利用成果, 可设立专项货币惠益分享机制, 按其专利商业化收益提取固定比例资金归入生物多样性保护基金; 鼓励民族社区与科技企业合作, 开发传统知识数字化应用产品(如: 民族医药智能诊断系统), 通过“社区授权+技术研发+收益分成”的模式, 实现传统知识的可持续利用与公平惠益分享, 化解苗族社区与科技企业的合作纠纷类问题。

3.3 协调不同公约关系, 实现协同增效

3.3.1 差异化参与《粮食与农业植物遗传资源国际条约》

我国作为粮农遗传资源大国, 同时又是人工智能育种技术应用强国, 差异化参与ITPGRFA并开展数智化对接具有必要性与现实紧迫性。首先, 从国际法框架分析, ITPGRFA是与CBD互补、专门规范粮农遗传资源多边获取与惠益分享的核心公约, 其多边系统是全球粮农遗传资源合法跨境流通、规范惠益分配的法定渠道。如果不接入该系统则我国育种企业无法合法获取境外标准化DSI。我国特有粮农资源的主权与惠益权益也无法依托多边机制获得国际承认与保护。其次, 从数智化治理需求看, 人工智能育种高度依赖跨境DSI批量获取、贡献度精准核算、惠益自动分配, 而现行多边惠益分享系统尚未实现与智能育种平台的数据兼容, 规则与技术双脱节将直接导致ABS义务无法履行、惠益无法落地、国家主权也无法得到保障。因此, 建议在加入《粮食与农业植物遗传资源国际条约》前, 应组织农业、法律、人工智能技术等领域专家, 研判条约多边惠益分享系统的数字化适配需求, 搭建中国粮农遗传资源人工智能数据平台, 与条约多边系统实现数据互通。通过算法模型对条约附录中的64种作物遗传资源进行优先级分类, 对于中国稀缺的境外遗传资源, 利用人工智能技术优化获取流程、降低成本, 解决国内AI育种企业境外数据短缺问题; 对于中国特有的遗传资源, 如水稻、大豆等, 通过数据加密与权限管理, 保障跨境利用中的国家主权与惠益分享权益, 避免本土优质遗传资源DSI跨境利用时的权益流失。

3.3.2 构建知识产权公约的数智化协调规则

借鉴《生物多样性公约》的权利保护模式, 推动《与贸易相关的知识产权协定》《国际植物新品种保护公约》的规则优化, 结合国内AI育种算法专

利的实践案例, 明确人工育种成果的惠益分享义务: 在国内立法中增设“遗传资源来源披露”条款, 要求人工育种企业在申请知识产权时, 通过区块链技术提交遗传资源数据的来源追溯报告, 未履行披露义务的不予授权, 从源头规范AI育种专利与原始遗传资源的关联; 建立传统品种贡献度核算机制, 运用人工智能算法对植物新品种与传统品种的遗传关联性进行量化分析, 明确传统品种提供方的惠益分享比例, 纳入品种权收益分配体系, 解决江西万年稻作社区传统水稻品种被用于AI育种却无惠益分享的问题; 认可农民自留种子的数字化权利, 允许社区通过人工智能平台进行传统种子的合规交易与数据共享, 保障社区在传统品种保育中的核心利益。在人工智能时代, 中国实施获取与惠益分享制度的优化路径如图1所示。

上述优化路径尽管在技术逻辑与制度设计上具备合理性, 但在落地实施方面仍面临多重现实制约与人工智能技术引发的内生风险。从可行性制约来看, 企业可能因惠益分享比例、权属共有与来源披露义务增加合规成本与压缩利润空间, 进而产生抵触情绪甚至规避履约; 技术与资金层面, 人工智能追溯、跨境数据监管系统等建设与运维成本较高, 地方政府和基层社区及中小企业难以持续承担。国际层面, 发达国家以数据自由流动、知识产权保护为由抵制遗传资源主权监管与惠益分享规则, 国际谈判分歧显著且共识形成难度增加。从人工智能新风险来看, AI驱动的遗传资源数据采集与算法建模可能引发数据滥用、跨境泄露与非法商业化, 算法黑箱与识别偏差会导致贡献度核算不公、监管误判, 传统知识数字化与公开可能带来核心知识流失和深度伪造与不当利用, 这些问题会进一步削弱ABS制度的公平性与权威性, 甚至影响正常科研合作与技术创新。因此, 在推进制度创新的同时, 须同步构建成本分担、激励引导、国际协商与技术安全防控机制, 提升对策的现实可行性与风险抵御能力。

4 结论与展望

第五版《全球生物多样性展望》(https://www.cbd.int/gbo/gbo5/publication/gbo-5-spm-zh.pdf)指出, 全球生物多样性保护目标的实现仍面临严峻挑战, 获取与惠益分享制度的有效实施是关键路径。在人工智能技术重塑生态治理模式的背景下, 中国获取与惠益分享制度的优化升级不仅是履行《生物多样性公约》的大国责任, 更是保障国家生物安全、促进生态经济高质量发展的内在需求。从跨境DSI采集、AI育种权益纠纷到传统知识数字化开发侵权等一系列案例可以看出, 中国现有获取与惠益分享制度在数智化适配方面的短板已成为制约生物多样性保护与惠益分享公平性的关键因素。

结合人工智能与生态环境领域前沿进展, 针对中国获取与惠益分享制度面临的核心术语适配不足、权属分置与操作程序滞后、国际公约协同不畅等问题, 提出了数智化导向的优化路径: 通过构建综合评价体系明确核心术语适配标准, 精准认定权利主体; 打造人工智能赋能的权属分置与流程追溯机制, 解决不同类型遗传资源与传统知识的权属界定、惠益分配问题; 建立国际公约的数智化协同规则, 平衡不同公约的价值目标, 化解规则冲突。这些对策既立足中国国情, 又呼应了全球生物多样性治理的数智化趋势, 为构建具有中国特色的获取与惠益分享制度体系提供了技术支撑与理论参考。

随着《昆蒙框架》的深入实施与人工智能技术的持续迭代, 获取与惠益分享制度将面临更多新的机遇与挑战。建议进一步加强人工智能技术在获取与惠益分享制度中的研究, 例如, 利用大语言模型优化PIC与MAT程序的智能审批、通过数字孪生技术构建遗传资源保护与惠益分享的模拟系统等; 同时, 深化国际合作, 推动全球获取与惠益制度的数智化规则协同, 结合INSDC等国际数据库的治理经验, 参与制定人工智能场景下遗传资源DSI管理、传统知识数字化保护等全球规则, 为全球生物多样性保护与可持续发展贡献更多中国方案。

参考文献

CBD (Convention on Biological Diversity) (2025) Guide for Databases: The Multilateral Mechanism for the Fair and Equitable Sharing of Benefits from the Use of Digital Sequence Information on Genetic Resources, and the Cali Fund. https://www.cbd.int/califund/guides/guide-for-databases.pdf. (accessed on 2025-10-16)

INSDC (International Nucleotide Sequence Database Collaboration) (2023) INSDC Spatiotemporal Metadata Minimum Standards Update. https://www.insdc.org/news/insdc-spatiotemporal-metadata-minimum-standards-update-03-

03-2023/. (accessed on 2025-10-16)

Lawson C, Humphries F, Rourke M (2024) Challenging the existing order of knowledge sharing governance with digital sequence information on genetic resources. Journal of Intellectual Property Law and Practice, 19, 337–357.

Li BP, Xue DY (2021) Applicability and evaluation index system of the term “indigenous and local communities” of the Convention on Biological Diversity in China. Biodiversity Science, 29, 193–199. (in Chinese with English abstract) [李保平, 薛达元 (2021) 《生物多样性公约》中“土著和地方社区”术语在中国的适用性和评价指标体系. 生物多样性, 29, 193–199.]

Liu LJ, Song M (2011) Conflicts and harmonization in the international regime for proprietorship of biological and genetic resources and policy options in China. Resources Science, 33, 1750–1756. (in Chinese with English abstract) [刘丽军, 宋敏 (2011) 生物遗传资源权属国际制度安排的冲突、协调及中国的应对策略. 资源科学, 33, 1750–1756.]

Ma Y, Yang JB, Wen Q, Xue DY (2019) A study on the changes of traditional knowledge related to biodiversity of ecological immigrants—Based on the investigation of immigrant villages in Hongsipu District, Ningxia. Social Sciences in Ningxia, (1), 145–150. (in Chinese with English abstract) [马瑛, 杨京彪, 文琦, 薛达元 (2019) 生态移民的生物多样性相关传统知识变迁研究——基于宁夏红寺堡区移民村落的调查. 宁夏社会科学, (1), 145–150.]

Wu JY, Xue DY, Zhao FW (2013) Plant genetic resources collection of some botanic gardens in the USA and UK from China. Resources Science, 35, 1499–1509. (in Chinese with English abstract) [武建勇, 薛达元, 赵富伟 (2013) 欧美植物园引种中国植物遗传资源案例研究. 资源科学, 35, 1499–1509.]

Xu J, Wang JZ (2023) Analysis of the main elements and implications of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Biodiversity Science, 31, 23020. (in Chinese with English abstract) [徐靖, 王金洲 (2023) 《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》主要内容及其影响. 生物多样性, 31, 23020.]

Xue DY (2017) The latest development for implementation of the Convention on Biological Diversity. Biodiversity Science, 25, 1145–1146. (in Chinese) [薛达元 (2017) 《生物多样性公约》履约新进展. 生物多样性, 25, 1145–1146.]

Yu WX (2013) Study on Biodiversity Policy and Legislation. Intellectual Property Press, Beijing. (in Chinese) [于文轩 (2013) 生物多样性政策与立法研究. 知识产权出版社, 北京.]

Zhang XY (2018) Research on International Legal Issues of Genetic Resources. Intellectual Property Press, Beijing. (in Chinese) [张小勇 (2018) 遗传资源国际法问题研究. 知识产权出版社, 北京.]

Zhao FW (2025) The negotiation process of the multilateral mechanism of digital sequence information on genetic resources and China’s response to it. Biodiversity Science, 33, 24599. (in Chinese with English abstract) [赵富伟 (2025) 遗传资源数字序列信息多边机制的谈判进程及我国的对策. 生物多样性, 33, 24599.]

(责任青年编委: 赵富伟　责任编辑: 李会丽)