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2期
2026年2月

Vol. 34 No. 2
February 2026

https://www.biodiversity-science.net

生 物 多 样 性

SHENGWU DUOYANGXING

第34卷 第2期 2026年2月

目 次

研究报告

植物多样性

25373 垂枝柏复合体的物种界定
程家劲, 马仁义, 毛康珊

动物多样性

25327 庞泉沟国家级自然保护区狍和野猪时空共存格局
周铝, 姚世贸, 赵战合, 郭画, 田成

25214 基于DNA宏条形码的江西桃红岭梅花鹿食性与营养策略
刘俊, 张天祥, 张壹萱, 黄晓凤, 韩卫杰, 吴问国, 黄晓飞, 黄理政, 张阳

25271 人类活动对高黎贡白眉长臂猿栖息地乔木多样性及潜在食物资源的影响
袁林溪, 王美震, 张利祥, 李彭, 张永生, 蒋学龙, 管振华

25250 云南盈江3种犀鸟繁殖期的行为谱及PAE编码系统的建立
杨恩美, 杨祖伟, 鲁茜, 左安如, 李月体, 段玉宝

25374 海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭溪流鱼类群落特征及其对土地利用的响应
高雯琪, 向景荣, 赵耀, 范灵霜, 谷圆, 邵韦涵, 李高俊, 赵光军, 陈明斌, 蔡杏伟, 陈凯

25337 广东省蜻蜓目物种多样性空间格局及关键影响因素
周婷婷, 张浩淼, 王浩杰, 廖健, 陈晓丹, 杨楠, 韩博平, 刘振元

生态系统多样性

25328 生境简化重塑榕树–榕小蜂互作网络: 挥发物组成与群落结构的适应性响应
罗钰, 郑旭艳, 曹力, 王波, 彭艳琼, 罗银玲, 周会平, 杨小芳, 苗白鸽, 王朝雅, 高洁

技术与方法

25256 基于Diff-SCC模型的偏态分布野生动物识别方法
纪林, 邓宸迅, 王丽凤, 王德港, 王建涛, 于永永, 张军国

生物编目

25225 浙江鱼类多样性: 编目、分布与保护
章旭日, 罗标, 赵彤, 黄丹, 艾为明

25335 福建东山海域新记录种揭示我国北缘造礁石珊瑚群落多样性
罗熙, 王啟芳, 王建佳, 杨倩曦, 方鸿飞, 洪淼, 张琦, 蔡灵, 周曦杰, 黄丁勇, 郑新庆

25281 中国西南喀斯特地区大型真菌物种编目
谭廷鸿, 高帆, 杨雨, 肖群英, 吴春芳, 邱娜, 赵宁宁, 周敏, 康公平, 卢志宏, 高健强, 杨红, 杨传东, 邓春英

综述

25321 植物复合群的形成机制与分类学研究进展
曾文敏, 杨霞, 邹成玉, 李彦欣, 王贤楠, 魏依婷, 徐艳琴, 周银

25368 氮输入驱动的关键生态过程对生物多样性的影响及其管理启示
卢晓强, 芮丹, 张江峰, 尹冰鑫, 王雨露, 岑雨婷, 崔怡晨, 杨万霞

25286 城市街区建成环境对生物多样性的影响
陈璐露, 汤皓婷, 冷红, 袁青, 杨昕悦

25296 聆听生物多样性的未来: 声景自动评估方法的局限性与发展方向
谢将剑, 朱梦坤, 蒋爱伍, 肖治术

保护与治理对策

25332 外来入侵物种治理政策体系的困境与出路
程晓帆, 李青媛, 李媛辉, 张明祥

25463 全球生物多样性框架基金运行进展、挑战与启示
刘海鸥, 郝志明, 杜乐山, 刘文慧, 李子圆, 刘蕾

封面: 中国西南喀斯特地貌区峰林与植被交错分布, 形成了复杂的生境格局, 孕育丰富的大型真菌。本期谭廷鸿等(25281)以贵州、广西、云南的喀斯特地区为对象, 历时七年, 系统分析了该区域大型真菌的区系组成与物种多样性特征。封面以贵州省兴义市万峰林为背景, 展示了该区域8种大型真菌代表物种(从左到右, 从上到下): 多脂鳞伞、锥鳞白鹅膏、日本网孢牛肝菌、松乳菇、正红菇、橙黄网孢盘菌、黄裙竹荪和黑脉羊肚菌。(图片提供者: 杨传东、严令斌)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 34 No. 2 February 2026

CONTENTS

Original Papers

Plant Diversity

25373 **Species delimitation of *Juniperus recurva* complex**
Jiajin Cheng, Renyi Ma and Kangshan Mao

Animal Diversity

25327 **Spatiotemporal coexistence patterns of *Capreolus pygargus* and *Sus scrofa* in Pangquangou National Nature Reserve**
Lü Zhou, Shimao Yao, Zhanhe Zhao, Hua Guo and Cheng Tian

25214 **Diet and nutritional strategies of sika deer in Taohongling, Jiangxi, based on DNA metabarcoding**
Jun Liu, Tianxiang Zhang, Yixuan Zhang, Xiaofeng Huang, Weijie Han, Wenguo Wu, Xiaofei Huang, Lizheng Huang and Yang Zhang

25271 **Impact of human activities on the diversity of trees and potential food resources in the habitat of *Hoolock tianxing***
Linxi Yuan, Meizhen Wang, Lixiang Zhang, Peng Li, Yongsheng Zhang, Xuelong Jiang and Zhenhua Guan

25250 **Behavioral ethogram and establishment of PAE coding system for three hornbills during the breeding season in Yingjiang, Yunnan**
Enmei Yang, Zuwei Yang, Xi Lu, Anru Zuo, Yueti Li and Yubao Duan

25374 **Stream fish community characteristics and their response to land use in Limushan and Jianfengling of Hainan Tropical Rainforest National Park**
Wenqi Gao, Jingrong Xiang, Yao Zhao, Lingshuang Fan, Yuan Gu, Weihan Shao, Gaojun Li, Guangjun Zhao, Mingbin Chen, Xingwei Cai and Kai Chen

25337 **Geographical patterns and key influence factors of Odonata species diversity in Guangdong Province**
Tingting Zhou, Haomiao Zhang, Haojie Wang, Jian Liao, Xiaodan Chen, Nan Yang, Bo-Ping Han and Zhenyuan Liu

Ecosystem Diversity

25328 **Habitat simplification reshapes the fig–fig wasp interaction network: Adaptive responses of volatile composition and community structure**
Yu Luo, Xuyan Zheng, Li Cao, Bo Wang, Yanqiong Peng, Yinling Luo, Huiping Zhou, Xiaofang Yang, Baige Miao, Chaoya Wang and Jie Gao

Technology and Methodology

25256 **A wildlife recognition method for skewed distributions based on the Diff-SCC model**
Lin Ji, Chenxun Deng, Lifeng Wang, Degang Wang, Jiantao Wang, Yongyong Yu and Junguo Zhang

Bioinventories

25225 **Fish diversity of Zhejiang Province: Inventory, distribution and conservation**
Xuri Zhang, Biao Luo, Tong Zhao, Dan Huang and Weiming Ai

25335 **Newly recorded coral species near the region of Dongshan, Fujian Province expands the biodiversity of the northernmost scleractinian communities of China**
Xi Luo, Qifang Wang, Jianjia Wang, Qianxi Yang, Hongfei Fang, Miao Hong, Qi Zhang, Ling Cai, Xijie Zhou, Dingyong Huang and Xinqing Zheng

25281 **Macrofungal species cataloging in karst areas of southwestern China**
Tinghong Tan, Fan Gao, Yu Yang, Qunying Xiao, Chunfang Wu, Na Qiu, Ningning Zhao, Min Zhou, Gongping Kang, Zhihong Lu, Jianqiang Gao, Hong Yang, Chuandong Yang and Chunying Deng

Reviews

25321 **Advances in formation mechanisms and taxonomy of plant species complex**
Wenmin Zeng, Xia Yang, Chengyu Zou, Yanxin Li, Xiannan Wang, Yiting Wei, Yanqin Xu and Yin Zhou

25368 **Impacts of nitrogen inputs-driven key ecological processes on biodiversity and their management implications**
Xiaoqiang Lu, Dan Rui, Jiangfeng Zhang, Bingxin Yin, Yulu Wang, Yuting Cen, Yichen Cui and Wanxia Yang

25286 **Impacts of urban block built environments on biodiversity—A review and outlook**
Lulu Chen, Haoting Tang, Hong Leng, Qing Yuan and Xinyue Yang

25296 **Future of listening to biodiversity: Limitations and development directions of soundscape-based automatic assessment methods**
Jiangjian Xie, Mengkun Zhu, Aiwu Jiang and Zhishu Xiao

Conservation and Governance

25332 **The dilemmas and solutions for invasive alien species governance policy systems**
Xiaofan Cheng, Qingyuan Li, Yuanhui Li and Mingxiang Zhang

25463 **Progress, challenges, and insights on the operation of the Global Biodiversity Framework Fund**
Haiou Liu, Zhiming Hao, Leshan Du, Wenhui Liu, Ziyuan Li and Lei Liu

---

Cover Illustration: The karst landscapes of southwestern China are characterized by a heterogeneous mosaic of isolated peaks and vegetation, creating complex habitat patches that harbor a rich diversity of macrofungi. In this issue, Tan et al. (25281) conducted a seven-year systematic study across the karst regions of Guizhou, Guangxi, and Yunnan, analyzing the floristic composition and species diversity of macrofungi in this area. Featuring eight representative macrofungal species from this region (from left to right, top to bottom) against the backdrop of Wanfenglin in Xingyi City, Guizhou Province: *Pholiota adiposa*, *Amanita virgineoides*, *Heimioporus japonicus*, *Lactarius deliciosus*, *Russula vinosa*, *Aleuria aurantia*, *Dictyophora multicolor*, and *Morchella angusticeps*. (Photo credits: Chuandong Yang and Lingbin Yan)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (2): 25373, pages 1–12
doi: 10.17520/biods.2025373
cstr: 32101.14.biods.2025373

•研究报告•

垂枝柏复合体的物种界定

程家劲[1,2], 马仁义[3*], 毛康珊[1,2*]

1. 四川大学生命科学学院, 生物资源与生态环境教育部重点实验室, 山地植物迁地保护与资源利用实验室, 成都 610064; 2. 成都市植物园, 成都 610083; 3. 云南省林业和草原科学院云南省高黎贡山生物多样性重点实验室, 昆明 650201

摘要: 物种是生物学研究和生物多样性保护与管理的基本单元。近年来, 整合物种概念逐渐广受青睐, 其强调近缘物种之间划分时应该满足多方面的证据。小果垂枝柏(*Juniperus coxii*)原为垂枝柏(*J. recurva*)的变种, 后虽被提升为独立物种, 但目前尚缺乏群体水平的证据支持。本文覆盖横断山-喜马拉雅东部区域, 采集垂枝柏复合体26个居群197个个体样品, 一方面基于叶绿体DNA数据划分谱系, 另一方面开展代表性居群形态学统计分析和生态位分化分析, 并整合本文的样本采集地点和已发布采集地点的环境气候因子开展生态位模拟, 旨在更准确地厘清两个分类群的界限。研究结果显示: 叶绿体单倍型网络分析将垂枝柏复合体分成东部和西部两个谱系, 地理分布上大致以错那市为界; 两个谱系在形态上存在一定程度的差异, 但重叠度较高; 东、西谱系生态位存在显著分化。以上证据支持将错那市以西的居群划分为垂枝柏, 而将错那市以东的居群划分为小果垂枝柏。本文初步厘清了垂枝柏和小果垂枝柏之间的物种界限, 为横断山-喜马拉雅区域的物种界定研究提供新案例, 对于该地区垂枝柏复合体的生物多样性保护与管理具有重要意义。

关键词: 垂枝柏; 小果垂枝柏; 物种界定; 整合物种概念

程家劲, 马仁义, 毛康珊 (2026) 垂枝柏复合体的物种界定. 生物多样性, 34, 25373. doi: 10.17520/biods.2025373; cstr: 32101.14.biods.2025373.
Cheng JJ, Ma RY, Mao KS (2026) Species delimitation of *Juniperus recurva* complex. Biodiversity Science, 34, 25373. doi: 10.17520/biods.2025373; cstr: 32101.14.biods.2025373.

Species delimitation of *Juniperus recurva* complex

Jiajin Cheng[1,2], Renyi Ma[3*], Kangshan Mao[1,2*]

1 *Key Laboratory of Bio-Resource and Eco-Environment of Ministry of Education, Laboratory for Ex Situ Conservation and Resource Utilization of Mountain Plants, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610064, China*
2 *Chengdu Botanical Garden, Chengdu 610083, China*
3 *Yunnan Key Laboratory of Biodiversity of Gaoligong Mountain, Yunnan Academy of Forestry and Grassland, Kunming 650201, China*

ABSTRACT

Background & Aim: Species represent fundamental entities in biological research. In recent years, the integrative species concept has gained increasing popularity. It emphasizes that the delimitation of closely related species should be based on multiple lines of evidence. *Juniperus coxii*, initially described as a variety of *J. recurva*, was subsequently elevated to species rank. Nevertheless, population-level evidence supporting this taxonomic classification remains scarce.

Methods: To clarify the boundaries between two taxa within the *J. recurva* complex from the eastern Hengduan-Himalayan region, chloroplast DNA sequences were obtained from 197 individuals across 26 populations for lineage delimitation. While the molecular data delineated the phylogenetic framework, statistical morphological analyses and niche differentiation assessments were further conducted on representative populations. Additionally, ecological niche modeling was performed by integrating environmental climatic factors from both our sampling sites and previously published occurrence records.

Results: Chloroplast haplotype network analysis has divided the *J. recurva* complex into two lineages: eastern and

收稿日期 Received: 2025-09-18; 接受日期 Accepted: 2026-01-26
基金项目: 云南省高黎贡山生物多样性重点实验室建设项目(202205AG070006)和国家自然科学基金面上项目(42371059) Supported by Construction Program of Yunnan Key Laboratory of Biodiversity of Gaoligong Mountain (202205AG070006) and National Natural Science Foundation of China (42371059)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: marenyi@yafg.ac.cn; maokangshan@163.com

western. Geographically, these lineages have been roughly separated by Cona City. No significant statistical discontinuity has been observed in their morphology, although morphological variation has been found among individuals. The ecological niches of the eastern and western lineages have shown significant differentiation, with some overlap remaining.
Conclusion: The above evidence supports classifying populations west of Cona City as *J. recurva*, while eastern populations represent *J. coxii*. However, as this study relies exclusively on chloroplast DNA data, further research employing nuclear genome-derived molecular markers is warranted.
Key words: *Juniperus recurva*; *Juniperus coxii*; species delimitation; integrative species concept

物种是生物学研究的基本单元，也是生物多样性保护与管理的基本单元(Darwin, 1859; Claridge et al., 1997; Coyne et al., 2004)。但如何定义物种、如何科学有效地开展物种界定等问题一直备受关注。迄今为止，学术界先后提出多种不同的物种定义，常讨论的物种定义包括形态学物种概念(morphological species concept)、生物学物种概念(biological species concept)、系统发育物种概念(phylogenetic taxon species concept)、生态学物种概念(ecological species concept)等(Wilkins, 2009)。这些物种概念分别强调分化完全物种的某个方面。物种概念没有统一，或只使用单一证据界定物种，导致很多近缘物种的分类工作一直存在争议。因此，整合两个及以上的物种概念开展物种界定的相关工作在学界得到了广泛认同与应用(Dayrat, 2005; Padial & De La Riva, 2010; 刘建全, 2016; Prata et al., 2018)。

形态学物种概念是经典的物种概念，即物种是一群有着相同或相似形态性状的个体或居群(Mayr, 1949)。但由于形态性状不仅受自身遗传物质控制，还受环境影响，变异规律难以掌握。因此只依据模式标本的单一形态性状区分物种，很有可能会造成错误的认知(Hong, 2020)。事实上，种内形态性状具有多态性和变异的连续性，而物种间应有两个或多个独立的形态性状显现出变异间断或统计间断(洪德元, 2016a, b)。生态位分化也是物种形成的重要一环，不同物种或谱系占据各自独特的生态位，从而两者的联系减弱或消失，最终形成生态隔离(Sobel et al., 2010; Liu et al., 2012; Wang & Bradburd, 2014)。通过生态学物种概念进行物种界定已有广泛的应用，例如：发现隐存种、区分物种复合体等(Rissler & Apodaca, 2007; Ott et al., 2022)。系统发育物种概念强调物种是共享一个共同祖先的、独立进化的谱系，在系统发育树上表现为同一个物种的个体聚集为一个单系群(Cracraft, 1983)。目前植物、动物相关研究往往采用来源于细胞器基因组的遗传信息构建系统发育树，进而界定物种(Smith et al., 2008; Zhou et al., 2021; Jiang et al., 2024)。在动物中，往往基于线粒体遗传变异开展物种界定。然而，植物的线粒体基因组一般非常保守且变异较少，尤其是裸子植物，其线粒体的遗传方式是由种子介导的母系遗传，受基因渐渗的影响非常大；但植物的叶绿体基因组具有一定数量的变异，在大部分裸子植物中，叶绿体的遗传方式是由花粉介导的父系遗传(Wagner, 1992; Adams & Palmer, 2003; Song et al., 2003)。目前，基于叶绿体DNA序列开展裸子植物物种界定的研究较多(Zhou et al., 2010; Fu CN et al., 2019; Lyu et al., 2021)。

物种分化是一个周而复始、循环反复的过程，现在所看到的物种可能处于其进化历史中的某个时间节点(刘建全, 2016)。一个物种对正处于物种分化早期节点时，可能只符合一个或两个物种概念；而处于物种分化后期节点时，则可以使用多个甚至全部的物种概念来描述这对物种，这些物种就是所谓的“好种”。而自然界大多数物种可能仍处于分化早中期，其物种边界可能模糊。例如，形态上难以区分但具有生殖隔离的形态隐存种，它们在遗传上各自为单系群，甚至占据截然不同的生态位，但形态性状无统计间断(Fennessy et al., 2016)。对于不同的物种对来说，它们都有各自复杂的基因组结构、独特的进化历史和各异的环境选择压力。这些因素导致每个物种率先符合的物种概念并不一致，有的是生态位分化较早，而有的是形态分化较早。而且物种分化尚未到后期，严格的生殖隔离未形成，又发生了二次接触，开始新一轮物种分化，导致物种界限模糊。因此，对处于分化早中期的物种对，需要整合多个物种概念开展界定。

垂枝柏(*Juniperus recurva*)是柏科刺柏属小乔木，分布于我国西藏南部喜马拉雅山北坡西段至东

段(错那市), 以及不丹、尼泊尔等地, 生境为乔松(*Pinus wallichiana*)林、西藏冷杉(*Abies spectabilis*)林或其他针阔叶林, 海拔2,700–3,900 m; 小果垂枝柏(*J. coxii*)同为柏科刺柏属物种, 为小乔木或灌木, 主要分布于我国云南西北部和缅甸北部, 生境常为冷杉(*Abies fabri*)林、云杉(*Picea asperata*)林或针阔混交林, 海拔2,400–3,800 m (Farjon, 2000)。根据世界自然保护联盟(IUCN)评估结果, 前者保护等级为无危(LC), 后者为近危(NT) (https://www.iucnredlist.org/)。二者形态极相似, 枝梢与小枝均下垂且呈俯垂状, 因此前人将小果垂枝柏处理为垂枝柏的变种(Fu LG et al., 1999)。Adams (2000)通过二者的随机扩增多态性DNA (RAPD)分子标记、叶片精油的化学物质等不同证据, 将小果垂枝柏独立成种, 但目前缺乏覆盖其主要分布区的群体水平的证据支持。本研究通过整合叶绿体单核苷酸多态性(SNP)单倍型网络分析和基因组的系统发育关系、多个形态性状的主成分(PCA)分析和生态位模拟分析开展物种界定研究, 旨在回答: (1)垂枝柏和小果垂枝柏在遗传、形态、生态位上是否存在差异? (2)如果存在差异, 应该如何界定其物种边界? 本研究一方面可为横断山-喜马拉雅区域的物种界定研究提供新案例, 另一方面对于垂枝柏复合体的生物多样性保护与管理具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 样品采集

2022年7–8月和2023年7月期间, 通过野外实地调查采集了小果垂枝柏和垂枝柏总计26个群体197个个体叶片材料, 涵盖了两者的主要地理分布范围(图1a, 附录1)。采集的叶片材料用硅胶干燥保存。

1.2 叶绿体基因组SNP与基因组的获取

本研究使用目标序列捕获测序的方法获取小果垂枝柏和垂枝柏的遗传信息。该方法能够基于少量成本和时间获取足够的遗传信息, 在基因组学研究中得到了广泛应用(Clark et al., 2011)。基于巨柏(*Cupressus gigantea*)和高山柏(*Juniperus squamata*)的叶绿体基因组序列设计的探针, 能够捕获和测序小果垂枝柏和垂枝柏的绝大部分叶绿体基因组序列(Li et al., 2022)。

本研究的参考序列为大果圆柏的叶绿体基因组序列(https://www.ncbi.nlm.nih.gov), 外类群选用2个刺柏(*J. formosana*)个体。先对raw reads进行md5值校验, 再使用FastQC v0.11.9检查数据质量, 使用Trimmomatic v0.39过滤掉接头序列得到clean reads (Bolger et al., 2014; Wang et al., 2021)。接着使用BWA v0.7.17中的mem函数对clean reads完成序列比对, 利用SAMtools v1.9的view和sort函数完成数据格式转换和有序排列, 通过Sambamba v0.8.3快速去除序列中的PCR重复序列(Li & Durbin, 2009; Li et al., 2009; Tarasov et al., 2015)。完成数据前期处理后, 使用GATK v4.2.0.0的“HaplotypeCaller”模块对所有个体进行变异位点检测, 使用“CombineGVCFs”模块完成数据合并, 使用“GenotypeGVCFs”模块生成vcf文件。对于生成的vcf文件, 使用GATK v4.2.0.0完成“硬过滤” (DePristo et al., 2011)。先通过VCFtools v0.1.17的“--max-alleles 2 --max-missing 0.5 --minDP 3 --maxDP 1000”参数设置过滤得到SNPs数据集, 设为数据集I; 后通过VCFtools v0.1.17的“--max-missing 0.8 --maf 0.05”的参数设置过滤得到高质量的SNPs数据集(Danecek et al., 2011), 共获得94个SNP位点, 为数据集II。

通过GetOrganelle (Jin et al., 2020)对197个个体和2个外类群个体组装叶绿体基因组, 采取k-mer策略优化组装质量(k-mer: 21, 45, 65, 85, 105), 迭代次数设为15次。

1.3 数据分析

采用数据集I和II进行单倍型网络分析。先将数据集I转换为fasta文件, 每个个体的序列长度为1,191 bp。后通过DnaSP v6.12.03分辨单倍型变异位点, 再使用Arlequin v3.5.2.2获取群体单倍型基因频率, 将两部分结果构建Nexus文件, 最后使用PopART v1.7以“TCS Network”算法构建单倍型网络图(Excoffier & Lischer, 2010; Leigh & Bryant, 2015; Rozas et al., 2017)。

采用数据集II进行系统发育分析。先使用python脚本(https://github.com/edgardomortiz/vcf2phylip)将vcf格式的SNPs数据集转换为fasta格式。然后使用IQ-TREE v-2.1.3基于最大似然法(maximum likelihood, ML)构建系统发育树(Minh et al., 2020)。参数设置使用GTR+ASC模型, bootstrap设置为1,000次迭代。最后使用FigTree v1.4.4进行可视化。

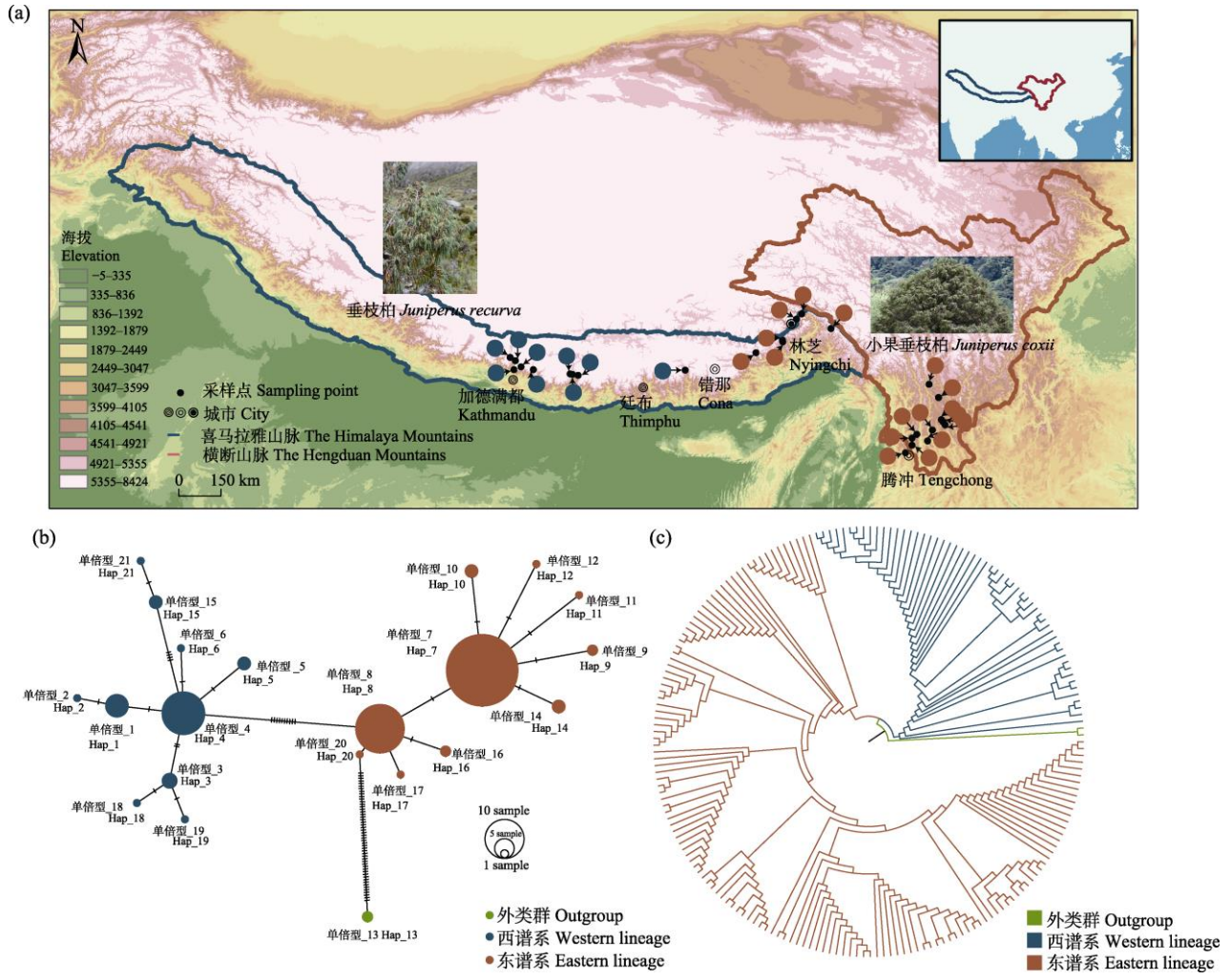


图1　垂枝柏复合体采样点分布与叶绿体SNP数据分析结果。(a)采样点地理分布图; (b)基于叶绿体SNP单倍型网络图; (c)基于叶绿体SNP系统发育树。喜马拉雅-横断山区域地理边界引自Liu等(2022)。

Fig. 1　Sampling distribution map and chloroplast SNP data analysis of the *Juniperus recurva* complex. (a) Sampling distribution map; (b) Chloroplast SNP haplotype network; (c) Phylogenetic tree of chloroplast SNPs. The geographical boundaries of the Himalaya-Hengduan Mountains region follow Liu et al. (2022).

我们还通过叶绿体基因组构建了系统发育树。先使用progressiveMauve (Darling et al., 2010)进行多基因组比对，再通过mafft v7.526 (Katoh & Standley, 2013)进行序列比对，并使用trimAl v1.5.rev1 (Capella-Gutiérrez et al., 2009)对序列进行修剪与优化。最后使用IQ-TREE v-2.1.3构建系统发育树(Minh et al., 2020)。参数设置使用MFP模型，bootstrap设置为1,000次迭代。

1.4　形态性状测量及其数据分析

本研究从野外采集植物标本并做烘干处理，从上述197个个体中挑选出86个不同个体的植物标本，覆盖了垂枝柏和小果垂枝柏的16个群体。其中，东谱系植物标本55份，西谱系植物标本31份。

每份标本上采集30枚完整叶片，使用Nikon Z 7II相机保持同一高度进行拍摄，将照片储存为jpg图片格式。使用FAMeLeS软件从图片中获取叶片性状数据。该软件在测量裸子植物小型叶片性状上具有较高的准确性(Montès et al., 2024)。将叶片图片输入FAMeLeS软件，获取叶片面积(leaf area)、叶片长度(leaf length)、叶片宽度(leaf width)、叶片周长(leaf perimeter)、叶片圆度(leaf circularity)、叶片紧凑度(leaf solidity)。每30枚叶片为一组，使用托盘天平测量叶片干重(leaf dry weight)。使用测量的叶片长度和叶片宽度计算叶片长宽比(leaf length/width)。

从50份标本上总计收集289个球果，其中东谱系168个，西谱系121个。使用游标卡尺测量球果长

度(cone length)和球果直径(cone diameter)。将球果类比于椭球体，使用球果长度和球果直径计算球果体积(cone volume)。使用测量的球果长度和球果直径计算球果的长径比(cone length/diameter)。

通过R包FactoMineR对叶片形态和球果形态分别开展PCA分析，结果通过R包factoextra (https://github.com/kassambara/factoextra/issues)绘制(Lê et al., 2008)。

1.5 生态位模拟与生态位分化检测

共使用了39个环境变量(附录2)。从http://www.paleoclim.org/下载19个当前生物气候变量，从ENVIREM数据库(http://envirem.github.io)补充了16个气候变量和2个地形变量(Brown et al., 2018; Title & Bemmels, 2018)。从WorldClim2.1数据库下载每月平均太阳辐射数据，取12个月的均值作为年平均太阳辐射(Fick & Hijmans, 2017)。居群海拔数据来自野外测量(附录1)，海拔数据图层来自地理空间数据云(https://www.gscloud.cn/)。

为避免环境变量之间的共线性造成预测结果偏差，参照Peng等(2023)，先使用R包SDMtune中的reduceVar函数去除贡献度低于1%的变量，再使用varSel函数从绝对相关性大于0.7的两变量中舍弃一个变量，最终确定了9个环境变量(Vignali et al., 2020)。筛选变量分别为年平均气温(bio_1)、平均昼夜温差(bio_2)、最湿季降水量(bio_16)、最冷季降水量(bio_19)、气候湿度指标(Climaticmoistureindex)、气温大陆度指数(Continentality)、潜在蒸散量的月度变化(PETseasonality)、年平均太阳辐射(sard)和SAGA-GIS地形湿润指数(topoWet) (附录3)。在此基础上开展主成分分析。

使用MaxEnt模型开展生态位模拟分析。从全球生物多样性信息网络(Global Biodiversity Information Facility, GBIF) (https://www.gbif.org)获取小果垂枝柏和垂枝柏的分布记录(https://doi.org/10.15468/dl.vfnyn4; https://doi.org/10.15468/dl.c72fbh)，并综合我们收集的野外分布记录，筛选分布于横断山-喜马拉雅地区的分布记录。为避免分布点的空间自相关影响预测结果，使用SDMtoolbox 2.6以1 km的标准进行稀疏化(Brown et al., 2017)，筛选出两者的分布记录总计为114条(附录4)。所有环境图层裁剪成横断山-喜马拉雅区域，空间分辨率统一为30″ (Liu et al., 2022)。

使用R包ENMeval对MaxEnt模型中的特征函数(feature combination, FC)和正则化乘数(regularization multiplier, RM)进行调整优化，特征组合类型包括L (线性)、LQ (线性+二次)、H (铰链)、LQH、LQHP和LQHPT (依次增加片段积和阈值特征)共6种，正则化乘数设置0.1、0.5、1、1.5、2、2.5、3、3.5、4、4.5和5总计11个数值，模型组合总计66个，使用delta AICc值最小的参数组合作为最优参数组合来运行最终模型(Kass et al., 2021)。将筛选后的物种分布点和环境变量导入MaxEnt v3.4.4完成生态位模拟，参数设置为: 25%的分布点为测试集，75%的分布点为训练集，勾选“Random seed”，重复次数为10次，重复迭代方式“Subsample”，输出格式为“Logistic”，应用阈值规则选择“Maximum training sensitivity plus specificity”，FC和RM选取最优参数组合，其他参数保持默认值(Phillips et al., 2006)。

使用遗漏率和受试者工作特征(ROC)曲线的线下面积(AUC)对MaxEnt模型预测结果进行评估。AUC取值范围为0–1，评估基于以下标准: $0.9 < AUC \leq 1$时，预测结果极好; $0.8 < AUC \leq 0.9$，预测结果较好; $0.7 < AUC \leq 0.8$，预测结果一般; $0.6 < AUC \leq 0.7$，预测结果为较差; $0.5 < AUC \leq 0.6$，预测结果不理想(Duan et al., 2014)。MaxEnt模型结果用0–1的概率值来反映物种存在概率。我们参照唐继敏等(2024)的方法，结合最大训练敏感性及特异性阈值(maximum training sensitivity plus specificity, MTSS)和联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)评估标准，将适生区划分为3个等级: 0–MTSS为非适生区、MTSS–0.66为低适生区、0.66–1.0为高适生区(Liu CR et al., 2013)。

使用R包escopt计算生态位重叠度。计算两物种的生态位的Schoener's *D*值和*I*统计量，两者趋于0时表示生态位重叠度较低，两者趋于1时表示生态位重叠度较高(Warren et al., 2008, 2010; Di Cola et al., 2017)。最后，进行了*D*值与*I*值的等效性与相似性检验，重复次数设为1,000次。

2 结果

2.1 谱系分化

对分布于横断山-喜马拉雅地区的垂枝柏和小

果垂枝柏, 共计26个居群197个个体, 进行了基于叶绿体基因组的目标富集测序, 并开展了单倍型网络分析和系统发育分析, 两种分析得出的结果一致。数据集I共鉴定出21种单倍型, 外类群为单独单倍型, 其余单倍型聚为东、西两个谱系, 均为10种单倍型(图1b)。数据集II由于SNP数量较少, 单倍型网络分析共鉴定出5种单倍型, 但同样支持东西谱系的划分(附录5)。

基于叶绿体SNP的系统发育分析表明, 垂枝柏复合体分为东部和西部两个单系群(图1c)。西谱系的地理分布与垂枝柏吻合, 分布于喜马拉雅中-东段; 而东谱系的地理分布与小果垂枝柏吻合, 分布于横断山南部和喜马拉雅东部。进一步开展的基于叶绿体全基因组的系统发育树同样支持这一划分(附录6)。但两个系统发育树在部分个体的系统发育关系上存在一定程度的差异。

2.2 形态差异

东、西部两个谱系的8个叶片性状PCA中, PC1占总变异的69.7%, PC2占总变异的20.3%, PC1和PC2能够解释90.0%的变异; 4个球果性状PCA中, PC1占总变异的69.6%, PC2占总变异的29.5%, PC1和PC2能够解释99.1%的变异。无论是叶片性状, 还是球果性状, 两个谱系均存在一定程度的差异, 但因重叠较多, 未检测到统计间断(图2)。相比于西谱系, 东谱系的叶片具有更广泛的变异范围, 而球果的变异范围相对较小。

2.3 生态位分化

2.3.1 MaxEnt模型参数优化及模型评估

依据MaxEnt模型参数调优的结果, 垂枝柏的MaxEnt模型最佳特征函数(FC)为LQ, 最佳正则化乘数(RM)为0.1; 小果垂枝柏的MaxEnt模型最佳特征函数也为LQ, 最佳正则化乘数(RM)为1 (附录7)。基于上述MaxEnt模型参数, 对垂枝柏和小果垂枝柏进行生态位模拟, 使用AUC值对模型进行评估。垂枝柏最佳MaxEnt模型得到的AUC值为0.968 (附录8a), 小果垂枝柏最佳MaxEnt模型得到的AUC值为0.950 (附录8b), 说明两者的模型预测结果极好。

2.3.2 生态位模拟

基于优化后的MaxEnt模型对垂枝柏和小果垂枝柏在横断山-喜马拉雅地区现代分布的生态位进行模拟, 预测分布与实际分布基本一致。二者生态位相邻: 垂枝柏的生态位位于喜马拉雅山脉中段(错那市以西), 呈狭长带状分布, 高适生区在喜马拉雅中南段呈零星分布(图3a); 小果垂枝柏生态位横跨横断山南部与喜马拉雅东部, 高适生区集中于横断山南部(图3b)。

2.3.3 生态位分化

生态位重叠分析结果显示D = 0.2466, I = 0.3841 (图4a)。等价性检验表明, D值与预期值差异不显著(P = 0.263), 而I值与预期值差异显著(P = 0.002) (图4b, c)。相似性检验显示, D值和I值均显著低于预期值(P_D = 0.021; P_I = 0.046) (图4d, e)。这些结果表明,

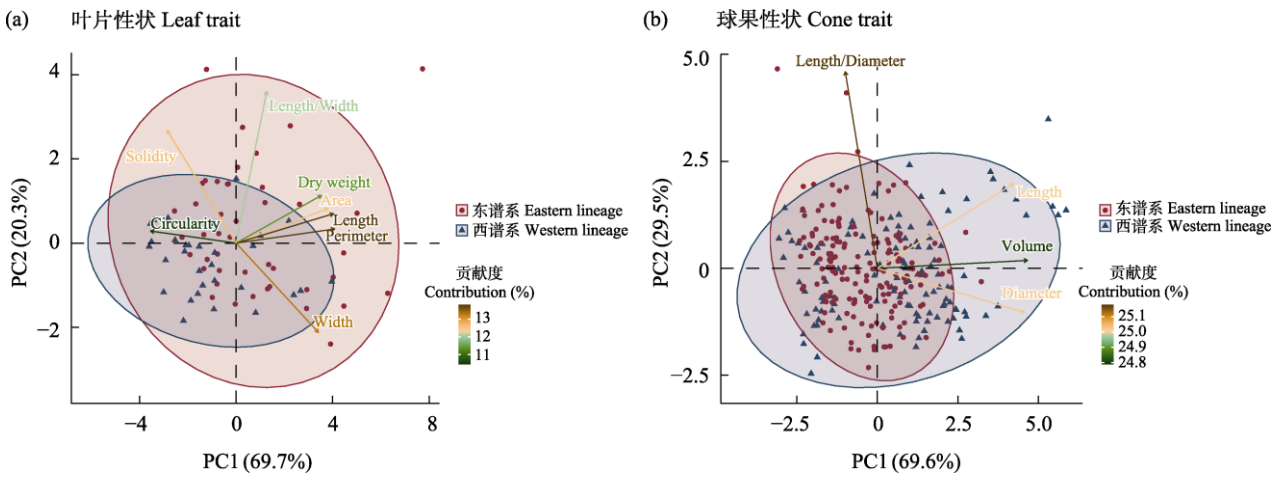


图2 垂枝柏复合体形态性状分化。(a)叶片性状。Leaf area: 叶片面积; Length: 叶片长度; Width: 叶片宽度; Perimeter: 叶片周长; Circularity: 叶片圆度; Solidity: 叶片紧凑度; Dry weight: 叶片干重; Length/Width: 叶片长宽比。(b)球果性状。Length: 球果长度; Diameter: 球果直径; Volume: 球果体积。Length/diameter: 球果的长径比。

Fig. 2 Morphological trait differentiation of the *Juniperus recurva* complex. (a) Leaf trait; (b) Cone trait. The variables in the figure correspond to the leaf and cone traits measured in this study.

小果垂枝柏和垂枝柏之间生态位分化显著，但仍有一定程度的重叠。

提取东、西谱系居群的环境变量并进行PCA分析, PC1和PC2共解释70.4%的变异(表1, 图5)。结果显示东、西谱系生态位分化明显，但西谱系中一个居群与东谱系居群存在重叠(图5)。PC1中贡献度较高的环境变量依次为气温大陆度指数、潜在蒸散量的月度变化和气候湿度指标；PC2中贡献度较高的变量依次为bio_16、bio_19和bio_1 (表1)。

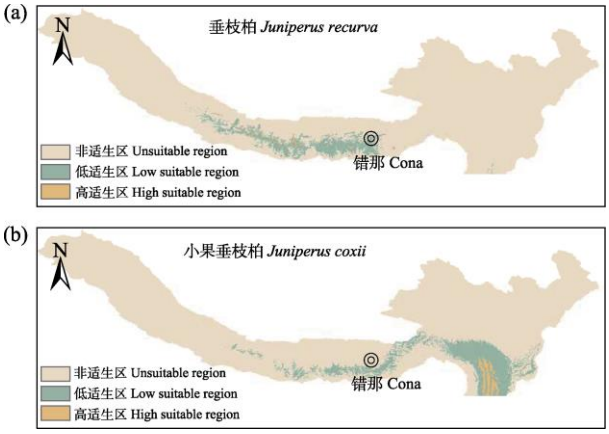


图3　垂枝柏(a)与小果垂枝柏(b)生态位模拟
Fig. 3　Ecological niche modelling of *Juniperus recurve* (a) and *J. coxii* (b)

3　讨论

3.1　垂枝柏和小果垂枝柏的物种界定

物种分化是一个持续且反复的过程，自然界中多数物种仍处于分化路上(刘建全, 2016)。自然界中存在完全分化的近缘物种相对较少，针对处于分化早中期的类群，物种界定更为复杂，需要整合系统发育、生态学和形态学等物种概念开展物种界定工作。以往仅依靠形态特征辨别近缘物种，但种间无明显间断的形态特征给分类学家造成了困扰，可能区分不出近缘物种或将同一物种拆分为多个(Duminil & Di Michele, 2009)。Ruiz-Sanchez & Sosa (2010)使用分子、形态和生态位数据对分布于新热带地区的墨西哥竹属(*Otatea*)物种重新划定，将原先的3种扩充为7种。Li (2019)等通过群体水平的形态、分子数据和生态位模拟，将青藏高原红景天属(*Rhodiola*)原来根据形态定义的7种重新划分为3种。本研究整合叶绿体SNP单倍型网络和系统发育关系、叶绿体基因组的系统发育关系、形态和生态位数据对垂枝柏复合体进行物种界定。单倍型网络分析揭示该复合体存在东部与西部两个谱系(图1a, 附录5)。基于SNP和叶绿体基因组的系统发育树均支持小果垂枝柏和垂枝柏各自构成单系群(图1c,

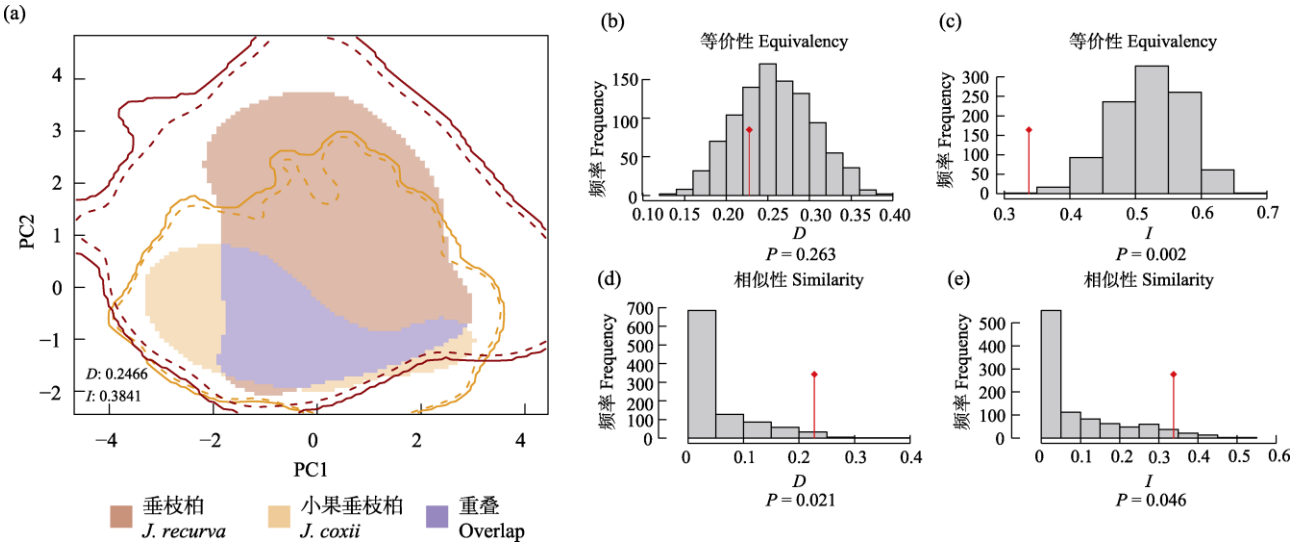


图4　垂枝柏和小果垂枝柏的生态位重叠分析及等价性和相似性检验。(a)生态位重叠分析。(b–c) *D*和*I*值的等价性检验。(d–e) *D*和*I*值的相似性检验。*D*和*I*分别表示Schoener's *D*值和Hellinger-based *I*指数，取值范围均为0 (无重叠)到1 (完全重叠)。灰色矩形为*D*和*I*值的零分布，红色线为*D*和*I*值的观测值。
Fig. 4　Niche overlap and tests of equivalency and similarity between *Juniperus recurva* and *J. coxii*. (a) Niche overlap analysis. (b–c) Niche equivalency test for *D* and *I*. (d–e) Niche similarity test for *D* and *I*. *D* and *I* represent Schoener's *D* and Hellinger-based *I* indices, respectively, with values ranging from 0 (no overlap) to 1 (complete overlap). The grey bars indicate the null distribution of *D* and *I* values, and the red lines indicate the observed values of *D* and *I*.

表1　生态位分化分析中9个环境变量对PC1和PC2的方差贡献度

Table 1　Variance contribution of the nine environmental variables to PC1 and PC2 in ecological niche differentiation analysis

变量 Variables	贡献度 Contribution (PC1)	贡献度 Contribution (PC2)
年平均气温 Annual mean temperature (bio_1)	10.99%	15.40%
平均昼夜温差 Mean diurnal range (bio_2)	8.18%	13.78%
最湿季降水量 Precipitation of wettest quarter (bio_16)	0.98%	26.29%
最冷季降水量 Precipitation of coldest quarter (bio_19)	1.09%	26.19%
气候湿度指标 Climatic moisture index (climaticmoistureindex)	22.83%	2.08%
气温大陆度指数 Continentality (continentality)	24.11%	0.25%
潜在蒸散量的月度变化 Potential Evapotranspiration seasonality (PETseasonality)	24.00%	1.96%
SAGA-GIS地形湿润指数 SAGA-GIS based topographic wetness index (topo Wet)	1.91%	2.35%
年平均太阳辐射 Annual mean solar radiation (sard)	5.92%	11.71%

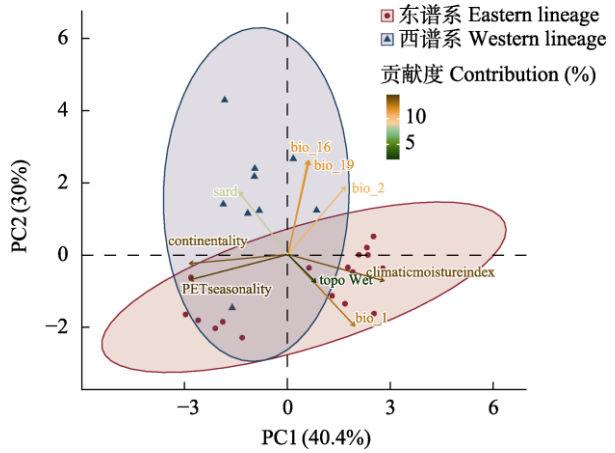


图5　垂枝柏复合体生态位分化分析。红色圆形代表东谱系，蓝色三角形代表西谱系。图中变量为筛选出的环境变量，变量含义同表1。

Fig. 5　Niche differentiation analysis in the *Juniperus recurva* complex. Red circles represent eastern lineages; blue triangles indicate western lineages. The environmental variables shown are as defined in Table 1.

附录6)。野外调查发现，二者无法通过形态直接区分。形态性状分析表明，尽管叶片和球果性状存在一定差异，但不存在统计间断(洪德元，2016a；图2)。因此，仅基于形态性状无法区分小果垂枝柏和垂枝柏，需对微观形态性状开展深入观察和研究。

除分子和形态证据外，生态位在物种界定中亦具关键作用。近缘物种在分化过程中占据各自独特的生态位(Liu et al., 2012; Franco-Estrada et al., 2022)。本研究的生态位分化分析及分布预测结果表明，垂枝柏和小果垂枝柏占据不同的生态位，但存在部分重叠(图3，图5)。两者生态位的*D*值和*I*值都趋近于0，表明已发生一定程度的生态位分化，符合生态学物种概念(图4)。二者满足系统发育物种概念和生态学物种概念，但目前二者在形态形状上分化不明显，表明两者可能仍处于分化路上。

3.2　垂枝柏和小果垂枝柏的物种边界

准确鉴定物种并确定其分布范围是生物多样性保护和管理的基础。物种分布预测的关键是物种分布记录的代表性和环境因子(Elith & Leathwick, 2009)。然而，网络公开的分布记录常无法判断具体属于哪个物种或谱系，从而影响物种分布范围预测的结果。“整合物种概念”综合多种方法界定物种，随着物种界线的确定，其分布范围亦随之确定。本研究整合叶绿体SNP单倍型网络和系统发育分析、叶绿体基因组的系统发育分析和生态位模拟多方法对两者进行划分，结果确定错那市以东的物种为小果垂枝柏，以西为垂枝柏。李国营等(2024)基于物种分布记录构建的潜在适生区模型显示，垂枝柏的适生区主要分布于西藏东南部和南部。本研究根据叶绿体SNP和全基因组的系统发育分析，将西藏东南部类群归入小果垂枝柏较为合理。横断山-喜马拉雅地区中的不同物种有不同的种间分布，但种间的分布边界一般与重要的地理屏障相一致。例如，对75只扭角羚(*Budorcas taxicolor*)开展的群体基因组学研究将其划分为喜马拉雅扭角羚(*B. taxicolor*)和中华扭角羚(*B. tibetana*)两个独立物种，二者的地理分界线为怒江–澜沧江–金沙江三江并流区域；喜马拉雅扭角羚进一步分为高黎贡亚种(*B. t. taxicolor*)和不丹亚种(*B. t. whitei*)，以雅鲁藏布江为界(Yang et al., 2022)。喜马拉雅红豆杉(*Taxus wallichiana*)的研究发现，该物种的EH和HM谱系以澜沧江-怒江

分水岭为界(Liu J et al., 2013)。对扭连钱(*Marmoritis complanatum*)开展谱系地理学研究，发现澜沧江-怒江分水岭为其喜马拉雅谱系和横断山脉谱系的分界线(Luo et al., 2017)。对刺续断(*Acanthocalyx nepalensis*)进行谱系地理学研究，发现96 ℃为横断山谱系与东喜马拉雅谱系的分界线(Mu et al., 2022)。而本研究发现垂枝柏与小果垂枝柏的物种边界并非重要地理屏障，而是大致以错那市(92 ℃)为界。需指出，本研究仅基于叶绿体数据，未来应使用覆盖核基因组的遗传变异数据进一步开展研究。

3.3 对小果垂枝柏和垂枝柏的保护建议

制定物种保护策略需综合考虑其生物学特性及所处环境变化(杨冠松, 2017)。垂枝柏与小果垂枝柏的受威胁程度不同。垂枝柏适生区集中于喜马拉雅山脉中段，呈带状分布，高适生区零星散布。野外调查表明，其主要分布于喜马拉雅山脉南部温暖湿润、降水充沛的山谷中，各居群呈片段化分布，部分居群个体数量稀少，且居群之间一般都有高山阻隔。作为裸子植物，垂枝柏生活史较长，自然更新能力较弱，种群补充困难，可能导致其自然种群规模小、遗传多样性低，进而影响种群健康。相比之下，小果垂枝柏适生区横跨横断山脉南端和喜马拉雅东段，高适生区在横断山脉南端连片分布。野外调查显示，其在腾冲一带成片分布，多数分布于山顶，受季风影响显著。小果垂枝柏的适生区范围相对广泛，暗示其具有一定的传播能力。综上所述，在我国垂枝柏受威胁程度可能要大于小果垂枝柏。

对于垂枝柏，建议加强就地保护，特别是吉隆地区(少数垂枝柏成片分布的地区之一)。未来研究还需进一步调查垂枝柏每个居群的遗传多样性，对遗传多样性较高的居群实施重点保护，最大限度地保护其遗传多样性。对于个体数少的垂枝柏居群，建议加强野生种质资源收集、构建种子库。而对于小果垂枝柏，对腾冲一带区域的居群进行就地保护，并加强收集其他地区(尤其是林芝地区)居群的种质资源。鉴于垂枝柏与小果垂枝柏生态位存在重叠，我们在未来研究中还可以关注垂枝柏与小果垂枝柏是否存在适应性渐渗，为潜在遗传拯救提供理论依据。当然，保护策略需要基于物种遗传背景进行制定，丰富的遗传变异有利于物种适应多变环境(Frankham, 2003)。因此，未来研究需采用核基因组的数据，获取足够数量的遗传变异数据，开展包括遗传多样性、基因组脆弱性等基因组层面的研究，以更加系统、科学地提供物种保护建议。

4 结论

整合群体遗传变异、形态性状变异和生态位分化等多重证据对刺柏属物种小果垂枝柏和垂枝柏进行物种界定。基于叶绿体SNP单倍型网络分析和系统发育树分析，小果垂枝柏和垂枝柏分属东部、西谱系，二者以错那市为界；形态上对两个物种多个叶片性状和球果性状进行统计检验，两者虽然存在一定程度的差异，但未形成统计间断；基于MaxEnt模型对小果垂枝柏和垂枝柏进行了生态位模拟，并利用escopt和PCA分析开展了生态位分化检验，发现两者的生态位分化明显，并且生态位上也支持两个物种大致以错那市为界。以上结果表明小果垂枝柏和垂枝柏符合整合物种概念，但可能还处于分化路上。但本研究所采集的遗传数据有限，对两物种复杂的物种进化机制需获取更多数据进一步深入探索。总之，本文基于整合物种概念初步厘清了垂枝柏和小果垂枝柏之间的物种界限，研究结果一方面呈现了一个新的横断山-喜马拉雅区域的物种界定研究案例，另一方面可为该地区的生物多样性保护与管理提供科学支撑。

致谢: 感谢云南省林业和草原科学院云南省高黎贡山生物多样性重点实验室在采样中的帮助。

ORCID

程家劲 https://orcid.org/0009-0008-8624-6605
马仁义 https://orcid.org/0000-0002-2218-7043
毛康珊 https://orcid.org/0000-0002-0071-1844

参考文献

Adams KL, Palmer JD (2003) Evolution of mitochondrial gene content: Gene loss and transfer to the nucleus. Molecular Phylogenetics and Evolution, 29, 380–395.

Adams RP (2000) Systematics of the one seeded *Juniperus* of the eastern hemisphere based on leaf essential oils and random amplified polymorphic DNAs (RAPDs). Biochemical Systematics and Ecology, 28, 529–543.

Bolger AM, Lohse M, Usadel B (2014) Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data. Bioinformatics, 30, 2114–2120.

Brown JL, Bennett JR, French CM (2017) SDMtoolbox 2.0:

The next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. PeerJ, 5, e4095.

Brown JL, Hill DJ, Dolan AM, Carnaval AC, Haywood AM (2018) PaleoClim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. Scientific Data, 5, 180254.

Capella-Gutiérrez S, Silla-Martínez JM, Gabaldón T (2009) trimAl: A tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses. Bioinformatics, 25, 1972–1973.

Claridge MF, Dawah AH, Wilson MR (1997) Species: The Units of Biodiversity. Springer, Berlin.

Clark MJ, Chen R, Lam HYK, Karczewski KJ, Chen R, Euskirchen G, Butte AJ, Snyder M (2011) Performance comparison of exome DNA sequencing technologies. Nature Biotechnology, 29, 908–914.

Coyne JA, Coyne HA, Orr HA (2004) Speciation. Oxford University Press, Oxford.

Cracraft J (1983) Species concepts and speciation analysis. In: Current Ornithology (ed. Johnston RF), pp. 159–187. Springer, New York.

Danecek P, Auton A, Abecasis G, Albers CA, Banks E, DePristo MA, Handsaker RE, Lunter G, Marth GT, Sherry ST, McVean G, Durbin R (2011) The variant call format and VCFtools. Bioinformatics, 27, 2156–2158.

Darling AE, Mau B, Perna NT (2010) progressiveMauve: Multiple genome alignment with gene gain, loss and rearrangement. PLoS ONE, 5, e11147.

Darwin C (1859) On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London.

Dayrat B (2005) Towards integrative taxonomy. Biological Journal of the Linnean Society, 85, 407–415.

DePristo MA, Banks E, Poplin R, Garimella KV, Maguire JR, Hartl C, Philippakis AA, del Angel G, Rivas MA, Hanna M, McKenna A, Fennell TJ, Kernytsky AM, Sivachenko AY, Cibulskis K, Gabriel SB, Altshuler D, Daly MJ (2011) A framework for variation discovery and genotyping using next-generation DNA sequencing data. Nature Genetics, 43, 491–498.

Di Cola V, Broennimann O, Petitpierre B, Breiner FT, D'Amen M, Randin C, Engler R, Pottier J, Pio D, Dubuis A, Pellissier L, Mateo RG, Hordijk W, Salamin N, Guisan A (2017) ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. Ecography, 40, 774–787.

Duan RY, Kong XQ, Huang MY, Fan WY, Wang ZG (2014) The predictive performance and stability of six species distribution models. PLoS ONE, 9, e112764.

Duminil J, Di Michele M (2009) Plant species delimitation: A comparison of morphological and molecular markers. Plant Biosystems, 143, 528–542.

Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 40, 677–697.

Excoffier L, Lischer HEL (2010) Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. Molecular Ecology Resources, 10, 564–567.

Farjon A (2000) A Monograph of Cupressaceae and Sciadopitys. Royal Botanic Gardens, Kew, London.

Fennessy J, Bidon T, Reuss F, Kumar V, Elkan P, Nilsson MA, Vamberger M, Fritz U, Janke A (2016) Multi-locus analyses reveal four giraffe species instead of one. Current Biology, 26, 2543–2549.

Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology, 37, 4302–4315.

Franco-Estrada D, Ortiz E, Villaseñor JL, Arias S (2022) Species distribution modelling and predictor variables for species distribution and niche preferences *Pilosocereus leucocephalus* group *s. s.* (Cactaceae). Systematics and Biodiversity, 20, 1–17.

Frankham R (2003) Genetics and conservation biology. Comptes Rendus Biologies, 326, 22–29.

Fu CN, Wu CS, Ye LJ, Mo ZQ, Liu J, Chang YW, Li DZ, Chaw SM, Gao LM (2019) Prevalence of isomeric plastomes and effectiveness of plastome super-barcodes in yews (*Taxus*) worldwide. Scientific Reports, 9, 2773.

Fu LG, Yu YF, Farjon A (1999) "*Juniperus* Linnaeus, Sp. Pl. 2: 1038. 1753." Flora of China, 4, 69–77. Science Press, Beijing.

Hong DY (2016a) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. Biodiversity Science, 24, 979–999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016a) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. 生物多样性, 24, 979–999.]

Hong DY (2016b) Opinion of raising rationality in species delimitation. Biodiversity Science, 24, 360–361. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016b) 关于提高物种划分合理性的意见. 生物多样性, 24, 360–361.]

Hong DY (2020) Gen-morph species concept—A new and integrative species concept for outbreeding organisms. Journal of Systematics and Evolution, 58, 725–742.

Jiang YZ, Yang JB, Folk RA, Zhao JL, Liu J, He ZS, Peng H, Yang SX, Xiang CL, Yu XQ (2024) Species delimitation of tea plants (*Camellia* sect. *Thea*) based on super-barcodes. BMC Plant Biology, 24, 181.

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.

Kass JM, Muscarella R, Galante PJ, Bohl CL, Pinilla-Buitrago GE, Boria RA, Soley-Guardia M, Anderson RP (2021) ENMeval 2.0: Redesigned for customizable and

reproducible modeling of species' niches and distributions. Methods in Ecology and Evolution, 12, 1602–1608.

Katoh K, Standley DM (2013) MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. Molecular Biology and Evolution, 30, 772–780.

Lê S, Josse J, Husson F (2008) FactoMineR: An *R* package for multivariate analysis. Journal of Statistical Software, 25, 1–18.

Leigh JW, Bryant D (2015) Popart: Full-feature software for haplotype network construction. Methods in Ecology and Evolution, 6, 1110–1116.

Li GY, Lin L, Yi SH (2024) Predicting the potential suitable growth area of *Juniperus recurva* in Xizang based on MaxEnt model. Journal of Plateau Agriculture, 8, 302–309, 341. (in Chinese with English abstract) [李国营, 林玲, 易胜寒 (2024) 基于MaxEnt模型预测垂枝柏在西藏的潜在适生区. 高原农业, 8, 302–309, 341.]

Li H, Durbin R (2009) Fast and accurate short read alignment with Burrows–Wheeler transform. Bioinformatics, 25, 1754–1760.

Li H, Handsaker B, Wysoker A, Fennell T, Ruan J, Homer N, Marth G, Abecasis G, Durbin R (2009) The sequence alignment/map format and SAMtools. Bioinformatics, 25, 2078–2079.

Li JL, Zhang YJ, Ruhsam M, Milne RI, Wang Y, Wu DY, Jia SY, Tao TZ, Mao KS (2022) Seeing through the hedge: Phylogenomics of *Thuja* (Cupressaceae) reveals prominent incomplete lineage sorting and ancient introgression for Tertiary relict flora. Cladistics, 38, 187–203.

Li YC, Wen J, Ren Y, Zhang JQ (2019) From seven to three: Integrative species delimitation supports major reduction in species number in *Rhodiola* section *Trifida* (Crassulaceae) on the Qinghai-Tibetan Plateau. Taxon, 68, 268–279.

Liu CR, White M, Newell G (2013) Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. Journal of Biogeography, 40, 778–789.

Liu HT, Wang WJ, Song G, Qu YH, Li SH, Fjeldså J, Lei FM (2012) Interpreting the process behind endemism in China by integrating the phylogeography and ecological niche models of the *Stachyridopsis ruficeps*. PLoS ONE, 7, e46761.

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 JQ (2016) "The integrative species concept" and "species on the speciation way". Biodiversity Science, 24, 1004–1008. (in Chinese with English abstract) [刘建全 (2016) "整合物种概念"和"分化路上的物种". 生物多样性, 24, 1004–1008.]

Luo D, Xu B, Li ZM, Sun H (2017) The 'Ward Line–Mekong–Salween Divide' is an important floristic boundary between the eastern Himalaya and Hengduan Mountains: Evidence from the phylogeographical structure of subnival herbs *Marmoritis complanatum* (Lamiaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 185, 482–496.

Lyu LK, Wang DL, Li L, Zhu YY, Jiang DC, Liu JQ, Xu XT (2021) Polyphyly and species delimitation of *Picea brachytyla* (Pinaceae) based on population genetic data. Journal of Systematics and Evolution, 59, 515–523.

Mayr E (1949) Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.

Minh BQ, Schmidt HA, Chernomor O, Schrempf D, Woodhams MD, von Haeseler A, Lanfear R (2020) IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. Molecular Biology and Evolution, 37, 1530–1534.

Montès N, Tosini L, Laffont-Schwob I, Le Bagousse-Pinguet Y, Folzer H (2024) FAMeLeS: A multispecies and fully automated method to measure morphological leaf traits. Methods in Ecology and Evolution, 15, 484–492.

Mu QY, Yu CC, Wang Y, Han TS, Wang H, Ding WN, Zhang QY, Low SL, Zheng QJ, Peng C, Hu ZY, Xing YW (2022) Comparative phylogeography of *Acanthocalyx* (Caprifoliaceae) reveals distinct genetic structures in the Himalaya-Hengduan Mountains. Alpine Botany, 132, 153–168.

Ott T, Schall M, Vogt R, Oberprieler C (2022) The warps and wefts of a polyploidy complex: Integrative species delimitation of the diploid *Leucanthemum* (Compositae, Anthemideae) representatives. Plants, 11, 1878.

Padial JM, De La Riva I (2010) A response to recent proposals for integrative taxonomy. Biological Journal of the Linnean Society, 101, 747–756.

Peng YX, Li Y, Cao GL, Li HL, Shin Y, Piao ZJ, Perez F, Zhu WH, Borzée A (2023) Estimation of habitat suitability and landscape connectivity for Liaoning and Jilin clawed salamanders (Hynobiidae: *Onychodactylus*) in the transboundary region between the People's Republic of China and the Democratic People's Republic of Korea. Global Ecology and Conservation, 48, e02694.

Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling, 190, 231–259.

Prata EMB, Sass C, Rodrigues DP, Domingos FMCB, Specht CD, Damasco G, Ribas CC, Fine PVA, Vicentini A (2018) Towards integrative taxonomy in Neotropical botany: Disentangling the *Pagamea guianensis* species complex (Rubiaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 188, 213–231.

Rissler LJ, Apodaca JJ (2007) Adding more ecology into

species delimitation: Ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). Systematic Biology, 56, 924–942.

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.

Ruiz-Sanchez E, Sosa V (2010) Delimiting species boundaries within the Neotropical bamboo *Otatea* (Poaceae: Bambusoideae) using molecular, morphological and ecological data. Molecular Phylogenetics and Evolution, 54, 344–356.

Smith MA, Poyarkov NA JR, Hebert PDN (2008) CO1 DNA barcoding amphibians: Take the chance, meet the challenge. Molecular Ecology Resources, 8, 235–246.

Sobel JM, Chen GF, Watt LR, Schemske DW (2010) The biology of speciation. Evolution, 64, 295–315.

Song BH, Wang XQ, Wang XR, Ding KY, Hong DY (2003) Cytoplasmic composition in *Pinus densata* and population establishment of the diploid hybrid pine. Molecular Ecology, 12, 2995–3001.

Tang JM, Yin XJ, Gao WJ, Liu YF, Li ZK (2024) Distribution of potential suitable areas of rare and endangered Cupressaceae species in China under climate change. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 44(8), 49–61. (in Chinese with English abstract) [唐继敏, 殷晓洁, 高伟杰, 刘一飞, 李子康 (2024) 气候变化下中国珍稀濒危柏科树种潜在适生区分布. 中南林业科技大学学报, 44(8), 49–61.]

Tarasov A, Vilella AJ, Cuppen E, Nijman IJ, Prins P (2015) Sambamba: Fast processing of NGS alignment formats. Bioinformatics, 31, 2032–2034.

Title PO, Bemmels JB (2018) ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. Ecography, 41, 291–307.

Vignali S, Barras AG, Arlettaz R, Braunisch V (2020) *SDMtune*: An R package to tune and evaluate species distribution models. Ecology and Evolution, 10, 11488–11506.

Wagner DB (1992) Nuclear, chloroplast, and mitochondrial DNA polymorphisms as biochemical markers in population genetic analyses of forest trees. New Forests, 6, 373–390.

Wang CQ, Qin H, Zhao C, Yang L, Yu TT, Zhang YX, Luo X, Qin QB, Liu SJ (2021) Whole-genome re-sequencing and transcriptome reveal oogenesis-related genes in autotetraploid *Carassius auratus*. Marine Biotechnology, 23, 233–241.

Wang IJ, Bradburd GS (2014) Isolation by environment. Molecular Ecology, 23, 5649–5662.

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

Warren DL, Glor RE, Turelli M (2010) ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. Ecography, 33, 607–611.

Wilkins J (2009) Species: A History of the Idea. University of California Press, Berkeley.

Yang GS (2017) Studies on the Conservation Biology and Chloroplast Genomes of the Endangered Resource Plant *Yunnanopilia longistaminea* and Related Species. PhD dissertation, Yunnan University, Kunming. (in Chinese with English abstract) [杨冠松 (2017) 濒危资源植物甜菜树保护生物学及其近缘种叶绿体基因组研究. 博士学位论文, 云南大学, 昆明.]

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.

Zhou J, Jiao ZY, Guo JH, Wang BS, Zheng JW (2021) Complete chloroplast genome sequencing of five *Salix* species and its application in the phylogeny and taxonomy of the genus. Mitochondrial DNA Part B: Resources, 6, 2348–2352.

Zhou YF, Abbott RJ, Jiang ZY, Du FK, Milne RI, Liu JQ (2010) Gene flow and species delimitation: A case study of two pine species with overlapping distributions in Southeast China. Evolution, 64, 2342–2352.

(责任编委: 高连明　责任编辑: 周玉荣)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025373

程家劲, 马仁义, 毛康珊 (2026) 垂枝柏复合体的物种界定. 生物多样性, 34, 25373. doi: 10.17520/biods.2025373; cstr: 32101.14.biods.2025373.
https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025373

附录1 垂枝柏、小果垂枝柏和刺柏的采样信息

Appendix 1 Sampling information of *Juniperus recurva*, *J. coxii*, and *J. formosana*

物种 Species	居群 Populations	经度 Longitude (°E)	纬度 Latitude (°N)	海拔 Elevation (m)
垂枝柏 *J. coxii*	BZL	99.09	27.633	3,491
垂枝柏 *J. coxii*	GDT	99.414	27.188	3,335
垂枝柏 *J. coxii*	CGH	98.538	25.84	3,120
垂枝柏 *J. coxii*	MXGL	99.564	26.382	3,414
垂枝柏 *J. coxii*	PMYK	98.685	25.974	3,016
垂枝柏 *J. coxii*	XBS	99.501	26.459	3,379
垂枝柏 *J. coxii*	YBS	99.205	26.117	3,354
垂枝柏 *J. coxii*	YDC	99.622	26.274	2,743
垂枝柏 *J. coxii*	ZBS	99.049	25.746	3,228
垂枝柏 *J. coxii*	GYLC	98.315	25.365	2,081
垂枝柏 *J. coxii*	MGLC	98.539	25.617	1,896
垂枝柏 *J. coxii*	LZE	94.875	29.95	3,810
垂枝柏 *J. coxii*	MLN	94.23	29.097	3,137
垂枝柏 *J. coxii*	LZW	94.708	29.788	3,771
垂枝柏 *J. coxii*	MLS	94.244	29.032	3,212
垂枝柏 *J. coxii*	LZZR	93.361	28.677	3,365
垂枝柏 *J. coxii*	MT	95.845	29.466	2,605
小果垂枝柏 *J. recurva*	JLG	85.217	28.521	3,365
小果垂枝柏 *J. recurva*	NPL-W	85.344	28.115	3,445
小果垂枝柏 *J. recurva*	ZC	85.392	28.403	3,672
小果垂枝柏 *J. recurva*	NPL-E	85.576	28.208	3,888
小果垂枝柏 *J. recurva*	NLM	85.983	28.117	4,083
小果垂枝柏 *J. recurva*	CT-W	87.206	27.967	4,504
小果垂枝柏 *J. recurva*	CT-Z	87.283	27.96	4,748
小果垂枝柏 *J. recurva*	CT-E	87.473	27.917	3,324
小果垂枝柏 *J. recurva*	LZ-ZJ	93.361	28.678	3,198
刺柏 *J. formosana*	GZX	100.863	28.21	2,241

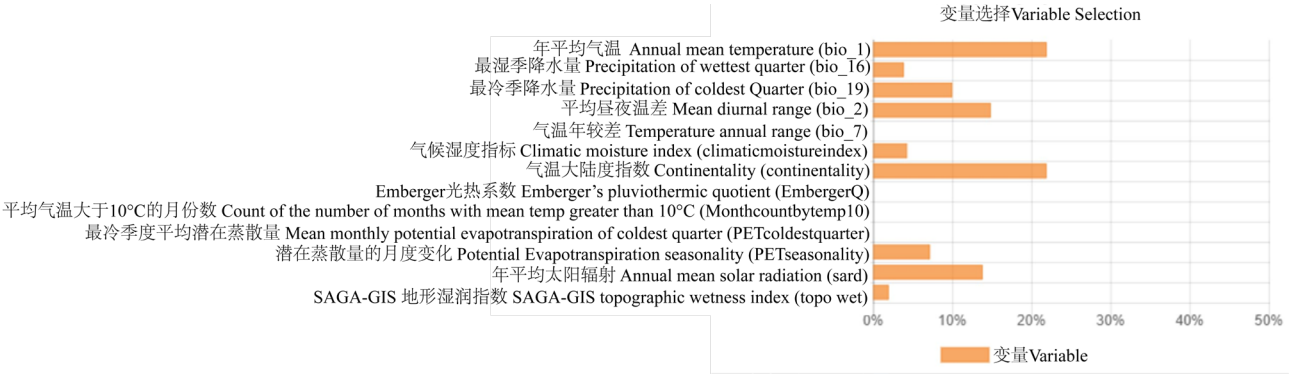
附录2 本研究使用的39个环境变量及其来源

Appendix 2 The 39 environmental variables used in this study

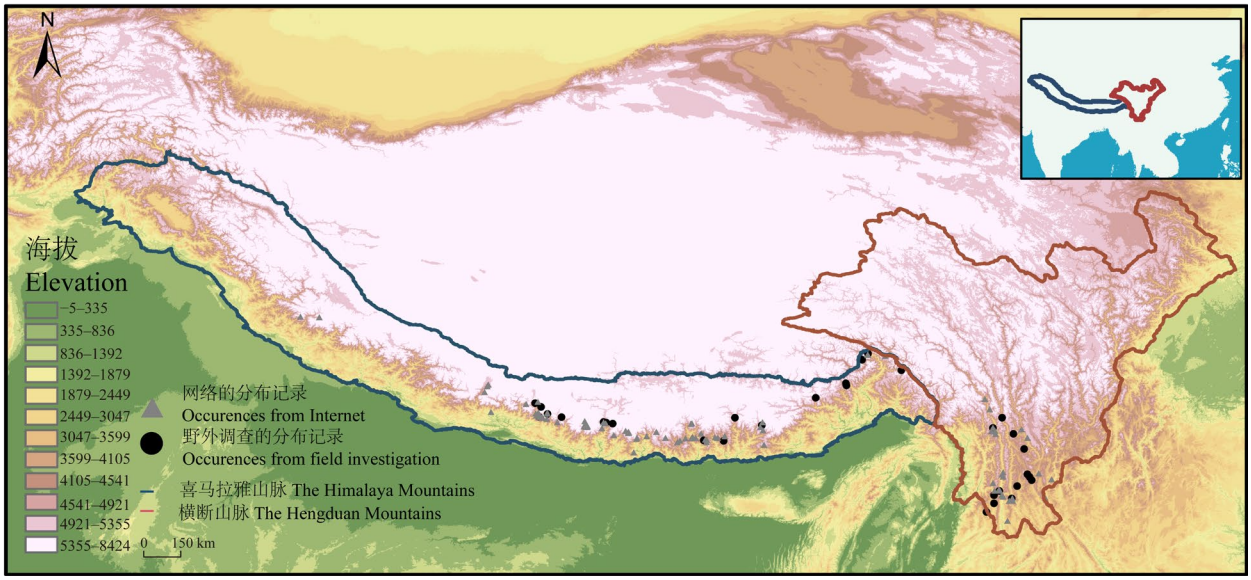
环境变量 Environmental factors	描述 Description	来源 Source
年平均气温 Annual mean temperature (bio_1)	年平均气温 Annual mean temperature [°C*10]	http://www.paleoclim.org/
平均昼夜温差 Mean diurnal range (bio_2)	平均昼夜温差 Mean diurnal range (Mean of monthly (max temp - min temp)) [°C]	
等温性 Isothermality (bio_3)	等温性 Isothermality [Bio_2/Bio_7]	
温度季节性 Temperature seasonality (bio_4)	温度季节性 Temperature seasonality [standard deviation*100]	
最暖月最高温 Max temperature of warmest month (bio_5)	最暖月最高温 Max temperature of warmest month [°C*10]	
最冷月最低温 Min temperature of coldest Month (bio_6)	最冷月最低温 Min temperature of coldest month [°C*10]	
气温年较差 Temperature annual range (bio_7)	气温年较差 Temperature annual range (BIO5-BIO6) [°C*10]	
最湿季平均温度 Mean temperature of wettest quarter (bio_8)	最湿季平均温度 Mean temperature of wettest quarter [°C*10]	
最干季平均温度 Mean temperature of driest quarter (bio_9)	最干季平均温度 Mean temperature of driest quarter [°C*10]	
最暖季平均温度 Mean temperature of warmest quarter (bio_10)	最暖季平均温度 Mean temperature of warmest quarter [°C*10]	
最冷季平均温度 Mean temperature of coldest quarter (bio_11)	最冷季平均温度 Mean temperature of coldest quarter [°C*10]	

年降水量 Annual precipitation (bio_12)	年降水量 Annual precipitation [mm/year]	
最湿月降水量 Precipitation of wettest month (bio_13)	最湿月降水量 Precipitation of wettest month [mm/month]	
最干月降水量 Precipitation of driest month (bio_14)	最干月降水量 Precipitation of driest month [mm/month]	
降水量变异系数 Precipitation seasonality (coefficient of variation) (bio_15)	降水量变异系数 Precipitation seasonality (coefficient of variation) [mm/month]	
最湿季降水量 Precipitation of wettest quarter (bio_16)	最湿季降水量 Precipitation of wettest quarter [mm/month]	
最干季降水量 Precipitation of driest quarter (bio_17)	最干季降水量 Precipitation of driest quarter [mm/quarter]	
最暖季降水量 Precipitation of warmest quarter (bio_18)	最暖季降水量 Precipitation of warmest quarter [mm/quarter]	
最冷季降水量 Precipitation of coldest Quarter (bio_19)	最冷季降水量 Precipitation of coldest quarter [mm/quarter]	
年潜在蒸散量 Annual potential evapotranspiration (annualPET)	年潜在蒸散量 Annual potential evapotranspiration: a measure of the ability of the atmosphere to remove water through evapotranspiration processes, given unlimited moisture [mm yr^{-1}]	http://envirem.github.io/
Thornthwaite干旱指数Thornthwaite aridity index (thornthwaitearidityindex)	Thornthwaite干旱指数 Thornthwaite aridity index: index of the degree of water deficit below water need a metric of relative wetness and aridity	
气候湿度指标 Climatic moisture index (climaticmoistureindex)	气候湿度指标 Climatic moisture index: a metric of relative wetness and aridity	
气温大陆度指数 Continentality (continentality)	气温大陆度指数 Continentality: average temp. of warmest month – average temp. of coldest month [°C]	
Emberger光热系数 Emberger's pluviothermic quotient (EmbergerQ)	Emberger光热系数 Emberger's pluviothermic quotient: a metric that was designed to differentiate among Mediterranean	
0°C 生长度日 Sum of mean monthly temperature for months with mean temperature greater than 0°C multiplied by number of days (Growingdegdays0)	0°C 生长度日 Sum of mean monthly temperature for months with mean temperature greater than 0°C multiplied by number of days	
5°C生长度日 Sum of mean monthly temperature for months with mean temperature greater than 5°C multiplied by number of days (Growingdegdays5)	5°C生长度日 Sum of mean monthly temperature for months with mean temperature greater than 5°C multiplied by number of days	
最冷月最高气温 Max temperature of the coldest month (Maxtempcoldestmonth)	最冷月最高气温 Max temperature of the coldest month [°C x 10]	
最冷月最低气温 Min temperature of the coldest month (Mintempwarmestmonth)	最冷月最低气温 Min temperature of the coldest month [°C x 10]	
平均气温大于10°C的月份数 Count of the number of months with mean temp greater than 10°C (Monthcountbytemp10)	平均气温大于 10°C 的月份数 Count of the number of months with mean temp greater than 10°C [months]	
最冷季度平均潜在蒸散量 Mean monthly potential evapotranspiration of coldest quarter (PETcoldestquarter)	最冷季度平均潜在蒸散量 Mean monthly potential evapotranspiration of coldest quarter [mm $month^{-1}$]	
最干旱季度平均潜在蒸散量Mean monthly potential evapotranspiration of driest quarter (PETdriestquarter)	最干旱季度平均潜在蒸散量 Mean monthly potential evapotranspiration of driest quarter [mm $month^{-1}$]	
潜在蒸散量的月度变化 Monthly variability in potential evapotranspiration (PETseasonality)	潜在蒸散量的月度变化 Monthly variability in potential evapotranspiration [mm $month^{-1}$]	
最热季度的月平均蒸散量 Mean monthly potential evapotranspiration of warmest quarter (PETwarmestquarter)	最热季度的月平均蒸散量 Mean monthly potential evapotranspiration of warmest quarter [mm $month^{-1}$]	
最湿季度的月平均蒸散量 Mean monthly potential evapotranspiration of wettest quarter (PETwettestquarter)	最湿季度的月平均蒸散量 Mean monthly potential evapotranspiration of wettest quarter [mm $month^{-1}$]	
补偿热度指数 Compensated thermicity index (Thermlnd)	补偿热度指数 Compensated thermicity index: sum of mean annual temp, min.temp.of coldest month, max.temp.of the coldest month, x10, with compensations for better comparability across the globe [°C]	
地形粗糙度指数 Terrain roughness index (Tri)	地形粗糙度指数 Terrain roughness index	
SAGA-GIS 地形湿润指数 SAGA-GIS topographic wetness index (topo wet)	SAGA-GIS 地形湿润指数 SAGA-GIS topographic wetness index	
年平均太阳辐射 Annual mean solar radiation (sard)	年平均太阳辐射Annual Mean Solar Radiation	https://worldclim.org/
海拔 Elevation (elev)	海拔 Elevation	https://www.gscloud.cn/

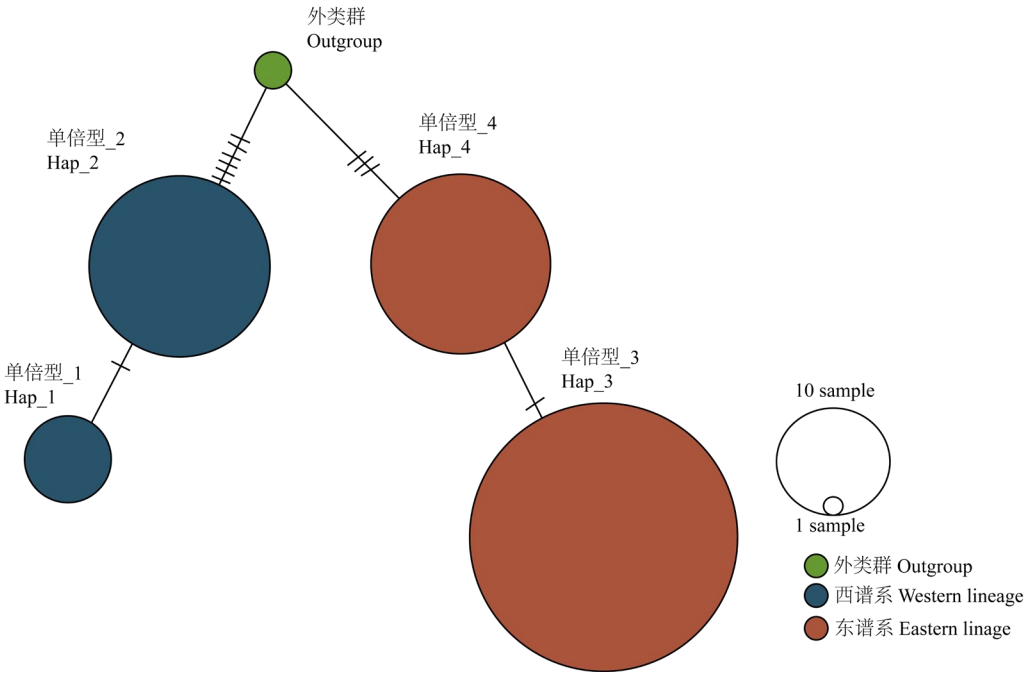
程家劲, 马仁义, 毛康珊 (2026) 垂枝柏复合体的物种界定. 生物多样性, 34, 25373. doi: 10.17520/biods.2025373; cstr: 32101.14.biods.2025373.
https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025373



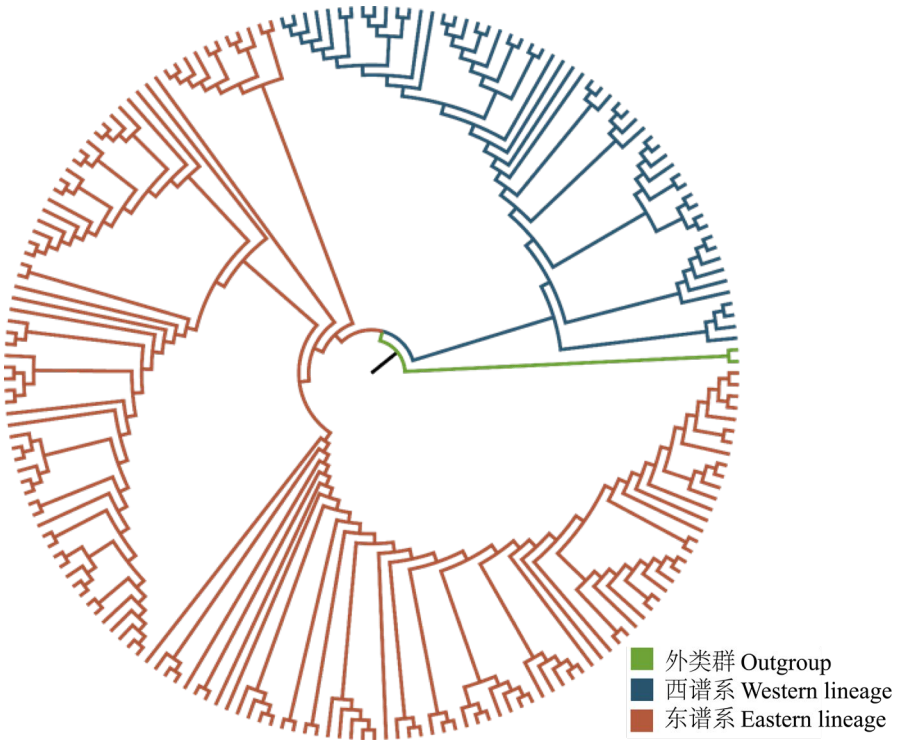
附录 3 SDMtune 选取垂枝柏和小果垂枝柏生态位模型环境变量。横坐标为 varSel 函数计算的环境变量的贡献百分比。
Appendix 3 SDMtune selection of environmental variables for ecological niche model of *Juniperus recurva* and *J. coxii*. The x-axis represents the contribution percentage of environmental variables calculated by the varSel function.



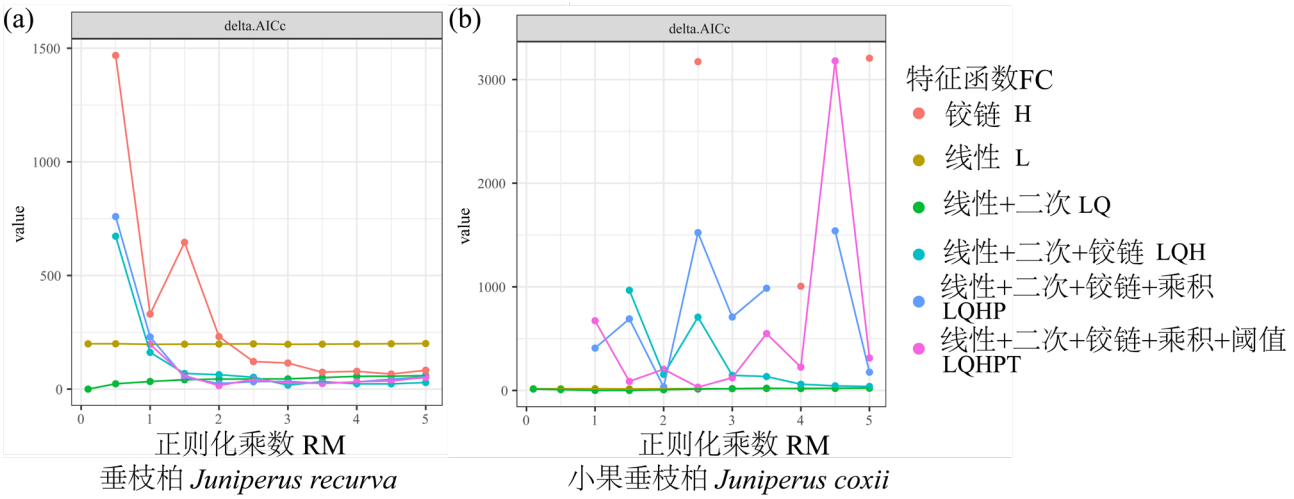
附录 4 垂枝柏复合体的地理分布记录。灰色三角形为网络记录, 黑色圆形为田野调查记录。
Appendix 3 Geographical distribution map of *Juniperus recurva* complex. Gray triangles represent online records; black circles indicate field investigation.



附录 5 基于SNP数据集II进行单倍型网络分析。蓝色为西谱系, 棕色为东谱系, 绿色为外类群。圆圈大小代表个体数目。
Appendix 4 Haplotype network analysis based on SNP dataset Ⅱ. Blue represents the western lineage, brown represents the eastern lineage, and green represents the outgroup. The size of the circle represents the number of individuals.

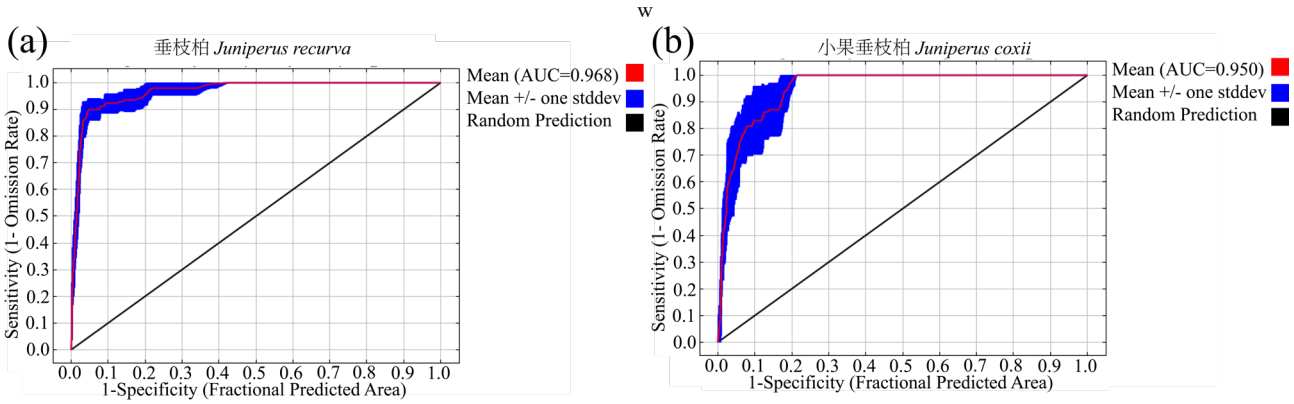


附录 6 基于叶绿体基因组进行的系统发育分析。蓝色为西谱系, 棕色为东谱系, 绿色为外类群。
Appendix 5 Phylogenetic analysis based on the chloroplast genome. Blue represents the western lineage, brown represents the eastern lineage, and green represents the outgroup.



附录 7 ENMeval 对垂枝柏(a)和小果垂枝柏(b)的MaxEnt模型参数优化。横轴为MaxEnt模型的正则化乘数RM, 纵轴为模型的delta AICc值, 不同颜色代表MaxEnt模型的特征函数FC。

Appendix 7 ENMeval parameter optimization for *Juniperus recurva* (a) and *J. coxii* (b) MaxEnt Models. The x-axis represents the regularization multiplier (RM) of the MaxEnt model, the y-axis represents the delta AICc values of the model, and different colors represent the feature classes (FC) of the MaxEnt model.



附录 8 垂枝柏(a)和小果垂枝柏(b)生态位模拟AUC值

Appendix 8 Ecological niche model AUC of *Juniperus recurva* (a) and *J. coxii* (b)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (2): 25327, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2025327
cstr: 32101.14.biods.2025327

•研究报告•

庞泉沟国家级自然保护区狍和野猪时空共存格局

周铝[1], 姚世贸[1], 赵战合[2], 郭画[1], 田成[1*]

1. 山西农业大学林学院, 山西晋中 030801; 2. 山西文峪河国家级湿地公园管理局, 山西吕梁 030500

摘要: 探究狍(*Capreolus pygargus*)与野猪(*Sus scrofa*)的生态位分化与共存机制, 对于理解我国华北地区物种种间作用机制及指导保护区生态系统管理具有重要的理论与实践意义。本研究基于2023年8月至2024年11月的40台红外相机监测数据, 运用集合模型、核密度估计法、日活动差异指数(α)和昼行性指数(β)等多种方法系统解析了山西庞泉沟国家级自然保护区同域分布狍和野猪的时空分布及共存格局。结果显示: (1) 40台红外相机累计工作15,880个工作日, 获取可识别独立有效照片7,116张, 其中狍2,344张、野猪192张。(2)两物种均呈现昼行性双峰活动模式(狍β = 0.63, 野猪β = 0.71), 每月日活动差异不显著(P > 0.05), 日活动节律重叠存在显著差异(Δ_4 = 0.85; 95% CI: 0.81–0.87; P < 0.05), 狍晨间活动高峰较野猪延迟1–2 h, 下午活动高峰期近乎相同, 表明二者通过时间生态位的分化而减少竞争。(3)集合模型对二者分布预测效果良好。狍与野猪的适宜栖息地主要集中于保护区中部, 狍适宜栖息地面积为71.64 km^2, 占保护区总面积的67.06%; 野猪适宜栖息地面积为59.08 km^2, 占比56.91%, 二者生态位重叠程度较高(Schoener's D = 0.70)。(4)人为干扰、归一化植被指数和等温性是影响二者分布的关键因素。其中狍和野猪的出现概率随等温性升高显著下降, 与归一化植被指数呈正相关, 与人类干扰呈先下降后上升的非线性关系。本研究揭示了狍与野猪日活动节律、空间分布、环境响应及共存格局, 为保护区内狍和野猪的保护与管理提供了理论依据, 同时填补了庞泉沟国家级自然保护区有蹄类物种间时空分布和共存格局的研究空白。

关键词: 庞泉沟国家级自然保护区; 活动节律; 时空分布; 物种共存; 集合模型

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. doi: 10.17520/biods.2025327; cstr: 32101.14.biods.2025327.
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. doi: 10.17520/biods.2025327; cstr: 32101.14.biods.2025327.

Spatiotemporal coexistence patterns of *Capreolus pygargus* and *Sus scrofa* in Pangquangou National Nature Reserve

Lü Zhou[1], Shimao Yao[1], Zhanhe Zhao[2], Hua Guo[1], Cheng Tian[1*]

1 *College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong, Shanxi 030801, China*
2 *National Wetland Park Management Bureau of Shanxi Wenyuhe, Lüliang, Shanxi 030500, China*

ABSTRACT

Aims: This study aims to reveal the daily activity rhythms, spatial distribution, environmental responses, and coexistence patterns of roe deer (*Capreolus pygargus*) and wild boar (*Sus scrofa*), filling the research gap regarding the spatiotemporal distribution and coexistence patterns of ungulate species in Pangquangou National Nature Reserve. This is of great theoretical and practical significance for understanding interspecific interactions in North China and guiding the ecosystem management of protected areas.

Methods: Based on the monitoring data collected by 40 infrared cameras deployed in Shanxi Pangquangou National Nature Reserve from August 2023 to November 2024, this study systematically analyzed the spatiotemporal distribution and coexistence patterns of sympatric roe deer and wild boars using multiple methods, including ensemble models, kernel density estimation, daily-discrepancy index (α) and diurnal-nocturnal index (β).

收稿日期 Received: 2025-08-17; 接受日期 Accepted: 2026-01-08
基金项目: 山西省基础研究计划青年科学研究项目(20210302124143)和山西省优秀博士来晋工作奖励基金(SXBYKY2021029) Supported by the Shanxi Province Basic Research Program Youth Science Research Project (20210302124143) and Excellent Doctoral Work Reward Fundation of Shanxi Province (SXBYKY2021029)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tiancheng@sxau.edu.cn

Results: (1) A total of 40 infrared cameras operated continuously for a cumulative 15,880 camera-days, capturing 7,116 independently identifiable valid photos, including 2,344 of roe deers and 192 of wild boars. (2) Both species showed a diurnal bimodal activity pattern (roe deer: β = 0.63; wild boars: β = 0.71). The monthly differences in daily activity patterns were not significant (P > 0.05), but there was a significant difference in the overlap of daily activity rhythms (Δ_4 = 0.85; 95% CI: 0.81–0.87; P < 0.05). The morning activity peak of roe deer occurred 1–2 hours later than that of wild boars, while their afternoon activity peaks were nearly synchronous. This temporal shift indicates that the two species reduce interspecific competition through temporal niche differentiation. (3) The ensemble models showed good performance in predicting the distribution of both species (TSS > 0.7, AUC > 0.9). The suitable habitats of both roe deer and wild boars were mainly concentrated in the central part of the reserve. The suitable habitat area for roe deer was 71.64 km^2, accounting for 67.06% of the total reserve area; the suitable habitat area for wild boars was 59.08 km^2, accounting for 56.91%. The niche overlap between the two species was high (Schoener's D = 0.70). (4) The human influence index, normalized difference vegetation index (NDVI), and isothermality were identified as the key factors influencing the distribution of both species. Specifically, the probability of presence of both roe deer and wild boars decreased significantly with increasing isothermality, was positively correlated with NDVI, and exhibited a non-linear relationship with the human influence index (initially decreasing before increasing).
Conclusion: Regarding the temporal niche, although both species exhibited a diurnal bimodal activity patterns with high niche overlap, a significant fine-scale differentiation in peak activity—specifically, the 1–2 hour delay in the morning peak of roe deer—constitutes a key behavioral adaptation to reduce direct competition for critical resources. Spatially, suitable habitats for both species were concentrated in the central reserve, and they demonstrated similar responses to the environmental factors driving their distribution. In conclusion, this study highlights that conservation strategies for roe deer and wild boars must prioritize the central core habitat quality and address the nonlinear impacts of environmental factors and human activities on species distribution and interspecific relationships.
Key words: Pangquangou National Nature Reserve; activity rhythm; spatiotemporal distribution; species coexistence; ensemble model

揭示同域分布物种时空分布格局及共存机制一直是群落生态学研究的主要任务(Chave, 2004; Davies et al., 2007; Feng et al., 2023)。有蹄类动物作为群落生态学研究中的关键类群, 在促进森林植被的生长更新与维持生态系统稳定中发挥着不可替代的作用(Foster et al., 2014; Ramirez et al., 2018; Middleton et al., 2020; Lovell et al., 2024)。根据竞争排斥原理, 为实现长期稳定的共存, 同域分布的有蹄类动物必然产生一个或多个生态位的分化(冯彬等, 2022)。其中, 时间、空间和营养是多物种共存的主要生态维度(郭瑞等, 2024)。时空生态位上, Wang JF等(2024)利用红外相机技术和核密度估计法(kernel density estimation, KDE)对河南宝天曼国家级自然保护区5种野生有蹄类动物研究发现, 它们的日常活动模式均存在显著差异, 表明时间生态位的分化是有蹄类动物减少种间竞争的主要策略之一。马帅等(2024)基于红外相机技术和大样方法对黄泥河林业局所属林区3种有蹄类动物日活动节律和空间分布研究发现, 它们通过活动高峰时间的错位和海拔、人为干扰因素下的空间生态位分离实现共存。陈章敏等(2024)对四川小寨子沟国家级自然保护区8种有蹄类动物时空格局研究发现, 不同有蹄类动物分别在时间和空间上产生了不同程度分化从而减少竞争实现共存。营养生态位上, Strani等(2018)对意大利中部早期更新世遗址中大量有蹄类动物的饮食倾向和体型的研究发现, 不同分类群采用了广泛的进食行为以避免竞争。McShea等(2019)对泰国8种有蹄类动物粪便进行宏基因组测序发现, 部分有蹄类动物存在显著的饮食差异。因此, 探索有蹄类动物的时间和空间生态位分化形式, 对了解有蹄类物种的共存机制具有重要意义。

狍(*Capreolus pygargus*)与野猪(*Sus scrofa*)同属鲸偶蹄目, 为两种常见的有蹄类动物, 在生态系统中扮演着重要角色(Gray et al., 2012)。二者通过取食、踩踏等行为直接影响森林植物群落的组成和结构, 同时也是大型食肉动物的主要猎物, 对生态系统稳定和维系有着重要作用(李晟等, 2014; Vild et al., 2017)。作为广泛分布于欧亚大陆的典型有蹄类物种, 狍和野猪的种群数量和分布范围在人类活动与环境变化的影响下呈现出复杂的演变态势(Jiang et al., 2009; Drimaj et al., 2021)。随着生态保护力度的加强, 许多地区的森林覆盖率逐渐回升, 为野猪

和狍提供了更为广阔的栖息空间(周晓燕和柳文斌, 2022; 何仪军等, 2023; 李冲等, 2023)。然而, 气候变化导致的极端天气事件、植被物候期改变, 以及人类活动如城市化、农业扩张、道路建设等, 不断压缩和改变着它们的栖息地, 使得物种间的空间接触与资源竞争加剧(Tripathi et al., 2021; Ji et al., 2023; Rocha & Sollmann, 2023)。野猪靠其丰富的食性和强大的环境适应能力, 在我国部分区域呈现暴发式的种群数量增长, 对农作物、植被以及其他物种的生存空间造成挤压(Cuevas et al., 2012; Guo et al., 2017; 陈小南等, 2023)。狍虽生性敏感、活动隐秘, 但同样面临栖息地破碎化、人类干扰等威胁(Hewison et al., 2001; Evcin, 2023)。二者在分布区域上存在显著重叠, 如何在有限的生态空间内实现共存, 成为亟待解答的科学问题。尽管已有研究对单一物种的时空分布特征进行了探讨, 但针对野猪和狍这两种高度同域分布的物种, 其时空分布间如何相互作用、在何种环境因素驱动下实现共存, 仍缺乏系统性研究。因此, 本研究基于红外相机技术, 以庞泉沟国家级自然保护区(以下简称庞泉沟保护区)内狍和野猪为研究对象, 使用集合模型与核密度估计等方法分析二者的日活动节律、空间分布以及共存格局, 以期揭示同域分布的狍和野猪在生态位构建与共存策略上的分化机制, 为保护区内狍和野猪的保护与管理提供理论依据, 同时填补庞泉沟保护区有蹄类物种间时空分布和共存格局的研究空白。

1 研究方法

1.1 研究地概况

庞泉沟保护区(111°22′–111°33′ E, 37°45′–37°55′ N)地处吕梁山脉中段, 横跨山西省交城县与方山县。1980年由山西省人民政府批准建立, 1986年经国务院批准成为山西省最早成立的两个国家级自然保护区之一。保护区东西宽14.5 km, 南北长15 km, 总面积104.43 km^2。海拔高差1,000 m以上, 最高峰孝文山, 海拔2,831 m, 全区山势陡峭沟壑纵横, 地形复杂险峻。庞泉沟保护区属于暖温带季风大陆性气候, 昼夜温差大, 四季分明。全年降水充沛, 气候湿润, 年均降水量822 mm, 无霜期100–125 d。植被随海拔梯度变化, 由低到高依次为灌丛草原、落叶阔叶林、针阔混交林、寒温性针叶林和亚高山灌丛草甸。植物资源以云杉(*Picea asperata*)、油松(*Pinus tabuliformis*)、华北落叶松(*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*)和蒙古栎(*Quercus mongolica*)为主。境内分布有华北豹(*Panthera pardus japonensis*)、林麝(*Moschus berezovskii*)、褐马鸡(*Crossoptilon mantchuricum*)、黑鹳(*Ciconia nigra*)和金雕(*Aquila chrysaetos*)等国家一级重点保护野生动物。

1.2 红外相机布设

于2023年8月至2024年11月在庞泉沟保护区开展野生动物资源调查。随机选取10条样线布设40台被动式红外触发相机(图1) (相机型号: LTL-6210PLUS, 中国珠海市猎科电子有限公司)。通过相关文献及实地调查, 将红外相机布设在狍和野猪活动痕迹较多区域的乔木和灌木上, 距离地面高约30–120 cm, 使用防盗钢丝捆绑以防人为破坏和偷盗。为避免短时间内对相同物种的同一个体重复拍摄, 每两台红外相机间的直线距离不少于500 m。红外相机全天候拍摄, 灵敏度设置为高, 相机拍摄方式为照片 + 录像, 每次触发相机会自动连续拍摄3张照片, 触发延迟的时间间隔设置为1 min, 且相邻照片的拍摄时间间隔为1–3 s, 录像时长设置为15 s。依据实际情况调节红外相机与地面的角度, 使相机保持视野明朗, 避免阳光照射以防止相机因光度过曝而误拍。定义1台红外相机连续工作24 h为1个有效相机工作日。

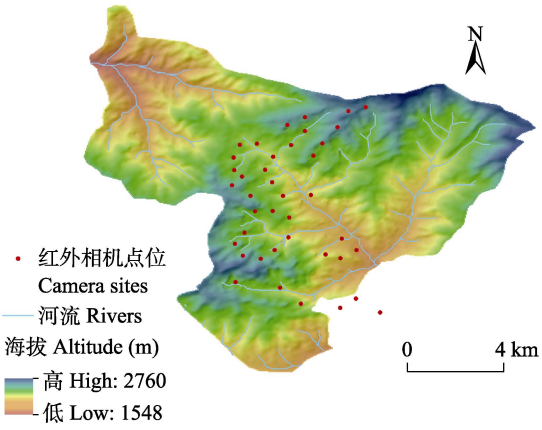


图1 庞泉沟国家级自然保护区40台红外相机分布图
Fig. 1 Distribution map of 40 infrared cameras in Pangquangou National Nature Reserve

1.3 数据处理

将同一相机点位0.5 h内拍摄到的同一物种照片记录为一次独立有效照片(independent effective photo); 对可个体识别的物种, 每只个体的独立出现均记为独立有效照片(O'Brien et al., 2003; Yasuda, 2004)。使用Bio-Photo V 2.1软件提取红外相机照片中的编号、时间和温度等信息。通过人工识别物种的名称、性别和行为等相关信息并分类出有效照片和无效照片。物种鉴定和分类依据《中国兽类名录》(魏辅文等, 2025)和《中国哺乳动物彩色图鉴》(潘清华等, 2007)。本研究共获取狍的有效分布点位57个、野猪的有效分布点位38个。为降低点位空间自相关过高引发的模型过拟合风险, 采用ArcGIS 10.8软件中SDM-Toolbox V2.5工具对点位数据进行空间筛选, 剔除1 km范围内的冗余点位, 确保后续物种分布模型分析的可靠性。

1.3.1 活动节律指数

根据日活动差异指数(daily-discrepancy index, α)和昼行性指数(diurnal-nocturnal index, β)判断狍与野猪的日活动时间分配的均匀程度和昼夜行性。α越大, 表示日活动时间分配越不均匀, 越小则越均匀。当β = 13/24时, 表明物种活动不存在显著的昼夜差异; β > 13/24, 表明以昼行性为主; β < 13/24, 表明以夜行性为主。具体公式如下(宛新荣等, 2002):

$$\alpha = \sum_{i=1}^{n} r_i^2 \tag{1}$$

$$\beta = \sum_{i=6}^{18} r_i \tag{2}$$

式中, i代表时间点数量, r_i表示i时刻的相对活动强度, 定义为i时刻内拍摄到的物种独立有效照片数占每月独立有效照片总数的比例。使用R V4.4.2对狍和野猪每月日活动差异指数及昼行性指数进行单样本Kolmogorov-Smirnov test正态分布检验, 如果不符合正态分布, 使用非参数Wilcoxon符号秩检验分析, 符合正态分布则使用one-sample t test检验。

1.3.2 核密度估计

基于非参数核密度估计法和重叠系数(Δ)描述狍与野猪的日活动节律特征与重叠程度。将时间序列数据导入R中, 基于range()函数将时间转换为小数时间, 由小数时间再转换为弧度数据, 利用densityPlot()函数绘制核密度曲线图, 以上步骤均通过R软件overlap包和activity包完成(陈立军等, 2019)。具体公式如下:

$$\hat{f}(x;v) = \frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n} K_v\left[d(x, x_i)\right] \tag{3}$$

式中, n表示样本数量, K_v表示von Mises分布的概率密度函数, $d(x, x_i)$为任意一点x与样本量i之间的角度距离(Ridout & Linkie, 2009)。

利用overlapEst函数计算重叠系数(Δ), Δ (0 ≤ Δ ≤ 1)越大, 表示日活动节律重叠程度越高。根据狍与野猪的独立有效事件数量, 选取Δ_4 (最小样本量>75)计算其日活动节律重叠系数。当1 > Δ_4 ≥ 0.75时为高度重叠, 0.75 > Δ_4 ≥ 0.5时为中度重叠, Δ_4 < 0.5时为轻度重叠(江辉龙等, 2023)。公式如下:

$$\Delta_4 = \frac{1}{2}\left(\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\min\left\{1, \frac{\hat{g}(x_i)}{\hat{f}(x_i)}\right\} + \frac{1}{m}\sum_{j=1}^{m}\min\left\{1, \frac{\hat{f}(y_i)}{\hat{g}(y_i)}\right\}\right) \tag{4}$$

式中, m和n为两个物种样本量, $\hat{f}()$和$\hat{g}()$分别表示两个物种的核密度估算函数, x_i和y_i分别表示一个物种在两个不同时期转换后的时间样本(田成, 2020)。

1.3.3 环境变量获取及处理

环境变量数据包括气候要素、地形要素、人类活动要素和植被要素4类。气候要素采用WorldClim v2.1网站的全球高分辨率气候数据(https://worldclim.org/), 分辨率为30"。地形要素采用地理空间数据云(https://www.gscloud.cn/), 并使用ArcGIS 10.8生成坡度和坡向, 分辨率为30 m。人类活动要素采用哥伦比亚大学国际地球科学信息网络中心(https://sedac.ciesin.columbia.edu)发布的人类干扰指数(human influence index, HII), 其包含土地利用、人类密度及基础设施等综合影响, 分辨率为30"。植被要素采用资源环境科学数据平台(https://www.resdc.cn/Default.aspx)发布的月度归一化植被指数(normalized difference vegetation index, NDVI)分布数据集(2023年平均值), 分辨率为1 km。共包含24个环境因子(附录1)。

通过ArcGIS 10.8软件对24个环境因子进行重采样, 统一栅格分辨率为30 m, 并将全部数据转换为ASCII光栅格式。为避免环境因子之间存在严重的多重共线性导致模型产生过拟合(Zhao et al., 2021; Gu et al., 2024), 对24个环境因子进行Pearson

相关性分析和多重共线方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)检验。仅保留相关系数小于0.8且VIF值小于10的环境因子用于建模(Zhao et al., 2021)。最终筛选出9个环境因子(表1)。

1.3.4 模型构建

为探究狍和野猪在庞泉沟保护区内的潜在分布及驱动因子, 以狍和野猪的分布点位为因变量, 筛选后的环境因子为自变量, 基于R软件中Biomod2包构建了11个单一模型。11个模型包括广义线性模型(generalized linear model, GLM)、广义加性模型(generalized additive model, GAM)、梯度提升机(gradient boosting machine, GBM)、分类树分析(classification tree analysis, CTA)、人工神经网络(artificial neural network, ANN)、表面范围包络法(surface range envelope, SRE)、灵活判别分析(flexible discriminant analysis, FDA)、多元自适应回归样条(multivariate adaptive regression splines, MARS)、随机森林(random forest, RF)、最大熵模型(maximum entropy model, MAXENT)、极端梯度提升(extreme gradient boosting, XGBOOST)。建模过程中, 伪缺失点数据通过Biomod2包中"Random"参数, 从发生点之外的背景中随机生成1,000个, 重复3次(Cai & Zhang, 2024)。为防止模型训练发生偏类, 设置伪缺失点与存在点权重相同(刘枫等, 2023)。随机选取狍和野猪分布点位中的80%作为训练数据集, 20%作为测试数据集(Ruiz-Navarro et al., 2016), 其他参数均选择Biomod2的默认设置。每个模型运行3次, 共生成99个模型。各模型评估均通过受试者工作特征(receiver operating characteristic, ROC)曲线下面积(area under curve, AUC)值和真实技巧统计量(true skill statistic, TSS)检验(Zhang et al., 2024)。ROC取值范围为0–1, AUC值越接近1代表预测结果越准确。TSS取值范围为[–1, 1], TSS值越接近1, 代表敏感性和特异性较高, 模型预测效果越好。最终从99个模型中选取TSS > 0.5的子模型进行4种集合运算(van den Bosch et al., 2022), 分别为EMmedian (中位数集成法)、EMmean (平均值集成法)、EMca (二元投票)和EMwmean (加权平均集成法), 并根据单个模型TSS和AUC值评估分数大小分配各单一模型在集合模型中的权重, 从而得出最终集合模型预测结果。依据集合模型运算后的训练数据敏感度与特异度之和最大值(maximum training sensitivity plus specificity, MTSS)的平均值(P = 0.36), 将预测结果分为高适宜栖息地($0.7 < P \leq 1$)、中适宜栖息地($0.5 < P \leq 0.7$)、低适宜栖息地($0.36 \leq P \leq 0.5$)和非适宜栖息地($P < 0.36$) 4类。

表1 用于模型构建的环境因子

Table 1 Environmental factors used for model construction

变量类型 Variable type	变量名称 Variable
气候变量 Climatic variables	等温性 Isothermality (BIO3)
	最湿月降水量 Precipitation of wettest month (BIO13)
	最干月降水量 Precipitation of driest month (BIO14)
	降水季节性 Precipitation seasonality (BIO15)
	最干季降水量 Precipitation of driest quarter (BIO17)
地形变量 Topographic variables	坡度 Slope (Slope)
	坡向 Aspect (Aspect)
人为活动变量 Human activity variables	人类干扰指数 Human influence index (HII)
生物变量 Biotic variables	归一化植被指数 Normalized difference vegetation index (NDVI)

1.3.5 生态位重叠

基于ENMTools V1.3软件, 使用Schoener's指数(D)对狍和野猪进行空间生态位重叠分析, D值范围为0–1, 值越大代表生态位重叠程度越大, 具体公式如下(Warren et al., 2010):

$$D\left(P_x, P_y\right) = 1 - \frac{1}{2}\sum_{i=1}^{n}\left|P_{x,i} - P_{y,i}\right| \quad (5)$$

式中, $P_{x,i}$和$P_{y,i}$表示环境网格单元i中物种x和y的概率密度估计, 其中n表示离散资源状态的总数(Schoener, 1968)。

2 结果

2.1 监测概况及日活动节律

红外相机监测期间, 40台红外相机累计监测15,880个工作日, 获得可识别独立有效照片7,116张。其中狍独立有效照片2,344张, 野猪独立有效照片192张。有效点位经过SDM-Toolbox V2.5工具筛选后, 共获得狍22个点位, 野猪18个点位满足1 km × 1 km, 狍和野猪重叠点位共11个(图2)。

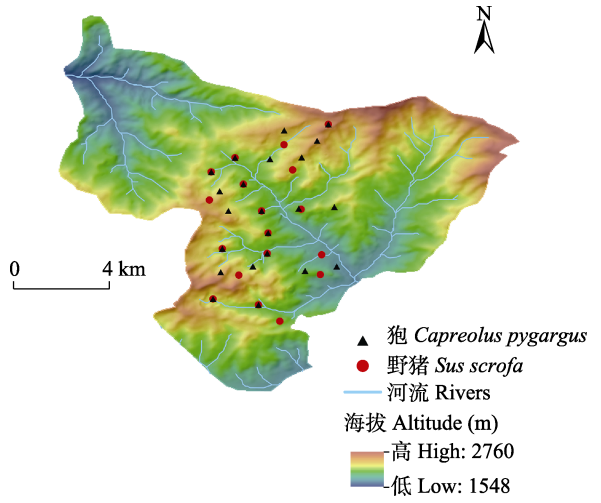


图2　狍和野猪有效分布点位

Fig. 2　Valid occurrence locations of *Capreolus pygargus* and *Sus scrofa*

时间生态位分析结果显示: 狍的日活动节律表现为典型的昼行性(β = 0.63 > 13/24)和双峰型, 每日活动时间主要集中在5:00–10:00和15:00–20:00, 活动高峰期在6:00和18:00左右。野猪的日活动节律表现为典型的昼行性(β = 0.71 > 13/24)和双峰型, 每日活动时间主要集中在5:00–8:00和15:00–20:00, 活动高峰期在5:00和18:00左右(图3)。

日活动差异指数(α)的非参数Wilcoxon符号秩检验结果显示: 狍的α (V = 39, P > 0.05)和野猪的α (V = 23, P > 0.05)均无显著差异。昼行性指数β的one-sample t test检验结果显示: 狍的β (t < 0.01, df = 11, P > 0.05)和野猪的β (t < 0.01, df = 11, P > 0.05)均无显著差异。

核密度曲线结果显示: 狍与野猪在日活动节律上呈现高度重叠(Δ_4 = 0.85), 但两个物种间仍存在显著差异(95% CI: 0.81–0.87, P < 0.05)。狍的清晨活动高峰期比野猪晚1–2 h左右, 下午两者的活动高峰期近乎相同(图4)。

2.2　模型表现

狍和野猪的11种单一模型结果显示(图5): 除SRE、GAM、FDA、MAXENT外, 其余子模型TSS分数均大于0.5, AUC分数均大于0.8。集成后模型结果显示: 狍和野猪的4种算法中TSS分数均大于0.7, AUC分数均大于0.9。

狍的集合模型中: EMca (TSS = 0.82, AUC = 0.95)和EMwmean (TSS = 0.84, AUC = 0.94)算法表

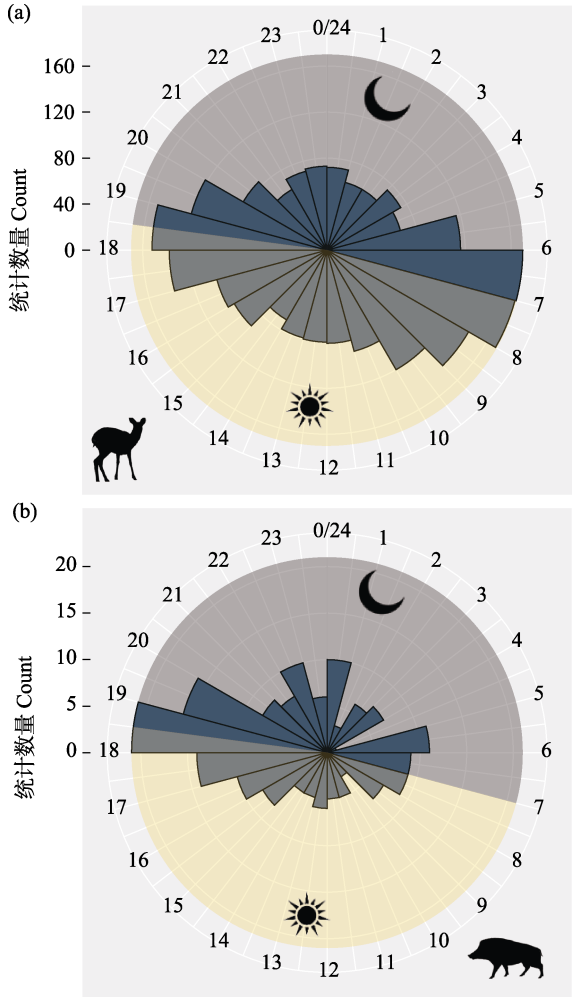


图3　狍(a)与野猪(b)的日活动节律。根据实地调查, 庞泉沟国家级自然保护区每日日出时间为7:00, 日落时间为18:30, 故图中白天与黑夜时间设置分割线为7:00和18:30。

Fig. 3　The daily activity rhythms of *Capreolus pygargus* (a) and *Sus scrofa* (b). According to the field investigation, the daily sunrise time at Pangquangou National Nature Reserve is 7:00 and the sunset time is 18:30. Therefore, the dividing line for daytime and nighttime in the figure is set at 7:00 and 18:30.

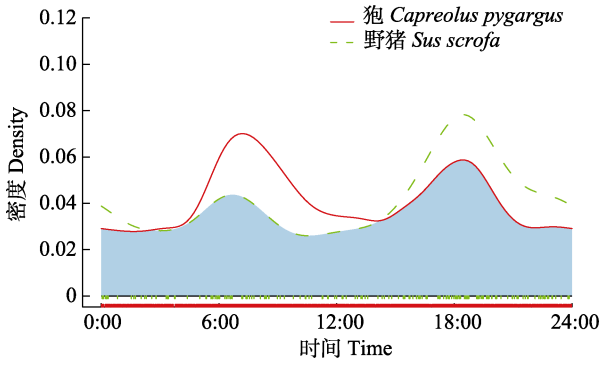


图4　狍和野猪日活动节律重叠图

Fig. 4　Overlap plot of the daily activity rhythms of *Capreolus pygargus* and *Sus scrofa*

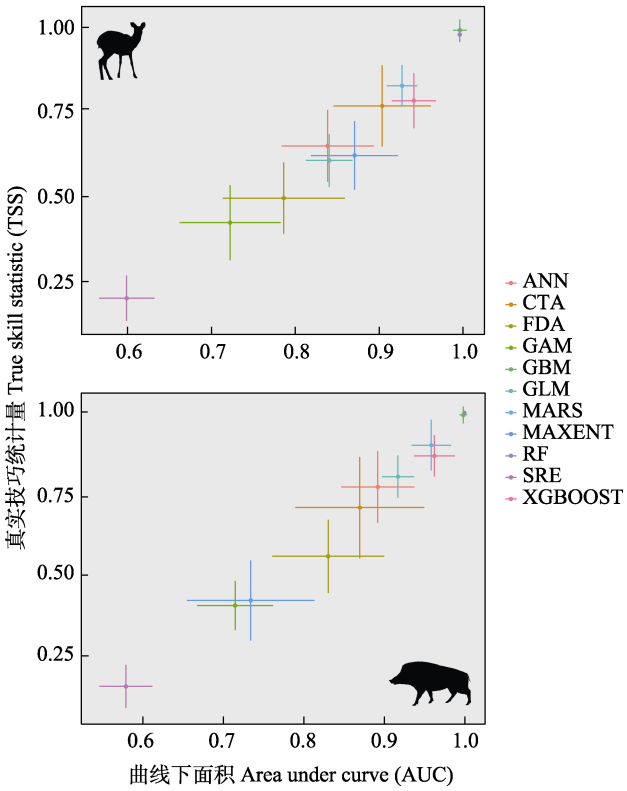


图5　狍和野猪的11种单一模型评价。ANN: 人工神经网络; **CTA**: 分类树分析; **FDA**: 灵活判别分析; **GAM**: 广义加性模型; **GBM**: 梯度提升机; **GLM**: 广义线性模型; **MARS**: 多元自适应回归样条; **MAXENT**: 最大熵模型; **RF**: 随机森林; **SRE**: 表面范围包络法; **XGBOOST**: 极端梯度提升。

Fig. 5　Evaluation of 11 single models for *Capreolus pygargus* and *Sus scrofa*. ANN, Artificial neural network; CTA, Classification tree analysis; FDA, Flexible discriminant analysis; GAM, Generalized additive model; GBM, Gradient boosting machine; GLM, Generalized linear model; MARS, Multivariate adaptive regression splines; MAXENT, Maximum entropy model; RF, Random forest; XGBOOST, Extreme gradient boosting.

现最优, 其次分别是EMmedian (TSS = 0.83, AUC = 0.93)和EMmean (TSS = 0.82, AUC = 0.93); 野猪的集合模型中, EMca (TSS = 0.80, AUC = 0.96)算法表现最优, 其次分别是EMmedian (TSS = 0.80, AUC = 0.92)、EMmean (TSS = 0.79, AUC = 0.93)和EMwmean (TSS = 0.78, AUC = 0.93)。基于集合模型评价表现, 最终狍和野猪均选择以EMca算法的模型为最终结果。

2.3　适宜栖息地与生态位重叠

EMca算法集合模型结果显示: 狍和野猪的适宜栖息地分布主要集中在保护区的中部(图6)。狍的适宜栖息地面积为71.64 km^2, 占保护区总面积的67.06%。其中, 高适宜栖息地面积为11.91 km^2, 占

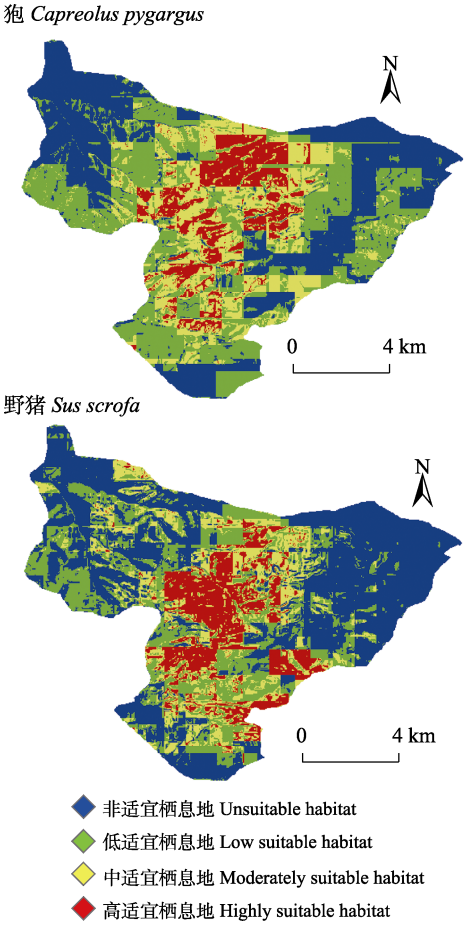


图6　狍和野猪适宜栖息地分布图

Fig. 6　Distribution map of suitable habitats for *Capreolus pygargus* and *Sus scrofa*

保护区总面积的11.15%; 中适宜栖息地面积为21.40 km^2, 占保护区总面积的20.03%; 低适宜栖息地面积为38.33 km^2, 占保护区总面积的35.88%。野猪的适宜栖息地面积为59.08 km^2, 占保护区总面积的56.91%。其中, 高适宜栖息地面积为14.50 km^2, 占保护区总面积的13.97%; 中适宜栖息地面积为16.25 km^2, 占保护区总面积的15.65%; 低适宜栖息地面积为28.33 km^2, 占保护区总面积的27.29%(表2)。

生态位重叠结果显示, 狍和野猪的Schoener's指数(D)为0.70, 表明庞泉沟保护区内狍和野猪的空间生态位重叠程度较高。

2.4　模型贡献和响应曲线

集合模型贡献度结果显示(图7): 狍和野猪的空间分布主要受到人为干扰(狍: 38.8%; 野猪: 62.5%)、归一化植被指数(狍: 23.2%; 野猪: 43.2%)和等温性(狍: 31.1%; 野猪: 26.1%)的影响。

表2　狍与野猪适宜栖息地面积及占比

Table 2　Area and proportion of suitable habitats for *Capreolus pygargus* and *Sus scrofa*

适宜性 Suitability	狍 *Capreolus pygargus*		野猪 *Sus scrofa*	
	面积 Area (km^2)	%	面积 Area (km^2)	%
非适宜栖息地 Unsuitable habitat	35.19	32.94	44.74	43.09
低适宜栖息地 Low suitable habitat	38.33	35.88	28.33	27.29
中适宜栖息地 Moderately suitable habitat	21.40	20.03	16.25	15.65
高适宜栖息地 Highly suitable habitat	11.91	11.15	14.50	13.97

适宜栖息地 = 高适宜栖息地 + 中适宜栖息地 + 低适宜栖息地; 非适宜栖息地表示一个相对的、基于概率的模型预测结果, 并非指该区域绝对没有物种分布。

Suitable habitat = highly suitable habitat + moderately suitable habitat + low suitable habitat. Unsuitable habitat represents a relative, probability-based model prediction, and does not indicate an absolute absence of species in the area.

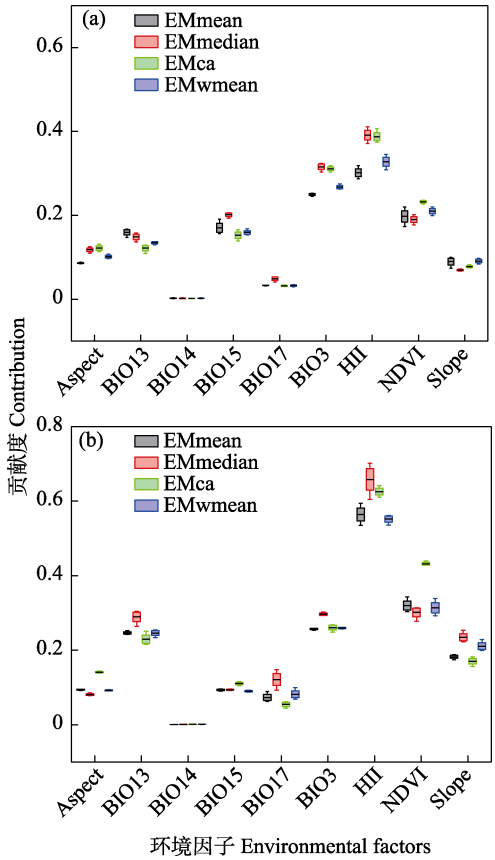


图7　狍(a)和野猪(b)的模型贡献度。EMmean: 平均值集成法; **EMmedian**: 中位数集成法; **EMca**: 二元投票; **EMwmean**: 加权平均值集成法。环境因子缩写含义见表1。

Fig. 7　Contribution of the model for *Capreolus pygargus* (a) and *Sus scrofa* (b). EMmean, Ensemble model of mean; EMmedian, Ensemble model of median; EMca, Ensemble model of consensus averaging; EMwmean, Ensemble model of weighted mean. Abbreviations for environmental factors are defined in Table 1.

狍和野猪的响应曲线结果显示: 狍和野猪的出现概率均随等温性的升高呈显著下降趋势, 最适温度分别为29.3℃和29.4℃。相反, 归一化植被指数与狍和野猪的出现概率呈显著正相关。在人类干扰表现下, 野猪和狍的出现概率均表现为先下降后上升的趋势(图8a–c)。

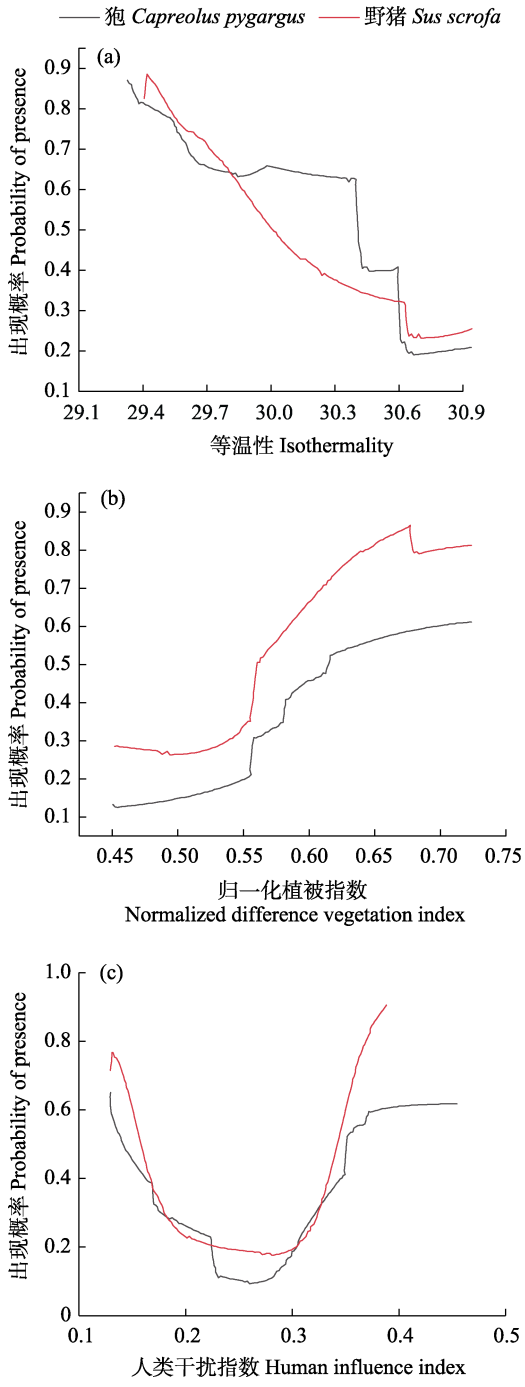


图8　狍和野猪响应曲线

Fig. 8　Response curves of *Capreolus pygargus* and *Sus scrofa*

3 讨论

本研究基于红外相机监测技术, 使用多种分析方法对庞泉沟保护区内狍与野猪的时空分布特征及同域共存进行分析。结果发现, 清晨和黄昏是狍活动的高峰时段, 且表现出清晨较黄昏时活动强度更高的双峰型日活动节律。这一结果与陈秋婷等(2021)、江辉龙等(2023)和李明慧等(2025)对不同地区狍的活动节律研究结果相似。尽管狍的日活动节律较为稳定, 但区域及季节的变化会导致狍的日活动节律高峰产生差异, 如田新民等(2024)对北极村国家级自然保护区内狍的日活动节律研究发现, 狍在9:00左右达到日活动高峰, 且不同季节狍的活动高峰也存在差异。同时, 这也可能与北极村国家级自然保护区独特的环境气候和狍的捕食者密度有关(Mori et al., 2020)。北极村国家级自然保护区内众多如猞猁(*Lynx lynx*)、狼(*Canis lupus*)等多种狍的捕食者均于夜晚进行活动, 迫使狍改变其活动模式(田新民等, 2024)。野猪在时间模式上也倾向于清晨和黄昏时刻活动, 但野猪则表现为黄昏时刻的活动强度较清晨更高的双峰型日活动节律。这一结果与王逍等(2022)对习水国家级自然保护区野猪的研究结果相似, 但与清凉峰国家级自然保护区和桃红岭梅花鹿国家级自然保护区等区域内的野猪活动节律研究结果存在差异。清凉峰国家级自然保护区内野猪虽然表现为晨昏性活动, 但高峰期主要集中在8:00–17:00 (郭瑞等, 2024); 桃红岭梅花鹿国家级自然保护区内野猪则表现出3个明显的活动高峰期, 分别集中在4:00–5:59、14:00–15:59和18:00–19:59[①]。这种时间利用的模式差异可能与野猪广泛分布, 且容易受植被、天敌、同域分布动物以及人为干扰的影响有关(郭瑞等, 2024)。

狍和野猪每月日活动差异指数(α)和昼行性指数(β)均无显著差异, 表明野猪和狍每月的日活动时间分配均匀, 昼夜活动表现无显著变化。尽管狍与野猪的日活动节律在整体上表现为高度重叠, 但统计检验结果表明二者的活动模式存在显著差异, 核心表现为活动高峰期的时间生态位分化: 狍的清晨活动高峰较野猪延迟1–2 h, 黄昏高峰时段基本重合。这种“时间错位”并非无竞争的表现, 而是对资源竞争的适应性策略。庞泉沟保护区冬季平均气温为–12℃至3℃, 极限气温为–22℃至11℃, 积雪厚度通常超过10 cm, 局部区域可达30 cm以上, 导致地上植物资源(草本、嫩枝、果实)稀缺(王建平等, 1995; 李晓敏等, 2022)。尽管野猪为杂食性, 但其食物组成具有显著季节性: 春夏秋季会摄入无脊椎动物、小型脊椎动物等动物性食物, 但冬季受资源可获得性限制, 植物则作为其食物主要来源(Cao et al., 2023)。野猪主要植物性食物包括葡萄科的白粉藤属(*Cissus*)、薯蓣科的薯蓣属(*Dioscorea*)、壳斗科的栎属(*Quercus*)、猕猴桃科的猕猴桃属(*Actinidia*)和三白草科的蕺菜属(*Houttuynia*), 占冬季食物的82%以上(Cao et al., 2023)。狍以蔷薇属(*Rosa*)、榛属(*Corylus*)、茶藨子属(*Ribes*)、薹草属(*Carex*)、早熟禾属(*Poa*)、栎属、云杉属(*Picea*)、桦木属(*Betula*)、绣线菊属(*Spiraea*)和杨属(*Populus*)等植物为主要食物(裴超等, 2025)。二者不仅在食物类别上重叠度高(如栎属橡子等为共同偏好资源), 且野猪的拱土行为会破坏地表植被及植物根系(Barrios-Garcia & Ballari, 2012; Albaba, 2016; Pitta-Osses et al., 2022), 进一步压缩狍的可利用食物资源, 形成“资源争夺 + 生境干扰”的双重竞争压力。因此, 狍通过延迟清晨活动时间(避开野猪的早间觅食高峰), 减少与野猪的直接相遇及资源争夺, 而野猪则利用更早的活动占据优质觅食位点, 二者通过非对称时间分配实现对有限资源的共享。

同域分布物种对共享栖息地的利用往往表现出生态位选择与资源利用策略的高度相似性, 从而诱发种间资源竞争, 这种竞争压力可能驱动生态位分化, 促使物种通过其他方式形成多维资源利用格局, 最终实现竞争共存(Ursell, 2021; Ye et al., 2021)。本研究的集合模型结果发现, 狍和野猪的适宜栖息地均集中于保护区中部, 两者的高、中、低适宜区的比例相似, 同时空间生态位表现出高度重叠, 表明二者对生境的选择存在共同偏好。例如, 狍和野猪均偏向海拔1,000 m以下的针阔混交林生境(滕丽微等, 2007; 徐飞等, 2011; 葛志勇等, 2012; 徐培培等, 2024), 这种高重叠性与两者对归一化植被指数的显著正相关一致。狍和野猪出现概率随等温性升高显著下降, 且最适等温性接近, 这一发现

① 周鸭仙 (2019) 基于红外相机技术的桃红岭鸟兽多样性, 有蹄类活动节律及生境选择研究. 硕士学位论文, 江西师范大学, 南昌.

揭示了两种同域分布的有蹄类动物在面对温度节律压力时, 表现出了高度相似的生态位选择, 同时也反映了两种动物对“气候稳定性-资源可得性”耦合关系的适应性选择, 符合栖息地选择理论中“生态位最适原则” (Chesson, 2000)。集合模型响应曲线结果发现, 狍和野猪对人类干扰的反应均表现为先下降后上升的非线性关系。狍和野猪在低干扰和高干扰区域的出现概率较高, 而在中等干扰区域的出现概率最低。低干扰强度下, 自然栖息地保存完整, 植被丰富且人类直接威胁较少, 符合物种对原始生境的需求。随着人类干扰强度的增加, 狍和野猪表现出回避现象, 这一结果与风险干扰假说预测一致, 即人类干扰会引发反捕食者风险行为(空间的主动回避等) (Frid & Dill, 2002; 李梓琛等, 2024)。当人类干扰超过一定阈值时, 狍和野猪的出现概率逐渐升高, 这可能与顶端捕食者的影响有关。Wang YD等(2024)的研究发现, 在一定区域内, 当顶级捕食者(华北豹)存在时, 有蹄类的出现概率与人类干扰呈现负相关关系, 而顶级捕食者(华北豹)不存在时, 有蹄类的出现概率与人类干扰成正相关关系, 这一现象被称为“恐惧效应”。华北豹作为庞泉沟保护区主要的顶级捕食者之一, 对狍和野猪也均存在类似的“恐惧效应”。这也较好地解释了庞泉沟保护区内狍和野猪与人类干扰之间的复杂关系, 同时也在一定程度上塑造着二者的时空行为模式与生存策略, 使其长期保持较高的警惕性(Epperly et al., 2021)。

本研究基于红外相机技术对庞泉沟保护区内狍和野猪的研究表明: 时间生态位上, 狍与野猪均表现为昼行性双峰活动模式, 活动节律重叠程度中等, 且存在显著差异。二者通过错峰活动形成时间微分化, 降低种间的竞争而达到共存。空间生态位上, 二者适宜栖息地集中于保护区中部, 生态位重叠程度较高, 且二者对驱动其分布的主要环境因子(人为干扰、归一化植被指数和等温性)表现出相似的响应。本研究的集合模型对栖息地预测具有较高的可靠性, 可为保护区划定核心保护区域、制定差异化管理策略提供科学依据, 需重点关注中部植被保护与人为干扰控制, 兼顾物种共性与特异性需求。

ORCID

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

参考文献

Albaba I (2016) The impact of wild boar (*Sus scrofa*) on different agricultural crops in the northern governorates of Palestine. International Journal of Fauna and Biological Studies, 3, 25–27.

Barrios-Garcia MN, Ballari SA (2012) Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: A review. Biological Invasions, 14, 2283–2300.

Cai HW, Zhang GF (2024) Predicting the potential distribution of rare and endangered *Emmenopterys henryi* in China under climate change. Ecology and Evolution, 14, e70403.

Cao HQ, Yang XW, Peng CC, Wang YY, Guo QY, Su HJ (2023) Winter dietary analysis reveals the foraging differences of wild boar (*Sus scrofa*) in different regions of a karst mountainous area. Animals, 13, 727.

Chave J (2004) Neutral theory and community ecology. Ecology Letters, 7, 241–253.

Chen LJ, Shu ZF, Xiao ZS (2019) Application of camera-trapping data to study daily activity patterns of Galliformes in Guangdong Chebaling National Nature Reserve. Biodiversity Science, 27, 266–272. (in Chinese with English abstract) [陈立军, 束祖飞, 肖治术 (2019) 应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例. 生物多样性, 27, 266–272.]

Chen QT, Zhao TJ, Feng XM, Sun GM, Zhu JB, Wang YS, Zhao DP (2021) Cluster patterns and spatiotemporal activity patterns of wild roe deer in the Tianjin Baxianshan National Nature Reserve. Sichuan Journal of Zoology, 40, 8–14. (in Chinese with English abstract) [陈秋婷, 赵铁建, 冯小梅, 孙国明, 朱金保, 王玉申, 赵大鹏 (2021) 天津八仙山国家级自然保护区野生狍集群模式和时空活动规律. 四川动物, 40, 8–14.]

Chen XN, Tian J, Liu MZ, Shen YY, Yu JP, Liu F, Shen XL, Li S (2023) Estimating the population size of wild boar (*Sus scrofa*) in Kaihua County, Zhejiang Province using camera-trapping data. Acta Theriologica Sinica, 43, 523–532. (in Chinese with English abstract) [陈小南, 田佳, 刘鸣章, 申云逸, 余建平, 刘锋, 申小莉, 李晟 (2023) 基于红外相机数据估算浙江省开化县野猪种群数量. 兽类学报, 43, 523–532.]

Chen ZM, Peng B, He F, He XC, Wang WL, Liu TJ, Li YX, Ran JH (2024) A study on the temporal and spatial patterns of ungulates in the Xiaozhaizigou National Nature Reserve, Sichuan. Sichuan Journal of Zoology, 43, 373–384. (in Chinese with English abstract) [陈章敏, 彭波, 贺飞, 何兴成, 王文玲, 刘天骄, 李雨芯, 冉江洪 (2024) 四川小寨子沟国家级自然保护区有蹄类的时空格局研究. 四川动物, 43, 373–384.]

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

Cuevas MF, Mastrantonio L, Ojeda RA, Jaksic FM (2012)

Effects of wild boar disturbance on vegetation and soil properties in the Monte Desert, Argentina. Mammalian Biology, 77, 299–306.

Davies TJ, Shai MR, Barraclough TG, Gittleman JL (2007) Species co-existence and character divergence across carnivores. Ecology Letters, 10, 146–152.

Drimaj J, Kamler J, Mikulka O, Homolka M, Plhal R (2021) Effects of human activities on distribution and behaviour of roe deer and wild boar in a suburban forest. Zprávy lesnického výzkumu, 66, 302–310.

Epperly HK, Clinchy M, Zanette LY, McCleery RA (2021) Fear of large carnivores is tied to ungulate habitat use: Evidence from a bifactorial experiment. Scientific Reports, 11, 12979.

Evcin Ö (2023) Can highway tunnel construction change the habitat selection of roe deer (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758)? Environmental Monitoring and Assessment, 195, 1410.

Feng B, Bai WK, Fan XY, Fu MX, Song XQ, Liu JY, Qin WR, Zhang JD, Qi DW, Hou R (2023) Species coexistence and niche interaction between sympatric giant panda and Chinese red panda: A spatiotemporal approach. Ecology and Evolution, 13, e9937.

Feng B, Hu L, Zhao SS, Dong X, Feng WJ, Zhang DY, Zhang JD, Zhou CQ, Bai WK (2022) Spatio-temporal niche characteristics of sympatric Chinese serow and Chinese goral. Acta Ecologica Sinica, 42, 5275–5284. (in Chinese with English abstract) [冯彬, 胡露, 赵姗姗, 董鑫, 冯万举, 张栋耀, 张晋东, 周材权, 白文科 (2022) 同域分布中华鬣羚与中华斑羚时空生态位特征. 生态学报, 42, 5275–5284.]

Foster CN, Barton PS, Lindenmayer DB (2014) Effects of large native herbivores on other animals. Journal of Applied Ecology, 51, 929–938.

Frid A, Dill LM (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. Conservation Ecology, 6, art11.

Ge ZY, Zhu HQ, Mao ZX, Zhang DD, Jiang CY, Li C, Zhang XD, Wang HJ (2012) Wintering habitat selection by roe deer (*Capreolus capreolus*) in Huangnihe Nature Reserve, Jilin Province of Northeast China. Chinese Journal of Ecology, 31, 943–948. (in Chinese with English abstract) [葛志勇, 朱洪强, 毛之夏, 张冬冬, 姜春艳, 李成, 张晓东, 王海军 (2012) 黄泥河自然保护区狍冬季栖息地选择. 生态学杂志, 31, 943–948.]

Gray TNE, Phan C, Pin C, Prum S (2012) Establishing a monitoring baseline for threatened large ungulates in eastern Cambodia. Wildlife Biology, 18, 406–413.

Gu R, Wei SP, Li JR, Zheng SH, Li ZT, Liu GL, Fan SH (2024) Predicting the impacts of climate change on the geographic distribution of moso bamboo in China based on biomod2 model. European Journal of Forest Research, 143, 1499–1512.

Guo R, Tong GP, Zheng NZ, Ma TW, Xu LJ, Wang XC, Xu AC (2024) Temporal niche relationships among *Cervus nippon kopschi* and sympatric ungulates in Zhejiang Qingliangfeng National Nature Reserve. Acta Theriologica Sinica, 44, 456–465. (in Chinese with English abstract) [郭瑞, 童跟平, 郑南忠, 马天午, 许丽娟, 王旭池, 徐爱春 (2024) 浙江清凉峰华南梅花鹿与同域分布有蹄类动物时间生态位关系. 兽类学报, 44, 456–465.]

Guo W, Cao GH, Quan RC (2017) Population dynamics and space use of wild boar in a tropical forest, Southwest China. Global Ecology and Conservation, 11, 115–124.

He YJ, Yang XL, Ming XQ (2023) Hazards of living habits and prevention and control countermeasures of wild boar. Agricultural Technology & Equipment, (3), 142–143, 146. (in Chinese with English abstract) [何仪军, 杨新龙, 明小强 (2023) 野猪的生活习性、危害及防控对策. 农业技术与装备, (3), 142–143, 146.]

Hewison AJM, Vincent JP, Joachim J, Angibault JM, Cargnelutti B, Cibien C (2001) The effects of woodland fragmentation and human activity on roe deer distribution in agricultural landscapes. Canadian Journal of Zoology, 79, 679–689.

Ji HC, Yang G, Lv XM, Jia BR, Xu ZZ, Wang YH (2023) Climate extremes drive the phenology of a dominant species in meadow steppe under gradual warming. Science of the Total Environment, 869, 161687.

Jiang GS, Ma JZ, Zhang MH, Stott P (2009) Effects of human activities on the spatial distribution of eastern roe deer *Capreolus pygargus bedfordi* in the Lesser Khingan Mountains, northeastern China. Mammal Research, 54, 61–76.

Jiang HL, Zhou SC, Zhang MH, Xu WP, Li W (2023) Activity rhythm of wild boar and roe deer and its relationship with moonlight cycle in sympatric distribution. Acta Ecologica Sinica, 43, 3128–3136. (in Chinese with English abstract) [江辉龙, 周绍春, 张明海, 徐万鹏, 李薇 (2023) 同域分布的野猪与狍活动节律及与月光周期的关系. 生态学报, 43, 3128–3136.]

Li C, Zhang WW, Wang Y (2023) Investigation on the current situation of wild boar population resources. Animal Industry and Environment, (3), 11–13. (in Chinese) [李冲, 张伟伟, 王原 (2023) 野猪种群资源现状调查. 畜牧业环境, (3), 11–13.]

Li MH, Huang XJ, Chang J, Mo ZM, Wan DM, Jiang YT (2025) Relative abundance, cluster type, and daily activity rhythm of Siberian roe deer *Capreolus pygargus* in Western Liaoning Province. Acta Theriologica Sinica, 45, 356–367. (in Chinese with English abstract) [李明慧, 黄莘钧, 常劲, 莫志民, 万冬梅, 蒋一婷 (2025) 辽西地区狍的相对多度、集群模式及日活动节律. 兽类学报, 45, 356–367.]

Li S, Zhang XF, Chen P, Wang J, Xiang DQ, Dong W, Zhang XM, He BS, Sun RQ (2014) The community structure and elevational patterns of forest ungulates at the southern slope of the Qinling Mountains, China. Chinese Journal of Zoology, 49, 633–643. (in Chinese with English abstract) [李晟, 张晓峰, 陈鹏, 王军, 向定乾, 董伟, 张希明, 何百锁, 孙瑞谦 (2014) 秦岭南坡森林有蹄类群落组成与

垂直分布特征. 动物学杂志, 49, 633–643.]

Li XM, Yan JX, Du ZQ, Wang Y (2022) Detection of influencing factors of spatial variability of soil respiration in Pangquangou Nature Reserve. Environmental Science, 43, 4858–4866. (in Chinese with English abstract) [李晓敏, 严俊霞, 杜自强, 王琰 (2022) 庞泉沟自然保护区土壤呼吸空间分异性影响因素探测. 环境科学, 43, 4858–4866.]

Li ZC, Zhou YT, Cao RX, Jia KN, Mai XT, Feng JW, Wang TM (2024) Amur tiger and leopard and their ungulate prey show differentiated spatiotemporal responses to human disturbances in the Northeast China Tiger and Leopard National Park. Acta Theriologica Sinica, 44, 665–680. (in Chinese with English abstract) [李梓琛, 周雨瞳, 曹冉星, 贾康宁, 麦晓炯, 冯佳伟, 王天明 (2024) 东北虎豹国家公园虎豹及其有蹄类猎物对人类干扰的时空响应. 兽类学报, 44, 665–680.]

Liu F, Gong CQ, Li S, Chen YF, Zhou HW (2023) Predicted future range of the fall webworm in China based on different climate scenarios. Chinese Journal of Applied Entomology, 60, 76–86. (in Chinese with English abstract) [刘枫, 公超群, 李硕, 陈怡帆, 周宏威 (2023) 基于不同气候情景的美国白蛾适生区预测. 应用昆虫学报, 60, 76–86.]

Lovell C, Pettorelli N, Dawson TP (2024) Land cover preferences and spatiotemporal associations of ungulates within a Scottish mammal community. Ecology and Evolution, 14, e11015.

Ma S, Miao RZ, Liu G, Li WD, Zhou Y, Zhu HQ, Cheng L, Zhang XD (2024) Spatial-temporal niche characteristics of three ungulates in the forest area of Huangnihe. Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition), 56, 117–124. (in Chinese with English abstract) [马帅, 苗润泽, 刘庚, 李伟东, 周勇, 朱洪强, 程龙, 张晓东 (2024) 黄泥河林区3种有蹄类动物时空生态位特征. 东北师大学报(自然科学版), 56, 117–124.]

McShea WJ, Sukmasuang R, Erickson DL, Herrmann V, Ngoprasert D, Bhumpakphan N, Davies SJ (2019) Metabarcoding reveals diet diversity in an ungulate community in Thailand. Biotropica, 51, 923–937.

Middleton AD, Sawyer H, Merkle JA, Kauffman MJ, Cole EK, Dewey SR, Gude JA, Gustine DD, McWhirter DE, Proffitt KM, White PJ (2020) Conserving transboundary wildlife migrations: Recent insights from the Greater Yellowstone Ecosystem. Frontiers in Ecology and the Environment, 18, 83–91.

Mori E, Bagnato S, Serroni P, Sangiuliano A, Rotondaro F, Marchianò V, Cascini V, Poerio L, Ferretti F (2020) Spatiotemporal mechanisms of coexistence in an European mammal community in a protected area of southern Italy. Journal of Zoology, 310, 232–245.

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.

Pan QH, Wang YX, Yan K (2007) A Field Guide to the Mammals of China. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [潘清华, 王应祥, 岩崑 (2007) 中国哺乳动物彩色图鉴. 中国林业出版社, 北京.]

Pei C, Li YX, Luo ZW, Hai LY, Lan XN, Hu DF (2025) Diets and niche separation of forest musk deer (*Moschus berezovskii*) and roe deer (*Capreolus pygargus*) in spring in the Lyuliang Mountains, China. Chinese Journal of Ecology, 44, 930–938. (in Chinese with English abstract) [裴超, 李亦欣, 骆正伟, 海路瑶, 蓝贤娜, 胡德夫 (2025) 吕梁山系林麝与狍春季食性及生态分离. 生态学杂志, 44, 930–938.]

Pitta-Osses N, Centeri C, Fehér Á, Katona K (2022) Effect of wild boar (*Sus scrofa*) rooting on soil characteristics in a deciduous forest affected by sedimentation. Forests, 13, 1234.

Ramirez JI, Jansen PA, Poorter L (2018) Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. Forest Ecology and Management, 424, 406–419.

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.

Rocha DG, Sollmann R (2023) Habitat use patterns suggest that climate-driven vegetation changes will negatively impact mammal communities in the Amazon. Animal Conservation, 26, 663–674.

Ruiz-Navarro A, Gillingham PK, Britton JR (2016) Predicting shifts in the climate space of freshwater fishes in Great Britain due to climate change. Biological Conservation, 203, 33–42.

Schoener TW (1968) The Anolis lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. Ecology, 49, 704–726.

Strani F, DeMiguel D, Sardella R, Bellucci L (2018) Resource and niche differentiation mechanisms by sympatric Early Pleistocene ungulates: The case study of Coste San Giacomo. Quaternary International, 481, 157–163.

Teng LW, Liu ZS, Zhang ED, Ma JZ (2007) Winter bed-site selection of *Capreolus capreolus* in low mountain areas of southern Xiaoxing'anling Mountains. Chinese Journal of Ecology, 26, 213–218. (in Chinese with English abstract) [滕丽微, 刘振生, 张恩迪, 马建章 (2007) 小兴安岭南部低山丘陵地区狍冬季卧息地选择. 生态学杂志, 26, 213–218.]

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 XM, Ji XY, Wang XX, Zhang ZD, Chen H, Liu XH, Liu L, Wang QF, Ma YH, Qian XY, Zhou SC, Ju D (2024) Habitat suitability and activity patterns of roe deer in Beijicun National Nature Reserve, Heilongjiang Province, China. Acta Ecologica Sinica, 44, 8175–8184. (in Chinese

with English abstract) [田新民, 汲旭阳, 王鑫雪, 张子栋, 陈红, 刘小慧, 刘磊, 王启蕃, 马雨含, 钱昕玥, 周绍春, 鞠丹 (2024) 北极村国家级自然保护区狍栖息地适宜性及活动节律. 生态学报, 44, 8175–8184.]

Tripathi HG, Woollen ES, Carvalho M, Parr CL, Ryan CM (2021) Agricultural expansion in African savannas: Effects on diversity and composition of trees and mammals. Biodiversity and Conservation, 30, 3279–3297.

Ursell T (2021) Structured environments foster competitor coexistence by manipulating interspecies interfaces. PLoS Computational Biology, 17, e1007762.

van den Bosch M, Beyer DE, Erb JD, Gantchoff MG, Kellner KF, MacFarland DM, Norton DC, Patterson BR, Price Tack JL, Roell BJ, Belant JL (2022) Identifying potential gray wolf habitat and connectivity in the eastern USA. Biological Conservation, 273, 109708.

Vild O, Hédl R, Kopecký M, Szabó P, Suchánková S, Zouhar V (2017) The paradox of long-term ungulate impact: Increase of plant species richness in a temperate forest. Applied Vegetation Science, 20, 282–292.

Wan XR, Wang MJ, Liu W, Wang GH, Zhong WQ (2002) Numerical indices for evaluating the activity patterns of rodent species. Acta Theriologica Sinica, 22, 211–217. (in Chinese with English abstract) [宛新荣, 王梦军, 刘伟, 王广和, 钟文勤 (2002) 啮齿动物活动模式的几种数值指标. 兽类学报, 22, 211–217.]

Wang JF, Xu K, Yao S, Liu T, Yu B, Huang XQ, Xiao ZS, Xia DP (2024) Temporal niche partitioning among sympatric wild and domestic ungulates between warm and cold seasons. Scientific Reports, 14, 10570.

Wang JP, Hao YH, Wang JT, Zhang J (1995) An initial investigation into winter ecology. Chinese Journal of Zoology, 30, 41–44. (in Chinese with English abstract) [王建平, 郝映红, 王俊田, 张军 (1995) 豹冬季生态的初步研究. 动物学杂志, 30, 41–44.]

Wang X, Li F, Li CQ, Li TF, Yang LY, Yang R (2022) Analysis on the activity rhythm and damage of wild boar (*Sus scrofa*) in Xishui National Nature Reserve. Chinese Journal of Wildlife, 43, 323–330. (in Chinese with English abstract) [王逍, 李飞, 李崇清, 李腾飞, 杨伶熠, 杨瑞 (2022) 习水国家级自然保护区野猪活动特征和危害分析. 野生动物学报, 43, 323–330.]

Wang YD, Liu MZ, Xia F, Li S (2024) Human activities reshape the spatial overlap between North Chinese leopard and its wild ungulate prey. Frontiers in Zoology, 21, 24.

Warren DL, Glor RE, Turelli M (2010) ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. Ecography, 33, 607–611.

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

Xu F, Cai TJ, Ju CY, Zhao YL (2011) Autumn habitat selection of wild boar in the Fenghuangshan Nature Reserve, Heilongjiang Province. Journal of Beijing Forestry University, 33(3), 86–91. (in Chinese with English abstract) [徐飞, 蔡体久, 琚存勇, 赵玉龙 (2011) 黑龙江凤凰山自然保护区野猪秋季生境选择. 北京林业大学学报, 33(3), 86–91.]

Xu PP, Xiang J, Liu JM, Xie ZW, Wang QP (2024) Population survey and habitat selection of *Sus scrofa* in Hunan Gaowangjie National Nature Reserve by infrared camera. Hunan Forestry Science & Technology, 51(2), 49–56. (in Chinese with English abstract) [徐培培, 向杰, 刘菊敏, 谢增文, 王秋盼 (2024) 基于红外相机对湖南高望界国家级自然保护区野猪种群现状及生境选择研究. 湖南林业科技, 51(2), 49–56.]

Yasuda M (2004) Monitoring diversity and abundance of mammals with camera traps: A case study on Mount Tsukuba, central Japan. Mammal Study, 29, 37–46.

Ye YX, Hu CS, Jiang YT, Davison GWH, Ding CQ (2021) Three-dimensional niche partitioning between two colonially nesting Ardeid species in Central China. Avian Research, 12, 33.

Zhang C, Lu ZW, Zhuang HF, Zhou JJ, Zhang Y, Lv XY, Chen MH, Krzton A, Xia WC (2024) Identification of potential suitable areas and conservation priority areas for representative wild animals in the Greater and Lesser Khingan Mountains. Ecology and Evolution, 14, e11600.

Zhao GH, Cui XY, Sun JJ, Li TT, Wang Q, Ye XZ, Fan BG (2021) Analysis of the distribution pattern of Chinese *Ziziphus jujuba* under climate change based on optimized biomod2 and MaxEnt models. Ecological Indicators, 132, 108256.

Zhou XY, Liu WB (2022) Monitoring and protection of wild roe deer in Taizishan Nature Reserve. Forestry of Gansu, (6), 41–43. (in Chinese) [周晓燕, 柳文斌 (2022) 太子山保护区野生狍子监测与保护初探. 甘肃林业, (6), 41–43.]

(责任编委: 王天明　责任编辑: 闫文杰)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025327

附录1　用于模型构建的环境因子

Appendix 1　Environmental factors used for model construction

变量类型 Variable type	变量名称 Variable	变量代码 Variable code
气候变量 Climate variables	年均温 Annual mean temperature	BIO1
	月均温范围 Mean diurnal range	BIO2
	等温性 Isothermality*	BIO3
	温度季节性 Temperature seasonality	BIO4
	最暖月最高温 Max. temperature of warmest month	BIO5
	最冷月最低温 Min. temperature of coldest month	BIO6
	气温年范围 Temperature annual range (Bio5–Bio6)	BIO7
	最湿季平均温 Mean temperature of wettest quarter	BIO8
	最干季平均温 Mean temperature of driest quarter	BIO9
	最暖季平均温 Mean temperature of warmest quarter	BIO10
	最冷季平均温 Mean temperature of coldest quarter	BIO11
	年降水量 Annual precipitation	BIO12
	最湿月降水量 Precipitation of wettest month*	BIO13
	最干月降水量 Precipitation of driest month*	BIO14
	降水季节性 Precipitation seasonality*	BIO15
	最湿季降水量 Precipitation of wettest quarter	BIO16
	最干季降水量 Precipitation of driest quarter*	BIO17
	最暖季降水量 Precipitation of warmest quarter	BIO18
	最冷季降水量 Precipitation of coldest quarter	BIO19
地形变量 Topographic variables	海拔 Altitude	Elevation
	坡度 Slope*	Slope
	坡向 Aspect*	Aspect
人为活动变量 Human activity variables	人类干扰指数 Human influence index*	HII
生物变量 Biotic variables	归一化植被指数 Normalized difference vegetation index*	NDVI

* 表示最终用于建模的环境因子

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (2): 25214, pages 1–12
doi: 10.17520/biods.2025214
cstr: 32101.14.biods.2025214

•研究报告•

基于DNA宏条形码的江西桃红岭梅花鹿食性与营养策略

刘俊[1], 张天祥[1], 张壹萱[1], 黄晓凤[1], 韩卫杰[1], 吴问国[2], 黄晓飞[3], 黄理政[4], 张阳[1*]

1. 江西省林业科学院, 南昌 330013; 2. 江西桃红岭梅花鹿国家级自然保护区管理局, 江西九江 332700; 3. 九江市林业局, 江西九江 332000; 4. 九江市林业科学研究所, 江西九江 332006

摘要: 食物营养是野生动物生存、繁殖和适应环境的基础, 对于野生动物种群的存续与发展具有重要意义。华南梅花鹿(*Cervus nippon kopschi*)江西桃红岭种群是江西仅存的野生梅花鹿种群, 具有极高的生态价值, 目前对其不同季节的取食和营养策略尚不明确。本研究分别于秋季(2022年10月)、冬季(2023年1月)、春季(2023年4月)、夏季(2023年7月)在江西桃红岭梅花鹿国家级自然保护区采集梅花鹿新鲜粪便样品, 并通过高通量测序和理化检测对其不同季节的食物组成和营养成分进行分析。结果表明: 桃红岭梅花鹿共采食植物31科37属37种, 春季主要采食的植物为悬钩子属植物(*Rubus* spp., 32.56%)和白栎(*Quercus fabri*, 13.13%); 夏季主要采食植物为黄檀(*Dalbergia hupeana*, 30.20%)、悬钩子属植物(12.45%)和长箭叶蓼(*Persicaria hastatosagittata*, 12.04%); 秋季主要采食植物为檵木(*Loropetalum chinense*, 65.21%)和悬钩子属植物(11.19%); 冬季主要采食植物为悬钩子属植物(53.21%)和薹草属植物(*Carex* spp., 18.92%)。食物多样性分析表明, 桃红岭梅花鹿不同季节采食植物组成存在显著差异, 其中夏季食物多样性指数最高, 秋季和冬季食物多样性指数较低。食物营养及营养摄入量分析表明, 桃红岭梅花鹿在夏季和冬季的营养摄入量较高, 在秋季的营养摄入量较低, 且食物营养含量不是桃红岭梅花鹿选择食物的主要影响因素。本研究揭示了桃红岭梅花鹿不同季节的取食营养策略, 为华南梅花鹿保护管理政策的制定提供了科学依据。

关键词: 梅花鹿; 桃红岭保护区; DNA宏条形码; 食物多样性; 营养策略; 季节变化

刘俊, 张天祥, 张壹萱, 黄晓凤, 韩卫杰, 吴问国, 黄晓飞, 黄理政, 张阳 (2026) 基于DNA宏条形码的江西桃红岭梅花鹿食性与营养策略. 生物多样性, 34, 25214. doi: 10.17520/biods.2025214; cstr: 32101.14.biods.2025214.
Liu J, Zhang TX, Zhang YX, Huang XF, Han WJ, Wu WG, Huang XF, Huang LZ, Zhang Y (2026) Diet and nutritional strategies of sika deer in Taohongling, Jiangxi, based on DNA metabarcoding. Biodiversity Science, 34, 25214. doi: 10.17520/biods.2025214; cstr: 32101.14.biods.2025214.

Diet and nutritional strategies of sika deer in Taohongling, Jiangxi, based on DNA metabarcoding

Jun Liu[1], Tianxiang Zhang[1], Yixuan Zhang[1], Xiaofeng Huang[1], Weijie Han[1], Wenguo Wu[2], Xiaofei Huang[3], Lizheng Huang[4], Yang Zhang[1*]

1 *Jiangxi Academy of Forestry, Nanchang 330013, China*
2 *Jiangxi Taohongling Sika Deer National Nature Reserve Administration, Jiujiang, Jiangxi 332700, China*
3 *Forestry Department of Jiujiang, Jiujiang, Jiangxi 332000, China*
4 *Jiujiang Institute of Forestry Science Research, Jiujiang, Jiangxi 332006, China*

ABSTRACT

Aims: Nutritional resources are fundamental to wildlife survival, reproduction, and environmental adaptation, and are a critical determinant of population persistence and viability. The Taohongling sika deer, the only extant wild sika deer population in Jiangxi Province, holds significant ecological value. However, its seasonal foraging ecology and nutritional strategies remain unclear.

Methods: Fresh fecal samples were collected at the Jiangxi Taohongling Sika Deer National Nature Reserve in autumn

收稿日期 Received: 2025-06-06; 接受日期 Accepted: 2025-11-12
基金项目: 江西省自然科学基金(20232BAB215018) Supported by the Natural Science Foundation of Jiangxi Province (20232BAB215018)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangyang0621@foxmail.com

(October 2022), winter (January 2023), spring (April 2023), and summer (July 2023). Seasonal dietary composition and nutritional characteristics were analyzed using high-throughput sequencing and physicochemical assays.
Results: The Taohongling sika deer consumed plants from 31 families, 37 genera, and 37 species. Primary forage plants varied seasonally: in spring, the main food sources were *Rubus* spp. (32.56%) and *Quercus fabri* (13.13%); in summer, *Dalbergia hupeana* (30.20%), *Rubus* spp. (12.45%), and *Persicaria hastatosagittata* (12.04%) predominated; in autumn, *Loropetalum chinense* (65.21%) and *Rubus* spp. (11.19%) were dominant; and in winter, *Rubus* spp. (53.21%) and *Carex* spp. (18.92%) were the primary forages. Dietary diversity differed significantly among seasons: the summer diversity index was the highest, while autumn and winter indices were relatively low. Analysis of food nutrition and estimated nutrient intake showed higher intake in summer and winter and lower intake in autumn. Furthermore, the nutritional content of available food did not appear to be the primary factor influencing the deer's food selection.
Conclusions: These findings clarify the seasonal foraging and nutritional strategies of the Taohongling sika deer and provide an evidence-based foundation for developing targeted conservation measures for the South China sika deer population.
Key words: sika deer; Taohongling Reserve; DNA metabarcoding; dietary diversity; nutritional strategy; seasonal variation

食物是影响野生动物种群数量和栖息地分布的重要因素, 掌握野生动物食性是了解其生态学特征的基础内容, 也是了解其与环境关系的前提(Duffy et al., 2007; 严丽君等, 2023)。传统的食性分析方法有直接观察法、胃容物分析法、粪便显微鉴定法等, 但鉴定的效率和准确性普遍较低(郑荣泉和鲍毅新, 2004; 司晓艳等, 2007; 雍仲禹等, 2011; 严丽君等, 2023)。随着分子生物学的发展, DNA宏条形码技术通过提取野生动物粪便或胃容物中的DNA, 对特定DNA序列进行扩增和高通量测序, 并通过与参考文库比对, 可快速、高效地鉴定野生动物的食物组成(Taberlet et al., 2012; 郭艳萍等, 2021)。虽然鉴定的精确性易受参考文库的影响, 但通过构建野生动物栖息地的本地植物数据库能有效提升鉴定的精确性和可信度(Tillmar et al., 2013; 刘刚等, 2018; 郭艳萍等, 2021)。目前DNA宏条形码技术已成功应用于川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*) (程铭昊等, 2024)、白臀叶猴(*Pygathrix nemaeus*) (Srivathsan et al., 2015)、白尾鹿(*Odocoileus virginianus*) (Erickson et al., 2017)、棕熊(*Ursus arctos*) (De Barba et al., 2014)等野生动物的食性研究中, 并已成为分析野生动物食性的主流方法。

食物营养是动物生存、繁殖和适应环境的基础, 其质量和可用性直接影响种群的健康、行为模式及生态系统稳定性(Simpson et al., 2004; Liu et al., 2024)。为应对不断变化的环境条件, 野生动物会调整营养摄入策略, 以满足自身的营养需求, 从而更好地适应环境并生存(赵唱等, 2018; 齐琦等, 2023)。因此, 对于野生动物, 特别是濒危野生动物而言, 了解其在不同环境下的营养摄入策略可解析其不同阶段的营养需求, 进而评估其在特定栖息环境中的生存状态, 这对于濒危野生动物种群保护及保护策略的制定具有重要意义。

梅花鹿(*Cervus nippon*)隶属于鲸偶蹄目鹿科鹿属, 是我国一级重点保护野生动物(https://www.forestry.gov.cn/main/5461/20210205/122418860831352.html)。我国历史上曾分布有6个梅花鹿亚种, 其中山西亚种(*C. n. grassianus*)、台湾亚种(*C. n. taiouanns*)和华北亚种(*C. n. mandarinns*)的野外种群已经灭绝, 目前仅存东北亚种(*C. n. hortulorum*)、四川亚种(*C. n. sichuanicus*)和华东亚种(华南梅花鹿, *C. n. kopschi*) 3个亚种(Liu et al., 2021; 刘策等, 2021; 魏辅文, 2022)。华南梅花鹿仅分布在江西东北部的桃红岭梅花鹿国家级自然保护区(以下简称桃红岭保护区)、浙江西北部的浙江清凉峰国家级自然保护区和安徽省南部的少数山区, 其中桃红岭梅花鹿是我国最大的野生华南梅花鹿种群。杨晶等(1990)通过直接观察法对桃红岭梅花鹿的食性进行调查表明, 桃红岭梅花鹿主要采食豆科、禾本科、蔷薇科、菊科、壳斗科、桔梗科和伞形科的植物, 且采食植物种类随季节变化。同时, 近些年多个基于DNA宏条形码技术的桃红岭梅花鹿食性研究表明, 桃红岭梅花鹿与同域分布小鹿(*Muntiacus reevesi*)和华南兔(*Lepus sinensis*)的食物组成存在一定重叠, 但物种间的食性分化减少了营养生态位的竞争, 进而在一定程度上避免了因资源

利用而产生的种间冲突(Wang et al., 2023, 2025; Li et al., 2024)。已有研究揭示了桃红岭梅花鹿在不同季节的采食习性及与同域分布物种的营养生态位竞争状况, 但对其取食营养策略的研究仍缺乏。因此, 本研究通过建立桃红岭保护区的本地植物数据库, 利用DNA宏条形码技术对不同季节桃红岭梅花鹿的采食策略进行全面分析, 同时, 通过定量检测分析, 阐明桃红岭梅花鹿不同季节的营养摄入状况。本研究有助于进一步揭示桃红岭梅花鹿的采食及营养策略, 从而为梅花鹿保护管理政策的制定提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

桃红岭保护区位于长江中下游南岸的江西九江市彭泽县境内(29°42′–29°53′ N, 116°32′–116°43′ E), 总面积12,500 ha, 以野生梅花鹿华东亚种及其栖息地为主要保护对象, 保护区内梅花鹿数量约600头。保护区地貌为平缓起伏的低山丘陵, 最高峰海拔536.6 m。气候属温暖湿润的季风气候, 四季变化明显。区内植被组成复杂, 主要植被类型有草丛、灌草丛、灌丛、针叶林、阔叶林等(吴问国等, 2012)。

1.2 样品采集

于秋季(2022年10月)、冬季(2023年1月)、春季(2023年4月)和夏季(2023年7月)分别在桃红岭保护区采集梅花鹿新鲜粪便样品。采集时佩戴一次性无菌手套, 用手轻轻拨开粪堆表面的粪球, 只采集粪堆中间未与地面和植被直接接触的粪便样品, 且每采集一份样品更换一次手套。采集的粪便样品置于50 mL无菌离心管中, 标注采样信息后低温运输至实验室–80℃保存。共采集疑似梅花鹿粪便样品256份, 其中春季52份, 夏季63份, 秋季76份, 冬季65份。

1.3 物种鉴定及样品处理

从–80℃冰箱中取出梅花鹿粪便样品在无菌工作台中恢复至室温, 用无菌刀片和镊子小心地将粪球的表面剥离(粪球表面直接与环境接触, 可能受环境污染), 然后将内容物收集于无菌离心管中。使用液氮对收集的内容物进行充分研磨, 然后使用TaKaRa MiniBEST Universal Genomic DNA Extraction Kit试剂盒进行梅花鹿粪便DNA的提取, 提取过程中设置用无菌水代替粪便样品的空白对照。提取的DNA使用超微量分光光度计(Thermo)检测浓度和纯度。使用脊椎动物*Cytb*基因通用引物L14841: 5′-GATATGAAAAACCATCGTTG-3′, H1514: 5′-CTCAGAATGATATTTGTCCTCA-3′鉴定粪便来源(Kocher et al., 1989; Irwin et al., 1991)。PCR反应程序为: 95℃预变性3 min; 95℃变性15 s, 57℃退火15 s, 72℃延伸15 s, 35个循环; 最后彻底延伸5 min。PCR产物使用1%琼脂糖凝胶电泳进行检测, 只有当空白对照没有条带时, 其余样品才进行后续操作。确定粪便来源后从每个季节样品中选取45份梅花鹿粪便DNA样品进行3合1混样, 最后每个季节分别获得15组粪便DNA样品用于后续食性分析。

1.4 食源植物DNA扩增和高通量测序

使用植物叶绿体基因*rbcL*扩增引物*rbcL*-F: 5′-tag-CTTACCAGYCTTGATCGTTACAAAGG-3′, *rbcL*-R: 5′-GTAAAATCAAGTCCACCRCG-3′对粪便样品DNA进行PCR扩增(Erickson et al., 2017)。正向引物5′端的tag是一个7个碱基的寡核苷酸序列, 用来区分同一文库中的不同样品, tag序列来源于Illumina公司的索引序列库TruSeq® DNA UD Indexes。PCR反应程序为: 98℃预变性30 s; 98℃变性15 s, 50℃退火30 s, 72℃延伸30 s, 27个循环; 最后彻底延伸5 min。PCR过程中设置以无菌水为模板的空白对照, 以验证粪便DNA是否受环境DNA污染。PCR扩增产物用2%琼脂糖凝胶电泳检测后对目的片段进行胶回收。使用TruSeq Nano DNA LT Library Prep Kit试剂盒对回收的PCR产物进行建库, 然后在Illumina NovaSeq 6000测序平台进行高通量测序, 高通量测序由上海派森诺生物科技股份有限公司完成。

1.5 高通量测序数据处理

使用QIIME2 v2019.4.0对测序数据进行处理, 首先使用demux插件对原始序列数据进行解码处理, 然后使用cutadapt插件, 输入正向/反向引物序列, 将error rate参数设置为0.1; overlap参数设置为3; discard-untrimmed参数设置为True, 切除序列中的引物序列。再使用DADA2插件, 将trunc-len-f和trunc-len-r参数设置成210; trim-left-f和trim-left-r参数设置为10; max-ee-f和max-ee-r参数设置为2.0; chimera-method参数设置成pooled, 对序列进行质

量过滤、去噪、拼接和嵌合体去除, 最后将获得的序列按100%的相似度进行归并, 生成特征性序列(amplicon sequence variants, ASV)和丰度数据表格。使用QIIME2软件, 对ASV丰度矩阵中每个季节的物种总数在不同样品量下进行100次随机抽样, 以每个季节在不同样品量下观测到的物种数绘制稀疏曲线, 以评估每个季节的样品量是否足以反映桃红岭梅花鹿的食性多样性。

1.6 桃红岭保护区本地植物的数据库构建及物种注释

本研究在采集梅花鹿粪便样品的同时对保护区内的植物样品进行采集, 4个季节共在保护区采集植物样品83科187属232种。采集的植物样品经形态学鉴定种属后使用植物DNA提取试剂盒(生工)提取DNA, 然后使用1.4节中相同的*rbcL*基因扩增引物和条件进行*rbcL*序列扩增。扩增的PCR产物使用Sanger法测序。随后, 使用BLAST+软件将获得的序列与从NCBI数据库下载的55种本地植物序列合并, 建立桃红岭保护区本地植物DNA条形码数据库。该数据库一共包含287种植物的参考序列。将高通量测序结果与构建的本地植物DNA条形码数据进行比对来进行物种注释, 物种注释原则为: (1)序列一致性≥ 99%, 最高值只对应1个物种, 则注释为该物种; (2)序列一致性≥ 99%, 最高值对应多个物种, 则注释为包含所有物种的最低分类单元; (3)序列一致性< 99%且> 97%, 最高值只对应1个物种, 注释为该物种的上一级分类单元; (4)序列一致性< 99%且> 97%, 最高值对应多个物种, 注释为包含所有物种的最低分类单元。注释完成后将每个季节分组中丰度值低于总测序量1.0%的ASV去除, 然后将剩余ASV的丰度矩阵用于后续的食性分析。

1.7 食性分析

为比较不同季节梅花鹿食性的多样性, 先以全部样品中最小序列量样品的95%对ASV丰度矩阵进行随机抽平, 从而校正测序深度引起的样品间多样性差异, 然后使用QIIME2软件分别对每个样品计算Chao1指数(Chao, 1984)、Shannon指数(Shannon, 1948)和Pielou均匀度指数(Pielou, 1966), 将样品按季节分组, 使用R软件对不同分组的多样性数据进行统计分析并绘制箱线图, 以直观地展示不同季节样品间的alpha多样性差异, 并通过Kruskal-Wallis和Dunn's test检验, 验证差异的显著性。使用R软件和QIIME2软件进行beta多样性分析以调查不同季节样品间的食源植物结构差异, 通过主成分分析(principal component analysis, PCA)进行可视化, 并使用相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM)验证不同季节食源植物差异的显著性。

1.8 食源植物营养含量检测及营养摄入分析

对于梅花鹿食源植物中的营养含量检测, 采用凯氏定氮法(AOAC International, 2019)测定粗蛋白含量; 采用索氏抽提法(AOAC International, 2019)测定粗脂肪含量; 采用范式洗涤法(Van Soest et al., 1991)测定粗纤维含量; 使用电感耦合等离子体质谱仪检测磷、钙含量(Popp et al., 2010)。梅花鹿从植物中摄入的营养为植物中营养含量乘以该种植物在梅花鹿不同季节食物组成中所占比例。使用SPSS v24.0软件进行数据统计分析, $P < 0.05$为差异显著。

2 结果

2.1 物种鉴定和高通量测序结果

对采集的256份粪便样品进行物种鉴定, 结果表明, 256份样品中有249份为梅花鹿粪便, 其中春季50份, 夏季63份, 秋季75份, 冬季61份。其余7份为小鹿粪便。

对随机抽样混合的60个样品进行高通量测序获取ASV丰度矩阵, 并对ASV丰度矩阵中每个季节的物种总数在不同样品量下进行100次随机抽样, 以每个季节在不同样品量下观测到的物种数绘制稀疏曲线, 结果见图1。从不同季节的稀疏曲线可以看出, 当不同季节分组的样品量达到15个以后, 各季节分组观测到的物种数已趋于平缓, 说明本研究中不同季节的样品量足以反映梅花鹿在各个季节的食性多样性。

2.2 桃红岭梅花鹿食物组成

对60个样品的测序数据进行物种注释, 共注释到31科37属37种植物, 其中35种植物鉴定到种(94.59%), 2种植物鉴定到属(5.41%) (附录1)。对不同季节桃红岭梅花鹿的食物组成及占比进行分析表明, 在春季, 桃红岭梅花鹿共采食18种植物, 其中17种鉴定到种, 1种鉴定到属, 悬钩子属植物(*Rubus* spp.) (32.56%)和白栎(*Quercus fabri*) (13.13%)是主

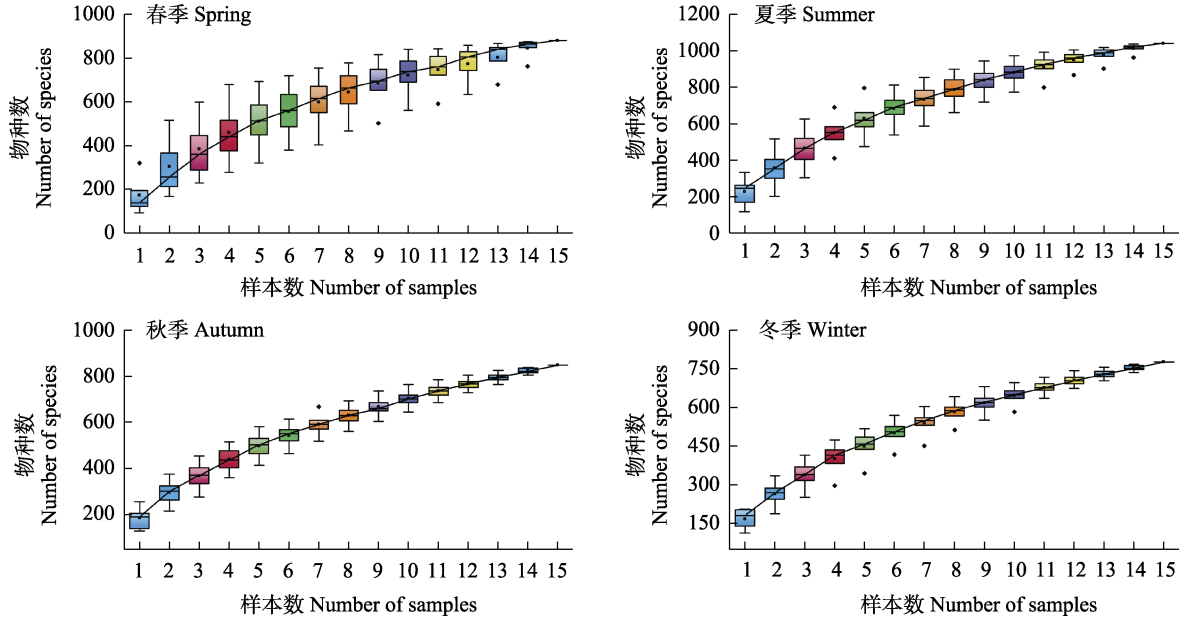


图1　江西桃红岭梅花鹿国家级自然保护区不同季节梅花鹿样品的物种累积曲线

Fig. 1　Species accumulation curves of sika deer samples from different seasons in the Jiangxi Taohongling Sika Deer National Nature Reserve

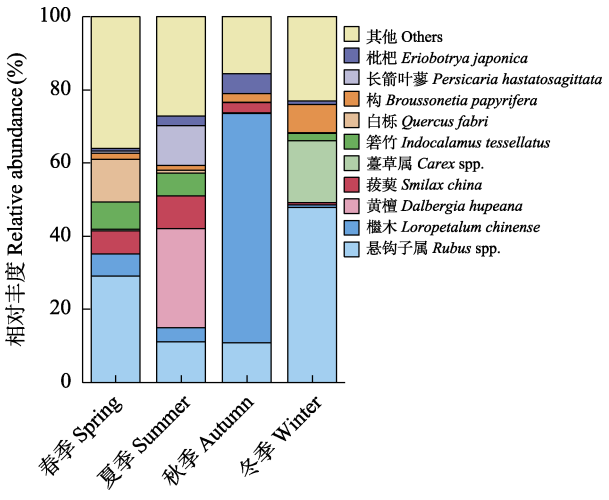


图2　江西桃红岭梅花鹿国家级自然保护区不同季节梅花鹿的食物组成

Fig. 2　Seasonal diet composition of sika deer in the Jiangxi Taohongling Sika Deer National Nature Reserve

要采食植物(图2)。在夏季，桃红岭梅花鹿共采食18种植物，其中17种鉴定到种，1种鉴定到属，黄檀(*Dalbergia hupeana*) (30.20%)、悬钩子属植物(12.45%)和长箭叶蓼(*Persicaria hastatosagittata*) (12.04%)是主要采食植物。在秋季，桃红岭梅花鹿共采食11种植物，其中10种鉴定到种，1种鉴定到属，檵木(*Loropetalum chinense*) (65.21%)和悬钩子属植物(11.19%)是主要采食植物。在冬季，桃红岭梅花鹿共采食14种植物，其中12种鉴定到种，2种鉴定到属，悬钩子属植物(53.21%)和薹草属植物(*Carex* spp.) (18.92%)是主要采食植物。

2.3　桃红岭梅花鹿食物组成的季节差异

桃红岭梅花鹿在不同季节的食物组成存在一定差异。从不同季节食物种类Venn图可以看出，不同季节均采食的植物有2种，占所有采食植物的5.41%，主要包括悬钩子属植物和构(*Broussonetia papyrifera*)。仅在春季采食的植物有6种，占所有采食植物的16.22%，主要包括扁担杆(*Grewia biloba*)、白栎、糯米条(*Abelia chinensis*)等；仅在夏季采食的植物有9种，占所有采食植物的24.32%，主要包括黄檀、鸭舌草(*Monochoria vaginalis*)、光头稗(*Echinochloa colonum*)等；仅在秋季采食的植物有1种，占所有采食植物的2.70%，为杉木(*Cunninghamia lanceolata*)；仅在冬季采食的植物有6种，占所有采食植物的16.22%，主要包括八角枫(*Alangium chinense*)、卫矛(*Euonymus alatus*)、金灯藤(*Cuscuta japonica*)等(图3A)。

对桃红岭梅花鹿不同季节的食物组成进行PCA分析，结果表明除冬季食物组成的置信椭圆与夏季和秋季具有较大范围重叠外，其他季节食物组

成的置信椭圆间均只有部分重叠, 且样品之间相对分散, 表现为较高的差异性(图3B)。ANOSIM分析结果也表明, 桃红岭梅花鹿不同季节间的食物组成存在显著差异(图3C)。

2.4 桃红岭梅花鹿不同季节食物组成的多样性

对桃红岭梅花鹿不同季节食物组成的多样性进行分析表明, 桃红岭梅花鹿在夏季的食物Shannon多样性指数最高, Pielou均匀度指数仅低于春季, Chao1丰富度指数仅低于秋季(图4)。在秋季, 桃红岭梅花鹿的食物丰富度指数最高, 均匀度指数和多样性指数最低。在冬季, 桃红岭梅花鹿的食物丰富度指数最低, 且均匀度指数和多样性指数仅高于秋季。在春季, 桃红岭梅花鹿的食物多样性指数和丰富度指数均低于夏季, 但高于冬季。综上所述, 桃红岭梅花鹿在夏季的食物多样性最高, 春季次之, 而秋季和冬季的食物多样性较低。

2.5 桃红岭梅花鹿主要食源植物营养成分分析

桃红岭梅花鹿不同季节采食排名前十的植物占其食物总量的87.28%–98.88% (附录1), 能基本反映其不同季节的营养摄入状况, 因此, 选取不同季节相对丰度排名前十的食源植物检测其主要营养成分。结果表明, 桃红岭梅花鹿食源植物中粗蛋白

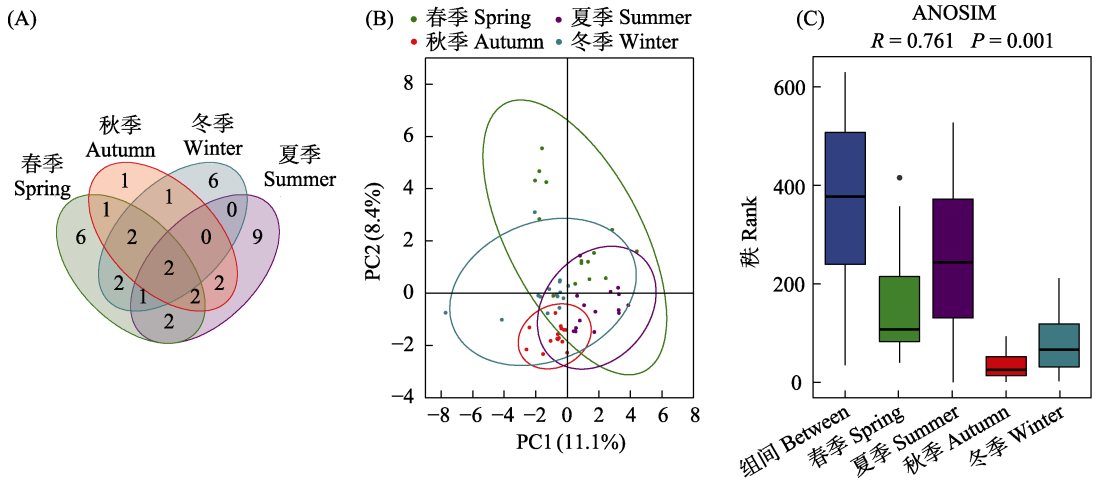


图3 江西桃红岭梅花鹿国家级自然保护区梅花鹿食物组成的Venn图(A)、主成分分析(PCA) (B)和相似性分析(ANOSIM) (C)
Fig. 3 Venn diagrams (A), principal component analysis (PCA) (B), and analysis of similarities (ANOSIM) (C) of diet composition of sika deer in the Jiangxi Taohongling Sika Deer National Nature Reserve

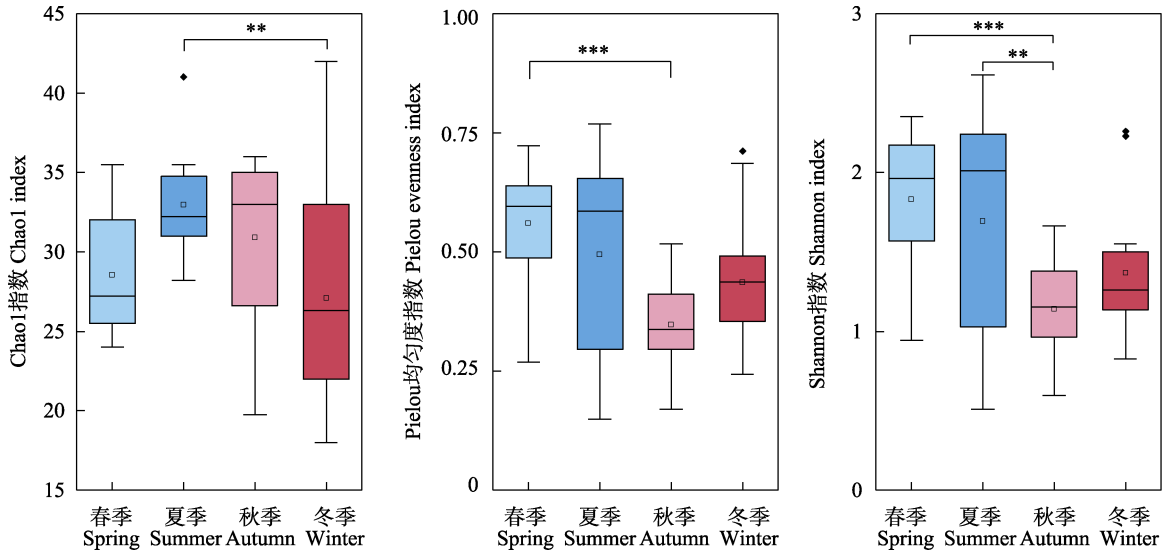


图4 江西桃红岭梅花鹿国家级自然保护区不同季节梅花鹿食物组成的多样性
Fig. 4 Seasonal dietary diversity of sika deer in the Jiangxi Taohongling Sika Deer National Nature Reserve

表1　江西桃红岭梅花鹿国家级自然保护区梅花鹿主要食源植物营养成分(干物质基础)

Table 1　Nutritional composition of major food for sika deer in the Jiangxi Taohongling Sika Deer National Nature Reserve (dry matter basis)

序号 No.	物种 Species	粗蛋白 Crude protein (%)	粗脂肪 Crude fat (%)	粗纤维 Crude fiber (%)	钙 Calcium (%)	磷 Phosphorus (%)
1	长箭叶蓼 *Persicaria hastatosagittata*	14.90 ± 0.13	2.11 ± 0.08	35.59 ± 0.10	0.151 ± 0.004	1.717 ± 0.019
2	鸭舌草 *Monochoria vaginalis*	10.09 ± 0.08	1.57 ± 0.09	14.68 ± 0.13	0.290 ± 0.005	1.185 ± 0.060
3	八角枫 *Alangium chinense*	16.94 ± 0.33	3.65 ± 0.06	13.99 ± 0.25	0.308 ± 0.007	1.253 ± 0.038
4	南烛 *Vaccinium bracteatum*	12.40 ± 0.15	3.74 ± 0.06	34.68 ± 0.40	0.108 ± 0.006	1.086 ± 0.075
5	茶 *Camellia sinensis*	21.43 ± 0.07	2.62 ± 0.02	21.11 ± 0.04	0.260 ± 0.006	0.655 ± 0.042
6	黄檀 *Dalbergia hupeana*	18.49 ± 0.08	2.89 ± 0.10	23.98 ± 0.03	0.037 ± 0.004	2.450 ± 0.070
7	紫藤 *Wisteria sinensis*	20.04 ± 0.03	2.13 ± 0.07	33.30 ± 0.03	0.011 ± 0.001	1.860 ± 0.048
8	白栎 *Quercus fabri*	13.86 ± 0.06	0.65 ± 0.04	28.04 ± 0.30	0.122 ± 0.004	1.069 ± 0.037
9	山胡椒 *Lindera glauca*	14.72 ± 0.07	3.08 ± 0.02	27.70 ± 0.05	0.112 ± 0.004	0.512 ± 0.009
10	菝葜 *Smilax china*	11.87 ± 0.04	3.08 ± 0.08	22.82 ± 0.04	0.037 ± 0.002	1.070 ± 0.060
11	扁担杆 *Grewia biloba*	17.05 ± 0.24	5.79 ± 0.18	19.29 ± 0.15	0.139 ± 0.008	2.051 ± 0.039
12	薹草属 *Carex* spp.	10.09 ± 0.26	2.54 ± 0.18	29.66 ± 0.33	0.127 ± 0.004	1.034 ± 0.033
13	箬竹 *Indocalamus tessellatus*	10.46 ± 0.25	2.77 ± 0.16	25.83 ± 0.40	0.111 ± 0.001	0.595 ± 0.060
14	构 *Broussonetia papyrifera*	18.45 ± 0.25	1.27 ± 0.05	18.76 ± 0.45	0.261 ± 0.029	3.125 ± 0.100
15	枇杷 *Eriobotrya japonica*	9.44 ± 0.29	2.17 ± 0.06	29.29 ± 0.82	0.089 ± 0.006	1.401 ± 0.026
16	金樱子 *Rosa laevigata*	13.85 ± 0.14	4.51 ± 0.34	16.53 ± 0.33	0.129 ± 0.005	0.969 ± 0.034
17	悬钩子属 *Rubus* spp.	15.84 ± 0.25	1.91 ± 0.04	31.25 ± 0.47	0.168 ± 0.003	1.570 ± 0.038
18	盐麸木 *Rhus chinensis*	14.51 ± 0.14	5.22 ± 0.15	33.49 ± 0.28	0.122 ± 0.002	0.781 ± 0.018
19	檵木 *Loropetalum chinense*	9.45 ± 0.05	1.28 ± 0.16	22.27 ± 0.06	0.011 ± 0.001	1.260 ± 0.038
20	蛇葡萄 *Ampelopsis glandulosa*	14.74 ± 0.19	1.71 ± 0.09	28.48 ± 0.17	0.160 ± 0.006	2.290 ± 0.056
21	杉木 *Cunninghamia lanceolata*	13.00 ± 0.44	2.64 ± 0.06	39.54 ± 0.49	0.130 ± 0.005	1.324 ± 0.012
22	海金沙 *Lygodium japonicum*	18.20 ± 0.05	2.07 ± 0.10	25.18 ± 0.07	0.260 ± 0.008	0.217 ± 0.006

含量比较高的有茶(*Camellia sinensis*) (21.43% ± 0.07%)、紫藤(*Wisteria sinensis*) (20.04% ± 0.03%)、黄檀(18.49% ± 0.08%)、构(18.45% ± 0.25%)和海金沙(*Lygodium japonicum*) (18.20% ± 0.05%), 粗脂肪含量比较高的有扁担杆(5.79% ± 0.18%)、盐麸木(*Rhus chinensis*) (5.22% ± 0.15%)和金樱子(*Rosa laevigata*) (4.51% ± 0.34%), 粗纤维含量比较高的有杉木(39.54% ± 0.49%)和长箭叶蓼(35.59% ± 0.10%), 钙含量比较高的有八角枫(0.308% ± 0.007%)和鸭舌草(0.290% ± 0.005%), 磷含量比较高的有构(3.125% ± 0.100%)、黄檀(2.450% ± 0.070%)和蛇葡萄(*Ampelopsis glandulosa*) (2.290% ± 0.056%) (表1)。在主要营养成分比较高的植物中, 仅有黄檀(27.10%)和长箭叶蓼(10.81%)是桃红岭梅花鹿在夏季的主要食源植物, 构(7.83%)是冬季的主要食源植物, 其他植物在不同季节食物中的占比均不超过5.00% (附录1)。上述结果表明, 营养成分含量可能不是桃红岭梅花鹿选择食物的主要影响因素。

2.6　桃红岭梅花鹿不同季节营养摄入差异

对桃红岭梅花鹿不同季节的主要营养摄入量进行分析表明, 桃红岭梅花鹿冬季摄入的粗蛋白、粗纤维和磷最高; 夏季摄入的粗脂肪和钙最高, 粗蛋白摄入量与冬季没有显著性差异, 但显著高于其他两个季节; 秋季摄入的粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和磷均显著低于其他3个季节, 钙摄入量与春季没有显著性差异, 但显著低于夏季和冬季。春季除钙摄入量与秋季没有显著性差异外, 其他4种营养的摄入量均保持在中间水平(图5)。上述结果表明, 在单位食物量中, 桃红岭梅花鹿在夏季和冬季摄入的营养最高, 在秋季摄入的营养最低。

3　讨论

桃红岭梅花鹿在不同季节共采食37种植物, 采食植物种类与已发表的桃红岭梅花鹿食性分析结

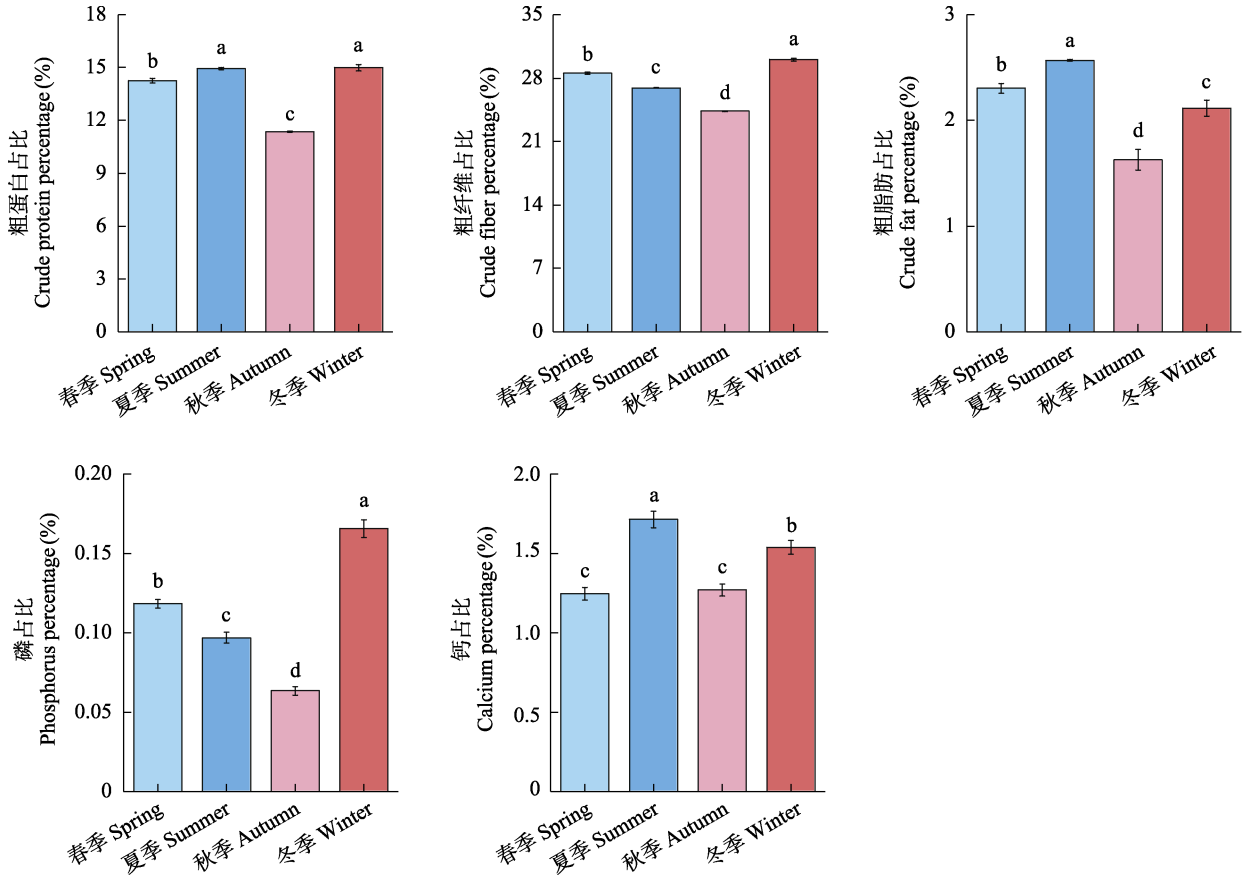


图5　江西桃红岭梅花鹿国家级自然保护区不同季节梅花鹿营养摄入差异。不同小写字母表示组间差异显著($P < 0.05$)。
Fig. 5　Seasonal differences in nutrient intake of sika deer in the Jiangxi Taohongling Sika Deer National Nature Reserve. Different lowercase letters indicate significant differences among groups ($P < 0.05$).

果大部分重叠，特别是悬钩子属植物作为桃红岭梅花鹿的重要食源在多个研究中被证实，表明了该类植物在桃红岭梅花鹿营养供给中的重要作用(Wang et al., 2023, 2025; Li et al., 2024; Sun et al., 2025)。与以往研究不同的是，本研究鉴定的桃红岭梅花鹿食源植物(31科37属37种)远少于Wang等(2023)研究中的90科203属和杨晶等(1990)研究中的400种。造成这种结果的原因可能有以下两个方面：首先，本研究在高通量测序结果分析过程时删除了相对丰度低于1.0%的序列。利用DNA宏条形码分析野生动物食性时易受环境DNA的污染，Ando等(2018)的研究表明，删除低于1.0%的低频序列，可以减少70%的污染可能性。因此，较严苛的污染控制标准导致本研究鉴定的梅花鹿食源植物种类相对较少，但在较大程度上确保了结果的可靠性。其次，传统直接观察法是通过观察梅花鹿的食痕来研究其食性。桃红岭保护区生物多样性较为丰富(蒋志刚, 2009)，其同域分布物种，特别是小鹿的采食行为会对研究结果造成很大影响，从而使鉴定的食源植物种类异常偏多。本研究结果与已有研究结果的不同还体现在对部分未知食源植物的鉴定，特别是长齿牛毛藓(*Ditrichum rhynchostegium*)等苔藓类植物的检出，体现了DNA宏条形码技术在鉴定不易观察的微小植物方面的优势，也表明其在一定程度上能更精确和全面地反映研究对象的食物组成。

本研究结果表明桃红岭梅花鹿在不同季节的食物组成存在显著差异，其中夏季的食物多样性最高，秋季和冬季的食物多样性最低，该结果与Wang等(2025)的研究结论相符。这种食物组成的季节性差异在草食性野生动物中普遍存在(Sassi et al., 2011; 罗东等, 2018; 康宇坤等, 2019)，其主要与栖息地植被的季节性更替有关，春夏季栖息地植物类型多，野生动物可选择的食物种类相对较多，而随着秋冬季植被类型的减少，可选择的食物种类也相

应减少。根据动物的最优觅食理论, 觅食者会在特定的环境中选择最佳的食物, 从而使觅食的适合度达到最大, 即在特定条件下, 会优先选择容易获得的优质食物(Emlen, 1966)。从桃红岭梅花鹿不同季节的食物组成可以看出, 在食源相对匮乏的秋冬季节, 梅花鹿会优先采食特定的植物, 如秋季采食檫木的比例高达65.21%, 冬季采食悬钩子属植物的比例高达53.21%。而在食源丰富的春夏季节, 因为可选择的优质食物较多, 梅花鹿对单一植物的采食比例均不超过31.00%, 这种随季节变化的采食策略体现了桃红岭梅花鹿对复杂环境条件的适应能力。

本研究首次建立了桃红岭保护区的本地植物数据库, 该数据库包含了287种植物的参考序列。基于构建的本地植物数据库, 本研究在梅花鹿食性分析中将食源植物鉴定到物种的比例达到了94.59%, 相较于其他未建立本地数据库的物种食性分析结果具有显著提升, 如根田鼠(*Microtus oeconomus*) (20%) (Soininen et al., 2009)、川金丝猴(62%) (程铭昊等, 2024)、白尾鹿(72%) (Erickson et al., 2017)等, 表明本地数据库的构建对于提升食性分析结果的精确度具有重要作用。然而本研究仍存在一些不足, 本研究选用的DNA条形码为植物叶绿体*rbcL*基因片段, 该条形码对部分近缘物种的鉴别成功率较低(Erickson et al., 2017; 严丽君等, 2023)。在本研究中主要体现为无法鉴别悬钩子属和薹草属植物, 导致这两类梅花鹿喜食植物只能鉴定到属的水平。目前应用到草食性动物食性分析的DNA条形码有*matK*、*rbcL*、*trnH-psbA*、*rpoC1*、*YCF5*、*ITS*、*ITS2*等(China Plant BOL Group et al., 2011; 高连明等, 2012; García-Robledo et al., 2013; Kajtoch et al., 2015), 但不同条形码的鉴别成功率存在差异, 且都存在一定程度的不足。有研究表明, 使用*rbcL* + *matK* + *ITS*, *rbcL* + *ITS2*等组合条形码可比单基因条形码获得更高的鉴别率(Liu et al., 2015)。因此, 后续采用组合条形码的鉴别方式可能会进一步提升桃红岭梅花鹿食性分析结果的准确性。

营养几何框架(nutritional geometry framework)认为, 植食性动物在摄食过程中会面临多种抗营养因子的挑战, 通过混合摄食不同植物, 它们可以降低因单一摄入某种抗营养因子而引发的健康风险(Westoby, 1974)。对桃红岭梅花鹿的食物营养分析表明, 桃红岭梅花鹿在多数情况下没有优先采食高营养植物, 这在一定程度上与营养几何框架相符合。此外, 野生动物对食物的选择还受食物可获得性的影响。McLennan和Hockings (2014)的研究表明, 即使在人类农业环境中, 黑猩猩对食物的选择也受到植物可获得性的强烈影响, 而不仅仅是营养价值。另一方面, 高营养植物在多数情况下未被利用可能与植物中的次生代谢产物相关。植物次生代谢物(plant secondary metabolites, PSM)通过作为降低食物营养价值的抗营养化合物, 或作为损害食草动物细胞、组织和器官生产力的毒素, 来降低食草动物的适应性(Estell, 2010)。如非洲草原象(*Loxodonta africana*)会避免采食含有高浓度单萜的植物(Bester et al., 2023); 植物中黄酮、单宁和酚类物质的季节性变化会显著影响高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)的摄食偏好(戴鑫等, 2012)等。桃红岭梅花鹿对高营养植物黄檀和长箭叶蓼的选择可能暗示这些植物中不利次生代谢物的含量较低, 而其他高营养植物可能因防御化合物被排斥, 但该猜想还需进一步分析验证。

桃红岭梅花鹿冬季粗蛋白、粗纤维和磷摄入较高, 夏季粗脂肪和钙占优, 这与草食动物应对能量需求季节性波动的策略一致。如贺兰山马麝(*Moschus chrysogaster*)在冬季(枯草期)倾向于选择粗蛋白、能量和粗脂肪含量高的植物, 以储备能量应对食物短缺。而在夏季(青草期), 它们则选择灰分含量高但蛋白质和能量较低的植物(赵唱, 2018)。桃红岭梅花鹿在秋季摄入的粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和磷均显著低于其他3个季节。秋季是梅花鹿发情和交配的季节, 繁殖活动会消耗大量能量, 为应对能量短缺, 鹿科动物会在交配季节选择富含糖类和淀粉的浆果类食物来快速补充能量(钟林强, 2020)。这可能导致其他营养物质摄入量的降低, 但不一定意味着整体营养摄入量的下降。

本研究首次通过DNA宏条形码技术揭示了桃红岭梅花鹿在不同季节的食物组成, 并通过定量检测分析阐明了其在不同季节的营养摄入状况, 为其他植食性野生动物的食性营养研究提供了借鉴。同时, 本研究结论为深入了解桃红岭梅花鹿的食物资源利用特征、环境容纳量等提供了参考, 也为指导桃红岭梅花鹿栖息地修复、促进种群快速增长提供

了科学依据。

ORCID

刘俊 https://orcid.org/0009-0005-3958-292X
张天祥 https://orcid.org/0000-0002-0602-245X
张阳 https://orcid.org/0000-0002-2638-3594

参考文献

Ando H, Fujii C, Kawanabe M, Ao Y, Inoue T, Takenaka A (2018) Evaluation of plant contamination in metabarcoding diet analysis of a herbivore. Scientific Reports, 8, 15563.

AOAC International (2019) Official Methods of Analysis of AOAC International, 21st edn. Gaithersburg, MD, USA.

Bester T, Schmitt MH, Shrader AM (2023) The deterrent effects of individual monoterpene odours on the dietary decisions of African elephants. Animal Cognition, 26, 1049–1063.

Chao A (1984) Nonparametric estimation of the number of classes in a population. Scandinavian Journal of Statistics, 11, 265–270.

Cheng MH, Li J, Zhang Y, Cong W, Zhang Y, Jiang J, Huang TP, Mei YJ, Li SH, Zhang YG (2024) Golden snub-nosed monkey diet research in Shennongjia National Park based on DNA barcoding technology. Acta Ecologica Sinica, 44, 6424–6435. (in Chinese with English abstract) [程铭昊, 李劲, 张溢, 丛微, 张宇, 蒋军, 黄天鹏, 梅玉娇, 李书航, 张于光 (2024) 基于DNA条形码技术的神农架国家公园川金丝猴食性研究. 生态学报, 44, 6424–6435.]

China Plant BOL Group, Li DZ, Gao LM, Li HT, Wang H, Ge XJ, Liu JQ, Chen ZD, Zhou SL, Chen SL, Yang JB, Fu CX, Zeng CX, Yan HF, Zhu YJ, Sun YS, Chen SY, Zhao L, Wang K, Yang T, Duan GW (2011) Comparative analysis of a large dataset indicates that internal transcribed spacer (ITS) should be incorporated into the core barcode for seed plants. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 108, 19641–19646.

Dai X, Gu XZ, Shi J, Yuan F, Yin BF, Wang AQ, Wei WH, Yang SM (2012) The seasonal changes of plant secondary metabolites and their influence on the food selection of plateau pika. Acta Theriologica Sinica, 32, 306–317. (in Chinese with English abstract) [戴鑫, 顾新州, 石佳, 袁飞, 殷宝法, 王爱勤, 魏万红, 杨生妹 (2012) 植物次生代谢物含量的季节性变化及其对高原鼠兔食物选择的影响. 兽类学报, 32, 306–317.]

De Barba M, Miquel C, Boyer F, Mercier C, Rioux D, Coissac E, Taberlet P (2014) DNA metabarcoding multiplexing and validation of data accuracy for diet assessment: Application to omnivorous diet. Molecular Ecology Resources, 14, 306–323.

Duffy JE, Cardinale BJ, France KE, McIntyre PB, Thébault E, Loreau M (2007) The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. Ecology Letters, 10, 522–538.

Emlen JM (1966) The role of time and energy in food preference. The American Naturalist, 100, 611–617.

Erickson DL, Reed E, Ramachandran P, Bourg NA, McShea WJ, Ottesen A (2017) Reconstructing a herbivore's diet using a novel *rbcL* DNA mini-barcode for plants. AoB Plants, 9, plx015.

Estell RE (2010) Coping with shrub secondary metabolites by ruminants. Small Ruminant Research, 94, 1–9.

Gao LM, Liu J, Cai J, Yang JB, Zhang T, Li DZ (2012) A synopsis of technical notes on the standards for plant DNA barcoding. Plant Diversity and Resources, 34, 592–606. (in Chinese with English abstract) [高连明, 刘杰, 蔡杰, 杨俊波, 张挺, 李德铢 (2012) 关于植物DNA条形码研究技术规范. 植物分类与资源学报, 34, 592–606.]

García-Robledo C, Erickson DL, Staines CL, Erwin TL, Kress WJ (2013) Tropical plant–herbivore networks: Reconstructing species interactions using DNA barcodes. PLoS ONE, 8, e52967.

Guo YP, Zhang H, Zhao XG, Luo HL, Zhang YJ (2021) Applications of DNA metabarcoding in diet identification of herbivores. Biotechnology Bulletin, 37, 252–260. (in Chinese with English abstract) [郭艳萍, 张浩, 赵新钢, 罗海玲, 张英俊 (2021) DNA宏条形码技术在食草动物食性研究中的应用. 生物技术通报, 37, 252–260.]

Irwin DM, Kocher TD, Wilson AC (1991) Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. Journal of Molecular Evolution, 32, 128–144.

Jiang ZG (2009) Biodiversity and Sika Deer in the Taohongling Nature Reserve, Jiangxi, China. Tsinghua University Press, Beijing. (in Chinese) [蒋志刚 (2009) 江西桃红岭梅花鹿国家级自然保护区生物多样性研究. 清华大学出版社, 北京.]

Kajtoch Ł, Kubisz D, Heise W, Mazur MA, Babik W (2015) Plant–herbivorous beetle networks: Molecular characterization of trophic ecology within a threatened steppic environment. Molecular Ecology, 24, 4023–4038.

Kang YK, Zhang DG, Gou JY, Wang HF, Yang YB, Su JH (2019) Food habits and its seasonal changes of plateau pika (*Ochotona curzniae*) in Gannan meadow. Journal of Gansu Agricultural University, 54(2), 132–138. (in Chinese with English abstract) [康宇坤, 张德罡, 缑晶毅, 王海芳, 杨莹博, 苏军虎 (2019) 甘南草原高原鼠兔食性及其季节性变化. 甘肃农业大学学报, 54(2), 132–138.]

Kocher TD, Thomas WK, Meyer A, Edwards SV, Pääbo S, Villablanca FX, Wilson AC (1989) Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 86, 6196–6200.

Li RF, Wang DD, Cao ZM, Liu YQ, Wu WG, Liu WH, Zhan JW, Xu YT (2024) DNA metabarcoding reveals diet diversity and niche partitioning by two sympatric herbivores in summer. PeerJ, 12, e18665.

Liu C, Zhang R, Du HR, Sun Y, Yuan ZA, Yu JJ, Zhang MH

(2021) Impact of climate change on potential habitat of sika deer in China. Chinese Journal of Wildlife, 42, 329–340. (in Chinese with English abstract) [刘策, 张日, 杜海荣, 孙悦, 袁子奥, 于晶晶, 张明海 (2021) 气候变化对中国梅花鹿潜在栖息地影响. 野生动物学报, 42, 329–340.]

Liu G, Ning Y, Xia XF, Gong MH (2018) The application of high-throughput sequencing technologies to wildlife diet analysis. Acta Ecologica Sinica, 38, 3347–3356. (in Chinese with English abstract) [刘刚, 宁宇, 夏晓飞, 龚明昊 (2018) 高通量测序技术在野生动物食性分析中的应用. 生态学报, 38, 3347–3356.]

Liu HM, Ju Y, Tamate H, Wang TJ, Xing XM (2021) Phylogeography of sika deer (*Cervus nippon*) inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene and microsatellite DNA. Gene, 772, 145375.

Liu J, Yan HF, Newmaster SG, Pei NC, Ragupathy S, Ge XJ (2015) The use of DNA barcoding as a tool for the conservation biogeography of subtropical forests in China. Diversity and Distributions, 21, 188–199.

Liu YZ, Hu JL, Gore J (2024) Ecosystem stability relies on diversity difference between trophic levels. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 121, e2416740121.

Luo D, Li Y, Shi L (2018) Seasonal variation in feeding habits of the Asiatic ibex (*Capra sibirica*) in the central Tianshan Mountains. Chinese Journal of Zoology, 53, 321–328. (in Chinese with English abstract) [罗东, 李叶, 时磊 (2018) 天山中部地区北山羊食性及其季节变化. 动物学杂志, 53, 321–328.]

McLennan MR, Hockings KJ (2014) Wild chimpanzees show group differences in selection of agricultural crops. Scientific Reports, 4, 5956.

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

Popp M, Hann S, Koellensperger G (2010) Environmental application of elemental speciation analysis based on liquid or gas chromatography hyphenated to inductively coupled plasma mass spectrometry—A review. Analytica Chimica Acta, 668, 114–129.

Qi Q, Bao H, Jiang GS (2023) Feeding nutrition strategies and the underlying factors of Siberian roe deer in winter and spring. Chinese Journal of Wildlife, 44, 46–55. (in Chinese with English abstract) [齐琦, 包衡, 姜广顺 (2023) 冬春季狍取食营养策略及影响因素研究. 野生动物学报, 44, 46–55.]

Sassi PL, Borghi CE, Dacar MA, Bozinovic F (2011) Geographic and seasonal variability in feeding behaviour of a small herbivorous rodent. Acta Theriologica, 56, 35–43.

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

Si XY, Zhao TB, Mao YQ, Bi JH, Zhan YB (2007) The review and evaluation on the study method for herbivore food-habit. Journal of Medical Pest Control, 23, 957–959. (in Chinese with English abstract) [司晓艳, 赵天飙, 毛永强, 毕俊怀, 战永波 (2007) 食草动物食性研究方法的评价. 医学动物防制, 23, 957–959.]

Simpson SJ, Sibly RM, Lee KP, Behmer ST, Raubenheimer D (2004) Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients. Animal Behaviour, 68, 1299–1311.

Soininen EM, Valentini A, Coissac E, Miquel C, Gielly L, Brochmann C, Brysting AK, Sønstebø JH, Ims RA, Yoccoz NG, Taberlet P (2009) Analysing diet of small herbivores: The efficiency of DNA barcoding coupled with high-throughput pyrosequencing for deciphering the composition of complex plant mixtures. Frontiers in Zoology, 6, 16.

Srivathsan A, Sha JCM, Vogler AP, Meier R (2015) Comparing the effectiveness of metagenomics and metabarcoding for diet analysis of a leaf-feeding monkey (*Pygathrix nemaeus*). Molecular Ecology Resources, 15, 250–261.

Sun X, Lv FY, Hu XQ, Tian J, Yang RJ, Yao J, Huang ZQ, Zhai JC (2025) Geographical variation of diet composition of *Cervus nippon kopschi* in Jiangxi, China based on DNA metabarcoding. Animals, 15, 940.

Taberlet P, Coissac E, Pompanon F, Brochmann C, Willerslev E (2012) Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. Molecular Ecology, 21, 2045–2050.

Tillmar AO, Dell'Amico B, Welander J, Holmlund G (2013) A universal method for species identification of mammals utilizing next generation sequencing for the analysis of DNA mixtures. PLoS ONE, 8, e83761.

Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA (1991) Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. Journal of Dairy Science, 74, 3583–3597.

Wang DD, Cao ZM, Liu YQ, Li RF, Wu RT, Wu WG, Liu WH, Hu XL, Xu YT (2025) DNA metabarcoding illuminates seasonal dietary pattern and niche partitioning by three sympatric herbivores. Ecology and Evolution, 15, e71321.

Wang DD, Hu XL, Li ML, Liu J, Tang M, Liu WH, Zhan JW, Xu YT, Zhang WW (2023) Diet composition and interspecific niche of Taohongling sika deer (*Cervus nippon kopschi*) and its sympatric Reeve's muntjac (*Muntiacus reevesi*) and Chinese hare (*Lepus sinensis*) in winter (Animalia, Mammalia). ZooKeys, 1149, 17–36.

Wei FW (2022) Taxonomy and Distribution of Mammals in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [魏辅文 (2022) 中国兽类分类与分布. 科学出版社, 北京.]

Westoby M (1974) An analysis of diet selection by large generalist herbivores. The American Naturalist, 108, 290–304.

Wu WG, Zhu W, Gao YM, Wang JQ, Wang LZ (2012)

Biodiversity in Jiangxi Taohong Ridge Sika Deer Nature Reserve. Chinese Journal of Wildlife, 33, 221–224. (in Chinese with English abstract) [吴问国, 朱文, 高依敏, 王洁清, 王良珍 (2012) 江西桃红岭梅花鹿自然保护区生物多样性现状. 野生动物学报, 33, 221–224.]

Yan LJ, Wang P, Shi QL, Liu J, Shi YE, Chi LK (2023) Applications of animal diet analysis based on DNA metabarcoding in ecological research. Acta Ecologica Sinica, 43, 3007–3019. (in Chinese with English abstract) [严丽君, 王普, 施启龙, 刘佳, 施云娥, 池利昆 (2023) 动物食性分析在生态学中的应用研究进展——基于DNA宏条形码技术. 生态学报, 43, 3007–3019.]

Yang J, Ding TM, Hu PX (1990) Preliminary report on ecological study of sika deer subspecies in Southern China. Chinese Journal of Wildlife, (3), 17–19. (in Chinese) [杨晶, 丁铁明, 胡平喜 (1990) 梅花鹿南方亚种生态研究初报. 野生动物, (3), 17–19.]

Yong ZY, Guo C, Zhang MW, Wang Y, Li B (2011) Significance and methodology of rodent's food habit research: A review. Chinese Journal of Ecology, 30, 2637–2645. (in Chinese with English abstract) [雍仲禹, 郭聪, 张美文, 王勇, 李波 (2011) 啮齿动物食性研究的意义及方法评述. 生态学杂志, 30, 2637–2645.]

Zhao C (2018) Nutrition Diet Strategy, Micro-habitat Selection and Evaluation of Alpine Musk Deer (*Moschus sifanicus*) in Helan Mountains, China. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [赵唱 (2018) 贺兰山马麝的营养采食策略和微生境选择及评价研究. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]

Zhao C, Liu ZX, Teng LW, Gao H, Sun YJ, Wang ZY, Wang JF, Ma ZQ, Liu ZS (2018) Summer foraging strategy of alpine musk deer (*Moschus sifanicus*) in the Helan Mountains. Chinese Journal of Wildlife, 39, 215–223. (in Chinese with English abstract) [赵唱, 刘尊显, 滕丽微, 高惠, 孙玉姣, 王志勇, 王继飞, 马忠其, 刘振生 (2018) 贺兰山马麝夏季营养采食策略. 野生动物学报, 39, 215–223.]

Zheng RQ, Bao YX (2004) Study methods and procedures for ungulate food habits. Acta Ecologica Sinica, 24, 1532–1539. (in Chinese with English abstract) [郑荣泉, 鲍毅新 (2004) 有蹄类食性研究方法及研究进展. 生态学报, 24, 1532–1539.]

Zhong LQ (2020) Winter Foraging and Nutritional Strategy, Feeding Habitat Suitability Assessment of Sympatric Red Deer (*Cervus elaphus*) and Sika Deer (*Cervus nippon*) in the Muling Forest Region, Northeast China. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [钟林强 (2020) 同域分布马鹿与梅花鹿采食和营养策略及采食生境评价. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]

(责任编委: 王天明　责任编辑: 闫文杰)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025214

附录1　江西桃红岭梅花鹿国家级自然保护区梅花鹿食物组成

Appendix 1　Food composition of the sika deer in the Jiangxi Taohongling Sika Deer National Nature Reserve

科 Family	属 Genus	种 Species	平均相对丰度 Average relative abundance (%)			
			春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn	冬季 Winter
牛毛藓科 Ditrichaceae	牛毛藓属 *Ditrichum*	长齿牛毛藓 *Ditrichum rhynchostegium*	0.00	2.97	0.00	0.00
菊科 Asteraceae	鼠曲草属 *Pseudognaphalium*	鼠曲草 *Pseudognaphalium affine*	1.82	1.13	0.00	0.00
卫矛科 Celastraceae	卫矛属 *Euonymus*	卫矛 *Euonymus alatus*	0.00	0.00	0.00	1.28
廖科 Polygonaceae	蓼属 *Persicaria*	长箭叶蓼 *Persicaria hastatosagittata*	0.00	12.04	0.00	0.00
雨久花科 Pontederiaceae	雨久花属 *Monochoria*	鸭舌草 *Monochoria vaginalis*	0.00	4.17	0.00	0.00
木犀科 Oleaceae	女贞属 *Ligustrum*	女贞 *Ligustrum lucidum*	1.26	0.00	1.12	1.48
山茱萸科 Cornaceae	八角枫属 *Alangium*	八角枫 *Alangium chinense*	0.00	0.00	0.00	1.52
省沽油科 Staphyleaceae	野鸦椿属 *Euscaphis*	野鸦椿 *Euscaphis japonica*	1.81	0.00	0.00	0.00
忍冬科 Caprifoliaceae	糯米条属 *Abelia*	糯米条 *Abelia chinensis*	1.29	0.00	0.00	0.00
杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃属 *Rhododendron*	满山红 *Rhododendron mariesii*	1.42	0.00	0.00	0.00
	越橘属 *Vaccinium*	南烛 *Vaccinium bracteatum*	1.37	0.00	1.85	0.00
山茶科 Theaceae	山茶属 *Camellia*	茶 *Camellia sinensis*	0.00	0.00	2.97	2.43
豆科 Fabaceae	黄檀属 *Dalbergia*	黄檀 *Dalbergia hupeana*	0.00	30.20	0.00	0.00
	长柄山蚂蝗属 *Hylodesmum*	长柄山蚂蝗 *Hylodesmum podocarpum*	0.00	1.12	0.00	0.00
	紫藤属 *Wisteria*	紫藤 *Wisteria sinensis*	3.76	0.00	0.00	2.36
壳斗科 Fagaceae	栎属 *Quercus*	白栎 *Quercus fabri*	13.13	0.00	0.00	0.00
胡桃科 Juglandaceae	化香树属 *Platycarya*	化香树 *Platycarya strobilacea*	0.00	1.15	0.00	0.00
樟科 Lauraceae	山胡椒属 *Lindera*	山胡椒 *Lindera glauca*	6.03	0.00	0.00	2.40
菝葜科 Smilacaceae	菝葜属 *Smilax*	菝葜 *Smilax china*	7.01	9.86	2.89	0.00
大戟科 Euphorbiaceae	野桐属 *Mallotus*	野梧桐 *Mallotus japonicus*	1.96	0.00	0.00	0.00
叶下珠科 Phyllanthaceae	叶下珠属 *Phyllanthus*	叶下珠 *Phyllanthus urinaria*	0.00	1.21	0.00	0.00
锦葵科 Malvaceae	扁担杆属 *Grewia*	扁担杆 *Grewia biloba*	3.41	0.00	0.00	0.00
莎草科 Cyperaceae	薹草属 *Carex*		0.00	0.00	0.00	18.92
禾本科 Poaceae	稗属 *Echinochloa*	光头稗 *Echinochloa colonum*	0.00	1.36	0.00	0.00
	箬竹属 *Indocalamus*	箬竹 *Indocalamus tessellatus*	8.26	6.87	0.00	2.13
木通科 Lardizabalaceae	木通属 *Akebia*	三叶木通 *Akebia trifoliata*	0.00	0.00	0.00	1.14
桑科 Moraceae	构属 *Broussonetia*	构 *Broussonetia papyrifera*	1.79	1.59	2.34	8.70
蔷薇科 Rosaceae	枇杷属 *Eriobotrya*	枇杷 *Eriobotrya japonica*	0.00	3.00	5.54	0.00
	蔷薇属 *Rosa*	金樱子 *Rosa laevigata*	3.72	0.00	1.12	1.61
	悬钩子属 *Rubus*		32.56	12.45	11.19	53.21
漆树科 Anacardiaceae	盐麸木属 *Rhus*	盐麸木 *Rhus chinensis*	2.76	3.93	0.00	0.00
楝科 Meliaceae	楝属 *Melia*	楝 *Melia azedarach*	0.00	1.38	0.00	0.00
金缕梅科 Hamamelidaceae	檵木属 *Loropetalum*	檵木 *Loropetalum chinense*	6.64	4.28	65.21	0.00
旋花科 Convolvulaceae	菟丝子属 *Cuscuta*	金灯藤 *Cuscuta japonica*	0.00	0.00	0.00	1.18
葡萄科 Vitaceae	蛇葡萄属 *Ampelopsis*	蛇葡萄 *Ampelopsis glandulosa*	0.00	0.00	0.00	1.64

科 Family	属 Genus	种 Species	平均相对丰度 Average relative abundance (%)			
			春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn	冬季 Winter
柏科 Cupressaceae	杉木属 *Cunninghamia*	杉木 *Cunninghamia lanceolata*	0.00	0.00	1.22	0.00
海金沙科 Lygodiaceae	海金沙属 *Lygodium*	海金沙 *Lygodium japonicum*	0.00	1.30	4.55	0.00

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (2): 25271, pages 1–14
doi: 10.17520/biods.2025271
cstr: 32101.14.biods.2025271

•研究报告•

人类活动对高黎贡白眉长臂猿栖息地乔木多样性及潜在食物资源的影响

袁林溪[1,2], 王美震[1,2], 张利祥[3], 李彭[3], 张永生[3], 蒋学龙[4*], 管振华[1,2*]

1. 西南林业大学西南山地森林资源保育与利用教育部重点实验室, 昆明 650224; 2. 西南林业大学云南生物多样性研究院, 昆明 650224; 3. 云南铜壁关省级自然保护区管护局, 云南芒市 678400; 4. 中国科学院昆明动物研究所云南省高黎贡山生物多样性与生态安全重点实验室/遗传进化与动物模型重点实验室, 昆明 650223

摘要: 高黎贡白眉长臂猿(*Hoolock tianxing*)是典型的树栖灵长类物种, 其栖息地因长期遭受人为干扰而高度破碎化。为探究其栖息地乔木多样性和食物资源状况以及人为干扰的影响, 我们于2023年7–8月在云南省盈江县苏典傈僳族乡选择6个高黎贡白眉长臂猿群体的核心活动区域布设了26个20 m × 20 m的乔木样方进行调查; 基于土地利用数据构建了一个新的人为干扰强度量化评估指数——栖息地干扰指数(habitat disturbance index, HDI), 利用线性混合模型分析了HDI及海拔对乔木群落α和β多样性的影响, 利用广义线性混合模型分析了HDI及海拔对食物树种丰富度的影响; 计算了各物种的重要值(importance value, *IV*)及累积*IV*占比, 将累积*IV*占比达到50%的前若干种界定为群落优势树种, 并对高黎贡白眉长臂猿食物树种的保有状况进行了评估。样方调查共记录乔木21目34科58属146种; HDI和海拔对乔木群落的α多样性无显著影响, 但均显著负向影响β多样性梯度。在研究区域的26个优势树种中, 有10种(38.46%)为高黎贡白眉长臂猿的食物树种, 且所有食物树种的总*IV*占乔木群落总*IV*的24.84%, 表明当前的食物资源得以有效保留并维持一定丰度。另外, 海拔对高黎贡白眉长臂猿食物树种数量具有显著正向影响, 而HDI未显著影响食物树种丰富度, 这提示高海拔可能在维持高黎贡白眉长臂猿食物资源方面发挥着重要作用, 体现了食物树种对适度干扰的生态韧性。本研究揭示了受干扰森林斑块在支持高黎贡白眉长臂猿生存中的潜在价值以及人为干扰和海拔对其栖息地乔木群落组成结构的影响。在评估濒危物种的适宜栖息地时, 不能简单地将受干扰区域视为低价值栖息地, 需对森林质量和干扰程度进行综合评估, 将保有重要食物资源的区域纳入保护规划。

关键词: 高黎贡白眉长臂猿; 人为干扰; 栖息地干扰指数; 食物资源; 乔木多样性

袁林溪, 王美震, 张利祥, 李彭, 张永生, 蒋学龙, 管振华 (2026) 人类活动对高黎贡白眉长臂猿栖息地乔木多样性及潜在食物资源的影响. 生物多样性, 34, 25271. doi: 10.17520/biods.2025271; cstr: 32101.14.biods.2025271.
Yuan LX, Wang MZ, Zhang LX, Li P, Zhang YS, Jiang XL, Guan ZH (2026) Impact of human activities on the diversity of trees and potential food resources in the habitat of *Hoolock tianxing*. Biodiversity Science, 34, 25271. doi: 10.17520/biods.2025271; cstr: 32101.14.biods.2025271.

Impact of human activities on the diversity of trees and potential food resources in the habitat of *Hoolock tianxing*

Linxi Yuan[1,2], Meizhen Wang[1,2], Lixiang Zhang[3], Peng Li[3], Yongsheng Zhang[3], Xuelong Jiang[4*], Zhenhua Guan[1,2*]

1 *Key Laboratory for Forest Resources Conservation and Utilization in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China*
2 *Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China*
3 *Yunnan Tongbiguan Provincial Nature Reserve Management and Protection Bureau, Mangshi, Yunnan 678400, China*
4 *Key Laboratory of Genetic Evolution and Animal Models/Yunnan Key Laboratory of Biodiversity and Ecological Security of Gaoligong Mountain, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China*

收稿日期 Received: 2025-07-14; 接受日期 Accepted: 2025-10-13
基金项目: 西南林业大学2025年林学学科和重点实验室开放基金(LXXK-2025M04)、云南省林业和草原局国家重点野生动物保护项目(2025GS120D-10)、国家重点研发计划(2022YFC2602500)和云南省科技厅面上项目(202201AT070056) Supported by the Southwest Forestry University 2025 Forestry Discipline and Key Laboratory Open Fund (LXXK-2025M04), National Key Wildlife Conservation Project of Yunnan Forestry and Grassland Administration (2025GS120D-10), National Key Research and Development Program of China (2022YFC2602500), and Science and Technology Plan Project of Yunnan Province (202201AT070056)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: jiangxl@mail.kiz.ac.cn; guanzhenhua@swfu.edu.cn

ABSTRACT

Aims: The Gaoligong hoolock gibbon (*Hoolock tianxing*) is a typical arboreal primate species whose habitat has been highly fragmented due to long-term human disturbance. This study evaluated the impacts of human disturbance and altitude on tree community diversity and availability of food resources in the habitat of *H. tianxing*.

Methods: From July to August 2023, we surveyed 26 tree plots (20 m × 20 m) established in the core activity areas of six *H. tianxing* groups in Sudian Lisu Ethic Township, Yingjiang County, Yunnan Province, China. A new quantitative index of human disturbance intensity, the habitat disturbance index (HDI), was developed using land-use data. Linear mixed models were used to assess the effects of HDI and altitude on α and β diversity of tree communities, and generalized linear mixed models were used to evaluate their effects on the richness of food tree species. Dominant tree species were identified using species importance value (*IV*) and the cumulative *IV* proportion, with species contributing to the first 50% of cumulative *IV* being defined as dominant. We further assessed the retention status of food tree species.

Results: We recorded 146 tree species belonging to 58 genera, 34 families, and 21 orders. The α diversity of tree communities was not significantly affected by HDI or altitude. In contrast, both HDI and altitude significantly and negatively affected the gradient of β diversity. Among the 26 dominant tree species, 10 (38.46%) were food tree species for *H. tianxing*. The total *IV* of all food tree species accounted for 24.84% of the total *IV* across all species, suggesting that food resources were currently well retained and remained relatively abundant. Additionally, altitude had a significant positive effect on the richness of food tree species, whereas HDI did not, indicating that higher-altitude areas may play an important role in sustaining food resources and that food tree species may show ecological resilience to moderate disturbance.

Conclusion: Disturbed forest patches can still provide meaningful support for *H. tianxing* by retaining food resources at appreciable levels, while human disturbance and altitude jointly affect the variation in tree community composition in its habitat. Disturbed areas should not be automatically treated as low-value habitat in conservation assessments; instead, forest quality and disturbance levels should be evaluated integratively, and areas retaining important food resources should be incorporated into conservation planning.

Key words: *Hoolock tianxing*; human disturbance; habitat disturbance index; food resources; tree diversity

全球约60%的灵长类物种正面临灭绝威胁(Estrada et al., 2017)。长臂猿(长臂猿科, Hylobatidae)是东南亚特有的小型类人猿, 由于栖息地丧失和人类干扰等因素影响, 绝大多数长臂猿物种处于濒危状态(Cheyne et al., 2023; IUCN, 2024)。高黎贡白眉长臂猿(*Hoolock tianxing*)是我国一级重点保护野生动物, 被IUCN列为濒危(EN)物种(Fan et al., 2020), 仅分布于中国云南省西南部的高黎贡山南缘地区以及缅甸东部(Fan et al., 2017; Aung et al., 2024)。因历史上的过度采伐与盗猎导致其栖息地严重退化和破碎化, 高黎贡白眉长臂猿种群数量大幅下降(Fan et al., 2011b; Zhang et al., 2020)。近年来野外调查表明, 我国境内高黎贡白眉长臂猿个体数量不足200只, 且多数分布于保护区外, 长期暴露于农业扩张、村寨及道路建设等持续的人类活动干扰之下(Fan et al., 2011b; Zhang et al., 2020; Guan et al., 2026)。这些因素不仅加剧了其栖息地的破碎化, 也限制了种群间的基因交流, 显著增加了局部灭绝风险(白冰等, 2007; Yang et al., 2020; Zhang et al., 2020)。

作为典型的树栖灵长类, 高黎贡白眉长臂猿的整个生活史均依赖森林生态系统, 在连续的林冠层中进行觅食、移动、休息和社交等活动, 其主要食物来源是植物果实、嫩叶和花(张兴勇等, 2008; 吴建普等, 2009; Fan et al., 2013a; Zhang et al., 2014)。因此, 森林结构的完整性、乔木多样性及食物资源的分布和丰度, 构成其栖息地适宜性的核心要素(白冰等, 2007; Fan et al., 2013b)。

人类活动干扰通过改变光照、温度、湿度和土壤等微环境, 影响森林乔木群落的结构与功能, 进而导致栖息地质量下降(Bredemeier et al., 2001; Bowd et al., 2021)。例如, 边缘效应可改变区域内物种组成(Laurance et al., 2007), 择伐活动显著减少大径级乔木数量(Alfonso-Corrado et al., 2024), 农业种植扩张则直接压缩整体栖息地面积(Tang et al., 2021)。此外, 海拔梯度也常通过影响气温与降水等环境变量调控森林群落结构和植物分布格局(Lieberman et al., 1996; Carcaillet & Fulé, 2024; Haq et al., 2024)。与此同时, 人类干扰通常沿海拔梯度递减, 低海拔区域往往承受更强的人为干扰压力

(Bisht et al., 2022; Chen et al., 2023)。因此, 整合海拔与人为干扰因素将有助于从空间尺度准确地理解高黎贡白眉长臂猿栖息地的保护现状。

尽管已有研究对高黎贡白眉长臂猿的种群规模(Fan et al., 2011b)、行为生态(Guan et al., 2018; Fei et al., 2019, 2023; 朱永亮等, 2023)等开展了初步调查, 但目前尚缺乏利用量化干扰指标评估人类活动对其栖息地质量和食物资源影响的系统研究。在生物多样性保护规划研究中, 为定量评估人类活动干扰对生态系统的影响, 研究者已提出多种干扰评估指标(Halpern & Fujita, 2013)。早期的干扰评估指标多为单一维度, 如干扰距离或面积(Gardner et al., 2009), 随后发展出整合人类活动强度与土地利用类型等的多维度指标, 如人类足迹指数(human footprint index, HFI) (Sanderson et al., 2002; Venter et al., 2016)和累积干扰指数(cumulative disturbance index, CDI) (Esselman et al., 2011)。然而, 这些指标在针对特定物种或小尺度景观评估时存在通用性假设的局限(Halpern & Fujita, 2013)。对高度依赖森林的濒危灵长类如高黎贡白眉长臂猿而言, 基于统一权重与参数设置构建的干扰模型往往难以准确反映其面临的特异性生境威胁, 进而影响对其栖息地质量和保护优先性的识别与评估。

基于此, 本研究在充分考虑当地景观和人为干扰特征的基础上, 借鉴累积干扰指数的构建思路(Esselman et al., 2011), 提出一个具针对性的栖息地干扰指数(habitat disturbance index, HDI), 以准确量化人为干扰对高黎贡白眉长臂猿栖息地的综合影响。我们通过对26个乔木样方的多样性、优势树种及食物资源进行系统分析, 拟探讨以下问题: (1)定量评估人类活动强度和海拔对栖息地乔木群落和食物树种丰富度的影响; (2)识别乔木群落的优势树种, 评估受干扰森林中高黎贡白眉长臂猿食物资源的保有状况, 为其在景观尺度的保护策略提供科学依据。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于中国云南省德宏傣族景颇族自治州盈江县苏典傈僳族乡(25.01°–25.27° N; 97.76°–98.05° E)。该区域地处高黎贡山南延支系的尖高山西南余脉, 海拔624–2,932 m, 地势自东北向西南倾斜。气候类型为亚热带季风气候, 夏秋季节湿润多雨, 冬春季节干燥少雨。

根据2022–2023年间的调查结果(Guan et al., 2026), 苏典傈僳族乡的鸡肝寨和拉马河区域共分布有8群高黎贡白眉长臂猿, 占我国该物种总数量的17.39%, 是我国目前已知最大也最集中的种群分布地。而且该区域的高黎贡白眉长臂猿分布距离村寨较近, 遭受人为干扰影响较大。

1.2 样方布设与乔木群落调查

为评估人为干扰程度对栖息地乔木群落的影响, 本研究在前期监测数据基础上选择了6个分布于村寨周边的高黎贡白眉长臂猿群体(LMH1、LMH2、LMH3、LMH4、LMH5、JGZ1), 基于其家域范围和主要活动区域(Guan et al., 2026)布设乔木样方。

样方布设采用分层抽样法。由于高黎贡白眉长臂猿主要栖息于高海拔森林(张兴勇等, 2008; Fan et al., 2011b), 且实地调查发现本研究区域内各群体家域范围的核心海拔主要在1,700–2,200 m (Guan et al., 2026), 我们将这一海拔范围划分为低海拔和高海拔两个梯度, 其中低海拔(< 2,000 m)接近村寨和农田, 人类活动可达性高, 可能面临更频繁和直接的人为干扰; 高海拔(≥ 2,000 m)通常人类可达性较低, 人为干扰强度相对较弱。根据不同群体家域范围内的生境特征, 在每个群体周边的天然林中布设2–5个面积20 m × 20 m的乔木样方, 共计布设26个样方(图1): 其中LMH5群体4个, LMH2群体2个, LMH1、LMH3、LMH4及JGZ1群体各5个。实际样方平均海拔为1,861 m (1,710–2,075 m)。

于2023年7–8月对所有样方展开系统调查。记录样方内所有胸径(DBH) ≥ 10 cm的乔木(Fan et al., 2011a)物种名称、个体数量、胸径等物种信息以及每个样方的经纬度、海拔等地理信息。乔木物种的鉴定主要参考《中国植物志》在线资源(https://www.iplant.cn)及区域植物分类文献。对于难以确认的物种, 拍摄其主要形态特征照片, 请分类学家协助鉴定, 以确保数据准确性。

26个样方共记录到胸径 ≥ 10 cm的乔木个体1,276株。其中, 有930株鉴定至种, 隶属于20目32科52属119种; 另有39株仅鉴定到科, 220株仅鉴定到属, 但依据明显形态特征可区分为27个种(暂以

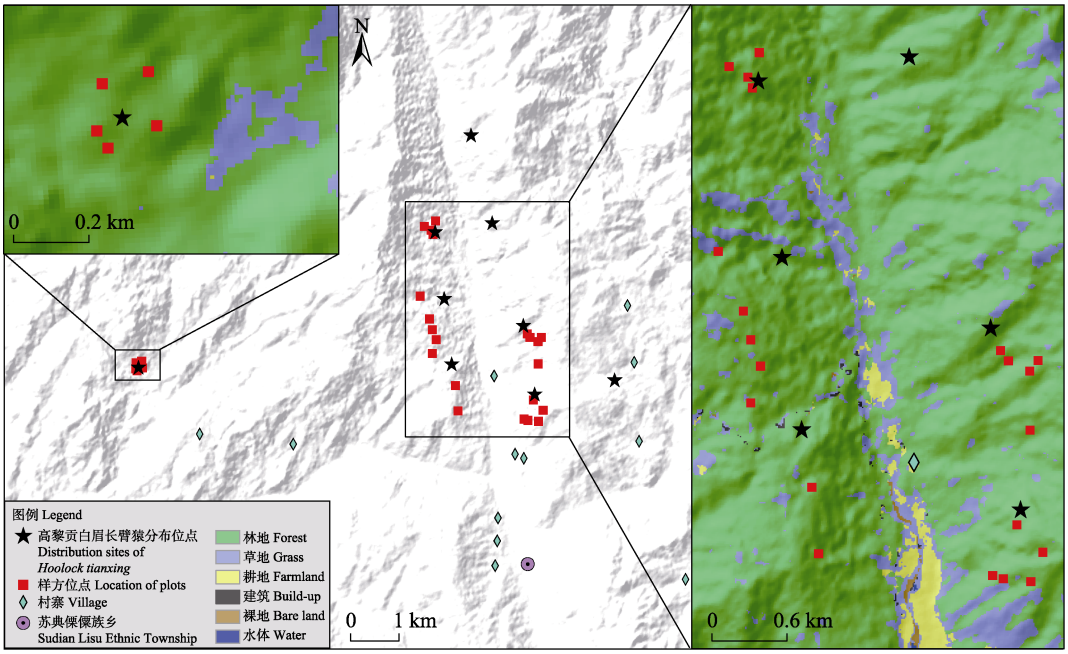


图1　研究区域土地利用类型、高黎贡白眉长臂猿群体分布及样方布设图
Fig. 1　Land use types, distribution of *Hoolock tianxing* populations and plots layout in the study area

sp.1、sp.2等编号标记区分)。此外，有44株(占总记录个体的3.45%)由于季节性落叶或缺乏关键识别特征等原因未能鉴定出任何分类信息；其余43株已死亡。综合已鉴定的分类单元和形态种，本次调查共记录乔木植物21目34科58属146种(附录1)。

1.3　乔木群落多样性指数计算

(1) α多样性。基于乔木样方调查数据，计算每个样方的Shannon-Wiener多样性指数(H') (Shannon, 1948)，以评估样方内部的乔木物种丰富度和均匀度:

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

其中，S为物种总数；P_i为样方内第i个物种的相对多度(即该物种个体数占样方总个体数的比例)。

(2) β多样性与主坐标分析。基于样方乔木调查数据，使用vegan包(Oksanen et al., 2025)计算样方间的Bray-Curtis不相似性矩阵(Bray & Curtis, 1957)，以量化不同样方乔木群落组成的差异程度。相较于个体数量，胸高断面积(basal area, BA)更能反映物种在群落结构和生物量方面的贡献(Hao et al., 2021)，因此物种丰度采用物种总胸高断面积表示，计算公式为:

$$\mathrm{BA} = \pi \times \left(\frac{\mathrm{DBH}}{2}\right)^2 \tag{2}$$

随后，使用ape包(Paradis & Schliep, 2019)对计算得到的Bray-Curtis不相似性矩阵进行主坐标分析(principal coordinate analysis, PCoA)，以识别乔木群落β多样性梯度(Gower, 1966; Legendre & Legendre, 2012)。PCoA可将群落间的β多样性信息投影到一系列正交空间(即主坐标轴)，有效捕捉群落β多样性的主要变化模式。每个PCoA轴代表了一个独立的β多样性梯度，并按其解释的群落总变异量大小进行排序。每个样方在这些主坐标轴上的“得分”，即是该样方在这些低维空间中的坐标，表示样方在相应β多样性梯度上的位置和结构特征：得分越接近，样方的乔木群落β多样性特征越相似；得分相距越远，其β多样性差异越大。

1.4　HDI构建

为量化景观尺度上人为干扰对高黎贡白眉长臂猿栖息地的综合影响，本研究构建了HDI，其计算步骤如下:

首先整理两类空间数据: (1)基于样方调查数据，构建包含样方编号、群体区域归属、样方中心点经纬度坐标及海拔信息的矢量点数据。(2)从Google Earth Engine (GEE)平台获取2021年ESA World Cover 10 m v200 (Zanaga et al., 2022)土地利用数据。参照Torres-Romero等(2023)对景观要素的分类

划分方法, 并结合高黎贡白眉长臂猿的生境需求, 本研究将土地覆盖类型划分为“干扰源”与“非干扰源”两类。

干扰源的界定依据以下原则和区域特征: (1)耕地、建筑用地和裸地。这3类均为典型的人类活动主导景观。其中, 耕地与建筑用地直接反映了农业、人类聚居及基础设施的扩张; 研究区域的裸地主要分布于道路沿线、居民点附近, 部分区域内存在采石场, 表明其主要是人类活动直接造成的土地裸露(Foley et al., 2005)。因此这3类被视为直接人为干扰源。(2)草地。研究区域的草地主要以小斑块状零散分布, 与森林紧密镶嵌, 增加了森林的边缘效应, 导致森林栖息地破碎化。不同于大面积连续的天然高山草甸, 这些草地可能来源复杂, 部分可能为天然形成。但有研究表明, 该区域历史上曾经历过大规模的商业性采伐(Lan et al., 1995), 而草地是次生演替过程中的常见植被类型(Guariguata & Ostertag, 2001)。实地调查发现, 部分草地目前用于放牧, 进一步印证其遭受人为干扰的特性。对于高黎贡白眉长臂猿而言, 无论草地的成因如何, 都不构成适宜的栖息生境, 反而客观上降低了森林质量和连续性。

因此, 本研究在HDI构建中将草地、耕地、裸地及建筑用地统一归类为“干扰源”, 将森林与水体划为“非干扰源”, 作为后续空间量化分析的输入, 以全面量化人类活动对高黎贡白眉长臂猿栖息地的综合影响。

在Python 3.13.1中构建HDI空间分析流程。考虑到研究区域范围较小, 其周边的人类活动主要发生在较近的距离, 设置半径1 km的缓冲区就能够有效捕捉到大部分近距离的、可能对其产生边缘效应的干扰源。在缓冲区范围内提取干扰栅格数据, 识别并分割出缓冲区内所有独立的干扰斑块, 计算每个干扰源的面积(A_i)及每个干扰源到样方中心的最近距离(D_i), 将各干扰源的面积与距离的比值进行叠加计算HDI:

$$\mathrm{HDI} = \sum_{i=1}^{n} \frac{A_i}{D_i} \tag{3}$$

其中, n为缓冲区内的干扰斑块总数。面积越大、距离越近的干扰源对栖息地的负面影响越显著。

各样方的原始HDI均值为2,460.18 (115.75–26,758.71, SD = 5,608.56)。为便于样方间的干扰强度比较及后续统计分析, 使用归一法将所有样方的HDI值进一步标准化至0–100的范围。

1.5 环境因子对乔木群落α、β多样性的影响

(1) HDI和海拔对乔木群落α多样性的影响。为评估人为干扰和海拔对乔木群落α多样性的影响, 本研究使用lme4包(Bates et al., 2015)构建了线性混合模型(linear mixed models, LMM) (Pinheiro & Bates, 2000)。将每个样方的Shannon-Wiener多样性指数作为响应变量, HDI和海拔作为固定效应, 不同群体编号作为随机效应。考虑到部分样方空间位置较近, 可能造成样方间存在空间非独立性, 影响模型结果, 因此采用Moran's I对LMM残差的空间自相关性进行检验(Moran, 1950)。

(2) HDI和海拔对乔木群落β多样性主要梯度的影响。为探讨人为干扰及海拔对乔木群落β多样性主要梯度的影响, 我们提取前3个PCoA轴(PC1、PC2和PC3)上各样方的得分, 并使用lme4包(Bates et al., 2015)分别构建LMM (Pinheiro & Bates, 2000)。在每个模型中, PCoA轴得分作为响应变量, HDI和海拔作为固定效应, 不同群体编号作为随机效应。同样采用Moran's I对各LMM残差的空间自相关性进行检验(Moran, 1950)。

1.6 乔木群落优势树种与食物资源评估

为评估各物种在研究区域乔木群落中的综合生态优势度, 并探究高黎贡白眉长臂猿食物资源的保有状况, 对26个样方的所有乔木(DBH ≥ 10 cm)物种进行分析。

首先, 通过计算各物种的重要值(importance value, IV)来量化其在群落中的地位(Curtis & McIntosh, 1951): IV = RA + RD + RF, 其中, RA (relative abundance)为相对多度, 指某物种的总个体数占所有物种总个体数的比例; RD (relative dominance)为相对显著度, 指某物种总胸高断面积占所有物种总胸高断面积的比例; RF (relative frequency)为相对频度, 指出现某物种的样方数占总样方数的比例。146个乔木物种的IV均值为14.07 (3.94–83.70, SD = 14.76)。对所有物种的IV进行降序排序, 计算每个物种的IV在所有物种IV总和中的占比及其累积IV占比。其中, 前26个物种的累积IV占比达到50%, 表明这些物种在这一乔木群落中占据了绝对的生态优势, 对群落的整体结构及资源分配

有重要影响, 因此我们将这一物种集合界定为该乔木群落的优势树种(Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974)。

其次, 为进一步评估食物资源的保有状况, 我们基于已有文献资料(张兴勇等, 2008; Fan et al., 2013a)并结合研究团队与当地护林员的长期交流信息, 整理了高黎贡白眉长臂猿的已知食物树种名录, 筛选出本研究乔木样方调查结果内包含的食物树种(附录2)。

随后, 将识别出的优势树种与该名录进行比对, 通过以下两个指标量化食物树种在乔木群落中的地位: (1)优势树种中食物树种数量占比(食物树种数量占总优势树种数量的比例); (2)所有食物树种总*IV*占比(所有食物树种的*IV*总和占所有物种*IV*总和的比例)。

1.7 HDI和海拔对食物树种丰富度的影响

为进一步评估栖息地人为干扰和海拔对高黎贡白眉长臂猿食物树种丰富度的影响, 首先统计每个乔木样方内的食物树种总数。随后, 使用lme4包(Bates et al., 2015)构建广义线性混合模型(generalized linear mixed model, GLMM) (Bolker et al., 2009), 以每个样方的食物树种数量作为响应变量, 采用Poisson分布, HDI和海拔作为固定效应, 不同群体编号作为随机效应。同样采用Moran's *I*对模型残差进行空间自相关性检验。

以上所有统计分析均使用R 4.5.1 (R Core Team, 2025)完成。

2 结果

2.1 乔木群落物种组成及α多样性

在本次调查记录的21目34科58属146种(含27个未定形态种)乔木植物中(附录1), 以壳斗科、樟科及桑科物种数量居多, 构成研究区内乔木群落的优势类群, 包括森林榕(*Ficus neriifolia*)、麻子壳柯(*Lithocarpus variolosus*)、三股筋香(*Lindera thomsonii*)、元江锥(*Castanopsis orthacantha*)、白楠(*Phoebe neurantha*)等常见乔木。各样方内乔木群落的Shannon-Wiener多样性指数均值为2.56 (1.70–3.11, SD = 0.33)。

2.2 HDI和海拔对乔木群落α多样性的影响

LMM分析结果显示(表1), HDI (Estimate = 0.003, z = 0.817, P = 0.423)和海拔(Estimate = 0.001, z = 0.802, P = 0.449)对Shannon-Wiener多样性指数的影响均不显著。此外, Moran's *I*的检验结果显示HDI和海拔不存在显著的空间自相关(Moran's I = –1.127, P = 0.870), 表明样方间的空间位置关系对模型结果影响较小。

2.3 HDI和海拔对乔木群落β多样性主要梯度的影响

PCoA结果显示, 前3个主坐标轴(PC1、PC2和PC3)共同解释了乔木群落β多样性34.44%的变异(PC1: 13.75%, PC2: 10.55%, PC3: 10.14%)。其中, PC1解释的变异比例最高, 反映了研究区域乔木群落β多样性变化的主要梯度(图2)。HDI对于PC1得分呈现出显著的负向影响(Estimate = –0.004, z = –2.314, P = 0.029) (表2), 表明HDI值越高的样方, 其PC1得分越低; 同时, 海拔对PC1得分亦呈现显著的负向影响(Estimate = –0.001, z = –2.930, P = 0.012) (表2), 说明海拔越高, 其PC1得分同样越低。由此可见, 乔木群落β多样性的主要梯度(PC1轴)受到栖息地人为干扰和海拔的共同驱动作用, 群落组成沿着该轴从高PC1区域(低干扰-低海拔)向低PC1区域(高干扰-高海拔)转变(表2)。而HDI和海拔对PC2和PC3的影响均不显著(表2)。此外, 各LMM残差的Moran's *I*检验结果均不显著(PC1: Moran's I = –0.841, P = 0.800; PC2: Moran's I = –0.861, P = 0.810; PC3: Moran's I = –1.470, P = 0.929), 表明空间自相关性对这些模型结果的影响可忽略。

表1 乔木群落α多样性与栖息地干扰指数(HDI)和海拔的线性混合模型分析结果

Table 1 Results of linear mixed models of tree community α-diversity in relation to the habitat disturbance index (HDI) and altitude

效应类型 Effect type	变量 Variable	估计值 Estimate	标准误 SE	*z*值 *z*-value	*P*	方差 Variance
固定效应 Fixed effects	截距 Intercept	1.396	1.427	0.979	0.361	–
	栖息地干扰指数 HDI	0.003	0.003	0.817	0.423	–
	海拔 Altitude	0.001	0.001	0.802	0.449	–
随机效应 Random effects	组间方差 Group variance	–	–	–	–	0.021
	残差方差 Residual variance	–	–	–	–	0.095

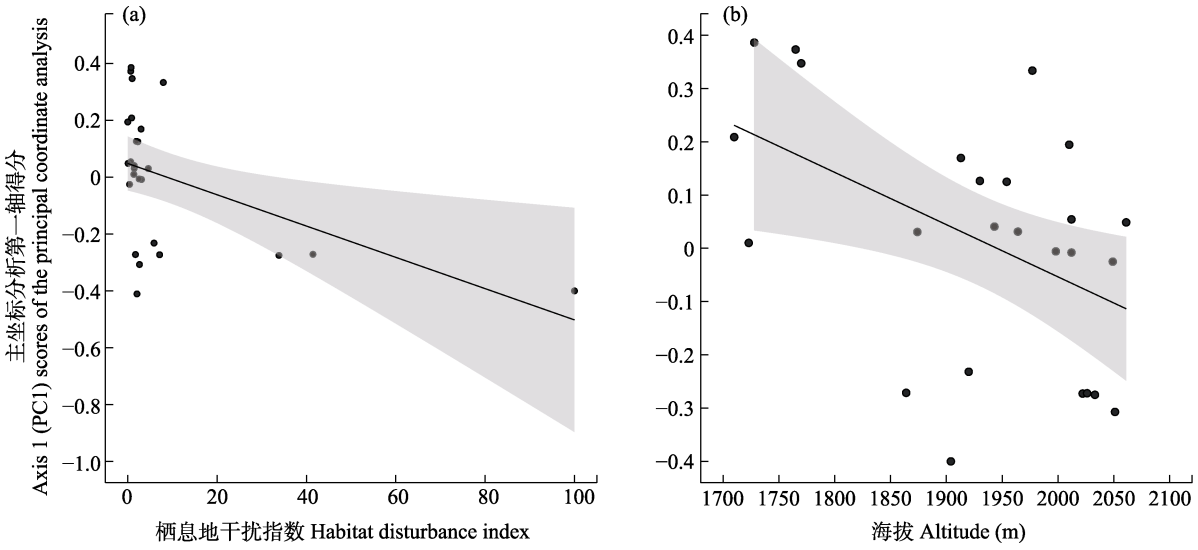


图2　栖息地干扰指数(a)与海拔(b)对主坐标分析第一轴(PC1)得分的影响
Fig. 2　Effects of the habitat disturbance index (a) and altitude (b) on the axis 1 (PC1) scores of the principal coordinate analysis

表2　主坐标分析主轴得分与栖息地干扰指数(HDI)和海拔的线性混合模型分析结果
Table 2　Results of linear mixed models of principal axis scores of principal coordinates analysis (PCoA) in relation to the habitat disturbance index (HDI) and altitude

主坐标轴 Principal coordinate axis	效应类型 Effect type	变量 Variable	估计值 Estimate	标准误 SE	*z*值 *z*-value	*P*	方差 Variance
主坐标分析第一轴 Axis 1 of PCoA (PC1)	固定效应 Fixed effects	截距 Intercept	2.285	0.771	2.965	0.011*	–
		栖息地干扰指数 HDI	–0.004	0.002	–2.314	0.029*	–
		海拔 Altitude	–0.001	0.000	–2.930	0.012*	–
	随机效应 Random effects	组间方差 Group variance	–	–	–	–	0.011
		残差方差 Residual variance	–	–	–	–	0.017
主坐标分析第二轴 Axis 2 of PCoA (PC2)	固定效应 Fixed effects	截距 Intercept	0.457	0.950	0.482	0.637	–
		栖息地干扰指数 HDI	0.003	0.002	1.449	0.160	–
		海拔 Altitude	–0.000	0.000	–0.515	0.614	–
	随机效应 Random effects	组间方差 Group variance	–	–	–	–	0.022
		残差方差 Residual variance	–	–	–	–	0.021
主坐标分析第三轴 Axis 3 of PCoA (PC3)	固定效应 Fixed effects	截距 Intercept	1.340	0.727	1.844	0.104	–
		栖息地干扰指数 HDI	0.002	0.002	1.415	0.169	–
		海拔 Altitude	–0.001	0.000	–1.898	0.096	–
	随机效应 Random effects	组间方差 Group variance	–	–	–	–	0.009
		残差方差 Residual variance	–	–	–	–	0.017

* $P < 0.05$.

2.4　乔木群落优势树种组成与食物资源保有状况

依据所有物种*IV*的计算结果, 累积*IV*占比达到50%的26个优势树种主要包括: 森林榕、柯属一种(*Lithocarpus* sp.1)、锥属一种(*Castanopsis* sp.1)、元江锥、中缅木莲(*Manglietia hookeri*)、肖樱叶柃(*Eurya pseudocerasifera*)等(表3)。

在这26个优势树种中, 有10种为高黎贡白眉长臂猿的已知食物树种, 分别为: 森林榕、中缅木莲、肖樱叶柃、尼泊尔桤木(*Alnus nepalensis*)、麻子壳柯、毛樱桃(*Prunus tomentosa*)、金平木姜子(*Litsea*

chinpingensis)、中华鹅掌柴(*Heptapleurum chinense*)、尼泊尔水东哥(*Saurauia napaulensis*)和云南黄杞(*Engelhardia spicata*) (表3); 食物树种占比达到38.46%。从食物树种在乔木群落的综合重要性来看, 所有食物树种的总*IV*为510.27, 占群落所有乔木物种总*IV* (2,053.85)的24.84%。

2.5 HDI和海拔对食物树种丰富度的影响

GLMM分析结果显示(表4), HDI对食物树种数量无显著影响(Estimate = 0.004, z = 0.918, P = 0.359)。然而, 海拔对食物树种数量呈现出极显著的正向影响(Estimate = 0.003, z = 3.208, P = 0.001), 说明海拔越高的样方, 其食物树种数量越多。Moran's I显示HDI和海拔不存在显著的空间自相关(Moran's I = 0.415, P = 0.339), 表明样方间的空间位置关系对模型结果影响较小。

3 讨论

3.1 人类活动和海拔对栖息地乔木群落α、β多样性的影响

本研究结果显示, α多样性并未受到HDI和海拔的显著影响, 而β多样性的主要梯度(PC1轴)与HDI和海拔均呈显著负相关, 表明干扰强度与海拔梯度

表3 乔木群落优势树种组成及高黎贡白眉长臂猿食物树种评估结果

Table 3 Dominant tree species composition and assessment results of food trees for *Hoolock tianxing* of the tree community

编号 No.	优势树种 Dominant tree species	重要值 Importance value (*IV*)	重要值占比 Percentage of *IV* (%)	累积重要值占比 Percentage of cumulative *IV* (%)	是否为食物树 Food tree (yes/no)
1	森林榕 *Ficus neriifolia*	83.70	4.08	4.08	是 Yes
2	柯属一种 *Lithocarpus* sp.1	79.10	3.85	7.93	否 No
3	锥属一种 *Castanopsis* sp.1	70.01	3.41	11.34	否 No
4	元江锥 *Castanopsis orthacantha*	63.19	3.08	14.41	否 No
5	中缅木莲 *Manglietia hookeri*	49.61	2.42	16.83	是 Yes
6	肖樱叶柃 *Eurya pseudocerasifera*	47.69	2.32	19.15	是 Yes
7	勐海柯 *Lithocarpus fohaiensis*	46.81	2.28	21.43	否 No
8	尼泊尔桤木 *Alnus nepalensis*	45.83	2.23	23.66	是 Yes
9	三股筋香 *Lindera thomsonii*	41.91	2.04	25.70	否 No
10	麻子壳柯 *Lithocarpus variolosus*	36.98	1.80	27.50	是 Yes
11	尖叶桂樱 *Prunus undulata*	36.31	1.77	29.27	否 No
12	云南金叶子 *Craibiodendron yunnanense*	34.34	1.67	30.94	否 No
13	马蹄荷 *Exbucklandia populnea*	34.27	1.67	32.61	否 No
14	白穗柯 *Lithocarpus craibianus*	33.74	1.64	34.25	否 No
15	栎属一种 *Quercus* sp.1	30.93	1.51	35.76	否 No
16	白柯 *Lithocarpus dealbatus*	30.40	1.48	37.24	否 No
17	泥柯 *Lithocarpus fenestratus*	30.27	1.47	38.71	否 No
18	硬壳柯 *Lithocarpus hancei*	29.87	1.45	40.17	否 No
19	毛樱桃 *Prunus tomentosa*	29.79	1.45	41.62	是 Yes
20	金平木姜子 *Litsea chinpingensis*	29.05	1.41	43.03	是 Yes
21	青冈属一种 *Cyclobalanopsis* sp.1	28.50	1.39	44.42	否 No
22	中华鹅掌柴 *Heptapleurum chinense*	28.27	1.38	45.80	是 Yes
23	尼泊尔水东哥 *Saurauia napaulensis*	24.64	1.20	46.99	是 Yes
24	穗序鹅掌柴 *Heptapleurum delavayi*	21.63	1.05	48.05	否 No
25	浆果楝 *Cipadessa baccifera*	21.55	1.05	49.10	否 No
26	云南黄杞 *Engelhardia spicata*	21.29	1.04	50.13	是 Yes

表4　食物树种丰富度与栖息地干扰指数(HDI)和海拔的广义线性混合模型分析结果
Table 4　Results of generalized linear mixed models of food tree species richness in relation to the habitat disturbance index (HDI) and altitude

效应类型 Effect type	变量 Variable	估计值 Estimate	标准误 SE	z值 z-value	*P*	方差 Variance
固定效应 Fixed effects	截距 Intercept	–4.811	1.984	–2.425	0.015*	–
	栖息地干扰指数 HDI	0.004	0.004	0.918	0.359	–
	海拔 Altitude	0.003	0.001	3.208	0.001**	–
随机效应 Random effects	组间方差 Group variance	–	–	–	–	0.000
	残差方差 Residual variance	–	–	–	–	0.000

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

共同影响了栖息地的乔木群落组成, 这印证了干扰和环境因素是群落构建与演替的关键驱动因素(Huston, 1994)。人类活动可能通过改变微环境、引入外来种或选择性采集等方式影响群落结构(Bredemeier et al., 2001; Bowd et al., 2021); 海拔则通过温度、降水等气候因子(Carcaillet & Fulé, 2024; Haq et al., 2024)调节植物的生理适应范围和竞争关系, 形成具有明显垂直地带性的植被分布格局(Lieberman et al., 1996; Haq et al., 2024)。β多样性主要梯度的变化表明研究区域内出现了物种周转(species turnover)现象, 一些对人类活动敏感的物种减少, 而对干扰耐受性更强的物种增多, 从而在一定程度上维持了整体α多样性指标的相对稳定(McKinney & Lockwood, 1999; Dornelas et al., 2014), 这也解释了在本研究中HDI及海拔未对α多样性产生显著影响的结果。

本研究构建的HDI能够有效评估景观尺度上的累积干扰强度, 凸显了该方法在特定物种保护研究中的价值。与大尺度、通用型的人类足迹指数等不同(Venter et al., 2016), 本研究提出的HDI整合了对高黎贡白眉长臂猿栖息地有直接影响的多种干扰源, 并根据空间邻近性进行加权, 能够更精确地反映这一物种在破碎化景观中所面临的复合压力(Fan et al., 2017; Xu et al., 2025; Zhu et al., 2025)。这种针对特定物种生境需求定制干扰指数的评估方法, 超越了单一维度的干扰指标, 能更深刻地揭示干扰的累积效应(Bevilacqua et al., 2018; Griffiths et al., 2024), 为理解其他遭受人类活动影响的濒危物种栖息地质量变化提供了一个可借鉴的评估思路(Frans & Liu, 2024)。

而α多样性未呈现显著变化则提示, 在评估依赖特定森林结构的灵长类物种栖息地的影响时, 仅依赖α多样性难以捕捉到生境变化, 还需关注物种组成的稳定性、关键功能类群的变化以及森林结构的完整性(Baskerville et al., 2011; Potts et al., 2014; Saavedra et al., 2016)。此外, PC2和PC3轴所反映的群落组成变异未能被HDI和海拔解释, 说明还存在其他未纳入本模型分析的环境因素(如坡度、坡向、精细化的土地利用类型等)或随机过程共同驱动了乔木群落组成的其余部分变异(Sabatini et al., 2018; Zheng et al., 2022)。

3.2　受干扰栖息地中食物资源的保有状况

对于严格树栖、以果实和嫩叶为主要食物来源的高黎贡白眉长臂猿而言(张兴勇等, 2008; 吴建普等, 2009; Fan et al., 2013a), 乔木群落β多样性主要梯度的变化具有重要的生态意义。最直接的影响在于其食物资源的可获得性和时空分布会随着群落组成的变化而改变, 一旦食物树种减少或被营养价值较低的树种替代, 高黎贡白眉长臂猿将面临觅食压力增大、食物质量下降的风险(张兴勇等, 2008; 吴建普等, 2009; Fan et al., 2013a)。

在构成研究区域优势乔木层的26个优势树种中, 有高达38.46% (10种)为高黎贡白眉长臂猿的食物树种; 同时, 从所有食物树种在乔木群落的综合重要性来看, 所有食物树种的总*IV*占据了乔木群落总*IV*的近1/4 (24.84%)。这说明高黎贡白眉长臂猿的食物树种在这一森林群落中占据了相当的生态位和资源分布。优势食物树种的稳定存在和相对集中的分布, 是高黎贡白眉长臂猿能量获取和维持种群生存的关键。尽管研究区域受到持续的人类活动干扰, 但我们的研究显示, 该栖息地仍为高黎贡白眉长臂猿种群提供了满足生存的食物资源。这一结果与“干扰会降低食物资源”的传统假设并不完全一致, 这可能主要源于两方面因素: 一是部分重要食物树

种本身耐干扰能力较强, 如森林榕和尼泊尔桤木, 适度干扰反而削弱了其他竞争物种的优势, 使这些耐干扰的食物树种更易占据生态位, 从而在群落中维持一定比例的重要值, 有效保障了食物资源的稳定性(Chaudhry et al., 1996; Cottee-Jones et al., 2016)。二是区域林业经济的发展策略也保留了这些食物树种, 该区域优先发展的经济林树种主要为澳洲坚果(*Macadamia integrifolia*)、油茶(*Camellia oleifera*)等高经济价值作物; 重点发展的用材林则集中在西桦(*Betula alnoides*)、杉木属(*Cunninghamia*)以及柚木(*Tectona grandis*)等珍贵或速生用材上(杨强, 2021)。本研究发现的优势树种, 尤其是高黎贡白眉长臂猿的食物树种, 普遍不属于当地重点发展的经济林或用材林, 同时也不被周边村寨作为薪柴砍伐, 因此在历史的土地利用变化和资源开发中未被选择性采伐或清除, 进而得以保留。尽管目前缺乏可直接对比的量化标准来判断这一比例的绝对高低, 但本研究为理解该区域高黎贡白眉长臂猿栖息地食物供给状况提供了重要参考, 可为未来评估干扰效应或栖息地质量状况奠定数据基础。

进一步对高黎贡白眉长臂猿食物树种丰富度的分析显示, 海拔对食物树种丰富度具有显著的正向影响, 说明海拔越高的样方内食物树种数量越多。这一结果提示高海拔地区在维持高黎贡白眉长臂猿食物资源方面可能发挥着关键作用。这可能源于高海拔环境更契合长臂猿主要食物树种的生态位需求(钟姣等, 2023), 同时, 高海拔区域通常受到的人类干扰较少, 为食物树种提供了更适宜的生境条件(Bisht et al., 2022; Chen et al., 2023)。相比之下, HDI对食物树种丰富度未表现出显著影响, 这与HDI对整体乔木群落α多样性无显著作用的结果一致, 在一定程度上揭示了食物树种在当前干扰背景下作为特定功能群所体现出的生态韧性(ecological resilience) (Holling, 1973; Griffiths et al., 2024)。对于濒危灵长类物种而言, 食物资源丰富度对适度干扰的韧性具有重要意义。尽管HDI显著改变了整体乔木群落的组成结构, 但食物树种数量并未因此发生显著变化, 这在一定程度上为长臂猿提供了可靠的食物保障, 有助于其应对季节性食物供应的波动和局部资源的丧失, 并在日渐破碎化和遭受干扰的环境中形成关键的生态缓冲机制。

3.3 保护管理建议

本研究为解释当前多数高黎贡白眉长臂猿群体能够在保护区外、受人为活动影响的景观中生存提供了新的视角。即使在持续遭受人类活动影响的森林中, 仍保有满足高黎贡白眉长臂猿生存的食物资源, 表明这些森林斑块具有重要的生态功能。这种现象也在海南长臂猿(*Nomascus hainanus*)中有发现: 其所依赖的次生林和片段化栖息地中, 仍为其提供了必需的食物资源, 从而支持了其种群的生存和繁殖(Zhang et al., 2024; Zhong et al., 2025)。因此, 保护区外、受到一定程度人为干扰, 但仍保留一定食物资源的森林斑块, 能够作为连接不同栖息地的“踏脚石” (Taylor et al., 1993), 为未来的廊道建设提供支撑, 对于长臂猿种群的长期存续具有重要的生态价值(Tischendorf & Fahrig, 2000)。

为有效保护高黎贡白眉长臂猿及其栖息地, 我们建议在制定栖息地管理和恢复策略时, 要充分认识到一些受干扰栖息地的潜在贡献, 可利用本研究构建的HDI作为评估工具, 从局域尺度上精确评估不同森林斑块的受干扰程度及潜在生态价值, 采取更为精细化和差异化的管理策略: (1)根据不同食物树种的生态位、干扰耐受性以及对高黎贡白眉长臂猿的实际贡献度, 对不同食物树种进行针对性保护管理。如森林榕这类耐干扰的重要食物资源, 应该优先保障其种群的健康和自然更新。(2)在景观尺度上, 借助无人机拍摄高分辨率栖息地景观(Xu et al., 2025), 结合HDI精准识别并优先保护食物资源状况较好的受干扰森林斑块, 将其纳入整体保护网络规划中, 作为生态廊道的关键节点(Zhu et al., 2025)。通过保护和连接这些保有重要食物资源的斑块, 可以有效构建适宜高黎贡白眉长臂猿迁移扩散的廊道, 显著增强破碎化栖息地间的连通性, 促进种群间的交流。(3)在人为干扰强度较大的区域, 栖息地的恢复工作应该优先选择种植那些对高黎贡白眉长臂猿贡献较大且能适应一定干扰条件的本地食物树种, 以提升受干扰栖息地的生态供给功能。(4)优先保护和维持高海拔区域森林的完整性, 尽量减少高海拔森林的砍伐、道路修建等人类活动干扰, 确保食物树种的持续更新与积累。(5)建立长期监测与动态管理体系, 结合样地调查与遥感数据, 持续跟踪食物树种和干扰强度的变化。

3.4 局限性和展望

本研究未能充分量化干扰强度对食物树种多样性的直接影响, 这是由于样方数量较少限制了对栖息地质量变化的解释深度。未来应增加样方数量并扩大空间分布范围, 涵盖更多干扰类型与环境梯度, 提升研究结果的普适性和稳健性; 同时结合无人机航拍的高分辨率栖息地景观(Xu et al., 2025)和高黎贡白眉长臂猿的觅食行为、种群动态及生境利用数据等, 更全面地评估人为干扰对高黎贡白眉长臂猿及其栖息地的影响, 逐步探索并建立具生态学意义的干扰阈值和食物资源保障标准, 为制定精细化栖息地管理与濒危物种保护策略提供科学依据。

本研究构建的HDI有效量化了景观尺度上的人类干扰活动, 并揭示了HDI和海拔共同影响高黎贡白眉长臂猿栖息地乔木群落的物种组成。尽管当前研究区域存在持续的人为干扰, 但仍提供了满足高黎贡白眉长臂猿生存的食物资源, 显示出受干扰森林在支持高黎贡白眉长臂猿生存中的潜在功能。因此, 在濒危物种及其栖息地的保护管理中, 不能简单地将受干扰区域视为低价值栖息地, 而应根据食物资源可用性和群落结构特征进行差异化评估与管理, 并在栖息地恢复和生态廊道构建中将这些关键区域纳入整体保护规划。

致谢: 感谢云南铜壁关省级自然保护区管护局的大力支持以及全体工作人员的帮助。

ORCID

袁林溪 https://orcid.org/0009-0004-1715-3748
蒋学龙 https://orcid.org/0000-0003-2052-2490
管振华 https://orcid.org/0000-0003-4613-9529

参考文献

Alfonso-Corrado C, Gorgonio-Ramírez M, Aguirre-Hidalgo V, Fuente ME, Jorrín-Novo JV, Campos JE, Aquino-Vázquez C, Clark-Tapia R (2024) Historical changes in abundance and structure of oak populations under management in Sierra Juárez, Oaxaca, Mexico. Forest Ecology and Management, 561, 121876.

Aung PP, Lwin N, Aung TH, Htike TSM, Thompson C, Roos C, Zaw SM, Lum LZ, Oo WN, Sau Z, Turvey ST, Thein WZ, Maw MT, Win YT, Oo ZM, Van Rompay KKA, Gilardi KV, Tremeu-Bravard A, Momberg F, Fan PF, Cheyne SM, Smiley Evans T (2024) Confirmation of skywalker hoolock gibbon (*Hoolock tianxing*) in Myanmar extends known geographic range of an endangered primate. International Journal of Primatology, 45, 810–833.

Bai B, Zhou W, Ai HS, Li ZB, Zhang XY, Hu CG (2007) Habitat use of the hoolock gibbon (*Hoolock hoolock*) at Nankang, Mt. Gaoligong in spring. Zoological Research, 28, 179–185. (in Chinese with English abstract) [白冰, 周伟, 艾怀森, 李正波, 张兴勇, 胡成贵 (2007) 高黎贡山赧亢白眉长臂猿春季栖息地利用. 动物学研究, 28, 179–185.]

Baskerville EB, Dobson AP, Bedford T, Allesina S, Anderson TM, Pascual M (2011) Spatial guilds in the Serengeti food web revealed by a Bayesian group model. PLoS Computational Biology, 7, e1002321.

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. Journal of Statistical Software, 67, 1–48.

Bevilacqua S, Guarnieri G, Farella G, Terlizzi A, Fraschetti S (2018) A regional assessment of cumulative impact mapping on Mediterranean coralligenous outcrops. Scientific Reports, 8, 1757.

Bisht M, Sekar KC, Mukherjee S, Thapliyal N, Bahukhandi A, Singh D, Bhojak P, Mehta P, Upadhyay S, Dey D (2022) Influence of anthropogenic pressure on the plant species richness and diversity along the elevation gradients of Indian Himalayan high-altitude protected areas. Frontiers in Ecology and Evolution, 10, 751989.

Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JS (2009) Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution. Trends in Ecology & Evolution, 24, 127–135.

Bowd E, Blanchard W, McBurney L, Lindenmayer D (2021) Direct and indirect disturbance impacts on forest biodiversity. Ecosphere, 12, e03823.

Bray JR, Curtis JT (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecological Monographs, 27, 325–349.

Bredemeier M, Lamersdorf N, Schulte-Bisping H, Von Lüpke B (2001) Risk appraisal for forest management with respect to site quality and environmental changes. In: Risk Analysis in Forest Management (ed. Von Gadow K), pp. 21–48. Springer Netherlands, Dordrecht.

Carcaillet C, Fulé PZ (2024) Temperate and boreal mountain forests. In: Routledge Handbook of Forest Ecology (eds Peh KSH, Corlett RT, Bergeron Y), pp. 74–92. Routledge, London.

Chaudhry S, Singh SP, Singh JS (1996) Performance of seedlings of various life forms on landslide-damaged forest sites in central Himalaya. Journal of Applied Ecology, 33, 109–117.

Chen SS, Ma MH, Wu SJ, Tang QQ, Wen ZF (2023) Topography intensifies variations in the effect of human activities on forest NPP across altitude and slope gradients. Environmental Development, 45, 100826.

Cheyne SM, Thompson C, Fan PF, Chatterjee HJ (2023) Gibbon Conservation in the Anthropocene. Cambridge University Press, Cambridge.

Cottee-Jones HEW, Bajpai O, Chaudhary LB, Whittaker RJ (2016) The importance of *Ficus* (Moraceae) trees for tropical forest restoration. Biotropica, 48, 413–419.

Curtis JT, McIntosh RP (1951) An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. Ecology, 32, 476–496.

Dornelas M, Gotelli NJ, McGill B, Shimadzu H, Moyes F, Sievers C, Magurran AE (2014) Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. Science, 344, 296–299.

Esselman PC, Infante DM, Wang L, Wu D, Cooper AR, Taylor WW (2011) An index of cumulative disturbance to river fish habitats of the conterminous United States from landscape anthropogenic activities. Ecological Restoration, 29, 133–151.

Estrada A, Garber PA, Rylands AB, Roos C, Fernandez-Duque E, Di Fiore A, Nekaris KA, Nijman V, Heymann EW, Lambert JE, Rovero F, Barelli C, Setchell JM, Gillespie TR, Mittermeier RA, Arregoitia LV, de Guinea M, Gouveia S, Dobrovolski R, Shanee S, Shanee N, Boyle SA, Fuentes A, MacKinnon KC, Amato KR, Meyer ALS, Wich S, Sussman RW, Pan RL, Kone I, Li BG (2017) Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. Science Advances, 3, e1600946.

Fan PF, Ai HS, Fei HL, Zhang D, Yuan SD (2013a) Seasonal variation of diet and time budget of eastern hoolock gibbons (*Hoolock leuconedys*) living in a northern montane forest. Primates, 54, 137–146.

Fan PF, Fei HL, Scott MB, Zhang W, Ma CY (2011a) Habitat and food choice of the critically endangered cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) in China: Implications for conservation. Biological Conservation, 144, 2247–2254.

Fan PF, He K, Chen X, Ortiz A, Zhang B, Zhao C, Li YQ, Zhang HB, Kimock C, Wang WZ, Groves C, Turvey ST, Roos C, Helgen KM, Jiang XL (2017) Description of a new species of *Hoolock* gibbon (Primates: Hylobatidae) based on integrative taxonomy. American Journal of Primatology, 79, e22631.

Fan PF, Ren GP, Wang W, Scott MB, Ma CY, Fei HL, Wang L, Xiao W, Zhu JG (2013b) Habitat evaluation and population viability analysis of the last population of cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*): Implications for conservation. Biological Conservation, 161, 39–47.

Fan PF, Turvey ST, Bryant JV (2020) *Hoolock tianxing* (amended version of 2019 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species, IUCN 2020. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-1.RLTS.T118355648A166597159.en. (accessed on 2025-06-15)

Fan PF, Xiao W, Huo S, Ai HS, Wang TC, Lin RT (2011b) Distribution and conservation status of the Vulnerable eastern hoolock gibbon *Hoolock leuconedys* in China. Oryx, 45, 129–134.

Fei HL, de Guinea M, Yang L, Garber PA, Zhang L, Chapman CA, Fan PF (2023) Wild gibbons plan their travel pattern according to food types of breakfast. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 290, 20230430.

Fei HL, Thompson C, Fan PF (2019) Effects of cold weather on the sleeping behavior of skywalker hoolock gibbons (*Hoolock tianxing*) in seasonal montane forest. American Journal of Primatology, 81, e23049.

Foley JA, Defries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N, Snyder PK (2005) Global consequences of land use. Science, 309, 570–574.

Frans VF, Liu JG (2024) Gaps and opportunities in modelling human influence on species distributions in the Anthropocene. Nature Ecology & Evolution, 8, 1365–1377.

Gardner TA, Barlow J, Chazdon R, Ewers RM, Harvey CA, Peres CA, Sodhi NS (2009) Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. Ecology Letters, 12, 561–582.

Gower JC (1966) Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. Biometrika, 53, 325–338.

Griffiths LL, Williams J, Buelow CA, Tulloch VJ, Turschwell MP, Campbell MD, Harasti D, Connolly RM, Brown CJ (2024) A data-driven approach to multiple-stressor impact assessment for a marine protected area. Conservation Biology, 38, e14177.

Guan ZH, Cui CY, Zhu YL, Li ZQ, Li XY, Zhang FY, Zhang LX, Jiang XL (2026) Population status and conservation needs of the Endangered *Hoolock tianxing* in China. Oryx, accepted.

Guan ZH, Ma CY, Fei HL, Huang B, Ning WH, Ni QY, Jiang XL, Fan PF (2018) Ecology and social system of northern gibbons living in cold seasonal forests. Zoological Research, 39, 255–265.

Guariguata MR, Ostertag R (2001) Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. Forest Ecology and Management, 148, 185–206.

Halpern BS, Fujita R (2013) Assumptions, challenges, and future directions in cumulative impact analysis. Ecosphere, 4, art131.

Hao MH, von Gadow K, Alavi SJ, Álvarez-González JG, Baluarte-Vásquez JR, Corral-Rivas J, Hui GY, Korol M, Kumar R, Liang JJ, Meyer P, Remadevi OK, Kakkar R, Liu WZ, Zhao XH, Zhang CY (2021) A classification of woody communities based on biological dissimilarity. Applied Vegetation Science, 24, e12565.

Haq A, Ullah H, Ullah I, Badshah L, Ahmad S (2024) Vegetation dynamics along the altitudinal gradient. In: Scrub

Vegetation as Dynamic States of Forests-Methodologies for Learning and Research (eds Carmona EC, Cano-Ortiz A). Intech Open, Cham, Switzerland.

Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 4, 1–23.

Huston MA (1994) Biological Diversity: The Coexistence of Species. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

IUCN (2024) IUCN Red List of Threatened Species, Version 2024-1. https://www.iucnredlist.org/. (accessed on 2025-09-12)

Lan DY, Ma SL, Han SL (1995) Distribution, population size and conservation of hoolock gibbons in west Yunnan. Study on the Mammal Biology in China, 1, 11–19.

Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Ewers RM, Harms KE, Luizão RCC, Ribeiro JE (2007) Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. PLoS ONE, 2, e1017.

Legendre P, Legendre L (2012) Numerical Ecology. Elsevier, Oxford, UK.

Lieberman D, Lieberman M, Peralta R, Hartshorn GS (1996) Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. Journal of Ecology, 84, 137–152.

McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends in Ecology & Evolution, 14, 450–453.

Moran PAP (1950) Notes on continuous stochastic phenomena. Biometrika, 37, 17–23.

Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974) Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley & Sons, New York.

Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Borman T, Carvalho G, Chirico M, Caceres MD, Durand S, Evangelista HBA, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill MO, Lahti L, Martino C, McGlinn D, Ouellette M-H, Cunha ER, Smith T, Stier A, Braak CJFT, Weedon J (2025) vegan: Community Ecology Package. Version 2.7-1. https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html. (accessed on 2025-06-30)

Paradis E, Schliep K (2019) ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. Bioinformatics, 35, 526–528.

Pinheiro JC, Bates DM (2000) Mixed-Effects Models in Sand and S-PLUS. Springer Science & Business Media, New York.

Potts JR, Bastille-Rousseau G, Murray DL, Schaefer JA, Lewis MA (2014) Predicting local and non-local effects of resources on animal space use using a mechanistic step selection model. Methods in Ecology and Evolution, 5, 253–262.

R Core Team (2025) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Saavedra S, Rohr RP, Fortuna MA, Selva N, Bascompte J (2016) Seasonal species interactions minimize the impact of species turnover on the likelihood of community persistence. Ecology, 97, 865–873.

Sabatini FM, Jiménez-Alfaro B, Burrascano S, Lora A, Chytrý M (2018) Beta-diversity of central European forests decreases along an elevational gradient due to the variation in local community assembly processes. Ecography, 41, 1038–1048.

Sanderson EW, Jaiteh M, Levy MA, Redford KH, Wannebo AV, Woolmer G (2002) The human footprint and the last of the wild. BioScience, 52, 891–904.

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

Tang LP, Ke XL, Chen YY, Wang LY, Zhou QS, Zheng WW, Xiao BY (2021) Which impacts more seriously on natural habitat loss and degradation? Cropland expansion or urban expansion? Land Degradation & Development, 32, 946–964.

Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. Oikos, 68, 571–573.

Tischendorf L, Fahrig L (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. Oikos, 90, 7–19.

Torres-Romero EJ, Nijman V, Fernández D, Eppley TM (2023) Human-modified landscapes driving the global primate extinction crisis. Global Change Biology, 29, 5775–5787.

Venter O, Sanderson EW, Magrach A, Allan JR, Beher J, Jones KR, Possingham HP, Laurance WF, Wood P, Fekete BM, Levy MA, Watson JEM (2016) Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. Nature Communications, 7, 12558.

Wu JP, Zhou W, Zhou JL, Ai HS, Huang XX, Li JH (2009) Diet and daily feeding amount of hoolock gibbon (*Hoolock hoolock*) at Nankang, Mt. Gaoligong. Zoological Research, 30, 539–544. (in Chinese with English abstract) [吴建普, 周伟, 周杰珑, 艾怀森, 黄晓祥, 李家鸿 (2009) 高黎贡山赧亢白眉长臂猿食性及日取食量. 动物学研究, 30, 539–544.]

Xu ML, Zhu YL, Zhang LX, Li P, Gong QB, Zuo AR, Hu KR, Jiang XL, Lu N, Guan ZH (2025) sUAS-based high-resolution mapping for the habitat quality assessment of the endangered *Hoolock tianxing* gibbon. Forests, 16, 285.

Yang JH, Huang XY, Jin SH, Chan BPL (2020) Filling a longstanding knowledge gap: Population size and conservation status of the Endangered Gaoligong hoolock gibbon (*Hoolock tianxing*) in Houqiao Town, Yunnan. Global Ecology and Conservation, 24, e01347.

Yang Q (2021) Analysis on the "14th Five-Year Plan" of forestry protection and development in Dehong Prefecture. Journal of Green Science and Technology, 23(19), 108–111. (in Chinese) [杨强 (2021) 德宏州林业保护发展"十四五"规划思路分析. 绿色科技, 23(19), 108–111.]

Zanaga D, Van De Kerchove R, Daems D, De Keersmaecker W, Brockmann C, Kirches G, Wevers J, Cartus O, Santoro M, Fritz S, Lesiv M, Herold M, Tsendbazar NE, Xu P, Ramoino F, Arino O (2022) ESA WorldCover 10 m 2021 v200. Zenodo. https://zenodo.org/records/7254221. (accessed on 2025-03-10)

Zhang D, Fei HL, Yuan SD, Sun WM, Ni QY, Cui LW, Fan PF (2014) Ranging behavior of eastern hoolock gibbon (*Hoolock leuconedys*) in a northern montane forest in Gaoligongshan, Yunnan, China. Primates, 55, 239–247.

Zhang DX, Qi XM, Liu S, Lu KN, Chen Y, Long WX (2024) Seasonal home range utilization of Hainan gibbons (*Nomascus hainanus*) in a secondary tropical forest of Hainan Island, south China. Global Ecology and Conservation, 54, e03063.

Zhang L, Guan ZH, Fei HL, Yan L, Turvey ST, Fan PF (2020) Influence of traditional ecological knowledge on conservation of the skywalker hoolock gibbon (*Hoolock tianxing*) outside nature reserves. Biological Conservation, 241, 108267.

Zhang XY, Zhou W, Wu JP, Bai B, Li ZB, Li JH (2008) Food selection of hoolock gibbon (*Hoolock hoolock*) at Nankang, Mt. Gaoligong in spring. Zoological Research, 29, 174–180. (in Chinese with English abstract) [张兴勇, 周伟, 吴建普, 白冰, 李正波, 李家鸿 (2008) 高黎贡山赧亢白眉长臂猿春季食物选择. 动物学研究, 29, 174–180.]

Zheng J, Arif M, He XR, Ding DD, Zhang SL, Ni XL, Li CX (2022) Plant community assembly is jointly shaped by environmental and dispersal filtering along elevation gradients in a semiarid area, China. Frontiers in Plant Science, 13, 1041742.

Zhong J, Jiang C, Liu SR, Long WX, Sun OJ (2023) Spatial distribution patterns in potential species richness of foraging plants for Hainan gibbons. Chinese Journal of Plant Ecology, 47, 491–505. (in Chinese with English abstract) [钟姣, 姜超, 刘世荣, 龙文兴, 孙建新 (2023) 海南长臂猿食源植物的潜在物种丰富度分布格局. 植物生态学报, 47, 491–505.]

Zhong XK, Huang X, Zhu CY, Wang YX, Chapman CA, Garber PA, Chen Y, Fan PF (2025) Science-based suggestions to save the world's rarest primate species *Nomascus hainanus*. Science Advances, 11, eadv4828.

Zhu YL, Xu ML, Zhang LX, Li P, Jin B, Zuo AR, Jiang XL, Guan ZH (2025) Prediction of the potential dispersal corridors for Gaoligong hoolock gibbon in northern Yingjiang, Yunnan, China. Journal for Nature Conservation, 83, 126771.

Zhu YL, Zhou J, Li JF, Yang GT, Zhang LX, Li P, Cui LW, Guan ZH (2023) Impact of low temperature on the singing behavior of *Hoolock tianxing* in northern Yingjiang County, Yunnan Province. Sichuan Journal of Zoology, 42, 400–406. (in Chinese with English abstract) [朱永亮, 周佳, 李金发, 杨国韬, 张利祥, 李彭, 崔亮伟, 管振华 (2023) 低温对云南盈江北部高黎贡白眉长臂猿鸣叫行为的影响. 四川动物, 42, 400–406.]

(责任编委: 李彬彬　责任编辑: 闫文杰、黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025271

袁林溪, 王美震, 张利祥, 李彭, 张永生, 蒋学龙, 管振华 (2026) 人类活动对高黎贡白眉长臂猿栖息地乔木多样性及潜在食物资源的影响. 生物多样性, 34, 25271. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025271

附录1　高黎贡白眉长臂猿栖息地乔木物种调查名录

Appendix 1　Tree species list in the Hoolock tianxing habitat

属 Genus	种 Species	数量 Number (ind.)
唇形目 Lamiales		
紫葳科 Bignoniaceae		
梓属 *Catalpa*	楸 *Catalpa bungei*	1
冬青目 Aquifoliales		
冬青科 Aquifoliaceae		
冬青属 *Ilex*	冬青属一种 *Ilex* sp.1	5
	榕叶冬青 *Ilex ficoidea*	2
	微脉冬青 *Ilex venulosa*	8
	纤齿枸骨 *Ilex ciliospinosa*	2
	陷脉冬青 *Ilex delavayi*	4
	小果冬青 *Ilex micrococca*	8
杜鹃花目 Ericales		
杜鹃花科 Ericaceae		
杜鹃花属 *Rhododendron*	杜鹃花属一种 *Rhododendron* sp.1	1
金叶子属 *Craibiodendron*	金叶子 *Craibiodendron stellatum*	3
	云南金叶子 *Craibiodendron yunnanense*	27
珍珠花属 Lyonia	小果珍珠花 *Lyonia ovalifolia var. elliptica*	1
	珍珠花 *Lyonia ovalifolia*	3
猕猴桃科 Actinidiaceae		
水东哥属 *Saurauia*	尼泊尔水东哥 *Saurauia napaulensis*	29
山茶科 Theaceae		
木荷属 *Schima*	尖齿木荷 *Schima khasiana*	3
	木荷 *Schima superba*	6
	银木荷 *Schima argentea*	4
山茶属 *Camellia*	尖连蕊茶 *Camellia cuspidata*	1
	山茶 *Camellia japonica*	7
	长萼连蕊茶 *Camellia longicalyx*	1
	长尾毛蕊茶 *Camellia caudata*	6
未知 Unknown	山茶科一种 Theaceae sp.1	1
山矾科 Symplocaceae		
山矾属 *Symplocos*	丛花山矾 *Symplocos poilanei*	9
	光叶山矾 *Symplocos lancifolia*	1
	坚木山矾 *Symplocos dryophila*	2
	山矾 *Symplocos sumuntia*	1
五列木科 Pentaphylacaceae		
红淡比属 *Cleyera*	红淡比 *Cleyera japonica*	2
厚皮香属 *Ternstroemia*	厚皮香 *Ternstroemia gymnanthera*	3
柃属 *Eurya*	岗柃 *Eurya groffii*	11
	柃属一种 *Eurya* sp.1	3
	肖樱叶柃 *Eurya pseudocerasifera*	42
	云南柃 *Eurya yunnanensis*	3

属 Genus	种 Species	数量 Number (ind.)
虎耳草目 Saxifragales		
金缕梅科 Hamamelidaceae		
马蹄荷属 *Exbucklandia*	马蹄荷 *Exbucklandia populnea*	28
鼠刺科 Iteaceae		
鼠刺属 *Itea*	鼠刺 *Itea chinensis*	1
金虎尾目 Malpighiales		
大戟科 Euphorbiaceae		
油桐属 *Vernicia*	油桐 *Vernicia fordii*	1
杨柳科 Salicaceae		
山桂花属 *Bennettiodendron*	山桂花 *Bennettiodendron leprosipes*	1
锦葵目 Malvales		
锦葵科 Malvaceae		
椴属 *Tilia*	椴树 *Tilia tuan*	2
梭罗树属 *Reevesia*	密花梭罗树 *Reevesia pycnantha*	11
	梭罗树 *Reevesia pubescens*	1
壳斗目 Fagales		
胡桃科 Juglandaceae		
黄杞属 *Engelhardia*	云南黄杞 *Engelhardia spicata*	10
桦木科 Betulaceae		
桤木属 *Alnus*	尼泊尔桤木 *Alnus nepalensis*	32
壳斗科 Fagaceae		
柯属 *Lithocarpus*	白柯 *Lithocarpus dealbatus*	14
	白穗柯 *Lithocarpus craibianus*	20
	包果柯 *Lithocarpus cleistocarpus*	6
	大叶柯 *Lithocarpus megalophyllus*	4
	短尾柯 *Lithocarpus brevicaudatus*	5
	耳叶柯 *Lithocarpus grandifolius*	6
	厚斗柯 *Lithocarpus elizabethiae*	2
	厚叶柯 *Lithocarpus pachyphyllus*	4
	灰背叶柯 *Lithocarpus hypoglaucus*	1
	灰柯 *Lithocarpus henryi*	1
	截果柯 *Lithocarpus truncatus*	2
	柯属一种 *Lithocarpus* sp.1	81
	柯属一种 *Lithocarpus* sp.2	8
	柯属一种 *Lithocarpus* sp.3	4
	麻子壳柯 *Lithocarpus variolosus*	32
	勐海柯 *Lithocarpus fohaiensis*	25
	木果柯 *Lithocarpus xylocarpus*	2
	木姜叶柯 *Lithocarpus litseifolius*	2
	泥柯 *Lithocarpus fenestratus*	12
	烟斗柯 *Lithocarpus corneus*	2
	硬壳柯 *Lithocarpus hancei*	16
栎属 *Quercus*	薄片青冈 *Quercus lamellosa*	1

属 Genus	种 Species	数量 Number (ind.)
	大叶青冈 *Quercus jenseniana*	11
	滇青冈 *Quercus schottkyana*	1
	黄毛青冈 *Quercus delavayi*	1
	栎属一种 *Quercus* sp.1	21
	毛曼青冈 *Quercus gambleana*	2
	栓皮栎 *Quercus variabilis*	1
青冈属 *Cyclobalanopsis*	青冈属一种 *Cyclobalanopsis* sp.1	12
	青冈属一种 *Cyclobalanopsis* sp.2	1
水青冈属 *Fagus*	水青冈属一种 *Fagus* sp.1	2
锥属 *Castanopsis*	大叶锥 *Castanopsis megaphylla*	1
	红锥 *Castanopsis hystrix*	2
	蒺藜锥 *Castanopsis tribuloides*	6
	栲 *Castanopsis fargesii*	1
	龙陵锥 *Castanopsis rockii*	1
	鹿角锥 *Castanopsis lamontii*	2
	思茅锥 *Castanopsis ferox*	3
	元江锥 *Castanopsis orthacantha*	59
	锥属一种 *Castanopsis* sp.1	51
	锥属一种 *Castanopsis* sp.2	5
	锥属一种 *Castanopsis* sp.3	1
未知 Unknown	壳斗科一种 Fagaceae sp.1	9
未知 Unknown	壳斗科一种 Fagaceae sp.2	1
未知 Unknown	壳斗科一种 Fagaceae sp.3	13
未知 Unknown	壳斗科一种 Fagaceae sp.4	1
杨梅科 Myricaceae		
杨梅属 *Morella*	毛杨梅 *Morella esculenta*	3
	杨梅 *Morella rubra*	1
龙胆目 Gentianales		
茜草科 Rubiaceae		
滇丁香属 *Luculia*	滇丁香 *Luculia pinceana*	3
鸡仔木属 *Sinoadina*	鸡仔木 *Sinoadina racemosa*	3
茜树属 *Aidia*	茜树 *Aidia cochinchinensis*	5
未知 Unknown	茜草科一种 Rubiaceae sp.1	14
木兰目 Magnoliales		
木兰科 Magnoliaceae		
含笑属 *Michelia*	多花含笑 *Michelia floribunda*	9
	南亚含笑 *Michelia doltsopa*	1
木莲属 *Manglietia*	红花木莲 *Manglietia insignis*	3
	木莲属一种 *Manglietia* sp.1	1
	中缅木莲 *Manglietia hookeri*	19
木兰藤目 Austrobaileyales		
五味子科 Schisandraceae		
八角属 *Illicium*	八角属一种 *Illicium* sp.1	1

属 Genus	种 Species	数量 Number (ind.)
蔷薇目 Rosales		
蔷薇科 Rosaceae		
李属 *Prunus*	尖叶桂樱 *Prunus undulata*	13
	毛樱桃 *Prunus tomentosa*	17
	樱桃 *Prunus pseudocerasus*	2
桑科 Moraceae		
榕属 *Ficus*	榕树 *Ficus microcarpa*	1
	森林榕 *Ficus neriifolia*	81
荨麻科 Urticaceae		
水麻属 *Debregeasia*	长叶水麻 *Debregeasia longifolia*	1
伞形目 Apiales		
五加科 Araliaceae		
鹅掌柴属 *Heptapleurum*	鹅掌柴属一种 *Heptapleurum* sp.1	11
	鹅掌柴属一种 *Heptapleurum* sp.2	1
	红河鹅掌柴 *Heptapleurum hoi*	3
	密脉鹅掌柴 *Heptapleurum ellipticum*	4
	穗序鹅掌柴 *Heptapleurum delavayi*	13
	异叶鹅掌柴 *Heptapleurum chapanum*	10
	中华鹅掌柴 *Heptapleurum chinense*	8
山龙眼目 Proteales		
山龙眼科 Proteaceae		
山龙眼属 *Helicia*	网脉山龙眼 *Helicia reticulata*	3
山茱萸目 Cornales		
蓝果树科 Nyssaceae		
蓝果树属 *Nyssa*	瑞丽蓝果树 *Nyssa shweliensis*	1
	云南蓝果树 *Nyssa yunnanensis*	4
丝缨花目 Garryales		
杜仲科 Eucommiaceae		
杜仲属 *Eucommia*	杜仲 *Eucommia ulmoides*	4
檀香目 Santalales		
檀香科 Santalaceae		
檀梨属 *Pyrularia*	檀梨 *Pyrularia edulis*	5
桃金娘目 Myrtales		
桃金娘科 Myrtaceae		
蒲桃属 *Syzygium*	蒲桃 *Syzygium jambos*	1
无患子目 Sapindales		
楝科 Meliaceae		
浆果楝属 *Cipadessa*	浆果楝 *Cipadessa baccifera*	14
香椿属 *Toona*	红椿 *Toona ciliata*	14
漆树科 Anacardiaceae		
南酸枣属 *Choerospondias*	南酸枣 *Choerospondias axillaris*	1
无患子科 Sapindaceae		
无患子属 *Sapindus*	无患子属一种 *Sapindus* sp.1	3

属 Genus	种 Species	数量 Number (ind.)
腺椒树目 Huerteales		
瘿椒树科 Tapisciaceae		
瘿椒树属 *Tapiscia*	云南瘿椒树 *Tapiscia yunnanensis*	5
樟目 Laurales		
樟科 Lauraceae		
桂属 *Cinnamomum*	少花桂 *Cinnamomum pauciflorum*	5
黄肉楠属 *Actinodaphne*	毛黄肉楠 *Actinodaphne pilosa*	1
木姜子属 *Litsea*	黄丹木姜子 *Litsea elongata*	9
	金平木姜子 *Litsea chinpingensis*	12
	木姜子属一种 *Litsea* sp.1	5
	云南木姜子 *Litsea yunnanensis*	3
楠属 *Phoebe*	白楠 *Phoebe neurantha*	15
	楠木 *Phoebe zhennan*	1
	披针叶楠 *Phoebe lanceolata*	5
琼楠属 *Beilschmiedia*	滇琼楠 *Beilschmiedia yunnanensis*	9
润楠属 *Machilus*	长梗润楠 *Machilus duthiei*	2
山胡椒属 *Lindera*	黑壳楠 *Lindera megaphylla*	3
	三股筋香 *Lindera thomsonii*	56
	山胡椒属一种 *Lindera* sp.1	2
	团香果 *Lindera latifolia*	5
	网叶山胡椒 *Lindera metcalfiana var. dictyophylla*	1
香面叶属 *Iteadaphne*	香面叶 *Iteadaphne caudata*	1
新木姜子属 *Neolitsea*	粉叶新木姜子 *Neolitsea aurata var. glauca*	11
	新木姜子 *Neolitsea aurata*	1
新樟属 *Neocinnamomum*	新樟 *Neocinnamomum delavayi*	2
未知 Unknown	樟科一种 Lauraceae sp.1	1
酢浆草目 Oxalidales		
杜英科 Elaeocarpaceae		
杜英属 *Elaeocarpus*	滇南杜英 *Elaeocarpus austroyunnanensis*	2
	杜英 *Elaeocarpus decipiens*	4
	多沟杜英 *Elaeocarpus lacunosus*	5

附录2 高黎贡白眉长臂猿已知食物树种名录

Appendix 2 List of known food tree species for *Hoolock tianxing*

编号 No.	食物树种 Food trees	本研究中是否出现 Appeared in this study (yes/no)
1	中缅木莲 *Manglietia hookeri*	是 Yes
2	中华鹅掌柴 *Heptapleurum chinense*	是 Yes
3	长梗润楠 *Machilus duthiei*	是 Yes
4	云南黄杞 *Engelhardtia spicata*	是 Yes
5	樱桃 *Prunus pseudocerasus*	是 Yes
6	杨梅 *Morella rubra*	是 Yes
7	肖樱叶柃 *Eurya pseudocerasifera*	是 Yes
8	香面叶 *Iteadaphne caudata*	是 Yes
9	微脉冬青 *Ilex venulosa*	是 Yes
10	森林榕 *Ficus neriifolia*	是 Yes
11	榕树 *Ficus microcarpa*	是 Yes
12	茜树 *Aidia cochinchinensis*	是 Yes
13	尼泊尔水东哥 *Saurauia napaulensis*	是 Yes
14	尼泊尔桤木 *Alnus nepalensis*	是 Yes
15	毛樱桃 *Prunus tomentosa*	是 Yes
16	毛杨梅 *Morella esculenta*	是 Yes
17	麻子壳柯 *Lithocarpus variolosus*	是 Yes
18	金平木姜子 *Litsea chinpingensis*	是 Yes
19	尖齿木荷 *Schima khasiana*	是 Yes
20	红锥 *Castanopsis hystrix*	是 Yes
21	红花木莲 *Manglietia insignis*	是 Yes
22	多花含笑 *Michelia floribunda*	是 Yes
23	杜英 *Elaeocarpus decipiens*	是 Yes
24	针齿铁仔 *Myrsine semiserrata*	否 No
25	长蕊木兰 *Alcimandra cathcartii*	否 No
26	云南越橘 *Vaccinium duclouxii*	否 No
27	星毛鸭脚木 *Schefflera minutistellata*	否 No
28	星毛柯 *Lithocarpus petelotii*	否 No
29	西桦 *Betula alnoides*	否 No
30	日本杜英 *Elaeocarpus japonicus*	否 No
31	茉莉果 *Parastyrax lacei*	否 No
32	毛叶木姜子 *Litsea euosma*	否 No
33	毛柄槭 *Acer pubipetiolatum*	否 No
34	毛果黄肉楠 *Actinodaphne trichocarpa*	否 No
35	马缨杜鹃 *Rhododendron delavayi*	否 No
36	龙陵新木姜子 *Neolitsea lunglingensis*	否 No
37	楝叶吴萸 *Evodia fargesii*	否 No
38	基苹婆 *Sterculia principis*	否 No
39	华南蓝果树 *Nyssa javanica*	否 No
40	褐毛杜英 *Elaeocarpus duclouxii*	否 No
41	蜂房叶山胡椒 *Lindera foveolata*	否 No

编号 No.	食物树种 Food trees	本研究中是否出现 Appeared in this study (yes/no)
42	粉苹婆 *Sterculia euosma*	否 No
43	多脉水东哥 *Saurauia polyneura*	否 No
44	大籽山香圆 *Turpinia macrosperma*	否 No
45	大果榕 *Ficus auriculata*	否 No
46	刺通草 *Trevesia palmata*	否 No
47	川西樱桃 *Cerasus trichostoma*	否 No
48	川滇蔷薇 *Rosa soulieana*	否 No
49	薄皮杜鹃 *Rhododendron taronense*	否 No
50	阿里山十大功劳 *Mahonia oiwakensis*	否 No
51	梨果寄生 *Scurrula atropurpurea*	否 No

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (2): 25250, pages 1–9
doi: 10.17520/biods.2025250
cstr: 32101.14.biods.2025250

•研究报告•

云南盈江3种犀鸟繁殖期的行为谱及PAE编码系统的建立

杨恩美[1#], 杨祖伟[2#], 鲁茜[1], 左安如[2], 李月体[2], 段玉宝[1*]

1. 西南林业大学林学院/西南山地森林资源保育与利用教育部重点实验室/云南省高校极小种群野生动物保育重点实验室, 昆明 650224; 2. 云南铜壁关省级自然保护区管护局, 云南芒市 678400

摘要: 为实现对犀鸟繁殖行为的客观比较识别及未来生态演化的深入研究，本研究于2023年和2024年的2–7月在云南省铜壁关省级自然保护区通过野外观察与视频记录, 对3种同域分布的犀鸟进行行为记录, 获取了冠斑犀鸟(*Anthracoceros albirostris*)、双角犀鸟(*Buceros bicornis*)与花冠皱盔犀鸟(*Rhyticeros undulatus*)的基础行为学数据并建立了行为谱。结果表明, 共记录到冠斑犀鸟6种姿势、29种动作及6类环境因子; 双角犀鸟7种姿势、34种动作及6类环境因子; 花冠皱盔犀鸟7种姿势、34种动作及6类环境因子, 最终整合形成7类39种行为的PAE编码系统(posture-act-environment coding system), 其中花冠皱盔犀鸟行为总数最多(39种), 双角犀鸟次之(38种), 冠斑犀鸟最少(26种)。结果表明, 3种犀鸟间的各行为多样性指数均不存在显著差异, 各物种不同性别的各多样性指数也无显著差异。本研究建立的行为谱及PAE编码系统, 提供了这3种濒危犀鸟详细的行为清单和量化描述, 可为其后续的行为生态学研究和保护管理提供重要的基础资料。

关键词: 冠斑犀鸟; 双角犀鸟; 花冠皱盔犀鸟; 行为谱; PAE编码系统; 行为多样性

杨恩美, 杨祖伟, 鲁茜, 左安如, 李月体, 段玉宝 (2026) 云南盈江3种犀鸟繁殖期的行为谱及PAE编码系统的建立. 生物多样性, 34, 25250. doi: 10.17520/biods.2025250; cstr: 32101.14.biods.2025250.
Yang EM, Yang ZW, Lu X, Zuo AR, Li YT, Duan YB (2026) Behavioral ethogram and establishment of PAE coding system for three hornbills during the breeding season in Yingjiang, Yunnan. Biodiversity Science, 34, 25250. doi: 10.17520/biods.2025250; cstr: 32101.14.biods.2025250.

Behavioral ethogram and establishment of PAE coding system for three hornbills during the breeding season in Yingjiang, Yunnan

Enmei Yang[1#], Zuwei Yang[2#], Xi Lu[1], Anru Zuo[2], Yueti Li[2], Yubao Duan[1*]

1 *Key Laboratory of Forest Resources Conservation and Utilization in the Southwest Mountains of China of Ministry of Education/Key Laboratory for Conserving Wildlife with Small Populations in Yunnan/College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China*
2 *Yunnan Tongbiguan Provincial Nature Reserve Management and Protection Bureau, Mangshi, Yunnan 678400, China*

ABSTRACT

Aims: To enable objective comparison of hornbill reproductive behaviors and facilitate in-depth research on their ecological evolution, this study was conducted from February to July in 2023 and 2024 in the Tongbiguan Provincial Nature Reserve, Yunnan Province. Specifically, we aimed to systematically document the behavioral characteristics of three sympatric hornbill species—the oriental pied hornbill (*Anthracoceros albirostris*), the great hornbill (*Buceros bicornis*), and the wreathed hornbill (*Rhyticeros undulatus*)—and to construct an ethogram for each, thereby providing foundational data for subsequent research.

Method: Field observations and video recordings were used to systematically collect data on the behaviors of the three hornbill species. Basic behavioral data were compiled to construct an ethogram for each species. These ethograms were

收稿日期 Received: 2025-07-01; 接受日期 Accepted: 2025-11-12
基金项目: 国家自然科学基金(32560132)、云南省科技计划项目(202501BD070001-022)和云南省林业和草原局野生动植物保护项目(2025GS120D-02)
Supported by the National Natural Science Foundation of China (32560132), Yunnan Provincial Science and Technology Plan Project (202501BD070001-022), and Yunnan Forestry and Grassland Administration Wildlife Conservation Project (2025GS120D-02)
共同第一作者 Co-first authors
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: boyciana@163.com

then integrated to establish a posture-act-environment (PAE) coding system, enabling standardized classification and quantitative description of behaviors.
Results: The results showed that the great hornbill and wreathed hornbill both exhibited 7 postures, 34 acts, and 6 environmental variables, whereas the oriental pied hornbill had 6 postures, 29 acts, and 6 environmental variables. The integrated PAE coding system comprised 7 posture categories and 39 distinct behaviors. Among the three species, the wreathed hornbill exhibited the highest total number of behaviors (39), followed by the great hornbill (38), and the oriental pied hornbill (26). Statistical analysis indicated no significant differences in behavioral diversity indices among the three species, nor were there significant differences in any diversity index between sexes within each species.
Conclusion: The ethogram and PAE coding system established in this study provide a detailed behavioral inventory and quantitative description for these three endangered hornbill species, offering essential baseline information for subsequent behavioral ecology research and conservation management.
Key words: *Anthracoceros albirostris*; *Buceros bicornis*; *Rhyticeros undulatus*; ethogram; PAE coding system; behavior diversity

行为是动物对于环境变化最直接且明确的表达方式, 是个体对自身生理状况变化与所处外界环境压力发生改变所做出的整体反应(Beltrán & Delibes, 1994; 沙剑斌, 2011[①])。行为谱的概念最早由Makkink (1936)在反嘴鹬(*Recurvirostra avosetta*)的行为研究中提出, 是指对一个物种所有可观察到的、具有生物学意义的行为模式进行的系统记录和分类目录, 研究者可利用编写行为谱的方式来揭示该物种在整个生命史或特定时期的行为信息。PAE (posture-act-environment)编码系统是蒋志刚于2000年创立的行为分类与编码体系, 该体系以“姿势(P)-动作(A)-环境(E)”为核心分析维度, 相较于其他动物行为研究范式, 其显著优势在于通过标准化框架简化行为记录流程, 进而提升数据统计效率与跨物种比较的可行性(蒋志刚, 2000)。PAE编码系统提出后被国内学者广泛接纳, 目前已经用于多种哺乳动物和鸟类的行为编码。近年来, 国内关于动物行为谱和行为编码的研究多集中于兽类和鸟类, 兽类如藏羚(*Pantholops hodgsonii*) (吴彤等, 2021)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*) (刘怀君等, 2021)、豹猫(*Prionailurus bengalensis*) (刘玲等, 2023)、滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*) (李勇等, 2013)、藏酋猴(*Macaca thibetana*) (肖俊等, 2016)等, 鸟类如中华秋沙鸭(*Mergus squamatus*) (刘培中等, 2023)、白颈长尾雉(*Syrmaticus ellioti*)[②]、勺鸡(*Pucrasia macrolopha*) (周一凡等, 2023)等, 但针对犀鸟等濒危鸟类的行为学研究目前仍较为有限。

动物行为多样性是生物多样性研究不可或缺的关键问题, 对濒危物种保护至关重要(Berger-Tal et al., 2011)。现有行为谱研究多聚焦于行为的描述性定义, 对其多样性的量化分析尚显不足。为深入理解动物行为多样性, 可在物种层面系统研究个体行为, 记录特定行为谱单元的发生频率并计算多样性指数, 从而更精确、全面地刻画动物行为模式(宁致远等, 2017)。此外, 不同野生动物物种在姿势、动作及整体行为表达上存在显著差异, 其行为谱构建及PAE编码系统亦具有物种特异性(高瑞麒等, 2024; 马雪君等, 2025)。因此, 开展针对不同物种的专门化行为学研究十分必要。

冠斑犀鸟(*Anthracoceros albirostris*)、双角犀鸟(*Buceros bicornis*)与花冠皱盔犀鸟(*Rhyticeros undulatus*)属于鸟纲犀鸟目犀鸟科, 均被列为国家一级重点保护野生动物(https://www.gov.cn/zhengce/2021-02/05/content_5727412.htm)。这3种犀鸟均具有独特的生理生态特征: 它们的喙部粗壮且前端具盔突, 既是取食工具也是求偶炫耀的信号; 其消化道能适应坚硬果实, 是热带森林中重要的种子传播者。在生活习性方面, 三者均表现出典型的树栖性和集群性, 非繁殖期常集成小群活动, 而繁殖期则展现出高度特化的封巢行为——雌鸟会用泥土、粪便混合食物残渣将树洞入口封闭, 仅留一个狭小缝隙供雄鸟传递食物, 这种行为能有效抵御天敌入侵。它们的繁殖期存在一定差异, 冠斑犀鸟的繁殖期通常为每年的4–6月, 双角犀鸟的繁殖期多在3–6月, 花冠皱盔犀鸟则主要在2–7月进入繁殖阶段。这3个物种的封巢持续时间也不同, 冠斑犀鸟封巢期约80–90 d, 双角犀鸟可达110–130 d, 花冠皱盔犀

① 沙剑斌 (2011) 繁殖期赤膀鸭昼间行为时间分配及雌雄行为差异. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.
② 庞丽芳 (2023) 笼养白颈长尾雉(*Syrmaticus ellioti*)的行为研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.

鸟则为100–120 d, 在此期间雌鸟完成产卵、孵化及雏鸟早期育雏工作(罗益奎等, 2020)。犀鸟在中国的分布较为狭窄, 仅在西藏墨脱县、云南西部和南部以及广西南部有分布(韩联宪等, 2020; 郑光美, 2023)。目前, 国内针对犀鸟的研究主要集中在分布状况(罗益奎等, 2013)、种群数量(陈天波等, 2007)、繁殖生态(阙腾程等, 2005)等方面。然而, 由于野生犀鸟面临栖息地碎片化、种群密度低及繁殖期行为隐蔽等生物学限制, 对相关行为学的研究明显存在不足。因此, 本研究聚焦于云南省德宏傣族景颇族自治州境内铜壁关省级自然保护区的3种犀鸟, 通过系统的野外观察, 构建了详细的行为谱并量化其行为多样性, 以期为该地区犀鸟的行为生态学建立本底数据库, 并为未来进一步探究其应对环境压力的生存策略奠定坚实的基础, 同时希望能为相关保护工作提供科学依据, 促进生物多样性保护和维护生态平衡, 为动物保护提供指南。

1 材料与方法

1.1 研究地点和研究对象

云南省德宏傣族景颇族自治州的铜壁关省级自然保护区(97°31′–97°46′ E, 23°54′–24°51′ N)始建于1986年, 并于1992年被确定为我国40处A级(具有全球保护意义)自然保护区之一(刘鸿和杨韩, 2022), 2009年和瑞丽江省级自然保护区合并为云南省铜壁关省级自然保护区, 总面积为51,650.5 ha。该保护区与缅甸交界, 国境线长达137 km (肖之强等, 2016)。本研究区位于该保护区盈江片区的中国犀鸟谷。研究对象为犀鸟谷内发现的21巢犀鸟巢穴, 其中双角犀鸟4巢、冠斑犀鸟9巢、花冠皱盔犀鸟8巢, 通过安全性及干扰风险评估, 排除了8巢高风险及易受干扰的巢穴, 最终对13巢进行持续监测。监测分为3个阶段: 封巢前期涵盖双角犀鸟2巢、花冠皱盔犀鸟3巢和冠斑犀鸟3巢; 封巢期扩展至双角犀鸟3巢、花冠皱盔犀鸟5巢和冠斑犀鸟4巢; 出巢期则保留双角犀鸟2巢、花冠皱盔犀鸟1巢及冠斑犀鸟1巢。

1.2 研究方法

1.2.1 野外数据采集

本研究于2023年和2024年的繁殖期内(2–7月)对3种犀鸟的行为进行观察监测。2023年的数据参考保护区提供的部分2023年3–7月的巢穴监控视频, 2024年的数据为现场观察。观察在距目标巢树15–50 m平坦空地搭建的专业鸟塘内进行。该鸟塘由当地村民以竹子或钢架构筑棚屋, 外部覆盖黑色遮阳网及迷彩伪装网以实现隐蔽, 棚壁预设直径20–40 cm的观察孔洞, 确保研究人员在棚内活动时不干扰犀鸟的自然行为。鸟塘的监测工作于每日7:30开始, 19:30结束, 如遇暴雨或强风等极端天气则暂停。个体的行为观察设备使用森林人10 × 42双筒望远镜, 在观察的同时使用佳能EOS 7D Mark II数码相机拍摄照片和视频。每次观察开始于研究人员发现犀鸟出现在视线内, 同时开启相机对犀鸟进行拍摄, 并记录下每种行为发生的环境。拍摄到的视频和照片在当天晚上回到基地后对其进行分析记录。

1.2.2 行为谱及PAE编码方法

在行为谱的编写上, 本研究采用全事件记录法对3种犀鸟进行观察和记录(Altmann, 1974), 而对于行为的描述则查阅并参考目前已有的鸟类术语(Ellis et al., 1991; 郝爱霞和邓文洪, 2014; 李露, 2022[①]; 庞丽芳, 2023[②]), 若观察中发现特殊行为, 则根据该特殊行为的特征与目的来进行命名。待确定犀鸟的所有行为名称后, 将其按照不同功能再度进行分类。在环境编码中, 我们按照犀鸟做出该行为时发生的位置将环境分为6类。由于保护区内不同巢穴所处位置不同, 地形差异较大, 在“非营巢树”的环境中我们难以根据微生境来对其进行划分。基于野外实际观察的可行性, 并考虑到地形植被遮挡带来的视野限制, 我们以距巢树的直线距离将该大类环境划分为3个梯度范围: 1–25 m、25–50 m和> 50 m。这主要是依据不同距离下犀鸟行为的可见性与可辨识程度——通常在25 m以内可较清晰地进行个体行为记录, 25–50 m内尚可辨识行为类型, 超过50 m则仅能判定大体活动状态。按行为发生的频次由低到高划分为偶见行为(+, 0–5%)、一般行为(++, 5%–10%)和常见行为(+++, > 10%) 3类(田军东等, 2011)。

1.2.3 基于PAE编码计算行为多样性

参照朱鹮(*Nipponia nippon*) (朱芸等, 2024)和半

① 李露 (2022) 青头潜鸭(*Aythya baeri*)的行为谱与行为节律研究. 硕士学位论文, 北京林业大学, 北京.
② 庞丽芳 (2023) 笼养白颈长尾雉(*Syrmaticus ellioti*)的行为研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.

放养阿拉伯狒狒(*Papio hamadryas*) (宁致远等, 2017)的行为多样性研究方法, 计算3种犀鸟的各行为多样性指数: 分别统计3种犀鸟的全部行为频次, 计算样本的绝对行为多样性指数(absolute diversity index, A)、最大行为多样性指数(maximum diversity index, A_{max})、相对行为多样性指数(relative diversity index, r)和校正行为多样性指数(regulate diversity index, r-variable)。其中, 绝对行为多样性指数综合反映了实际观测行为的复杂性与不确定性, 受行为类型丰富度和频率均匀度共同影响; 最大行为多样性指数是纯丰富度指标, 代表物种潜在行为库容量; 相对行为多样性指数是纯均匀度指标, 其值越接近1则行为分布越均衡; 校正行为多样性指数是指某一特定行为类别多样性指数。各指数计算公式如下:

$$A = -\sum_{i=1}^{S}(P_i \log_2 P_i) \quad (1)$$

$$A_{max} = \log_2 N \quad (2)$$

$$r = \frac{A}{A_{max}} \quad (3)$$

$$r\text{-variable} = \frac{A}{A_{variable}} \quad (4)$$

其中, $P_i = \frac{f_i}{\sum f}$, f_i为犀鸟第i种行为的发生频次; N为各犀鸟行为谱中所含行为类别数; $A_{variable} = \log_2 n$, 代表特定行为类型(依据变量variable划分)的行为多样性指数, n是特定行为类别的所有行为元素数。

本研究拟通过组间差异比较评估物种及性别对行为多样性的影响。首先, 针对3种犀鸟的各行为多样性指数, 使用Kolmogorov-Smirnov检验进行正态性检验。若数据符合正态分布, 则采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验不同物种间的行为多样性指数差异; 若不符合正态分布, 则采用Kruskal-Wallis检验进行分析(宁致远等, 2017; 白瑞丹等, 2019)。若上述检验结果显示总体存在显著性差异, 则进一步进行事后检验, 以明确具体物种间的差异情况。在性别影响方面, 依据性别对个体进行分组, 分别对各组行为多样性指数进行正态性检验(Shapiro-Wilk检验或Kolmogorov-Smirnov检验)和方差齐性检验(Levene's检验)。若满足正态分布且方差齐性, 采用独立样本t检验分析不同性别间的行为多样性差异; 若不满足前述条件, 则使用Mann-Whitney U检验进行比较。本研究所有数据分析均使用Excel 2010和SPSS 27.0软件完成。

2 结果

2.1 3种犀鸟的行为谱及PAE编码系统

本文累计取样时间为140 d, 共获得视频文件约13,600 min, 其中包含保护区提供的监控视频文件3,490 min, 现场拍摄视频文件10,110 min。经过仔细观察与统计, 本次研究中双角犀鸟和花冠皱盔犀鸟均记录到7种姿势, 冠斑犀鸟记录到6种(表1), 其中"站"和"蹲"为停止或休憩姿势; "走" "跳跃" "飞"

表1 3种犀鸟的姿势编码

Table 1 Posture codes and definitions of three hornbill species

编码 Code	姿势 Posture	描述 Definition	双角犀鸟 Great hornbill	花冠皱盔犀鸟 Wreathed hornbill	冠斑犀鸟 Oriental pied hornbill
P1	站 Standing	双腿或单腿直立以承受身体重量 Stand upright on both legs or one leg to support body weight	√	√	√
P2	蹲 Squatting	双腿弯曲, 略贴于腹部, 背部略低, 身体重心略向后移 Bend both legs, drawing them slightly toward the abdomen, lower the back slightly, and shift the body's center of gravity backward	√	√	√
P3	走 Walking	双脚左右交替移动, 使身体向前或向侧面发生位移 The body moves forward or sideways by alternating steps of the left and right feet	√	√	
P4	跳跃 Jumping	双腿蓄力下蹬以使身体腾空 Bend and forcefully extend both legs to propel the body into the air	√	√	√
P5	飞 Flying	双翅扇动或伸直, 在空中运动 Flapping or extending wings to move through the air	√	√	√
P6	悬挂 Hanging	双腿弯曲, 使重心向上抓住巢口, 身体挂在巢口 Bend the legs to shift the center of gravity upward, grip the nest entrance, and suspend the body from the nest edge	√	√	√
P7	踩背 Treading	交配时雄性踩在雌性背上 During copulation, the male mounts the female from behind	√	√	√

为运动姿势; “悬挂”和“踩背”为繁殖姿势, 这两种动作仅发生在繁殖前期。本研究根据动作的生态功能, 按照其完成时会运用到的部位和器官进行编码(表2)。双角犀鸟和花冠皱盔犀鸟各记录到34种动作, 其中头颈部动作9种, 喙部动作7种, 眼部动作3种, 躯干动作4种, 翅膀动作4种, 腿部动作4种, 尾部动作3种。冠斑犀鸟记录到29种动作, 其中头颈部动作9种, 喙部动作5种, 眼部动作2种, 躯干动作4种, 翼部动作4种, 腿部动作4种, 尾部动作1种。将所有记录到的行为发生环境整合并分类, 3种犀鸟都记录到了6种环境因子(表3)。

由于3种犀鸟的行为种类、行为频率和行为发生环境都有差异, 因此, 本研究对不同物种分别编写了PAE编码系统(附录1), 共7类39种行为, 花冠皱盔犀鸟行为总数最多, 达39种; 双角犀鸟次之, 为38种; 冠斑犀鸟最少, 有26种。

表2　3种犀鸟的动作编码

Table 2　Act codes of three hornbill species

编码 Code	部位 Part	动作 Act	双角犀鸟 Great hornbill	花冠皱盔犀鸟 Wreathed hornbill	冠斑犀鸟 Oriental pied hornbill
1	头颈部 Head and neck	抬头 Head up	√	√	√
2		低头 Head down	√	√	√
3		后仰 Tilt head backward	√	√	√
4		立颈 Erect neck	√	√	√
5		伸颈 Extend neck	√	√	√
6		缩颈 Retract neck	√	√	√
7		左转 Turn left	√	√	√
8		右转 Turn right	√	√	√
9		后转 Turn backward	√	√	√
10	喙 Beak	张 Open beak	√	√	√
11		合 Close beak	√	√	√
12		鸣 Vocalization	√	√	√
13		啄 Peck	√	√	
14		甩 Shake	√	√	
15		衔 Hold in beak	√	√	√
16		吞 Swallow	√	√	√
17	眼部 Eyes	睁眼 Open eyes	√	√	√
18		注视 Stare	√	√	√
19		闭眼 Close eyes	√	√	
20	躯干 Torso	挺背 Arch back	√	√	√
21		屈背 Hunch back	√	√	√
22		起身 Rise up	√	√	√
23		下蹲 Crouch	√	√	√
24	翅 Wings	展翅 Spread wings	√	√	√
25		抖翅 Shake wings	√	√	√
26		扇翅 Flap wings	√	√	√
27		拢翅 Fold wings	√	√	√
28	腿部 Legs	直立 Stand upright	√	√	√
29		弯曲 Bend legs	√	√	√
30		挠 Scratch	√	√	√
31		抓 Grasp	√	√	√
32	尾部 Tail	上翘 Raise tail	√	√	
33		下压 Lower tail	√	√	√
34		排便 Defecate	√	√	

2.2 行为多样性指数

2.2.1 3种犀鸟的行为多样性指数

对3种犀鸟的分析显示, 花冠皱盔犀鸟的最大行为多样性指数最高, 潜在行为库最大; 双角犀鸟与花冠皱盔犀鸟的绝对行为多样性指数相近, 且均高于冠斑犀鸟, 说明双角犀鸟在实际行为表达的丰富度与均衡性上和花冠皱盔犀鸟相当; 3种犀鸟的相对行为多样性指数均极高且接近, 表明行为分布极具均衡性, 无某类或某几类行为占绝对主导的情况(表4)。经Kolmogorov-Smirnov检验, 各指数均不服从正态分布, 因此采用Kruskal-Wallis检验分析物种间的差异。Kruskal-Wallis检验结果表明, 物种间各行为多样性指数均无显著差异(A_{max}: $P = 0.165$; A: $P = 0.565$; r: $P = 0.867$; r-variable: $P = 0.867$), 即物种与各行为多样性指数之间无显著关联。

2.2.2 3种犀鸟不同性别间的行为多样性指数

由于封巢期雌性犀鸟行为无法观察, 因此仅对封巢前和出巢后不同性别的行为多样性进行比较。先对不同性别个体的行为多样性指数进行正态性检验与方差齐性检验, 因各指数不满足正态分布条件, 故采用Mann-Whitney U检验。结果显示, 各行为多样性指数的P值均大于0.05 (A_{max}: $P = 0.488$; A: $P = 0.264$; r: $P = 0.178$; r-variable: $P = 0.302$) (表5), 表明性别对这3种犀鸟的各行为多样性指数无显著影响。

3 讨论

动物行为作为姿势与动作的组合, 本质上是对环境压力的适应性表达。建立动物行为分类系统, 可使行为学研究者能更方便、更系统地查询相关动物的行为数据库(蒋志刚, 2000)。行为谱为动物行为研究提供了标准化的行为定义和分类框架, 是行为生态学和保护生物学的基础工作。通过系统记录和量化动物的姿势、动作及其环境背景, 行为谱能避免研究过程中因主观判断导致的行为识别误差, 从而支持数据的可重复性和可比性, 为定量分析和理论模型的构建奠定科学基础(Martin et al., 2000)。本

表3 3种犀鸟的环境编码

Table 3 Environment codes and classification of three hornbill species

编码 Code	环境 Environment		双角犀鸟 Great hornbill	花冠皱盔犀鸟 Wreathed hornbill	冠斑犀鸟 Oriental pied hornbill
E1	巢树 Nest trees	巢口 Nest entrance	√	√	√
E2		树枝 Branches	√	√	√
E3	非营巢树 Non-nesting trees	1–25 m	√	√	√
E4		25–50 m	√	√	√
E5		> 50 m	√	√	√
E6	空中 Air	空中 Air	√	√	√

表4 3种犀鸟的行为多样性指数

Table 4 Behavioral diversity index of three hornbill species

行为多样性指数 Behavioral diversity index	双角犀鸟 Great hornbill	花冠皱盔犀鸟 Wreathed hornbill	冠斑犀鸟 Oriental pied hornbill
绝对行为多样性指数 Absolute diversity index (A)	4.9534	4.9798	4.4142
最大行为多样性指数 Maximum diversity index (A_{max})	5.2480	5.2854	4.7004
相对行为多样性指数 Relative diversity index (r)	0.9439	0.9422	0.9391
校正行为多样性指数 Regulate diversity index (r-variable)	1.6511	1.6599	1.7077

表5 3种犀鸟不同性别的行为多样性指数

Table 5 Behavioral diversity index of three hornbill species by sex

行为多样性指数 Behavioral diversity index	双角犀鸟 Great hornbill		花冠皱盔犀鸟 Wreathed hornbill		冠斑犀鸟 Oriental pied hornbill	
	雄 Male	雌 Female	雄 Male	雌 Female	雄 Male	雌 Female
绝对行为多样性指数 Absolute diversity index (A)	2.2304	2.2197	2.0640	2.0640	2.2264	1.3455
最大行为多样性指数 Maximum diversity index (A_{max})	3.5850	3.7004	3.3219	3.3219	3.1699	2.5850
相对行为多样性指数 Relative diversity index (r)	0.6221	0.5998	0.6213	0.6213	0.7023	0.5205
校正行为多样性指数 Regulate diversity index (r-variable)	1.4072	1.4004	1.3023	2.0640	1.1132	1.3455

研究基于PAE编码系统构建的3种犀鸟行为谱不仅提供了标准化的行为清单, 也揭示了物种特异性的行为模式。例如, 青头潜鸭(*Aythya baeri*)的“伸翅舒展”行为在相关研究中被归类为整理行为[①]。然而, 我们观察发现, 犀鸟在长时间保持特定姿势后, 例如雄鸟持续警戒后或雌鸟离巢, 常出现“伸翅舒展”动作, 其主要目的是放松肌肉和舒展身体, 而非清洁自身, 该动作通常发生在休息状态下, 因此, 本研究将犀鸟的“伸翅舒展”归类为休憩行为。与“伸翅舒展”情况类似的还有喂食行为, 本研究将喂食行为发生的目的用于区分喂食行为的所属大类。当犀鸟之间的互相喂食行为发生后, 之后并未发生明确的繁殖交配行为, 则我们将该行为目的定义为更偏向于社交而非繁殖。由于封巢期雌鸟处于巢穴内无法观测, 不能确定被喂食的个体究竟是雌鸟还是雏鸟, 因此, 在封巢期间发生的喂食行为, 我们将其统一归为喂食排泄行为的分类中。为了统一3种犀鸟之间的记录, 方便后期数据统计和计算, 当双角犀鸟的雌鸟出巢后, 双亲鸟喂食雏鸟的行为也算入喂食排泄行为中。可以明确发生在雌鸟和雄鸟之间的“互喂”行为, 我们将其归为社会行为。

在对3种犀鸟的观察中, 我们发现它们均表现出复杂的羽毛整理行为。为深入分析这些行为, 本研究依据整理部位的差异, 将羽毛整理行为细分为梳理前胸羽、梳理后背羽、整理飞羽、梳理尾羽、抖动羽毛5个类别。整理行为中的“挠痒”和“仰头磨蹭”则是依据使用部位来进行分类。同样, 在警戒行为的分类上, 根据犀鸟的姿势特征将凝视分为3种——“凝视”是犀鸟并未作出任何肢体反应, 只是注视着威胁的行为, 而“伸头凝视”和“俯身凝视”的区别在于发生这种行为时犀鸟的躯干是向上方倾斜还是向下方倾斜。在鸣声方面, 我们将日常交流的鸣声动作定义为社会行为中的“鸣叫”, 而当犀鸟处于警戒行为中发出的鸣声, 则将其定义为警戒行为中的“惊叫”。

一些行为会出现伴随行为, 例如在休憩行为发生时, 常常会伴随有抖动羽毛、磨喙、鸣叫等行为发生。甩动头部的行为在休憩行为和警戒行为中均有观测到, 当这些伴随行为发生后, 我们也会同时记录该行为数据。而不同的犀鸟面对相同的状况做出的行为也有部分差异, 例如, 我们观测到, 在面对巢穴附近出现入侵者时, 冠斑犀鸟通常会选择藏入附近树丛中并发出惊叫驱赶和恐吓入侵者; 但花冠皱盔犀鸟和双角犀鸟则更倾向于在惊叫的同时利用肢体动作进行驱赶, 这可能反映了物种间体型及反捕食策略的适应性分化(Berger-Tal et al., 2011)。另外, 鸟类繁殖期的行为谱中通常会出现孵卵行为的记录(王朝斌等, 2017; 韩雪松和郭玉民, 2018), 但由于犀鸟在孵化育雏时会将自己封在树洞内, 我们无法观测到巢内犀鸟个体发生的动作, 因此本行为谱中缺少“孵化”相关的动作。

行为多样性是通过对动物整体行为要素及其发生频率进行分析所得的指标, 能够较为直观地揭示动物行为模式的复杂程度(Wemelsfelder et al., 2000)。当行为要素种类越多、行为的发生顺序和时间越不可预测时, 所传递的信息量也随之增加, 反映出更高的行为多样性水平(孟秀祥等, 2006)。本研究首次系统构建了云南盈江同域分布的冠斑犀鸟、双角犀鸟与花冠皱盔犀鸟繁殖期的行为谱及PAE编码系统, 共识别出7类39种行为, 量化分析显示, 3种犀鸟在各行为多样性指数上不存在显著差异, 且不同性别间亦无显著差异。这表明尽管3种犀鸟在行为总数上有差别, 但其行为模式的整体复杂性和多样性在统计学上相似, 这种现象主要归因于密切的系统发育关系以及高度同质化的繁殖期生境与选择压力: 冠斑犀鸟、双角犀鸟与花冠皱盔犀鸟均属犀鸟科(郑光美, 2023), 系统发育关联使其在形态结构、生理机能和基础行为模式上有大量相似性状, 记录到的姿势、动作及核心行为类别在3种犀鸟中高度相似, PAE编码系统也揭示了其共性, 如相同环境编码、姿势和动作编码重叠度高, 密切的亲缘关系是导致整体行为多样性指数无显著差异的根本原因。同时, 本研究在云南铜壁关省级自然保护区盈江片区的犀鸟谷内完成, 该区域为3种犀鸟提供了高度同质化的繁殖期环境, 包括相似植被类型、海拔、树洞巢穴资源, 使它们面临相似选择压力。为了成功繁殖需执行核心、保守的必要行为, 而环境同质化约束行为表达变异范围, 让针对相同生态挑战的适应性行为解决方案趋于收敛, 尽管存在物种特异细微行为差异, 但在PAE编码系统量化评

① 李露 (2022) 青头潜鸭(*Aythya baeri*)的行为谱与行为节律研究. 硕士学位论文, 北京林业大学, 北京.

估的整体多样性水平上未达统计学显著水平。本研究建立的行为谱及PAE编码系统, 为3种濒危犀鸟的行为生态学研究提供了基础量化工具和行为清单, 说明了亲缘关系密切且共享高度同质化栖息地的同域物种, 繁殖期的核心行为及整体多样性可能有显著相似性。

本研究在借鉴现有行为谱术语的基础上, 构建了3种犀鸟的行为谱。然而, 该行为谱仍存在一定局限性。例如, 观察地点的限制使得监测人员在记录远距离行为时面临困难; 此外, 某些行为由于当前观测条件的限制尚未被记录, 行为谱的完整性存在缺口。未来研究应针对这些不足, 拓展观察范围, 改进观测手段, 以填补行为谱中的空缺, 从而完善犀鸟的行为谱, 为制定科学有效的保护策略提供坚实的理论依据。

参考文献

Altmann J (1974) Observational study of behavior: Sampling methods. Behaviour, 49, 227–267.

Bai RD, Cai YH, Zheng CL, Cheng JG, Fu WL, Sheng Y, Meng XX (2019) Relationship between behavioral diversity and musk secretion of captive forest musk deer. Journal of Zhejiang A&F University, 36, 343–348. (in Chinese with English abstract) [白瑞丹, 蔡永华, 郑程莉, 程建国, 付文龙, 盛岩, 孟秀祥 (2019) 圈养林麝泌香期的行为多样性及与麝香分泌的关系. 浙江农林大学学报, 36, 343–348.]

Beltrán JF, Delibes M (1994) Environmental determinants of circadian activity of free-ranging *Iberian lynxes*. Journal of Mammalogy, 75, 382–393.

Berger-Tal O, Polak T, Oron A, Lubin Y, Kotler BP, Saltz D (2011) Integrating animal behavior and conservation biology: A conceptual framework. Behavioral Ecology, 22, 236–239.

Chen TB, Meng YJ, Jiang AW (2007) Distribution and population of oriental pied hornbill in Nonggang Natural Reserve. Journal of Guangxi Agricultural and Biological Science, (1), 20–23. (in Chinese with English abstract) [陈天波, 蒙渊君, 蒋爱伍 (2007) 弄岗自然保护区冠斑犀鸟的分布与种群数量. 广西农业生物科学, (1), 20–23.]

Ellis DH, Archibald GW, Swengel SR, Kepler CB (1991) Compendium of crane behavior. Part 1. Individual (nonsocial) behavior. In: Proceedings of the 1987 International Crane Workshop, pp. 225–234. International Crane Foundation, Baraboo, Wisconsin, USA.

Gao RQ, Gao HY, Sun S, Wang JX, Yang JZ, Gu JY, Hua Y (2024) Construction of ethogram and PAE coding system of wild Chinese pangolin. Chinese Journal of Wildlife, 45, 709–716. (in Chinese with English abstract) [高瑞麒, 高海洋, 孙松, 王镜欣, 杨锦圳, 顾佳音, 华彦 (2024) 野生中华穿山甲行为谱及PAE编码系统的构建. 野生动物学报, 45, 709–716.]

Han LX, Han B, Sun XH, Zeng XL, Liu L (2020) Five species of hornbills in China. Forest & Humankind, (1), 28–41. (in Chinese) [韩联宪, 韩奔, 孙晓宏, 曾祥乐, 刘璐 (2020) 中国的五种犀鸟. 森林与人类, (1), 28–41.]

Han XS, Guo YM (2018) Establishing the individual behavior ethogram for the black necked crane, *Grus nigricollis*, based on field observations. Chinese Journal of Wildlife, 39, 58–79. (in Chinese with English abstract) [韩雪松, 郭玉民 (2018) 基于野外观察的黑颈鹤个体行为谱构建. 野生动物学报, 39, 58–79.]

Hao AX, Deng WH (2014) PAE ethogram characteristics of captive brown-eared pheasant (*Crossoptilon mantchuricum*). Journal of Beijing Normal University (Natural Science), 50, 614–619. (in Chinese with English abstract) [郝爱霞, 邓文洪 (2014) 笼养褐马鸡行为的PAE编码及行为谱特征. 北京师范大学学报(自然科学版), 50, 614–619.]

Jiang ZG (2000) Behavior coding and ethogram of the père David's deer. Acta Theriologica Sinica, 20, 1–12. (in Chinese) [蒋志刚 (2000) 麋鹿行为谱及PAE编码系统. 兽类学报, 20, 1–12.]

Li Y, Ren BP, Li YH, Li DY, Hu J (2013) Behavior ethogram and PAE coding system of *Rhinopithecus bieti*. Sichuan Journal of Zoology, 32, 641–650. (in Chinese with English abstract) [李勇, 任宝平, 李艳红, 黎大勇, 胡杰 (2013) 滇金丝猴的行为谱及PAE编码系统. 四川动物, 32, 641–650.]

Liu H, Yang H (2022) Plant diversity in Tongbiguan Provincial Nature Reserve of Yunnan. Forestry Investigation and Planning, 47(4), 55–59. (in Chinese with English abstract) [刘鸿, 杨韩 (2022) 云南铜壁关自然保护区的植物多样性分析. 林业调查规划, 47(4), 55–59.]

Liu HJ, Lü X, Wang XF, Kou WL, Miao GH, Yuan H (2021) Behavioral ethogram and posture-act-environment coding system of *Capricornis sumatraensis*. Biodiversity Science, 29, 1650–1657. (in Chinese with English abstract) [刘怀君, 吕旭, 王晓芳, 寇卫利, 缪国辉, 袁华 (2021) 中华鬣羚行为谱及PAE编码系统的建立. 生物多样性, 29, 1650–1657.]

Liu L, Xiao AG, Zhao TJ, Feng XM, Shen SX, Lu XW, Guan HW, Zhao DP (2023) Behavioral ethogram and posture-act-environment coding system of wild leopard cats (*Prionailurus bengalensis*) based on infrared camera technology. Acta Theriologica Sinica, 43, 270–279. (in Chinese with English abstract) [刘玲, 肖爱刚, 赵铁建, 冯小梅, 沈素侠, 卢宪旺, 关洪武, 赵大鹏 (2023) 基于红外相机技术的野生豹猫行为谱和PAE编码系统. 兽类学报, 43, 270–279.]

Liu PZ, Chen JZ, Fan R, He Y, Zhang YR, Lu K, Zhang XM, Zeng Q, Lei GC (2023) Ethogram and PAE (posture-act-environment) coding system of scaly-sided merganser during winter. Chinese Journal of Wildlife, 44, 106–117. (in Chinese with English abstract) [刘培中, 陈俊竹, 樊荣, 何颖, 张昱冉, 卢凯, 张新苗, 曾晴, 雷光春 (2023) 中华秋沙鸭越冬期行为谱及PAE编码系统. 野生动物学报, 44, 106–117.]

Lo YFP, Chan BPL, Li F, Zheng X, Nong LC (2020) Breeding

biology of oriental pied hornbill (*Anthracoceros albirostris*) in Xidamingshan, Guangxi, China. Chinese Journal of Zoology, 55, 720–729. (in Chinese with English abstract) [罗益奎, 陈辈乐, 李飞, 郑玺, 农立初 (2020) 广西西大明山冠斑犀鸟的繁殖生物学. 动物学杂志, 55, 720–729.]

Lo YFP, Jiang AW, Chan BPL, Ng SC, Xie NW, Que TC, Li F (2013) Population number and distribution of oriental pied hornbill in Guangxi, China. Biodiversity Science, 21, 352–358. (in Chinese with English abstract) [罗益奎, 蒋爱伍, 陈辈乐, 吴世捷, 谢乃文, 阙腾程, 李飞 (2013) 广西冠斑犀鸟的种群数量及分布状况. 生物多样性, 21, 352–358.]

Ma XJ, Gao F, Mu YQ, Xu F (2025) Behavioral ethogram and PAE coding system of Tianshan red deer based on infrared camera technology. Chinese Journal of Zoology, 60, 1–11. (in Chinese with English abstract) [马雪君, 高峰, 穆玉琴, 徐峰 (2025) 基于红外相机技术的天山马鹿行为谱及PAE编码系统. 动物学杂志, 60, 1–11.]

Makkink GF (1936) An attempt at an ethogram of the European avocet (*Recurvirostra avosetta* L.), with ethological and psychological remarks. Ardea Wageningen, 25, 1–62.

Martin TE, Scott J, Menge C (2000) Nest predation increases with parental activity: Separating nest site and parental activity effects. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 267, 2287–2293.

Meng XX, Yang QS, Feng ZJ, Xia L, Feng JC, Zhou YJ, Xu HF (2006) Behavioral diversity of captive alpine musk deer in Xinglongshan musk deer farm. Acta Zoologica Sinica, 52, 1026–1033. (in Chinese with English abstract) [孟秀祥, 杨奇森, 冯祚建, 夏霖, 冯金朝, 周宜君, 徐宏发 (2006) 兴隆山圈养马麝的行为多样性. 动物学报, 52, 1026–1033.]

Ning ZY, Dong GX, Tang H, Lan DY, Hu HJ (2017) Behavioral diversity of semi-captive hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) on the basis of the PAE coding system. Biodiversity Science, 25, 1008–1018. (in Chinese with English abstract) [宁致远, 董贵信, 唐虹, 蓝道英, 胡慧建 (2017) 基于PAE编码系统的半放养阿拉伯狒狒的行为多样性. 生物多样性, 25, 1008–1018.]

Que TC, Hu YL, Pan ZW, Zhang CC, Qing BS (2005) Preliminary observation on *Anthracoceros coronatus* breeding ecology in captivity. Sichuan Journal of Zoology, 24, 577–581. (in Chinese with English abstract) [阙腾程, 胡艳玲, 潘志文, 张才昌, 青秉盛 (2005) 笼养冠斑犀鸟繁殖生态的初步观察. 四川动物, 24, 577–581.]

Tian JD, Wang ZL, Lu JQ, Guo XB, Liu JD (2011) PAE coding system-based ethogram of Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, Henan Province, China. Acta Theriologica Sinica, 31, 125–140. (in Chinese with English abstract) [田军东, 王振龙, 路纪琪, 郭相保, 刘金栋 (2011) 基于PAE编码系统的太行山猕猴行为谱. 兽类学报, 31, 125–140.]

Wang CB, Huang Y, Dong X, Li JG, Zhou CQ (2017) Ethogram and PAE coding system of *Rostratula benghalensis* in breeding period. Sichuan Journal of Zoology, 36, 412–419. (in Chinese with English abstract) [王朝斌, 黄燕, 董鑫, 李建国, 周材权 (2017) 彩鹬繁殖期行为谱及PAE编码系统. 四川动物, 36, 412–419.]

Wemelsfelder F, Haskell M, Mendl MT, Calvert S, Lawrence AB (2000) Diversity of behaviour during novel object tests is reduced in pigs housed in substrate-impoverished conditions. Animal Behaviour, 60, 385–394.

Wu T, Lian XM, Miao ZY, Li HQ, Chen JP, Wang D, Zhang TZ (2021) Ethogram and PAE coding system for Tibetan antelope (*Pantholops hodgsonii*). Chinese Journal of Ecology, 40, 1449–1457. (in Chinese with English abstract) [吴彤, 连新明, 苗紫燕, 李宏奇, 陈佳萍, 王东, 张同作 (2021) 藏羚行为的PAE编码系统. 生态学杂志, 40, 1449–1457.]

Xiao J, Zheng WC, Jin GX, Li DY (2016) Ethogram of *Macaca thibetana* in Minshan Mountains on the basis of PAE coding system. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 37(5), 55–60. (in Chinese with English abstract) [肖俊, 郑维超, 金贵祥, 黎大勇 (2016) 基于PAE编码的岷山藏酋猴(*Macaca thibetana*)行为谱. 四川林业科技, 37(5), 55–60.]

Xiao ZQ, Ma CC, Dai J, Du F (2016) Analysis on diversity of vines in Tongbiguan Nature Reserve. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 24, 437–443. (in Chinese with English abstract) [肖之强, 马晨晨, 代俊, 杜凡 (2016) 铜壁关自然保护区藤本植物多样性研究. 热带亚热带植物学报, 24, 437–443.]

Zheng GM (2023) Checklist 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4版). 科学出版社, 北京.]

Zhou YF, Zhao TJ, Feng XM, Sun GM, Wang YS, Shen SX, Lu XW, Guan HW, Zhang WB, Zhao DP (2023) Behavioral ethogram and PAE coding system of wild koklass pheasants based on infrared camera technology. Chinese Journal of Wildlife, 44, 347–357. (in Chinese with English abstract) [周一凡, 赵铁建, 冯小梅, 孙国明, 王玉申, 沈素侠, 卢宪旺, 关洪武, 张卫兵, 赵大鹏 (2023) 基于红外相机技术的野生勺鸡行为谱及PAE编码系统. 野生动物学报, 44, 347–357.]

Zhu Y, Wang KH, Li HL, Xu XL, Duan WB, Chen H, Qiu GQ, Chen WH, Lu J, Ding CQ (2024) Ethogram and PAE coding system of Crested Ibis in non-breeding season. Biodiversity Science, 32, 24075. (in Chinese with English abstract) [朱芸, 王凯红, 李洪磊, 徐向龙, 段文斌, 陈浩, 邱国强, 陈卫华, 卢靖, 丁长青 (2024) 朱鹮非繁殖期行为谱及PAE编码系统. 生物多样性, 32, 24075.]

(责任编委: 蒋志刚　责任编辑: 闫文杰、黄祥忠)

附录　Supplementary Material

http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025250

杨恩美, 杨祖伟, 鲁茜, 左安如, 李月体, 段玉宝 (2026) 云南盈江3种犀鸟繁殖期的行为谱及PAE编码系统的建立. 生物多样性, 34, 25250. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025250

附录1　3种犀鸟描述性行为谱及PAE编码系统

Appendix 1　Descriptive ethogram and PAE coding system for three hornbill species

一、描述性行为谱

1. 运动行为(Move behaviour)

运动行为包括行走、跳跃、飞行和降落, 发生在营巢树上或附近的树丛中。行走时, 双腿交替迈步, 双翅合拢或展开; 跳跃是通过双腿同时发力实现短距离移动; 飞行时, 犀鸟通过双翅扇动产生升力和推力, 利用尾羽调节方向和平衡。

(1)行走(Walking): 双腿交替迈步并落地, 推动身体重心前移, 实现连续的行进动作。

(2)跳跃(Jumping): 双翅紧贴身体, 腿部肌肉爆发性收缩向下蹬地, 推动身体短暂腾空后再次落地, 实现连续的跳跃式移动。

(3)张翅跳跃(Jump with wings): 与跳跃动作类似, 腿部发力蹬地使身体腾空, 同时双翅向外舒展以增加升力, 辅助身体在空中移动。

(4)振翅起飞(Flapping for flight): 身体通过腿部肌肉爆发性收缩向上跃起, 同时双翅快速扇动产生升力, 完成从地面到空中的起飞过程。

(5)下落起飞(Dive-initiated takeoff): 身体重心前倾并自然下落, 同时双翅充分展开以利用空气动力学升力, 实现高效的滑翔飞行。

(6)飞行(Flying): 头颈保持水平以减小空气阻力, 双腿向后伸直以维持身体平衡, 同时双翅快速扇动产生推力, 实现高效的前向飞行。

(7)滑行(Gliding): 与主动飞行类似, 双翅充分舒展并保持静止, 利用空气动力学升力实现滑翔, 在空中高效移动。

(8)降落(Alighting): 双翅略微后展以调节姿态, 双腿前伸并张开爪部, 精准抓住树枝后迅速合拢双翅和爪, 维持身体稳定平衡。

2. 休憩行为(Rest behaviour)

休憩行为包括站姿休憩、蹲姿休憩、伸翅舒展和晾晒羽毛。站姿休憩时, 犀鸟双腿站立, 双翅紧贴身体; 蹲姿休憩则双腿弯曲, 身体贴近支撑面, 头颈微缩以降低重心; 伸翅舒展通过展开双翅放松肌肉, 晾晒羽毛则是利用阳光杀菌或调节体温。

(1)站姿休憩(Perching): 双翅紧贴身体合拢, 双腿自然伸直, 身体保持放松姿态站立于树枝上, 双眼可能睁开或闭合, 呈现典型的休憩状态。

(2)蹲姿休憩(Crouching rest): 双翅紧贴身体合拢, 双腿弯曲以降低重心, 头颈微微下缩, 身体放松地蹲伏在树枝上, 双眼可能睁开或闭合, 呈现典型的蹲姿休憩状态。

(3)伸翅舒展(Wing stretching): 一侧翅膀紧贴身体合拢, 另一侧翅膀用力向下伸展, 身体重心向伸展侧倾斜, 同时头颈部向上伸长以维持平衡。

(4)晾晒羽毛(Sunbathing): 身体大幅前倾并下蹲, 双翼半开向外伸展, 使背部及飞羽充分暴露于阳光下。

3. 整理行为(Storing behaviour)

整理行为主要包括用喙梳理羽毛、涂抹尾脂腺分泌物和去除寄生虫。犀鸟通过喙部整理飞羽、尾羽及体羽等行为, 确保羽毛排列整齐、防水并维持飞行功能; 同时, 尾脂腺分泌物被均匀涂抹于羽毛表面以增强防水性。此外, 整理行为还有利用树皮的摩擦力保持喙部整洁, 维持其形状和功能。

(1)梳理前胸羽(Preening breast feathers): 喙部保持紧闭, 头部向下弯曲, 使喙尖在胸前羽毛中轻柔滑动, 呈现典型的梳理前胸羽毛行为。

(2)梳理后背羽(Preening back feathers): 喙部保持紧闭, 头颈部向后弯曲, 使喙尖在背部羽毛中轻柔滑动, 呈现典型的梳理后背羽毛行为。

(3)整理飞羽(Preening flight feathers): 头颈部向后弯曲, 喙部插入飞羽中, 通过小幅开合啄咬并滑动, 清理羽毛上的污垢和寄生虫, 维持飞行功能。

(4)梳理尾羽(Preening tail feathers): 头颈部向后弯曲, 喙部精准咬住尾羽根部, 沿羽轴方向向外滑动, 清理羽毛并理顺结构, 确保飞行平衡。

(5)抖动羽毛(Feather shaking): 头颈部向上伸长, 双翅略微张开, 以颈部为轴心快速抖动身体, 去除羽毛上的水分或异物, 维持羽毛健康。

(6)甩动头部(Head shaking): 头部以颈部为轴心快速甩动, 利用离心力去除羽毛上的水分、灰尘或寄生虫, 保持羽毛清洁和功能完整。

(7)磨喙(Beak grinding): 身体前倾, 颈部向下弯曲, 喙部贴近树枝表面并快速滑动摩擦, 通过磨喙行为去除老化角质层, 维持喙部整洁和功能。

(8)啄击树干(Tree pecking): 身体前倾, 颈部向下弯曲, 喙部反复向下啄击树枝, 通过敲击行为保持喙部整洁。

(9)挠痒(Scratching): 头部向左或右歪曲, 双翅略微向后移动, 单脚抬起并用爪抓挠头部, 缓解瘙痒或去除羽毛中的寄生虫。

(10)仰头磨蹭(Head-throwing rubbing): 头颈部向后弯曲直至接触背部, 通过小幅度左右转头磨蹭背部羽毛, 清理头颈部羽毛或缓解瘙痒。

4. 警戒行为(Vigilance behaviour)

犀鸟的警戒行为包括凝视、鸣叫报警和肢体威胁。犀鸟会在探巢、喂食或休憩时抬头观察周围环境, 发现不利个体时发出特定鸣叫警告或利用个别身体部位警告或威胁入侵者。

(1)凝视(Fixed gaze): 身体竖直站立并保持静止, 单眼或双眼持续注视干扰源, 呈现典型的警戒行为, 以评估潜在威胁并准备应对。

(2)伸头凝视(Head-extending gaze): 身体直立, 头颈部向上伸长并保持静止, 单眼或双眼专注注视干扰源, 呈现典型的警戒行为以评估潜在威胁。

(3)俯身凝视(Crouching stare): “身体前倾, 头颈部向下或向前伸长并保持静止, 单眼或双眼专注注视干扰源, 以评估潜在威胁。

(4)扇翅恐吓(Wing flapping display): 身体和头颈部竖直挺立, 双翼完全展开并朝向干扰源快速扇动, 通过威吓行为驱赶入侵者或保护领地。

(5)惊叫(Alarm call): 个体受到惊扰时, 迅速抬头并发出恐吓或警戒的鸣叫声, 以警告同伴或驱赶潜在威胁。

(6)撞喙恐吓(Aggressive beak display): 身体和头颈部向干扰源方向伸长, 喙部快速张合并发出响亮的敲击声, 通过恐吓行为驱赶潜在威胁。

5. 繁殖行为(Breeding behaviour)

本研究所观察到的犀鸟繁殖行为包括探巢、踩背和互相梳羽。探巢行为表现为雄鸟频繁检查巢洞, 确保其安全性; 踩背行为是雄鸟站在雌鸟背部, 为交配做准备; 互相梳羽则通过喙部梳理配偶的羽毛, 增强配偶间的社会纽带。这些行为不仅有助于繁殖成功, 还反映了犀鸟复杂的社会互动和繁殖策略。

(1)探巢(Nest inspection): 脚部紧紧抓住巢口边缘, 身体悬挂在巢外, 头颈部伸入巢穴内部, 仔细探查巢内环境, 确认巢穴的安全性和适宜性。

(2)踩背(Mounting): 雌鸟身体前倾并降低重心, 使雄鸟能够稳定站立在其背部, 尾部下压以完成交配行为, 确保繁殖成功。

(3)互相梳羽(Mutual preening): 个体伸长头颈部, 将喙部插入对方羽毛中, 通过滑动或轻轻啄咬清理羽毛, 增强配偶间的社会纽带。

6. 喂食排泄行为(Feeding time)

喂食排泄行为包括喂食、反刍和排泄。喂食行为中, 亲鸟将食物带回巢穴, 通过反刍或直接喂食给巢内亲鸟或雏鸟; 排泄行为包括排尿和排粪, 通常同时进行以节省能量。排泄时, 犀鸟通过泄殖腔将尿液以尿酸形式和粪便一同排出, 排泄物常呈白色(尿酸)与深色(粪便)混合。

(1)低头吐食(Trophallaxis): 头颈部向下弯曲, 通过肌肉收缩将食物从嗉囊中吐出, 食物沿喙部下滑并停留在嘴尖, 准备喂食雏鸟或配偶。

(2)仰头进食(Head-tilting feeding): 头颈部向后仰, 将食物微微抛起, 随后张大喙部接住食物并使其重新进入嗉囊, 完成食物的更换或储存。

(3)衔食递交(Food transfer): 亲鸟头颈部向巢穴方向伸长, 喙尖精准夹持食物, 通过反复递送将食物送入巢内, 确保巢内亲鸟或雏鸟能获得充足营养。

(4)站式排泄(Standing defecation): 双腿完全伸直, 身体重心下移并向前伸长, 尾部下压以排泄粪便, 呈现典型的排便姿态。

(5)蹲式排泄(Squatting defecation): 双腿弯曲蹲伏在树枝上, 身体重心略微后移并向上伸长, 尾部下压以排泄粪便。

7. 社会行为(Society behaviour)

本研究所观察到的社会行为包括鸣叫、互喂和撞喙交流。鸣叫行为用于领地宣示或个体之间的沟通; 互喂表现为个体间通过喙部传递食物, 常见于配偶或亲子间, 以加强社会纽带; 撞喙交流则是喙部轻触或碰撞, 用于友好互动或冲突解决。这些行为反映了犀鸟复杂的社会互动。

(1)鸣叫(Vocalization): 站立在树枝上, 头颈部伸长, 喙部缓慢张合并发出低频率叫声, 用于领地宣示或与配偶进行远距离交流。

(2)互喂(Allofeeding): 头颈部向目标伸长, 喙尖携带食物进行给予或接受, 常见于配偶间的食物分享行为。

(3)撞喙交流(Beak clashing): 雌鸟和雄鸟喙部交错接触, 通过快速张合轻轻撞击, 进行友好的撞喙交流, 以加强配偶关系或传递社交信息。

二、PAE 编码系统。+++代表发生的频率较高(> 10%), ++代表发生的频率中等(5%–10%), +代表发生的频率较低(< 5%)。在观察时期中, E 代表发生在封巢前期, M 代表发生在封巢期, L 代表发生在出巢期。+++ indicates a relatively high frequency of occurrence (>10%), ++ indicates a moderate frequency (5%–10%), and + indicates a relatively low frequency (<5%). During the observation period, E represents the early sealing stage, M represents the sealing stage, and L represents the fledging stage.

表 1 双角犀鸟 PAE 编码

Table 1 PAE coding for *Buceros bicornis*

行为类型 Behavior types	雄性 Male	雌性 Female	观察时期 Observation period	编码 Code	PAE 编码 PAE code		
					姿势 Posture (P)	动作 Action (A)	环境 Environment (E)
运动行为							
行走	+	+	E, M, L	1	P1	5, 11, 17, 21, 27, 28	E2
跳跃	++	+	E, M, L	2	P4	5, 11, 17, 21,27,28,32	E2, E3, E4, E5
张翅跳跃	+		E	3	P1, P4	11, 20, 24, 29	E2, E4
振翅起飞	++	+	E, M, L	4	P1, P4, P5	4, 11, 17, 20, 26, 28	E2, E3, E4, E5
下落起飞	++	++	E, M, L	5	P1, P5	2, 11, 17, 21, 26, 28	E1, E2, E3, E4, E5
飞行	+++	+++	E, M, L	6	P5	5, 11, 17 ,26	E6
滑行	++	++	E, M, L	7	P5	5, 11, 17, 24	E6
降落	+++	+++	E, M, L	8	P1, P5	2, 11, 17, 21, 27, 31	E2, E3, E4, E5, E6
休憩行为							
站姿休憩	+++	++	E, M, L	9	P1	4, 11, 17, 27, 28	E2, E3, E4, E5
蹲姿休憩		+	E, L	10	P2	6, 11, 19, 23, 27, 29	E2, E3
伸翅舒展	+	+	E, L	11	P1	6, 11, 17, 20, 24, 28	E2, E3
晾晒羽毛	+	+	M, L	12	P2	6, 11, 17, 21, 24, 29	E3, E4
整理行为							
梳理前胸羽	++	++	E, M, L	13	P1	2, 10, 11, 17, 21, 27, 28	E2, E3, E4, E5
梳理后背羽	++	++	E, M, L	14	P1	9, 10, 11, 17, 20, 27, 28	E2, E3, E4, E5
整理飞羽	+	+	E, M, L	15	P1	7, 8, 10, 11, 17, 20, 24, 28	E2, E3, E4, E5
梳理尾羽	+	+	E, M, L	16	P1	5, 9, 10, 11, 15, 20, 27, 28, 32	E2, E3, E4
抖动羽毛	+	+	E, M, L	17	P1	11, 17, 20, 25, 28	E2, E3
甩动头部	++	+	E, M, L	18	P1	7, 8, 11, 17, 27, 28	E2, E3, E4, E5

行为类型 Behavior types	雄性 Male	雌性 Female	观察时期 Observation period	编码 Code	PAE 编码 PAE code		
					姿势 Posture (P)	动作 Action (A)	环境 Environment (E)
磨喙	++	++	E, M, L	19	P1	2, 7, 8, 17, 21, 27, 28	E2, E3, E4, E5
啄击树干	+	+	E, M, L	20	P1	1, 2, 13, 17, 21, 27, 28	E2, E3, E4
挠痒	+		M	21	P1	2, 6, 11, 17, 21, 27, 29, 30	E2
仰头磨蹭	+		M, L	22	P1	3, 11, 17, 20, 27, 28	E2, E3
警戒行为							
凝视	++	++	E, L	23	P1	4, 11, 18, 20, 27, 28	E2, E3, E4
伸头凝视	+	+	E, L	24	P1	1, 5, 11, 18, 20, 27, 28	E3
俯身凝视	+	+	E, L	25	P1	2, 5, 11, 18, 21, 27, 28	E2
扇翅恐吓							
惊叫	+	+	M, L	26	P1	1, 5, 12, 18, 20, 27, 28	E2, E3, E4
撞喙恐吓	+	+	E	27	P1	5, 10, 11, 18, 21, 27, 28	E2
繁殖行为							
探巢	++	++	E	28	P6	5, 11, 21, 26, 27, 31, 33	E1
踩背	+	+	E	29	P7	2, 11, 17, 22, 23, 27, 28, 29, 33	E2
互相梳羽	+	+	E	30	P1	5, 7, 8, 10, 11, 17, 21, 27, 28	E2, E4, E5
喂食排泄行为							
低头吐食	+++	+	E, M, L	31	P1	2, 6, 10, 15, 17, 21, 27, 28	E1, E2, E3, E4
仰头进食	+++	+	E, M, L	32	P1	1, 4, 15, 16, 17, 20, 27, 28	E1, E2, E3, E4
衔食递交	+++	+	E, M, L	33	P1	5, 15, 17, 21, 27, 28	E1
站式排泄	+	+	M, L	34	P1	4, 11, 17, 20, 27, 28, 33, 34	E2
蹲式排泄		+	L	35	P2	4, 11, 17, 20, 27, 29, 33, 34	E2, E3
社会行为							
鸣叫	++	+	E, L	36	P1	1, 4, 12, 17, 20, 27, 28	E2, E3, E4, E5
互喂	+	+	E, L	37	P1	5, 10, 11, 15, 16, 17, 21, 27, 28	E2, E3
撞喙交流	+	+	E, L	38	P1	5, 10, 11, 17, 21, 27, 28	E2, E3, E4

表 2 花冠皱盔犀鸟 PAE 编码

Table2 PAE Coding for *Rhyticeros undulatus*

行为类型 Behavior types	雄性 Male	雌性 Female	观察时期 Observation period	编码 Code	PAE 编码 PAE code		
					姿势 Posture (P)	动作 Action (A)	环境 Environment (E)
运动行为							
行走	+	+	E, M	1	P1	5, 11, 17, 21, 27, 28	E2
跳跃	+++	+++	E, M, L	2	P4	5, 11, 17, 21, 27, 28, 32	E2, E3, E4, E5
张翅跳跃	+		E	3	P1, P4	11, 20, 24, 29	E2, E4
振翅起飞	++	++	E, M, L	4	P1, P4, P5	4, 11, 17, 20, 26, 28	E2, E3, E4, E5
下落起飞	++	+	E, M, L	5	P1, P5	2, 11, 17, 21, 26, 28	E1, E2, E3, E4, E5
飞行	+++	+++	E, M, L	6	P5	5, 11, 17, 26	E6
滑行	++	+	E, M, L	7	P5	5, 11, 17, 24	E6
降落	+++	+++	E, M, L	8	P1, P5	2, 11, 17, 21, 27, 31	E2, E3, E4, E5, E6
休憩行为							
站姿休憩	+	++	E, M, L	9	P1	4, 11, 17, 27, 28	E2, E3, E4, E5
蹲姿休憩	+	++	E, L	10	P2	6, 11, 19, 23, 27, 29	E2, E3, E4
伸翅舒展	+	+	E, M, L	11	P1	6, 11, 17, 20, 24, 28	E2, E3, E4
晾晒羽毛	+	+	E, M	12	P2	6, 11, 17, 21, 24, 29	E3
整理行为							
梳理前胸羽	++	++	E, M, L	13	P1	2, 10, 11, 17, 21, 27, 28	E2, E3, E4, E5
梳理后背羽	++	++	E, M, L	14	P1	9, 10, 11, 17, 20, 27, 28	E2, E3, E4, E5
整理飞羽	++	++	E, M	15	P1	7, 8, 10, 11, 17, 20, 24, 28	E2, E3, E4, E5
梳理尾羽	+	+	E, M, L	16	P1	5, 9, 10, 11, 15, 20, 27, 28, 32	E2, E3, E4
抖动羽毛	+	+	E, M	17	P1	11, 17, 20, 25, 28	E3, E4, E5
甩动头部	++	+	E, M, L	18	P1	7, 8, 11, 17, 27, 28	E2, E3, E4
磨喙	+	+	E, M, L	19	P1	2, 7, 8, 17, 21, 27, 28	E2, E5
啄击树干	+	+	E, M, L	20	P1	1, 2, 13, 17, 21, 27, 28	E2, E4, E5
挠痒	+	+	M	21	P1	2, 6, 11, 17, 21, 27, 29, 30	E2

行为类型 Behavior types	雄性 Male	雌性 Female	观察时期 Observation period	编码 Code	PAE 编码 PAE code		
					姿势 Posture (P)	动作 Action (A)	环境 Environment (E)
仰头磨蹭	+		M	22	P1	3, 11, 17, 20, 27, 28	E2, E3, E5
警戒行为							
凝视	++	++	E, L	23	P1	4, 11, 18, 20, 27, 28	E2, E3
伸头凝视	+	+	E	24	P1	1, 5, 11, 18, 20, 27, 28	E2
俯身凝视	+		E	25	P1	2, 5, 11, 18, 21, 27, 28	E3
扇翅恐吓	+		E, M	26	P1, P4	4, 10, 11, 18, 20, 26, 28	E2
惊叫	+	+	E, M	27	P1	1, 5, 12, 18, 20, 27, 28	E2
撞喙恐吓	+	+	E, M	28	P1	5, 10, 11, 18, 21, 27, 28	E2
繁殖行为							
探巢	++	+	E	29	P6	5, 11, 21, 26, 27, 31, 33	E1
踩背	+	+	E	30	P7	2, 11, 17, 22, 23, 27, 28, 29, 33	E2, E3, E5
互相梳羽	+	+	E	31	P1	5, 7, 8, 10, 11, 17, 21, 27, 28	E2, E4
喂食排泄行为							
低头吐食	+++	+	E, M	32	P1	2, 6, 10, 15, 17, 21, 27, 28	E1, E2, E3
仰头进食	+++	+	E, M	33	P1	1, 4, 15, 16, 17, 20, 27, 28	E1, E2, E3
衔食递交	+++	+	E, M	34	P1	5, 15, 17, 21, 27, 28	E1, E2, E3
站式排泄		+	E	35	P1	4, 11, 17, 20, 27, 28, 33, 34	E2
蹲式排泄		+	E, L	36	P2	4, 11, 17, 20, 27, 29, 33, 34	E2, E3
社会行为							
鸣叫	++	+	E, M	37	P1	1, 4, 12, 17, 20, 27, 28	E2, E3, E4
互喂	+	+	E	38	P1	5, 10, 11, 15, 16, 17, 21, 27, 28	E2
撞喙交流	+	+	E	39	P1	5, 10, 11, 17, 21, 27, 28	E2

表 3 冠斑犀鸟 PAE 编码

Table 3 PAE Coding for *Anthracoceros albirostris*

行为类型 Behavior types	雄性 Male	雌性 Female	观察时期 Observation period	编码 Code	PAE 编码 PAE code		
					姿势 Posture (P)	动作 Action (A)	环境 Environment (E)
运动行为							
跳跃	+++	+++	E, M, L	1	P4	4, 11, 17, 20, 27, 28	E2, E3, E4, E5
振翅起飞	+	+	E, M, L	2	P1, P4, P5	5, 11, 17, 20, 26, 29	E2, E3, E4, E5
下落起飞	++	++	E, M, L	3	P1, P5	6, 12, 17, 21, 26, 28	E1, E2, E3, E4, E5
飞行	++	+	E, M, L	4	P5	5, 11, 17, 20, 26, 28	E6
滑行	+	+	E, M, L	5	P5	5, 11, 17, 20, 24, 28	E6
降落	+	+	E, M, L	6	P1, P5	2, 11, 17, 26, 31	E2, E3, E4, E5, E6
休憩行为							
站姿休憩	+++	+++	E, M, L	7	P1	4, 11, 17, 20, 27, 28	E2, E3, E4, E5
蹲姿休憩		+	E	8	P2	6, 11, 17, 23, 27, 29	E2, E4
整理行为							
梳理前胸羽	++	++	E, M, L	9	P1	2, 5, 10, 11, 17, 20, 27, 28	E2, E3, E4, E5
梳理后背羽	++	++	E, M, L	10	P1	2, 5, 9, 11, 17, 20, 27, 28	E2, E3, E4, E5
整理飞羽	+	+	E, M	11	P1	2, 5, 7, 8, 10, 11, 17, 20, 24, 28	E2, E3, E4, E5
抖动羽毛	+	+	E, M	12	P1	4, 11, 17, 20, 25, 28	E3, E4
挠痒	+		E	13	P1	3, 11, 17, 21, 27, 29, 30	E2, E4
警戒行为							
凝视	+++	++	E, M, L	14	P1	1, 7, 8, 11, 18, 20, 27, 28	E2, E3, E4
伸头凝视	++	++	E, M, L	15	P1	5, 11, 18, 20, 27, 28	E2, E3, E4
俯身凝视	++		E, L	16	P1	2, 5, 11, 18, 21, 27, 28	E2, E3, E4
扇翅恐吓	+		E	17	P1	1, 10, 18, 26, 28	E2
惊叫	+	+	E	18	P1	1, 12	E2, E3
撞喙恐吓	+	+	E	19	P1, P6	5, 18, 21, 27	E1
繁殖行为							

行为类型 Behavior types	雄性 Male	雌性 Female	观察时期 Observation period	编码 Code	PAE 编码 PAE code		
					姿势 Posture (P)	动作 Action (A)	环境 Environment (E)
探巢	+++	+++	E	20	P6	5, 6, 21, 31, 33	E1
踩背	++	++	E	21	P7	2, 11, 17, 21, 24, 25, 29, 33	E2, E3, E4
喂食排泄行为							
低头吐食	+++	+	E, M	22	P1, P6	2, 15, 21, 27, 28, 29	E1, E2
仰头进食	++	+	E, M	23	P1, P6	1, 4, 16, 22, 23, 27, 28, 29	E1, E2
衔食递交	+++		E	24	P1	5, 15, 17, 21, 27, 28	E2, E3
社会行为							
鸣叫	++	+	E, M	25	P1, P5	1, 4, 12, 17, 20, 27, 28	E2, E3
互喂	+	+	E	26	P1	5, 10, 11, 15, 16, 17, 21, 27, 28	E2

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (2): 25374, pages 1–15
doi: 10.17520/biods.2025374
cstr: 32101.14.biods.2025374

•研究报告•

海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭溪流鱼类群落特征及其对土地利用的响应

高雯琪[1,2], 向景荣[1,3], 赵耀[1], 范灵霜[1], 谷圆[3,4], 邵韦涵[3,4], 李高俊[3,4], 赵光军[3,4], 陈明斌[5], 蔡杏伟[3,4*], 陈凯[6*]

1. 海南大学海洋生物与水产学院, 海口 570228; 2. 海南大学生态学院, 海口 570228; 3. 海南省海洋与渔业科学院, 海口 571126; 4. 海南淡水生物资源及生态环境保护研究中心, 海口 571126; 5. 海南热带雨林国家公园管理局黎母山分局, 海南琼中 572900; 6. 南京林业大学生态与环境学院, 南京 210037

摘要: 海南热带雨林国家公园是我国重要的生物多样性热点区域之一, 过去的几十年里受到森林砍伐、农业扩张和城镇化等土地利用改变的显著影响。目前, 关于该区域溪流鱼类群落结构特征及其对土地利用变化响应特征的系统性研究仍较为缺乏。本研究于2024–2025年期间, 在海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭及其周边溪流的40个点位进行了鱼类和环境数据的采集和调查工作。通过多元统计方法分析比较了黎母山和尖峰岭鱼类群落物种组成和多样性的空间分布格局及差异, 采用相似性百分比分析识别了导致鱼类群落组成差异的显著物种, 并利用随机森林模型解析土地利用变化影响下溪流鱼类多样性的关键影响因子及其非线性响应关系。研究结果表明, 黎母山和尖峰岭的鱼类群落组成的空间分布格局存在显著性差异, 细尾白甲鱼(*Onychostoma lepturum*)、拟细鲫(*Aphyocypris normalis*)、海南马口鱼(*Opsariichthys hainanensis*)和嘉积小鳔鮈(*Microphysogobio kachekensis*)是引起群落显著差异的关键物种。黎母山的溪流鱼类物种丰富度指数显著高于尖峰岭, 尖峰岭鱼类群落多样性指数在各点位之间的变异性较低, 分布更为均一。黎母山与尖峰岭鱼类群落多样性的主导因素及响应模式存在区域特异性, 对土地利用及其影响下的环境因子存在显著的非线性响应特征。雨养耕地百分比与海拔是影响黎母山鱼类物种多样性的主要因子, 草本覆盖耕地百分比、不透水面百分比、pH与电导率是影响尖峰岭鱼类多样性的主要因子。本研究结果有助于理解热带溪流鱼类群落组成和多样性对土地利用变化的响应特征, 为热带雨林溪流生物多样性保护及区域土地利用规划提供理论基础和科学依据。

关键词: 物种组成; 生物多样性; 空间分布; 非线性响应; 随机森林模型

高雯琪, 向景荣, 赵耀, 范灵霜, 谷圆, 邵韦涵, 李高俊, 赵光军, 陈明斌, 蔡杏伟, 陈凯 (2026) 海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭溪流鱼类群落特征及其对土地利用的响应. 生物多样性, 34, 25374. doi: 10.17520/biods.2025374; cstr: 32101.14.biods.2025374.
Gao WQ, Xiang JR, Zhao Y, Fan LS, Gu Y, Shao WH, Li GJ, Zhao GJ, Chen MB, Cai XW, Chen K (2026) Stream fish community characteristics and their response to land use in Limushan and Jianfengling of Hainan Tropical Rainforest National Park. Biodiversity Science, 34, 25374. doi: 10.17520/biods.2025374; cstr: 32101.14.biods.2025374.

Stream fish community characteristics and their response to land use in Limushan and Jianfengling of Hainan Tropical Rainforest National Park

Wenqi Gao[1,2], Jingrong Xiang[1,3], Yao Zhao[1], Lingshuang Fan[1], Yuan Gu[3,4], Weihan Shao[3,4], Gaojun Li[3,4], Guangjun Zhao[3,4], Mingbin Chen[5], Xingwei Cai[3,4*], Kai Chen[6*]

1 *School of Marine Biology and Fisheries, Hainan University, Haikou 570228, China*
2 *School of Ecology, Hainan University, Haikou 570228, China*
3 *Hainan Academy of Ocean and Fisheries Sciences, Haikou 571126, China*

收稿日期 Received: 2025-09-23; 接受日期 Accepted: 2026-01-05
基金项目: 国家自然科学基金(32303007; 32271629)、海南省重点研发项目(ZDYF2024SHFZ069)、海南省“南海新星”科技创新人才平台项目(HNXXRCXM-202344)、海南大学高层次人才启动基金项目(RZ2200001344) Supported by National Natural Science Foundation of China (32303007; 32271629), Hainan Province Science and Technology Special Fund (ZDYF2024SHFZ069), the Hainan Provincial “Nanhai New Star” Science and Technology Innovation Platform Project (NHXXRCXM-202344), and Hainan University High-level Talent Startup Fund (RZ2200001344)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: Caixw618@163.com; kaichen@njfu.edu.cn

4 *Hainan Research Center for Freshwater Biological Resource and Ecological Environmental Protection, Haikou 571126, China*
5 *Hainan Tropical Rainforest National Park Limushan Management Bureau, Qiongzhong, Hainan 572900, China*
6 *College of Ecology and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China*

ABSTRACT

Aims: Hainan Tropical Rainforest National Park is a key biodiversity hotspot in China, yet it has experienced increasing pressure in recent decades from land-use changes including deforestation, agricultural expansion, and urbanization. However, a systematic understanding of the structural characteristics of stream fish communities in this region and their specific responses to these changes remains limited.

Methods: From 2024 to 2025, we collected data of fish assemblages and environmental variables across 40 stream sites in and around the Limushan and Jianfengling. We compared spatial patterns in fish community composition and diversity between the two regions using multiple statistical approaches. Similarity percentage (SIMPER) analysis was applied to identify key species contributing most to community dissimilarities. We used random forest models to identify the key environmental factors of stream fish diversity under land-use change and to reveal their nonlinear response patterns.

Results: Fish community composition differed significantly between Limushan and Jianfengling, with *Onychostoma lepturum*, *Aphyocypris normalis*, *Opsariichthys hainanensis*, and *Microphysogobio kachekensis* identified as the key species driving these distinctions. Species richness was significantly higher in Limushan than in Jianfengling, while fish diversity in Jianfengling also exhibited lower inter-site variability, indicating a more homogeneous spatial distribution. The major environmental drivers of fish diversity and their response patterns showed clear regional specificity and pronounced significant nonlinear relationships with land use and associated environmental variables. In Limushan, elevation and the percentage of rainfed cropland were the dominant factors, whereas in Jianfengling, the percentage of herbaceous cover cropland and impervious surfaces, pH, and conductivity played more prominent roles.

Conclusion: This study demonstrates significant spatial variation in stream fish community composition and diversity within Hainan Tropical Rainforest National Park, with diversity indices exhibiting nonlinear responses to land-use changes and environmental variables. These findings advance our understanding of how tropical rainforest stream fish communities are influenced by land-use change and provide a scientific basis for biodiversity conservation and sustainable landscape planning in tropical rainforest regions.

Key words: species composition; biodiversity; spatial distribution; nonlinear response; random forest model

土地利用改变是导致全球淡水生态系统生物多样性危机的重要驱动因素之一(Chen et al., 2023; Sayer et al., 2025)。在温带及亚热带地区的大量研究表明, 土地利用变化会显著改变淡水生物群落结构及多样性, 但对于热带淡水生态系统的认知相对缺乏(Leitão et al., 2018; Chen & Olden, 2020; Moi et al., 2025)。大规模的森林砍伐、农业土地利用扩张和城镇化等土地利用改变, 正在显著影响热带淡水生态系统(Martínez-Ramos et al., 2016; Wang & Zhang, 2025)。然而, 生物群落对土地利用变化的响应通常存在一定程度的生态系统差异和环境依赖性, 具有显著的地理区系差异(Leitão et al., 2018; Montag et al., 2019)。因此, 探究热带淡水生物群落对土地利用变化的特异性响应, 了解土地利用变化影响下淡水生物群落的响应特征及其关键影响因子, 有助于揭示热带淡水生态系统对人类干扰的响应特征和规律, 完善全球变化背景下的淡水群落生态学理论, 具有重要的理论与实践意义。

溪流鱼类群落组成及多样性对不同土地利用类型和强度的响应特征差异显著, 存在不同的响应模式(Montag et al., 2019; Chen et al., 2023)。在原始森林溪流中, 自然栖息地的多样性和异质性较高, 为生物提供了丰富的资源、替代生境和庇护所, 鱼类多样性更高, 拥有更多依赖特殊生境的特有物种(Leitão et al., 2018; Moi et al., 2024)。森林砍伐、农业开发、经济林种植和城镇化等过程通过改变溪流的水文节律、底质组成与水质状况等, 导致溪流栖息地退化和丧失, 从而显著改变鱼类群落结构和多样性(Leitão et al., 2018; Martins et al., 2021; Moi et al., 2024)。例如, 农业或城镇扩张所引起的栖息地退化和水质污染等, 会导致鱼类群落结构趋于同质化, 广布种和耐污种占据优势地位(Pagotto et al., 2022; Moi et al., 2023, 2025)。另一方面, 森林砍伐会降低溪流周边树木遮蔽度, 引起水温上升。鱼类群落组成和多样性对森林砍伐的响应则较为复杂(Martins et al., 2021), 部分研究发现, 在森林砍伐

区域鱼类密度和丰富度甚至有所增加(Bojsen & Barriga, 2002; Lorion & Kennedy, 2009)。土地利用变化对溪流生物的影响不是直接或孤立的, 通常与海拔、温度、水文等环境因子发生交互作用。这些因子间的耦合作用错综复杂, 不仅增加了揭示土地利用影响溪流生物群落的普遍性规律的难度, 也导致生物群落对土地利用变化的响应难以呈现一致的模式(Montag et al., 2019)。

海南热带雨林是我国分布最集中、保存最完好、连片面积最大的热带雨林。作为我国生物多样性分布的热点地区之一, 海南热带雨林拥有独特而脆弱的溪流生态系统, 在水文循环、水土涵养和生物多样性维持等重要的生态系统服务功能方面发挥着不可或缺的作用。该地区的溪流鱼类物种丰富, 包含许多珍贵的特有物种(陈辈乐和陈湘粦, 2008; 崔友勇等, 2011; 蔡杏伟等, 2020)。过去的几十年里, 海南热带雨林土地利用受到森林砍伐以及橡胶(*Hevea brasiliensis*)和槟榔(*Areca catechu*)等大型经济作物大面积种植的影响, 景观格局发生了显著的变化(Zhai et al., 2018)。随着海南热带雨林国家公园的建立和严格保护, 大规模的土地利用改变已经得到有效的遏制。但是, 历史活动遗留的痕迹与持续的、低强度的人类活动干扰仍在持续地对海南热带雨林溪流生物多样性和生态系统服务功能造成影响(赵鑫瑞, 2024[①]; 周俊龙等, 2025)。然而, 当前关于海南热带雨林土地利用变化对溪流生物群落的影响仍缺乏系统研究, 尤其缺乏对于驱动热带溪流生物多样性变化的关键环境因子的科学认识(Leitão et al., 2018; 蔡杏伟等, 2020; 赵鑫瑞, 2024[①])。

因此, 为探究热带溪流鱼类群落结构对土地利用变化的响应特征, 本研究围绕海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭的核心区、一般控制区及其周边溪流展开研究。黎母山和尖峰岭同属海南热带雨林国家公园的中支黎母山山脉(黎母山–鹦哥岭–尖峰岭) (赵鑫瑞, 2024[①]), 具有相似的气候、地质背景以及溪流鱼类区系, 但是其土地利用格局及人类活动干扰强度存在一定差异。其中, 尖峰岭是海南热带雨林国家公园现存森林覆盖率最高、最原始的区域之一。相比之下, 黎母山则呈现出更高程度的历史干扰痕迹和人类活动干扰, 其森林覆盖率显著较低。对这两个自然状况相似但土地利用格局不同的区域进行对比研究, 旨在精准解析影响热带雨林溪流鱼类多样性的关键环境因子, 探究土地利用改变影响下溪流环境因子和鱼类群落的特异性响应特征。本研究将有助于提高对热带溪流生态系统对土地利用变化响应机制的认识, 为海南热带雨林国家公园的溪流鱼类多样性保护及区域土地利用规划提供理论基础和科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域与样点布设

研究区域位于海南岛中部山区的海南热带雨林国家公园, 属热带季风气候, 全年温热, 年平均气温在22.5–26.0℃, 5–10月为丰水期, 11月至次年4月为枯水期(Chen et al., 2019)。国家公园内土地利用主要以林地为主, 占国家公园总面积的89.7%。其中, 天然林占国家公园总面积的76.6%, 人工林占国家公园总面积的19.3%, 人工林主要以橡胶、槟榔、桉树(*Eucalyptus* spp.)等经济林种为主。

海南热带雨林国家公园水资源丰富, 是海南岛南渡江、万泉河、昌化江等主要水系的水源涵养区和发源地。黎母山是南渡江和万泉河两大水系的主要发源地, 尖峰岭是昌化江和望楼河等多条主要河流的发源地, 二者对于维护海南岛重要河流的水资源供给和水环境安全至关重要。其中, 黎母山位于海南热带雨林国家公园东北部, 地处五指山山脉延伸处, 是海南岛绵延最长的一组山地, 多中低山和丘陵地(图1, 附录1)。受历史及当前周边人类活动干扰的影响, 黎母山土地利用异质性相对较高, 表现为郁闭原始森林、次生林、灌丛及零散农业用地镶嵌分布的格局。尖峰岭位于海南热带雨林国家公园西南角, 以大面积连续的原生或次生林为主, 森林覆盖率高达98%, 是海南热带雨林国家公园现存森林覆盖率最高、最原始的区域之一(Chen et al., 2019; 蔡杏伟等, 2020)。

基于研究区自然环境特征与野外工作条件, 本研究按以下原则在海南热带雨林国家公园黎母山与尖峰岭布设溪流鱼类调查样点: (1)所有样点均以野外可安全抵达为前提进行确定; (2)以海拔和土地

① 赵鑫瑞 (2024) 海南热带雨林国家公园鱼类多样性及其空间分布格局. 硕士学位论文, 贵州师范大学, 贵阳.

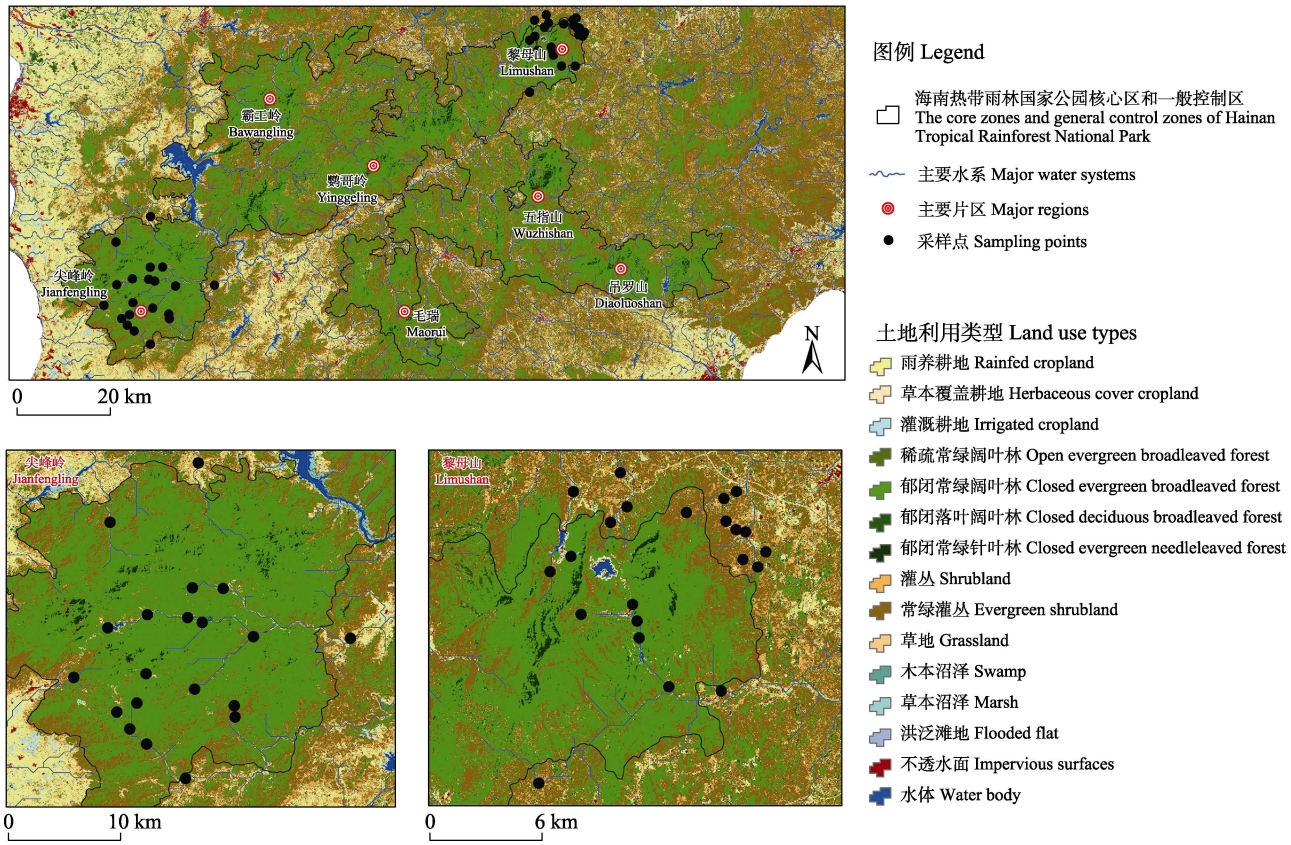


图1　海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭的核心区、一般控制区及周边区域的溪流鱼类采样点分布图

Fig. 1　Distribution of stream fish sampling sites in the core zones, general control zones, and surrounding areas of Limushan and Jianfengling in Hainan Tropical Rainforest National Park

利用类型作为关键环境梯度进行分层，确保样点系统地覆盖从低到高不同海拔以及森林、灌木、耕地、不透水面等主要土地利用类型，确保样点布设对研究区域整体环境变异的代表性(图1，附录1)；(3)在各环境梯度内尽可能使样点空间分布均匀，并覆盖核心区、一般控制区及周边区域等不同区域的典型溪流水系。依据上述原则，在黎母山布设样点21个，尖峰岭布设样点19个，共计40个溪流调查样点(图1，附录1)。

1.2　样品采集与数据搜集

1.2.1　鱼类样品采集与处理

于枯水期选择水文相对平稳的阶段开展热带雨林溪流鱼类样品采集和野外调查工作。其中，黎母山区域的调查于2024年11月27日至12月3日进行(调查时间共计7 d)，尖峰岭区域的调查于2025年4月15–22日进行(调查时间共计8 d)。在每个溪流调查点位选取一段100 m长的代表性河段，使用脉冲捕鱼器(YH-12620, 12.6 V, 50/60 Hz)在包括缓水区、浅滩、急流和深潭等在内的各种溪流典型生境中，沿“Z”字形路径缓速进行反复作业，总工作时间控制在30 min，以确保对该点位鱼类群落的充分调查(贺佳云等, 2021；屈霄等, 2022；周俊龙等, 2025)。现场对采集的所有活体鱼类标本进行分类鉴定和计数，随后将活体鱼类样本放回原溪流生境。参照《中国动物志·硬骨鱼纲(中卷)》、《中国动物志·硬骨鱼纲(下卷)》和《海南岛淡水及河口鱼类志》(中国水产科学研究院珠江水产研究所, 1986；蔡杏伟等, 2020)进行鱼类分类鉴定。

1.2.2　环境数据采集与分析

使用多参数水质分析仪(YSI ProPlus, USA)原位测定溪流调查点位的水温(WT，℃)、溶解氧(DO, mg/L)、pH值、溶解性总固体(TDS, mg/L)和电导率(EC, μS/cm)。收集1 L水样装入聚乙烯瓶，现场加入2 mL纯硫酸(H_2SO_4)固定(pH ≤ 2)，于0–4 ℃冷藏保

存且在24 h内运回实验室待测(国家环境保护总局, 2002)。依据《水和废水监测分析方法(第四版)》(国家环境保护总局, 2002)测定总氮(TN, mg/L)、总磷(TP, mg/L)、硝态氮(NO_3^-, mg/L)和高锰酸盐指数(COD_{Mn}, mg/L)。

在鱼类样品采集的相同河段, 测定溪流底质组成百分比。自下游向上游按"Z"字路径横穿河道行走, 在每一步脚尖落点处测量并记录其触及的底质粒径。每个调查样点的测量次数保证在100次以上, 以确保调查结果的代表性。随后, 按底质粒径大小将底质组成分为淤泥和细沙(clay and sands, < 2 mm)、碎石(gravels, 2–64 mm)、鹅卵石(cobbles, 64–256 mm)和巨石(boulders, > 256 mm)。各类型底质的记录频次占总测量次数的百分比即为其组成百分比。同时, 在采样河段范围内随机选取3个溪流横截面, 于每个横截面的左岸、中间、右岸测量河宽(m)和水深(cm), 并使用手持式电波流速仪(Decatur SVR 3D, USA)测量水体流速(m/s), 最后计算3个横截面的平均河宽、水深和流速。同时, 于野外记录采样点位海拔(m)和经纬度。

基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) 30 m精度的数字高程模型(digital elevation model), 使用ArcGIS软件提取研究区域河网分布数据, 分割每个采样点位的上游流域范围。使用2022年的全球30 m精度的土地利用数据(GLC-FCS30) (Zhang et al., 2024), 提取采样点位上游流域尺度的土地利用百分比。本研究采用土地利用数据集中的精细分类系统, 研究区域涉及的土地利用类型包括: 雨养耕地(rainfed cropland)、草本覆盖耕地(herbaceous cover cropland)、灌溉耕地(irrigated cropland)、稀疏常绿阔叶林(open evergreen broadleaved forest)、郁闭常绿阔叶林(closed evergreen broadleaved forest)、郁闭落叶阔叶林(closed deciduous broadleaved forest)、郁闭常绿针叶林(closed evergreen needleleaved forest)、灌丛(shrubland)、常绿灌丛(evergreen shrubland)、草地(grassland)、木本沼泽(swamp)、草本沼泽(marsh)、洪泛滩地(flooded flat)、不透水面(impervious surfaces)和水体(water body)。使用R软件的sf、terra和exactextractr等分析包完成流域和土地利用的空间分析。

1.3 数据分析

计算物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数(Shannon, 1948)、Simpson多样性指数(Simpson, 1949)和Pielou均匀度指数(Pielou & Levandowsky, 1975), 表征溪流鱼类群落的物种多样性。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较黎母山和尖峰岭的鱼类物种多样性指数和环境因子的差异。为确保结果的稳健性, 若多样性指数和环境因子在黎母山与尖峰岭的组间总体方差满足方差同质性, 采用最小显著差异法(LSD检验)进行组间比较; 若方差不齐, 则选用非参数Games-Howell检验进行比较。上述分析及结果可视化使用R软件的tidyverse、rstatix、agricolae、multcompView和ggplot2分析包完成。

基于鱼类物种丰度的Bray-Curtis相异度进行非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS), 探究黎母山和尖峰岭溪流的鱼类群落组成的空间分布模式(Yang et al., 2024)。采用置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)进行999次置换检验, 比较区域间鱼类群落组成的显著性差异。结合相似性百分比分析(similarity percentage analysis, SIMPER)识别区域间鱼类群落组成差异的关键贡献物种。该方法基于Bray-Curtis相异度, 计算各物种对组间平均相异度的贡献百分比, 识别并量化对群落差异贡献显著的物种, 本研究筛选出贡献率大于0%且统计显著($P < 0.05$)的物种作为关键贡献物种(Yang et al., 2022; Gao et al., 2024)。基于R软件的vegan、tidyverse、geomtextpath和pairwiseAdonis等分析包完成数据分析及结果可视化。

构建随机森林模型(random forest, RF)揭示影响黎母山和尖峰岭鱼类物种多样性指数的关键环境因子, 并解析鱼类多样性指数对关键环境因子的非线性响应关系。随机森林模型对环境因子可能存在的多重共线性具有较强的稳健性, 能有效提升模型可靠性与可信度(Breiman, 2001; Cutler et al., 2007)。针对每个鱼类多样性指数, 首先构建包含所有环境因子的初始模型(1,500棵决策树), 并计算各因子的重要性指标(%IncMSE)。随后, 采用正向选择法(forward selection)筛选关键环境因子以构建最优模型; 以初始模型中重要性最高的环境因子作为起始模型, 迭代添加其余环境因子, 仅选择能进一

步提升模型解释量的环境因子构建最优模型。最后, 基于最优模型, 结合广义可加模型(generalized additive model, GEM)拟合的偏依赖图(partial dependence plot, PDP), 解析鱼类多样性指数对关键环境因子的线性或非线性响应关系(付飞等, 2022)。使用R软件的randomForest、gridExtra和ggplot2等分析包完成随机森林分析及结果可视化。

2 结果

2.1 溪流环境变量

黎母山与尖峰岭的溪流水质、物理生境和土地利用等多项指标均存在显著或极显著差异(表1, 附录2, 附录3)。除硝态氮外, 其余水质指标在黎母山和尖峰岭之间均呈显著差异。黎母山溪流的总氮、

表1 黎母山和尖峰岭的环境因子空间分布范围(平均值 ± 标准差)
Table 1 Distribution of environmental variables (mean ± SD) in Limushan and Jianfengling

环境指标 Environmental variables	黎母山 Limushan	尖峰岭 Jianfengling	*P*值 *P* value
总氮 Total nitrogen content (mg/L)	1.60 ± 0.75	0.72 ± 0.98	< **0.001**
总磷 Total phosphorus content (mg/L)	0.04 ± 0.02	0.01 ± 0.01	< **0.001**
高锰酸盐指数 Permanganate index (mg/L)	1.75 ± 0.54	2.18 ± 0.72	< **0.05**
硝态氮 Nitrate nitrogen (mg/L)	0.52 ± 0.30	0.45 ± 0.56	0.3
水温 Water temperature (℃)	19.92 ± 2.23	23.86 ± 3.72	< **0.001**
pH值 pH value	7.45 ± 0.33	7.78 ± 0.33	< **0.01**
溶解氧 Dissolved oxygen (mg/L)	7.87 ± 0.66	6.98 ± 0.46	< **0.001**
溶解性总固体 Total dissolved solids (mg/L)	36.10 ± 12.79	100.76 ± 30.87	< **0.001**
电导率 Electrical conductivity (μS/cm)	50.58 ± 18.60	156.58 ± 58.01	< **0.001**
河宽 River width (m)	4.91 ± 2.81	5.28 ± 4.33	0.82
水深 Water depth (cm)	28.37 ± 11.56	22.13 ± 9.31	0.09
平均流速 Mean velocity (m/s)	0.59 ± 0.15	0.42 ± 0.23	< **0.01**
淤泥和细沙百分比 Percentage of clay and sands (%)	11.34 ± 16.67	6.86 ± 4.58	< **0.05**
碎石百分比 Percentage of gravels (%)	37.25 ± 16.85	38.02 ± 17.86	0.96
鹅卵石百分比 Percentage of cobbles (%)	43.15 ± 19.73	40.92 ± 16.59	0.78
巨石百分比 Percentage of boulders (%)	8.27 ± 7.24	14.19 ± 10.27	< **0.05**
海拔 Elevation (m)	294.48 ± 176.50	459.79 ± 226.49	< **0.05**
雨养耕地百分比 Percentage of rainfed cropland (%)	1.34 ± 1.71	1.32 ± 1.29	0.68
草本覆盖耕地百分比 Percentage of herbaceous cover cropland (%)	0.05 ± 0.10	0.04 ± 0.05	0.75
灌溉耕地百分比 Percentage of irrigated cropland (%)	0.32 ± 0.57	0.07 ± 0.11	0.08
疏常绿阔叶林百分比 Percentage of open evergreen broadleaved forest (%)	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.35
郁闭常绿阔叶林百分比 Percentage of closed evergreen broadleaved forest (%)	55.16 ± 26.27	84.85 ± 7.50	< **0.05**
郁闭落叶阔叶林百分比 Percentage of closed deciduous broadleaved forest (%)	1.16 ± 2.09	0.50 ± 0.43	0.2
郁闭常绿针叶林百分比 Percentage of closed evergreen needleleaved forest (%)	2.17 ± 3.65	0.97 ± 1.38	0.36
灌丛百分比 Percentage of shrubland (%)	4.42 ± 4.39	1.10 ± 1.09	< **0.01**
常绿灌丛百分比 Percentage of evergreen shrubland (%)	34.48 ± 24.70	11.01 ± 6.05	< **0.01**
草地百分比 Percentage of grassland (%)	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.3
木本沼泽百分比 Percentage of swamp (%)	0.01 ± 0.02	0.00 ± 0.02	0.55
草本沼泽百分比 Percentage of marsh (%)	0.00 ± 0.01	0.01 ± 0.02	0.48
洪泛滩地百分比 Percentage of flooded flat (%)	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.26
不透水面百分比 Percentage of impervious surfaces (%)	0.16 ± 0.23	0.04 ± 0.05	< **0.05**
水体百分比 Percentage of water body (%)	0.73 ± 1.84	0.09 ± 0.35	0.26

*P*值表示差异的显著性水平。$P < 0.05$表示差异显著; $P < 0.01$表示差异高度显著; $P < 0.001$表示差异极显著。
P values indicate the significance level of difference. $P < 0.05$ is considered statistically significant, $P < 0.01$ as highly significant, and $P < 0.001$ as extremely significant.

总磷和溶解氧浓度均显著高于尖峰岭($P < 0.001$), 而尖峰岭的高锰酸盐指数、水温、pH值、溶解性总固体和电导率则显著高于黎母山($P < 0.05$)。两个区域的底质组成均以鹅卵石(黎母山: 43.15% ± 19.73%; 尖峰岭: 40.92% ± 16.59%)和碎石(黎母山: 37.25% ± 16.85%; 尖峰岭: 38.02% ± 17.86%)为主, 黎母山巨石百分比显著低于尖峰岭($P < 0.05$), 但淤泥和细沙百分比显著高于尖峰岭($P < 0.05$)。同时, 黎母山的平均流速显著高于尖峰岭($P < 0.01$)。

黎母山和尖峰岭的土地利用存在显著差异(附录3)。黎母山土地利用以郁闭常绿阔叶林(55.16% ± 26.27%)和常绿灌丛(34.48% ± 24.70%)为主, 尖峰岭则以郁闭常绿阔叶林为绝对主导(84.85% ± 7.50%)。具体而言, 黎母山的灌丛百分比、常绿灌丛百分比和不透水面百分比均显著高于尖峰岭($P < 0.05$), 而郁闭常绿阔叶林百分比显著低于尖峰岭($P < 0.05$)。

2.2 鱼类群落组成及多样性

于尖峰岭和黎母山共采集鱼类1,689尾, 隶属于5目18科39属48种; 鱼类物种以鲤科(17种)为主, 占总物种数的35.4%, 其次是条鳅科和虾虎鱼科, 均为4种, 占总物种数的8.3% (附录4)。黎母山共采集到鱼类41种, 隶属于5目17科35属; 以鲤科(15种)为主, 未在该区域采集到塘鳢科鱼类。尖峰岭共采集到鱼类29种, 隶属于4目13科24属; 同样以鲤科为主(10种), 其次是虾虎鱼科(4种)和条鳅科(3种), 该区域未采集到鳗鲡科、斗鱼科、沙塘鳢科、刺鳅科和鮡科鱼类。

尖峰岭和黎母山的鱼类群落组成存在显著差异(PERMANOVA, $P < 0.05$)(图2); 对鱼类群落组成差异具有显著贡献的物种($P < 0.05$)共12种, 主要为鲤科物种(7种), 其次为鲇科(2种)、鳢科(1种)、条鳅科(1种)和虾虎鱼科(1种)(图3)。其中, 细尾白甲鱼(*Onychostoma lepturum*)、拟细鲫(*Aphyocypris normalis*)、海南马口鱼(*Opsariichthys hainanensis*)

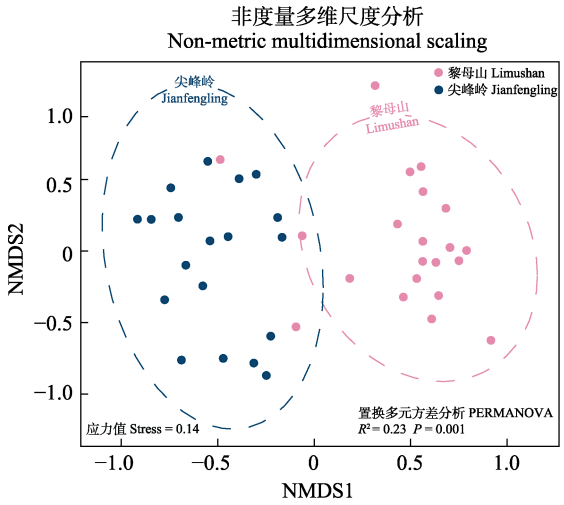


图2 黎母山和尖峰岭溪流鱼类群落物种组成的非度量多维尺度分析

Fig. 2 Non-metric multidimensional scaling of stream fish assemblage composition in Limushan and Jianfengling

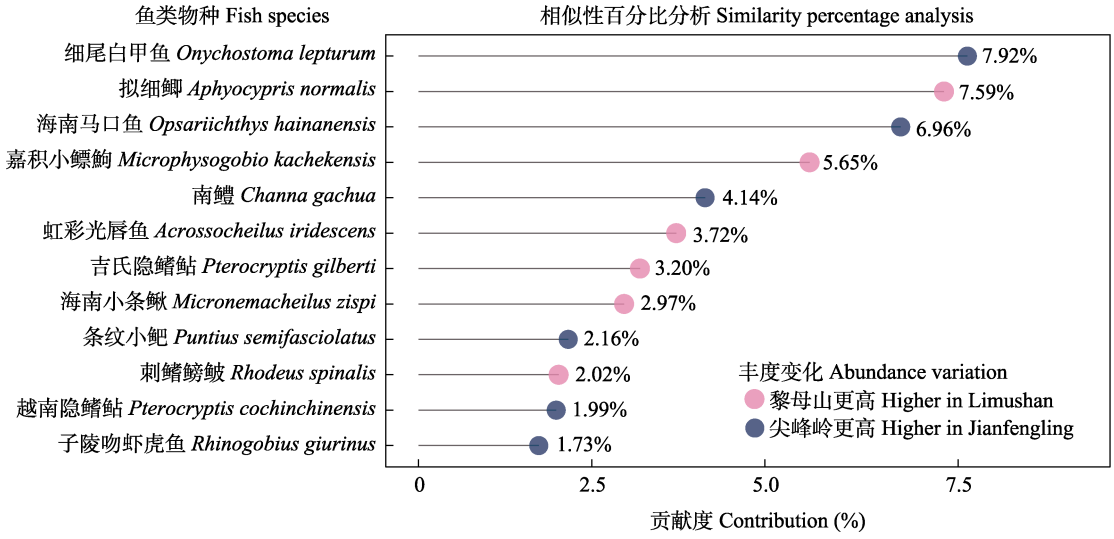


图3 黎母山和尖峰岭溪流鱼类群落物种组成的相似性百分比分析

Fig. 3 Similarity percentage analysis of stream fish assemblage composition in Limushan and Jianfengling

和嘉积小鳔鮈(*Microphysogobio kachekensis*)对群落差异贡献度最高; 细尾白甲鱼和海南马口鱼在尖峰岭溪流的丰度更高, 而拟细鲫和嘉积小鳔鮈在黎母山溪流的丰度更高(图3)。

黎母山的鱼类物种丰富度指数(9.3 ± 4.4)显著高于尖峰岭(6.5 ± 2.3) ($P < 0.05$), 且其数值分布范围更广, 而尖峰岭鱼类物种丰富度指数分布相对集中(图4)。两个研究区域的Shannon-Wiener多样性指数(黎母山: 1.6 ± 0.5; 尖峰岭: 1.4 ± 0.4)、Simpson多样性指数(黎母山: 0.7 ± 0.2; 尖峰岭: 0.7 ± 0.1)和Pielou均匀度指数(黎母山: 0.8 ± 0.1; 尖峰岭: 0.8 ± 0.1)均无显著差异; 黎母山的这3种物种多样性指数均表现出更大的变异范围, 而尖峰岭的分布都相对集中, 表明尖峰岭鱼类群落结构在不同点位之间表现出更为稳定和一致的分布模式。

2.3 鱼类多样性对环境因子的响应

黎母山环境因子对鱼类多样性指数的解释量为16.2%–69.5% (表2, 附录5), 关键影响因子为海拔和雨养耕地百分比(图5)。黎母山鱼类多样性指数对环境因子表现出非线性响应特征(图5, 附录6–8)。物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson多样性指数均随海拔升高呈现非线性下降趋势, 但三者的具体下降模式存在差异; 同时, 三者随雨养耕地百分比增加均呈波动式上升(图5)。物种丰富度指数随灌丛百分比和常绿灌丛百分比的增加呈非线性增长; 而随郁闭常绿阔叶林百分比的增加呈现单峰变化, 在郁闭常绿阔叶林百分比接近50%时达到峰值, 此后随之下降(附录6)。

尖峰岭环境因子对鱼类多样性指数的解释量为34.2%–51.5% (表2, 附录9), 关键影响因子为草本覆盖耕地百分比、不透水面百分比、pH值和电导率(图6)。尖峰岭鱼类多样性指数对环境因子表现出非线性响应特征(图6, 附录10, 附录11)。物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson多样性指数均随着草本覆盖耕地百分比和不透水面百分比的增加呈现非线性上升趋势, 在两者达到0.1%以后趋于稳定; 并随着电导率的升高而波动上升(图6)。此外, Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数和Pielou均匀度指数对pH的响应则呈现一致的非对称"U"型格局(图6)。

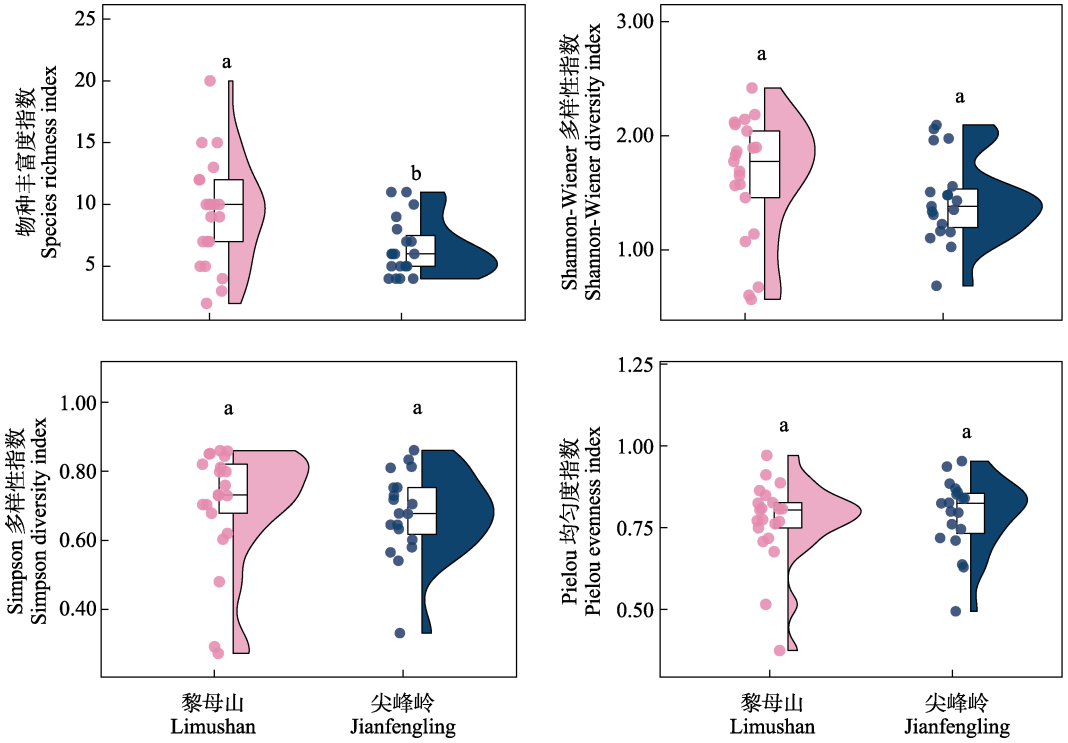


图4 黎母山和尖峰岭溪流鱼类物种多样性指数云雨图。不同字母表示黎母山和尖峰岭之间存在显著性差异($P < 0.05$)。
Fig. 4 Raincloud plots of stream fish species diversity indices in Limushan and Jianfengling. Different letters indicate a significant difference between Limushan and Jianfengling ($P < 0.05$).

表2　黎母山和尖峰岭溪流鱼类多样性与环境因子的随机森林模型

Table 2　Random forest models for fish diversity and environmental variables in streams of Limushan and Jianfengling

区域 Regions	多样性指数 Diversity indices	模型解释量 VarExplained	解释变量(解释量) Predictor importance
黎母山 Limushan	物种丰富度指数 Species richness index	55.6%	海拔(16.2%) + 雨养耕地百分比(13.7%) + 常绿灌丛百分比(12.7%) + 灌溉耕地百分比(12.6%) + 郁闭常绿阔叶林百分比(10.4%) + 灌丛百分比(9.8%) + 草本沼泽百分比(5.2%) + 碎石百分比(1.7%) Elevation (16.2%) + Percentage of rainfed cropland (13.7%) + Percentage of evergreen shrubland (12.7%) + Percentage of irrigated cropland (12.6%) + Percentage of closed evergreen broadleaved forest (10.4%) + Percentage of shrubland (9.8%) + Percentage of marsh (5.2%) + Percentage of gravels (1.7%)
	Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	69.5%	雨养耕地百分比(21.7%) + 海拔(21.6%) + 总氮(19.8%) Percentage of rainfed cropland (21.7%) + Elevation (21.6%) + Total nitrogen content (19.8%)
	Simpson多样性指数 Simpson diversity index	66.0%	雨养耕地百分比(27.8%) + 海拔(26.2%) Percentage of rainfed cropland (27.8%) + Elevation (26.2%)
	Pielou均匀度指数 Pielou evenness index	16.2%	水深(11.7%) + pH值(8.3%)+河宽(5.7%) + 水体百分比(4.7%) + 草本沼泽百分比(4.1%) + 鹅卵石百分比(3.4%) + 溶解氧(2.0%) Water depth (11.7%) + pH value (8.3%) + River width (5.7%) + Percentage of water body (4.7%) + Percentage of marsh (4.1%) + Percentage of cobbles (3.4%) + Dissolved oxygen (2.0%)
尖峰岭 Jianfengling	物种丰富度指数 Species richness index	36.5%	草本覆盖耕地百分比(14.0%) + 不透水面百分比(10.3%) + 灌丛百分比(9.5%) + 高锰酸盐指数(8.0%) + 灌溉耕地百分比(7.1%) + 溶解氧(5.9%) + 电导率(5.8%) + 水温(5.5%) + 雨养耕地百分比(4.3%) + 常绿灌丛百分比(3.3%) Percentage of herbaceous cover cropland (14.0%) + Percentage of impervious surfaces (10.3%) + Percentage of shrubland (9.5%) + Permanganate index (8.0%) + Percentage of irrigated cropland (7.1%) + Dissolved oxygen (5.9%) + Electrical conductivity (5.8%) + Water temperature (5.5%) + Percentage of rainfed cropland (4.3%) + Percentage of evergreen shrubland (3.3%)
	Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	51.5%	草本覆盖耕地百分比(19.5%) + 不透水面百分比(17.7%) + pH值(9.2%) + 电导率(7.8%) Percentage of herbaceous cover cropland (19.5%) + Percentage of impervious surfaces (17.7%) + pH value (9.2%) + Electrical conductivity (7.8%)
	Simpson多样性指数 Simpson diversity index	43.0%	草本覆盖耕地百分比(17.4%) + 不透水面百分比(15.6%) + pH值(12.5%) + 电导率(6.9%) Percentage of herbaceous cover cropland (17.4%) + Percentage of impervious surfaces (15.6%) + pH value (12.5%) + Electrical conductivity (6.9%)
	Pielou均匀度指数 Pielou evenness index	34.2%	pH值(21.5%) + 灌丛百分比(8.6%) pH value (21.5%) + Percentage of shrubland (8.6%)

3　讨论

本研究揭示了海南热带雨林国家公园黎母山与尖峰岭土地利用的差异, 及溪流鱼类群落多样性对土地利用变化的显著响应特征。结果表明, 黎母山与尖峰岭的溪流鱼类群落物种组成存在显著差异; 其中, 群落差异贡献物种拟细鲫和嘉积小鳔鮈在黎母山溪流中丰度较高, 而细尾白甲鱼和海南马口鱼在尖峰岭溪流的丰度更高。黎母山溪流受土地利用影响表现出总氮、总磷等营养盐浓度升高、底质淤泥化程度加剧的特征, 其鱼类物种丰富度显著高于尖峰岭; 以郁闭常绿阔叶林为主的尖峰岭, 其鱼类群落各多样性指数均表现出更高的一致性和稳定性。鱼类多样性对土地利用变化表现出显著的非线性响应特征, 黎母山的雨养耕地百分比与海拔是影响鱼类物种多样性的主要因子, 尖峰岭的草本覆盖耕地百分比、不透水面百分比、pH与电导率对鱼类多样性的影响更为突出。

黎母山和尖峰岭的土地利用特征差异直接或间接导致溪流栖息地环境因子的显著差异(Yang et al., 2024)。尖峰岭以原始森林–郁闭常绿阔叶林为主, 而黎母山则表现为灌丛、常绿灌丛和不透水面百分比较高的特征, 形成了“原始森林–低矮灌丛–人工景观”的混合格局。尖峰岭极高的森林覆盖会输入大量陆源枯枝落叶进入溪流, 分解后构成了水体中溶解性有机物的高本底值(Aitkenhead-Peterson et al., 2003; 卜红梅等, 2010), 进而导致其高锰酸盐指数显著高于黎母山。黎母山森林面积的减少及低矮灌丛

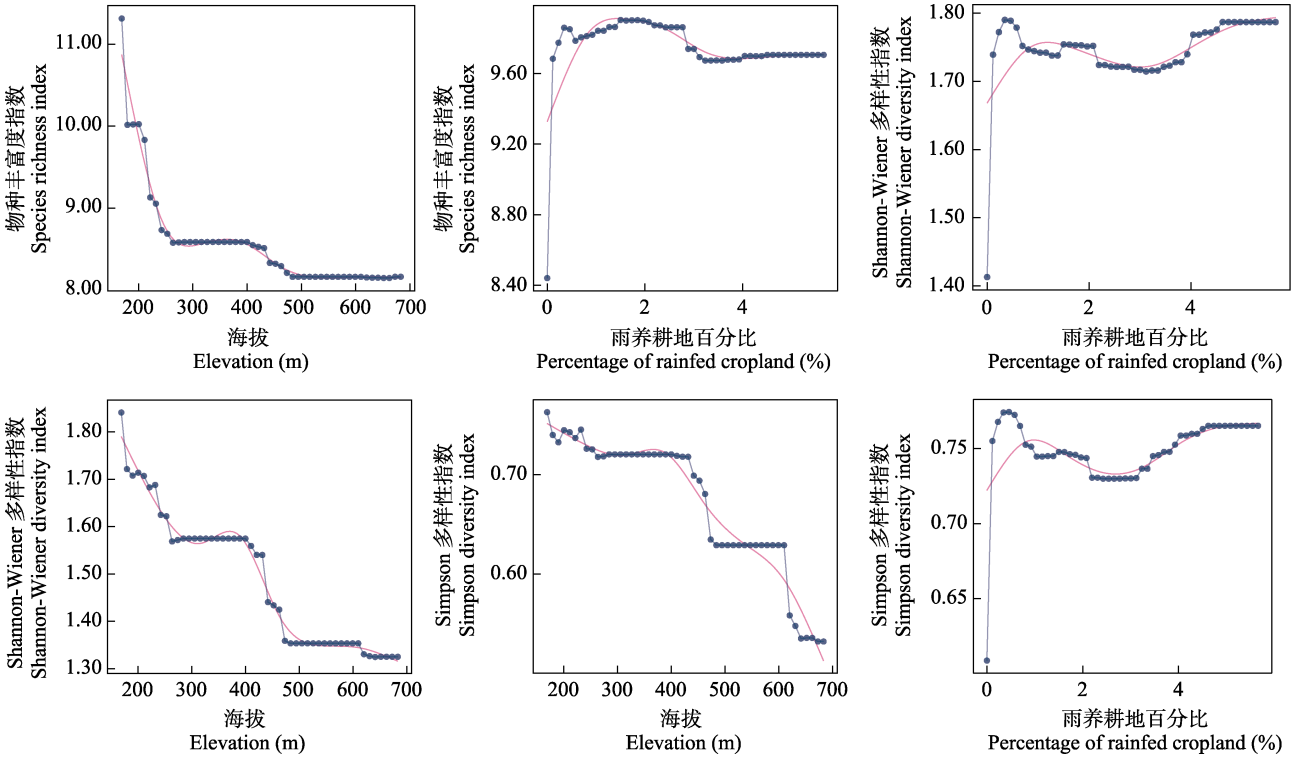


图5　黎母山溪流鱼类多样性指数与随机森林模型中重要解释变量的偏依赖图。圆点代表关键影响因子在其原始取值梯度下(按变量实际范围均匀生成50个梯度点)，通过随机森林模型计算得到的鱼类多样性指数平均预测值；折线是连接所有圆点形成的趋势线，直观展现该关键影响因子原始梯度下鱼类多样性指数的变化轨迹；曲线是基于广义可加模型对圆点进行平滑处理后的趋势线，反映多样性指数对关键环境因子的响应规律。

Fig. 5　Partial dependence plots of Limushan stream fish diversity indices and important explanatory variables in random forest model. The dots represent the average predicted values of the fish diversity index calculated by the random forest model under the original value gradient of the key influencing factor (50 gradient points evenly generated based on the variable's actual range); The polyline is a trend line connecting all the dots, intuitively illustrating the variation trajectory of the fish diversity index along the original gradient of the key influencing factor; The curve is a trend line obtained by smoothing the dots using a generalized additive model, reflecting the response pattern of the diversity index to the key environmental factor.

面积的增加，降低了树木遮蔽度，通常导致溪流水温升高和溶解氧含量降低(Bojsen & Barriga, 2002; Montag et al., 2019)。然而，尖峰岭却表现出更高的水温和更低的溶解氧。这一矛盾现象可能是由于黎母山和尖峰岭调查季节的差异掩盖了土地利用对水温的潜在影响。同时，水体电导率随着水温的升高而增加，溶解性总固体与电导率之间的正相关关系也会随着水温的升高而得到强化(Hayashi, 2004)。因此，尖峰岭溪流的溶解性总固体和电导率也显著高于黎母山。黎母山较高的不透水面面积和灌溉耕地面积，显著增加了溪流水体氮、磷等营养盐的浓度(Yang et al., 2024)。而且，黎母山溪流底质中淤泥和细沙含量显著高于尖峰岭，与黎母山溪流周边植被减少导致的水土流失加剧密切相关(Brejão et al., 2013; Leitão et al., 2018)。

自然地理格局可能是导致黎母山和尖峰岭溪流鱼类群落组成存在显著差异的基础性因素(da Costa et al., 2018; Kirk et al., 2022)。黎母山和尖峰岭溪流主要为山地溪流，以游泳迅速、适应急流的小型鱼类和具有吸附能力的鱼类为主，符合热带山地溪流的典型鱼类群落特征(陈辈乐和陈湘粦, 2008; 崔友勇等, 2011; 蔡杏伟等, 2020)。而两地的海拔梯度差异会综合影响土地利用变化，可能通过驱动水温、水文条件和栖息地结构等，加剧鱼类群落的空间分化(Lomolino, 2001; 魏慧玉等, 2020; Xia et al., 2024)。其中，尖峰岭地区的高海拔急流环境水温低、流速高、水文扰动强和食物资源有限等，更适合具有流线型体型和特殊摄食器官的鱼类物种，例如使用下颌角质前缘刮食附着藻类的细尾白甲鱼，以及凶猛的肉食性鱼类海南马口鱼和南鳢(*Channa*

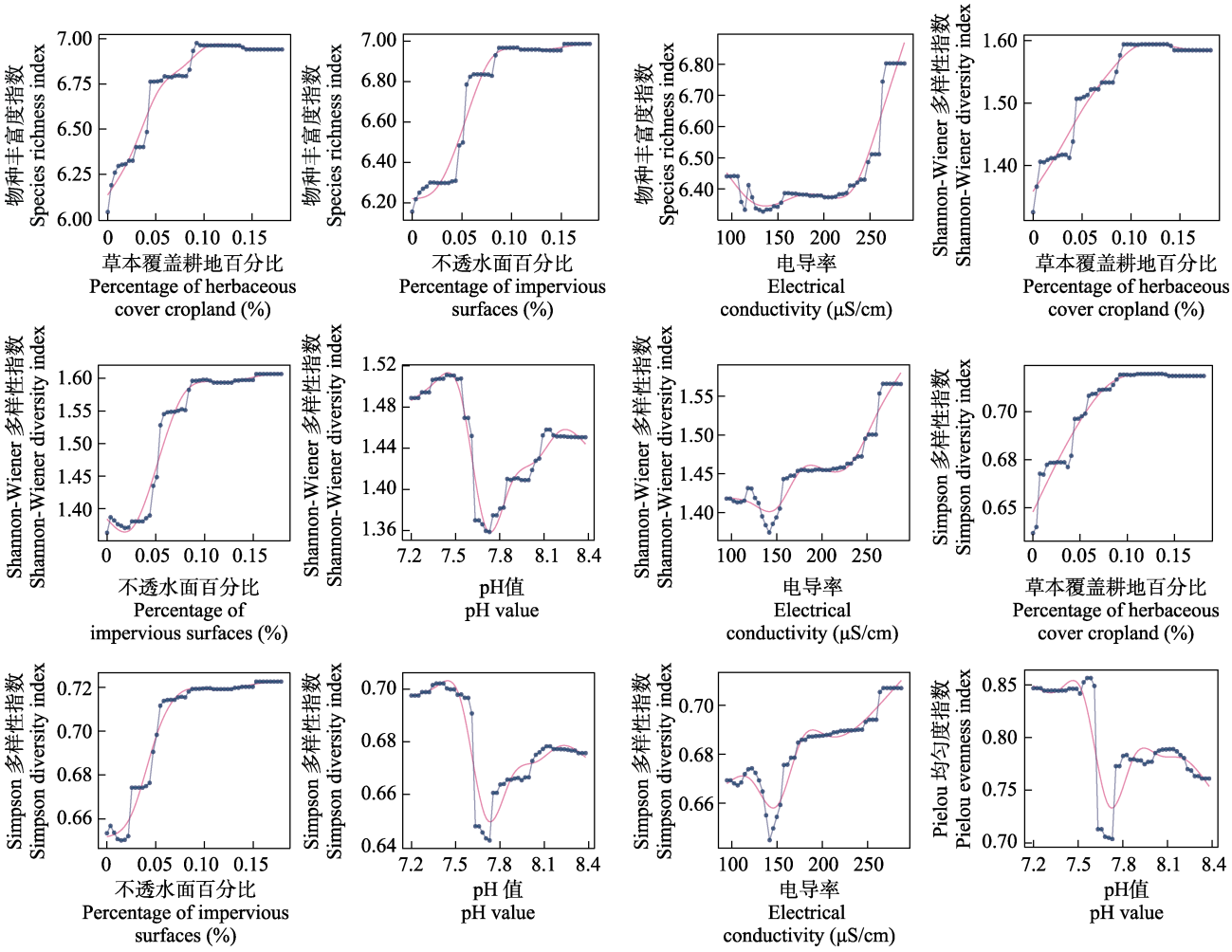


图6　尖峰岭溪流鱼类多样性指数与随机森林模型中重要解释变量的偏依赖图。图例含义见图5。

Fig. 6　Partial dependence plots of Jianfengling stream fish diversity indices and important explanatory variables in random forest model. For the meaning of the legend, see Fig. 5.

gachua), 这些鱼类都能够在生物和饵料资源都相对匮乏的环境中高效利用和摄取食物(蔡杏伟等, 2021)。而黎母山的低海拔区域更易受周边农业等人类活动的影响, 进而形成了与之相适应的营养和资源较为丰富的缓流生境, 为拟细鲫和嘉积小鳔鮈等小型鱼类提供了丰富的食物资源和隐蔽的庇护所(赵鑫瑞, 2024[①])。此外, 黎母山主要属万泉河和南渡江水系, 尖峰岭主要属昌化江和望楼河水系, 地理隔离也可能是导致鱼类群落差异的原因之一(Bunn & Arthington, 2002)。

土地利用变化通过改变水文条件、底质组成、水质等溪流生境, 进一步驱动溪流鱼类群落结构差异(Davison et al., 2021; Chen et al., 2023)。黎母山具有更高的物种丰富度, 但尖峰岭则表现出更稳定的物种多样性指数分布格局, 即其鱼类群落结构在不同点位间更为均匀和一致。这种差异可能与两地的景观异质性程度有关。黎母山“原始森林–低矮灌丛–人工景观”的混合景观格局, 形成了更高的栖息地异质性, 不仅适合对水质和特殊生境依赖性强的敏感物种生存, 如虹彩光唇鱼(*Acrossocheilus iridescens*), 还能容纳耐污广适性物种(Bojsen & Barriga, 2002; Moi et al., 2024); 相比之下, 尖峰岭均质化的原始森林景观, 对溪流生境有显著的维持和改善作用, 可以通过维持复杂的物理生境结构和贫营养条件, 从而为依赖洁净流水与复杂生境的特有物种提供了稳定生存空间, 进而形成结构均匀、分布稳定的

① 赵鑫瑞 (2024) 海南热带雨林国家公园鱼类多样性及其空间分布格局. 硕士学位论文, 贵州师范大学, 贵阳.

鱼类群落(Bunn & Arthington, 2002; Effert-Fanta et al., 2019; Riis et al., 2020)。

黎母山与尖峰岭鱼类群落多样性的主导因素及响应模式存在区域特异性, 对土地利用及其影响下的环境因子存在显著的非线性响应特征(Montag et al., 2019; Green et al., 2022; Moi et al., 2023)。黎母山的物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson多样性指数均随海拔升高呈现非线性下降趋势, 符合生物多样性沿海拔梯度分布的一般格局。低海拔区域水温较高、营养和资源更丰富, 能支撑更多物种共存; 而高海拔区域不稳定的水文条件与较强的环境胁迫, 会直接导致鱼类物种多样性的下降(Lujan et al., 2013; Carvajal-Quintero et al., 2015; 张晓可等, 2017)。这三大指数随雨养耕地百分比增加呈波动式上升, 符合“中度干扰假说”, 中等强度干扰能维持最高丰度和物种多样性(Connell, 1978; Tian & Yin, 2022)。同时, 黎母山的鱼类物种丰富度指数随开阔生境类型(灌丛百分比和常绿灌丛百分比)的增加呈非线性增长, 而随原始森林(郁闭常绿阔叶林百分比)的增加呈现单峰变化, 在郁闭常绿阔叶林百分比接近50%时达到峰值, 此后随之下降。该结果表明, 适度的森林覆盖可保障有机碎屑输入与生境异质性, 中等强度干扰或中等演替阶段的生境可能提供了更多的生态位和资源条件(Connell, 1978; Tian & Yin, 2022)。

尖峰岭鱼类多样性指数随草本覆盖耕地百分比和不透水面百分比增加呈非线性上升, 且在两者面积占比达0.1%后趋于稳定, 同样表明低强度人类干扰可能增加了栖息地异质性, 从而在短期内可以容纳更多鱼类物种生存繁衍, 有利于物种共存(Connell, 1978; Tian & Yin, 2022)。在自然或轻度干扰的溪流中, 电导率的升高常与营养物质(如氮、磷)输入相关。尖峰岭极低强度的人类活动和地下水的输入, 通过增加离子与营养物质输入, 促进了初级生产力和鱼类食物资源的增加, 进而支撑了更高的鱼类生物量或多样性(姜伟等, 2017; Zhang et al., 2023)。因此尖峰岭鱼类物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson多样性指数会随电导率升高呈波动上升。同时, 流域地质风化、植被有机酸缓冲及极低强度人为干扰共同调控溪流pH值(Bailey et al., 2019)。鱼类多样性对其呈非对称“U”型响应, 这一格局是环境过滤、生态位分化与轻度人类干扰协同作用的结果(Allan et al., 2021)。

本研究系统揭示了海南热带雨林国家公园溪流鱼类多样性对土地利用变化的非线性响应特征, 主要关注了水质、水文、底质组成、海拔和土地利用等关键环境因子的影响。除此之外, 还有地理隔离、水文连通性(Leitão et al., 2018; Bai et al., 2025)和气候变化(Arranz et al., 2023)等很多其他潜在的、重要的驱动变量未纳入统计分析和研究。并且本研究为单次调查结果, 可能未能充分捕捉鱼类群落的长期动态过程与水文周期波动。未来可开展长期定位监测与跨流域比较研究, 以区分土地利用影响下溪流鱼类群落响应的普适性规律与区域特异机制(Rumschlag et al., 2025)。另外, 还需进一步整合鱼类的摄食、运动、繁殖等关键功能性状, 结合系统发育信息, 从物种适应性机制与进化历史维度, 更深入地解析热带雨林溪流鱼类群落构建过程与机制(Cilleros et al., 2016; Chen et al., 2023; Liu et al., 2023)。

ORCID

高雯琪 https://orcid.org/0009-0005-5146-1979
陈凯 https://orcid.org/0000-0002-5332-5920

参考文献

Aitkenhead-Peterson JA, McDowell WH, Neff JC (2003) Sources, production, and regulation of allochthonous dissolved organic matter inputs to surface waters. In: Aquatic Ecosystems (eds Findlay SEG, Sinsabaugh RL), pp. 25–70. Academic Press, Burlington.

Allan JD, Castillo MM, Capps KA (2021) Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. Springer Nature Switzerland AG, Switzerland.

Arranz I, Grenouillet G, Cucherousset J (2023) Human pressures modulate climate-warming-induced changes in size spectra of stream fish communities. Nature Ecology & Evolution, 7, 1072–1078.

Bai XF, Zhang P, Xiong LH, Yang Z, Wang SY, Dong XH, Sun HY, Li WB, Chang JB (2025) River network connectivity reductions dominate declines in the richness of plateau fish species under climate change in the Upper Yangtze River Basin. Water Resources Research, 61, e2024WR037557.

Bailey SW, McGuire KJ, Ross DS, Green MB, Fraser OL (2019) Mineral weathering and podzolization control acid neutralization and streamwater chemistry gradients in upland glaciated catchments, northeastern United States.

Frontiers in Earth Science, 7, 63.

Bojsen BH, Barriga R (2002) Effects of deforestation on fish community structure in Ecuadorian Amazon streams. Freshwater Biology, 47, 2246–2260.

Breiman L (2001) Random forests. Machine Learning, 45, 5–32.

Brejão GL, Gerhard P, Zuanon J (2013) Functional trophic composition of the ichthyofauna of forest streams in eastern Brazilian Amazon. Neotropical Ichthyology, 11, 361–373.

Bu HM, Dang HS, Zhang QF (2010) Impacts of forest vegetation on water environment of the Jinshui River Basin in the Upper Han River. Acta Ecologica Sinica, 30, 1341–1348. (in Chinese with English abstract) [卜红梅, 党海山, 张全发 (2010) 汉江上游金水河流域森林植被对水环境的影响. 生态学报, 30, 1341–1348.]

Bunn SE, Arthington AH (2002) Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. Environmental Management, 30, 492–507.

Cai XW, Liang ZC, Li GJ, Wang ZJ, Zhang QF, Sui XR, Shen ZX (2020) Structure characteristics of fish community of Hainan Jianfengling National Nature Reserve in rainy season. Biotic Resources, 42, 287–293. (in Chinese with English abstract) [蔡杏伟, 梁智策, 李高俊, 王镇江, 张清凤, 隋昕融, 申志新 (2020) 海南尖峰岭国家级自然保护区雨季鱼类群落结构特征研究. 生物资源, 42, 287–293.]

Cai XW, Sui XR, Li GJ, Liang ZC, Li FY, Gu Y, Wang ZJ, Wang HG, Shen ZX (2021) Community structure and historical changes of freshwater fish in Lingshui River basin, Hainan Island. Biotic Resources, 43, 552–559. (in Chinese with English abstract) [蔡杏伟, 隋昕融, 李高俊, 梁智策, 李芳远, 谷圆, 王镇江, 王海桂, 申志新 (2021) 海南岛陵水河流域淡水鱼类群落结构及历史变化研究. 生物资源, 43, 552–559.]

Carvajal-Quintero JD, Escobar F, Alvarado F, Villa-Navarro FA, Jaramillo-Villa Ú, Maldonado-Ocampo JA (2015) Variation in freshwater fish assemblages along a regional elevation gradient in the northern Andes, Colombia. Ecology and Evolution, 5, 2608–2620.

Chen BL, Chen XL (2008) Species diversity and distribution of freshwater fishes at Mt. Yinggeling, Hainan Island, China. Biodiversity Science, 16, 44–52. (in Chinese with English abstract) [陈辈乐, 陈湘粦 (2008) 海南鹦哥岭地区的鱼类物种多样性与分布特点. 生物多样性, 16, 44–52.]

Chen J, Xu H, He D, Li YD, Luo TS, Yang HG, Lin MX (2019) Historical logging alters soil fungal community composition and network in a tropical rainforest. Forest Ecology and Management, 433, 228–239.

Chen K, Midway SR, Peoples BK, Wang BX, Olden JD (2023) Shifting taxonomic and functional community composition of rivers under land use change. Ecology, 104, e4155.

Chen K, Olden JD (2020) Threshold responses of riverine fish communities to land use conversion across regions of the world. Global Change Biology, 26, 4952–4965.

Cilleros K, Allard L, Grenouillet G, Brosse S (2016) Taxonomic and functional diversity patterns reveal different processes shaping European and Amazonian stream fish assemblages. Journal of Biogeography, 43, 1832–1843.

Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 199, 1302–1310.

Cui YY, Li HJ, Chu ZJ (2011) A preliminary study on fish communities in forest streams in Hainan, China. Journal of Jilin Agricultural University, 33, 677–681, 686. (in Chinese with English abstract) [崔友勇, 李红敬, 储张杰 (2011) 海南山地森林溪流鱼类群落的初步研究. 吉林农业大学学报, 33, 677–681, 686.]

Cutler DR, Edwards TC Jr, Beard KH, Cutler A, Hess KT, Gibson J, Lawler JJ (2007) Random forests for classification in ecology. Ecology, 88, 2783–2792.

da Costa ID, Petry AC, Mazzoni R (2018) Responses of fish assemblages to subtle elevations in headwater streams in southwestern Amazonia. Hydrobiologia, 809, 175–184.

Davison CW, Rahbek C, Morueta-Holme N (2021) Land-use change and biodiversity: Challenges for assembling evidence on the greatest threat to nature. Global Change Biology, 27, 5414–5429.

Effert-Fanta EL, Fischer RU, Wahl DH (2019) Effects of riparian forest buffers and agricultural land use on macroinvertebrate and fish community structure. Hydrobiologia, 841, 45–64.

Fu F, Wei HY, Chang YT, Wang BX, Chen K (2022) Elevational patterns of life history and ecological trait diversity of aquatic insects in the middle of the Lancang River: The effects of climate and land use variables. Biodiversity Science, 30, 21332. (in Chinese with English abstract) [付飞, 魏慧玉, 常育腾, 王备新, 陈凯 (2022) 澜沧江中游水生昆虫生活史和生态学性状多样性的海拔格局: 气候和土地利用的影响. 生物多样性, 30, 21332.]

Gao WQ, Xiong FY, Lu Y, Xin W, Wang HH, Feng GP, Kong CP, Fang L, Gao XP, Chen YS (2024) Water quality and habitat drive phytoplankton taxonomic and functional group patterns in the Yangtze River. Ecological Processes, 13, 11.

Green NS, Li SB, Maul JD, Overmyer JP (2022) Natural and anthropogenic factors and their interactions drive stream community integrity in a North American river basin at a large spatial scale. Science of the Total Environment, 835, 155344.

Hayashi M (2004) Temperature-electrical conductivity relation of water for environmental monitoring and geophysical data inversion. Environmental Monitoring and Assessment, 96, 119–128.

He JY, Zhang D, Chu L, Yan YZ (2021) Anthropogenic disturbances affect the functional diversity of stream fishes and its longitudinal patterns in China. Biodiversity Science, 29, 927–937. (in Chinese with English abstract) [贺佳云, 张东, 储玲, 严云志 (2021) 人为干扰对溪流鱼类功能多样性及其纵向梯度格局的影响. 生物多样性, 29, 927–937.]

Jiang W, Zhou C, Ji DB, Liu DF, Ren YS, Haffner D, Xie DT, Zhang L (2017) Comparison of relationship between conduction and algal bloom in Pengxi River and Modao River in Three Gorges Reservoir. Environmental Science, 38, 2326–2335. (in Chinese with English abstract) [姜伟, 周川, 纪道斌, 刘德富, 任豫霜, Douglas Haffner, 谢德体, 张磊 (2017) 三峡库区澎溪河与磨刀溪电导率等水质特征与水华的关系比较. 环境科学, 38, 2326–2335.]

Kirk MA, Rahel FJ, Laughlin DC (2022) Environmental filters of freshwater fish community assembly along elevation and latitudinal gradients. Global Ecology and Biogeography, 31, 470–485.

Leitão RP, Zuanon J, Mouillot D, Leal CG, Hughes RM, Kaufmann PR, Villéger S, Pompeu PS, Kasper D, de Paula FR, Ferraz SFB, Gardner TA (2018) Disentangling the pathways of land use impacts on the functional structure of fish assemblages in Amazon streams. Ecography, 41, 219–232.

Liu H, Qu X, Xia WT, Chen YS (2023) Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity patterns reveal different processes shaping river fish assemblages in the Eastern Huai River Basin, China. Water Biology and Security, 2, 100078.

Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. Global Ecology and Biogeography, 10, 3–13.

Lorion CM, Kennedy BP (2009) Riparian forest buffers mitigate the effects of deforestation on fish assemblages in tropical headwater streams. Ecological Applications, 19, 468–479.

Lujan NK, Roach KA, Jacobsen D, Winemiller KO, Vargas VM, Ching VR, Maestre JA (2013) Aquatic community structure across an Andes-to-Amazon fluvial gradient. Journal of Biogeography, 40, 1715–1728.

Martínez-Ramos M, Ortiz-Rodríguez IA, Piñero D, Dirzo R, Sarukhán J (2016) Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 113, 5323–5328.

Martins RT, Brito J, Dias-Silva K, Leal CG, Leitão RP, Oliveira VC, Oliveira-Júnior JMB, Ferraz SFB, de Paula FR, Roque FO, Hamada N, Juen L, Nessimian JL, Pompeu PS, Hughes RM (2021) Low forest-loss thresholds threaten Amazonian fish and macroinvertebrate assemblage integrity. Ecological Indicators, 127, 107773.

Moi DA, Barrios M, Tesitore G, Burwood M, Romero GQ, Mormul RP, Kratina P, Juen L, Michelan TS, Montag LFA, Cruz GM, García-Girón J, Heino J, Hughes RM, Figueiredo BRS, Teixeira de Mello F (2023) Human land-uses homogenize stream assemblages and reduce animal biomass production. Journal of Animal Ecology, 92, 1176–1189.

Moi DA, Kaufmann PR, Riato L, Romero GQ, Kratina P, Teixeira de Mello F, Hughes RM (2024) Habitat diversity mitigates the impacts of human pressure on stream biodiversity. Global Change Biology, 30, e17534.

Moi DA, Saito VS, Quirino BA, Alves DC, Agostinho AA, Schmitz MH, Bonecker CC, Barrios M, Kratina P, Perkins DM, Teixeira de Mello F, Figueiredo BRS, Mormul RP, Okada EK, Romero GQ (2025) Human land use and non-native fish species erode ecosystem services by changing community size structure. Nature Ecology & Evolution, 9, 801–809.

Montag LFA, Winemiller KO, Keppeler FW, Leão H, Benone NL, Torres NR, Prudente BS, Begot TO, Bower LM, Saenz DE, Lopez-Delgado EO, Quintana Y, Hoeinghaus DJ, Juen L (2019) Land cover, riparian zones and instream habitat influence stream fish assemblages in the eastern Amazon. Ecology of Freshwater Fish, 28, 317–329.

Pagotto JPA, Pessoa LA, Goulart E, Mise FT, Ortega JCG, Landgraf GO (2022) Environmental degradation of streams leads to the loss of ecomorphologically similar fish species. Hydrobiologia, 849, 2299–2316.

Pearl River Fisheries Research Institute (1986) The Freshwater and Estuaries Fishes of Hainan Island. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [中国水产科学研究院珠江水产研究所 (1986) 海南岛淡水及河口鱼类志. 广东科技出版社, 广州.]

Pielou EC, Levandowsky M (1975) Ecological diversity. Quarterly Review of Biology, 51, 336–340.

Qu X, Liu H, Yang M, Xin W, Wang WM, Chen YS (2022) Characteristics of fish communities and driving factors under urbanization in typical river basins in Shenzhen City, China. Acta Ecologica Sinica, 42, 10029–10040. (in Chinese with English abstract) [屈霄, 刘晗, 阳敏, 辛未, 王伟民, 陈宇顺 (2022) 城镇化背景下深圳典型流域鱼类群落特征及驱动因子. 生态学报, 42, 10029–10040.]

Riis T, Kelly-Quinn M, Aguiar FC, Manolaki P, Bruno D, Bejarano MD, Clerici N, Fernandes MR, Franco JC, Pettit N, Portela AP, Tammeorg O, Tammeorg P, Rodríguez-González PM, Dufour S (2020) Global overview of ecosystem services provided by riparian vegetation. BioScience, 70, 501–514.

Rumschlag SL, Gallagher B, Hill R, Schäfer RB, Schmidt TS, Woods T, Kopp D, Dumelle M, Rohr JR, De Laender F, Hoffman J, Behrens J, Lepak R, Jones DK, Mahon MB (2025) Diverging fish biodiversity trends in cold and warm rivers and streams. Nature, 647, 656–662.

Sayer CA, Fernando E, Jimenez RR, MacFarlane NBW, Rapacciuolo G, Böhm M, Brooks TM, Contreras-MacBeath T, Cox NA, Harrison I, Hoffmann M, Jenkins R, Smith KG, Vié JC, Abbott JC, Allen DJ, Allen GR, Barrios V, Boudot JP, Carrizo SF, Charvet P, Clausnitzer V, Congiu L, Crandall KA, Cumberlidge N, Cuttelod A, Dalton J, Daniels AG, De Grave S, De Knijf G, Dijkstra KB, Dow RA, Freyhof J, García N, Gessner J, Getahun A, Gibson C, Gollock MJ, Grant MI, Groom AER, Hammer MP,

Hammerson GA, Hilton-Taylor C, Hodgkinson L, Holland RA, Jabado RW, Juffe Bignoli D, Kalkman VJ, Karimov BK, Kipping J, Kottelat M, Lalèyè PA, Larson HK, Lintermans M, Lozano F, Ludwig A, Lyons TJ, Máiz-Tomé L, Molur S, Ng HH, Numa C, Palmer-Newton AF, Pike C, Pippard HE, Polaz CNM, Pollock CM, Raghavan R, Rand PS, Ravelomanana T, Reis RE, Rigby CL, Scott JA, Skelton PH, Sloat MR, Snoeks J, Stiassny MLJ, Tan HH, Taniguchi Y, Thorstad EB, Tognelli MF, Torres AG, Torres Y, Tweddle D, Watanabe K, Westrip JRS, Wright EGE, Zhang E, Darwall WRT (2025) One-quarter of freshwater fauna threatened with extinction. Nature, 638, 138–145.

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

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

State Environmental Protection Administration (2002) Monitoring and Analysis Methods for Water and Wastewater, 4th edn. China Environmental Science Press, Beijing. (in Chinese) [国家环境保护总局 (2002) 水和废水监测分析方法(第四版). 中国环境科学出版社, 北京.]

Tian S, Yin XW (2022) Intermediate disturbance hypothesis explains eutrophication and biodiversity pattern in a boreal river basin, China. Hydrobiologia, 849, 3389–3399.

Wang YX, Zhang L (2025) From primary forests to rubber plantations: A huge ecological loss. The Innovation, 6, 100836.

Wei HY, Chen K, Wang BX (2020) The spatial scale dependency of elevational patterns of taxonomic and functional diversity in aquatic insects in the Lancang River, Yunnan, China. Biodiversity Science, 28, 504–514. (in Chinese with English abstract) [魏慧玉, 陈凯, 王备新 (2020) 澜沧江流域水生昆虫群落分类多样性和功能多样性海拔格局的空间尺度依赖性. 生物多样性, 28, 504–514.]

Xia ZJ, Yu FD, Xu CS, Lin PC, He YF, Liu F, Wang JW (2024) Elevational patterns of fish functional and phylogenetic community structure in a monsoon climate river basin. Diversity and Distributions, 30, e13815.

Yang B, Qu X, Liu H, Yang M, Xin W, Wang WM, Chen YS (2024) Urbanization reduces fish taxonomic and functional diversity while increases phylogenetic diversity in subtropical rivers. Science of the Total Environment, 908, 168178.

Yang YG, Chen HH, Abdullah Al M, Ndayishimiye JC, Yang JR, Isabwe A, Luo AQ, Yang J (2022) Urbanization reduces resource use efficiency of phytoplankton community by altering the environment and decreasing biodiversity. Journal of Environmental Sciences, 112, 140–151.

Zhai J, Hou P, Cao W, Yang M, Cai MY, Li J (2018) Ecosystem assessment and protection effectiveness of a tropical rainforest region in Hainan Island, China. Journal of Geographical Sciences, 28, 415–428.

Zhang SB, Xia XH, Xin Y, Li XK, Wang JF, Yu LL, Li CB, McDowell WH, Tan Q, Yang ZF (2023) Electrical conductivity as a reliable indicator for assessing land use effects on stream N_2O concentration. Journal of Hydrology, 626, 130253.

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

Zhang XK, Wang HL, Wan A, Fang YX, Liu ZG, Zheng AF, Chen MM, Yu DP (2017) Fishes in headwater streams of the Pihe River Basin: Spatial distribution pattern and its main influencing factors. Journal of Lake Sciences, 29, 176–185. (in Chinese with English abstract) [张晓可, 王慧丽, 万安, 方云祥, 刘志刚, 郑爱芳, 陈敏敏, 于道平 (2017) 湄河流域河源溪流鱼类空间分布格局及主要影响因素. 湖泊科学, 29, 176–185.]

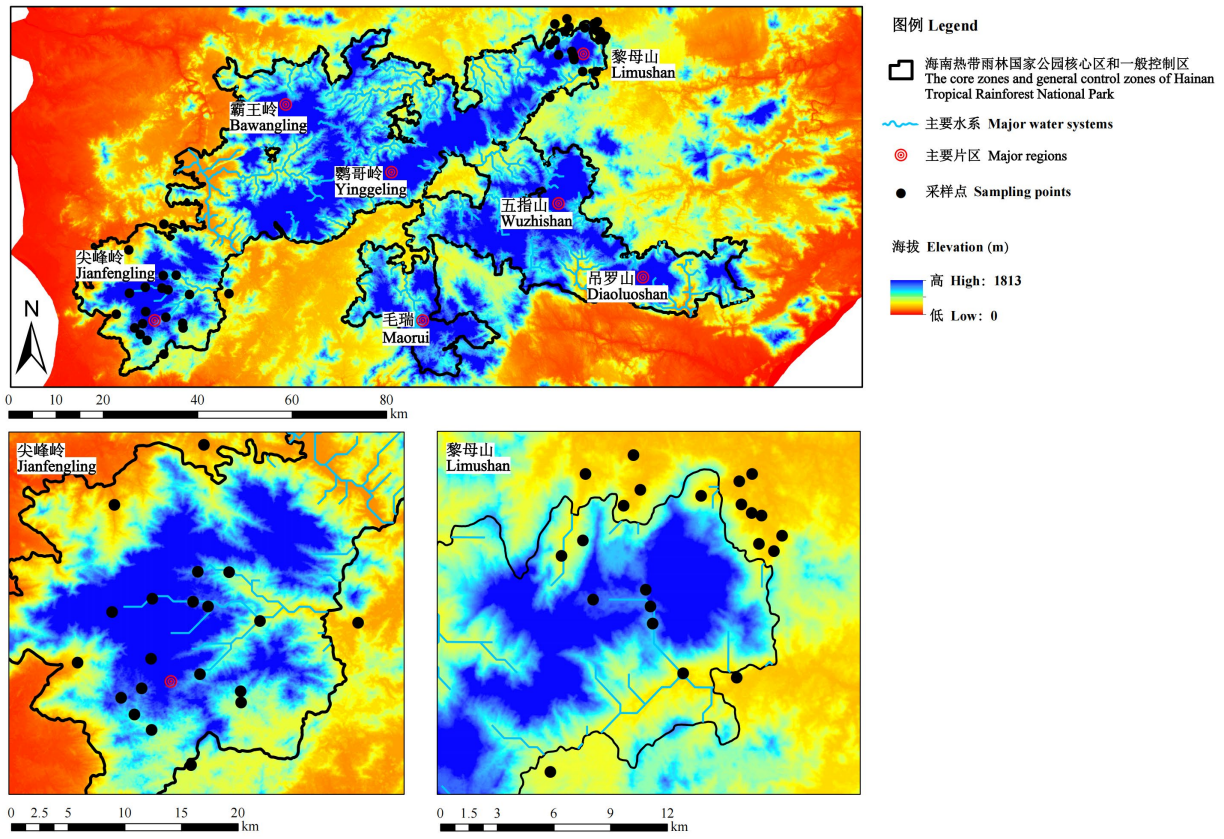
Zhou JL, Cai XW, Gu KX, Gu Y, Zhao GJ, Li GJ, Xie SG, Chen K (2025) Spatial scale effects of land use on the organisms in the streams of Yinggeling Tropical Rainforest. Natural Science of Hainan University, 43, 398–404. (in Chinese with English abstract) [周俊龙, 蔡杏伟, 顾恺曦, 谷圆, 赵光军, 李高俊, 谢松光, 陈凯 (2025) 土地利用影响热带雨林鹦哥岭溪流生物的空间尺度效应. 海南大学学报(自然科学版中英文), 43, 398–404.]

(责任编委: 陈小勇　责任编辑: 周玉荣)

附录　Supplementary Material

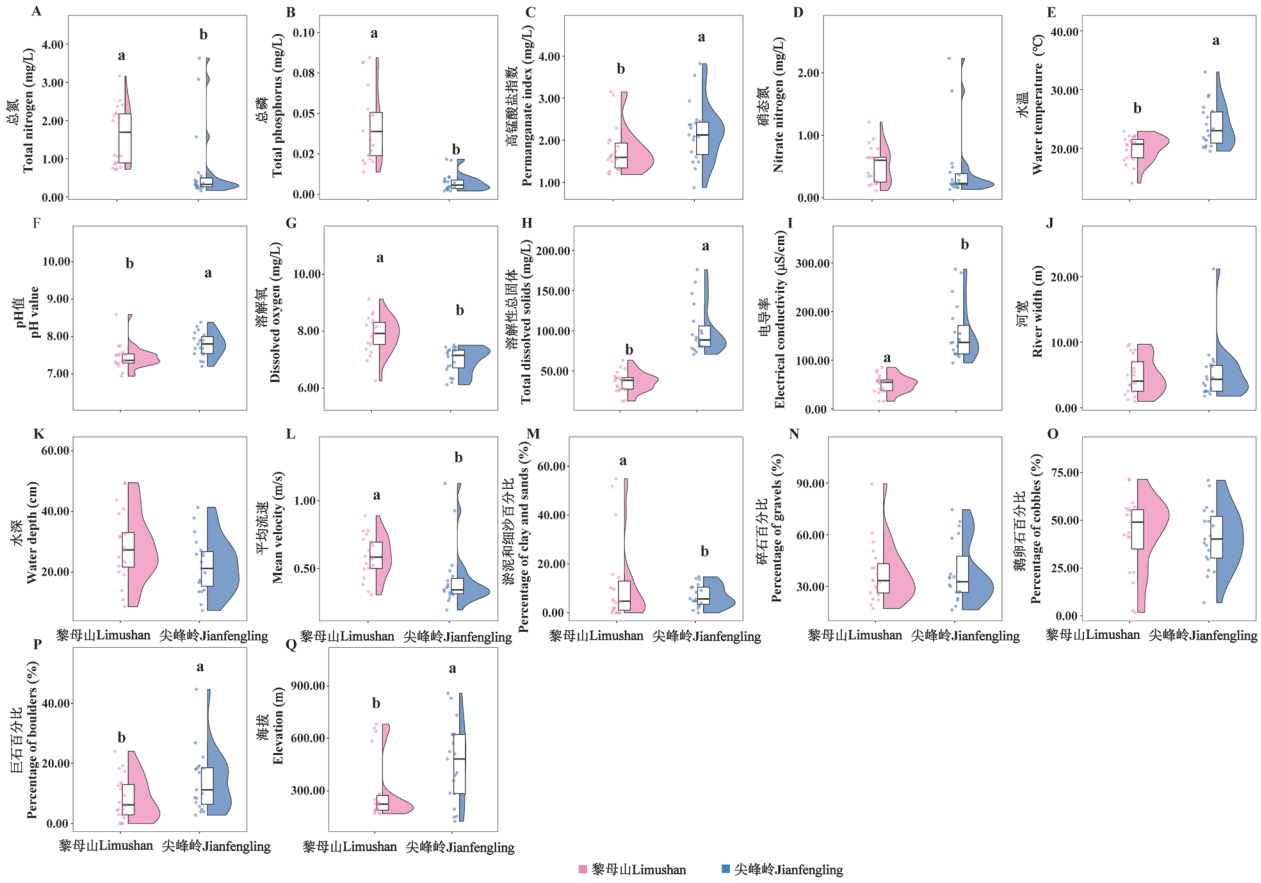
https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025374

高雯琪, 向景荣, 赵耀, 范灵霜, 谷圆, 邵韦涵, 李高俊, 赵光军, 陈明斌, 蔡杏伟, 陈凯 (2026) 海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭溪流鱼类群落特征及其对土地利用的响应. 生物多样性, 34, 25374. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025374



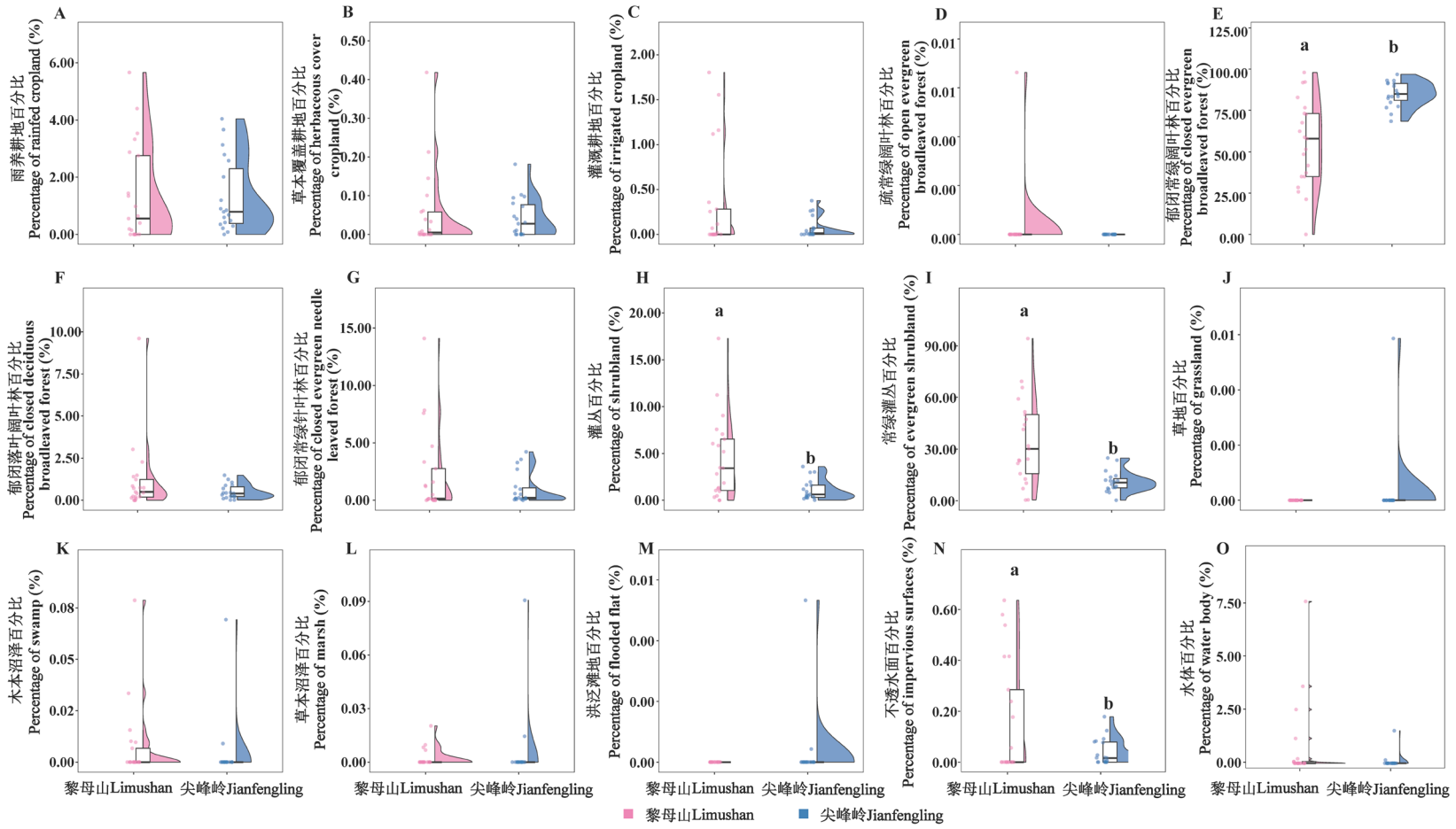
附录1　海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭的核心区、一般控制区及周边区域的溪流鱼类采样点海拔分布图

Appendix 1　Elevation distribution of stream sampling sites in the core zones, general control zones, and surrounding areas of Limushan and Jianfengling in Hainan Tropical Rainforest National Park



附录2　黎母山和尖峰岭的水质、水文、底质组成和海拔云雨图。字母不同表示黎母山和尖峰岭之间存在显著性差异($P < 0.05$)。

Appendix 2　Raincloud plots of Water quality, hydrology, substrate composition, and elevation in Limushan and Jianfengling. Different letters indicate a significant difference between Limushan and Jianfengling ($P < 0.05$).



附录3　黎母山和尖峰岭的土地利用云雨图。图例含义见附录2。

Appendix 3　Raincloud plots of land use in Limushan and Jianfengling For the meaning of the legend, see Appendix 2.

附录4　黎母山和尖峰岭溪流鱼类物种名录

Appendix 4　List of stream fish species scientific names in Limushan and Jianfengling

种类 Species	拉丁文名 Latin name	黎母山 Limushan	尖峰岭 Jianfengling
爬鳅科	Bolitoridae		
广西爬鳅	*Balitora kwangsiensis*	+	+
鳅科	Cobitidae		
白沙花鳅	*Cobitis baishagensis*	+	+
泥鳅	*Misgurnus anguillicaudatus*	+	
大鳞副泥鳅	*Paramisgurnus dabryanus*		+
鲤科	Cyprinidae		
虹彩光唇鱼	*Acrossocheilus iridescens*	+	
拟细鲫	*Aphyocypris normalis*	+	+
鲫	*Carassius auratus*	+	
鲤	*Cyprinus carpio*		+
间鲹	*Hemibarbus medius*	+	
嘉积小鳔鮈	*Microphysogobio kachekensis*	+	+
海南马口鱼	*Opsariichthys hainanensis*	+	+
暗花纹唇鱼	*Osteochilus salsburyi*	+	+
细尾白甲鱼	*Onychostoma lepturum*	+	+
条纹小鲃	*Puntius semifasciolatus*	+	+
海南拟腹	*Pseudohemiculter hainanensis*	+	
南方波鱼	*Rasbora steineri*	+	+
点纹银鮈	*Squalidus wolterstorffi*	+	+
海南异鱲	*Parazacco fasciatus*	+	
刺鳍鳑鲏	*Rhodeus spinalis*	+	
原田鳑鲏	*Rhodeus haradai*	+	
东方墨头鱼	*Garra orientalis*		+
条鳅科	Nemacheilidae		
美丽小条鳅	*Micronemacheilus pulcher*		+
海南小条鳅	*Micronemacheilus zispi*	+	+
横纹南鳅	*Schistura fasciolatus*	+	+
无斑南鳅	*Schistura incerta*	+	
腹吸鳅科	Gastromyzontidae		
海南爬岩鳅	*Beaufortia leveretti*	+	
琼中拟平鳅	*Liniparhomaloptera qiongzhongensis*	+	+
保亭近腹吸鳅	*Plesiomyzon baotingensis*	+	
鲿科	Bagridae		
海南半鲿	*Hemibagrus hainanensis*	+	+
胡子鲇科	Clariidae		
胡子鲇	*Clarias fuscus*	+	+
鲇科	Siluridae		
越南隐鳍鲇	*Pterocryptis cochinchinensis*		+
吉氏隐鳍鲇	*Pterocryptis gilberti*	+	

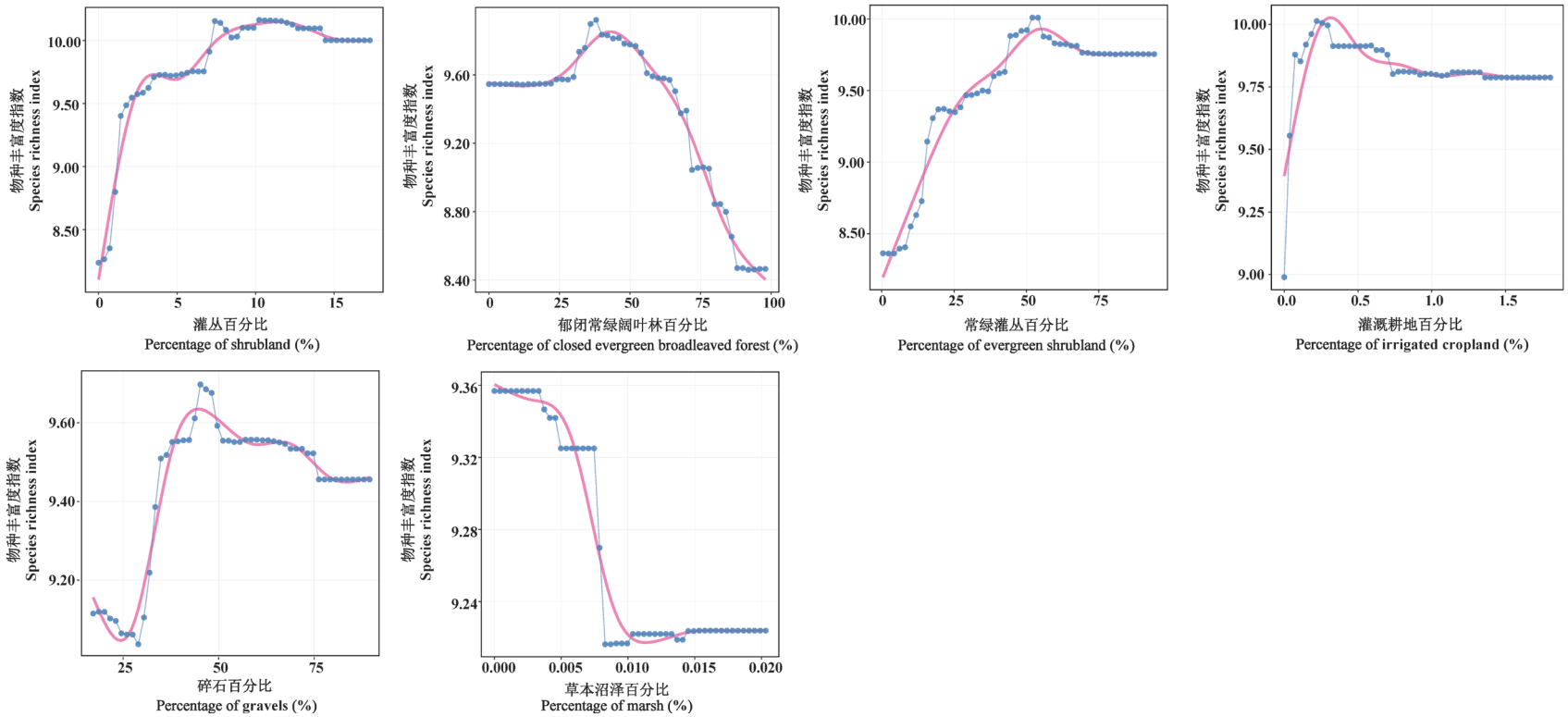
鮡科	Sisoridae			
海南纹胸鮡	*Glyptothorax hainanensis*	+		
合鳃鱼科	Synbranchidae			
黄鳝	*Monopterus albus*	+		+
鳗鲡科	Anguillidae			
日本鳗鲡	*Anguilla japonica*	+		
斗鱼科	Belontiidae			
叉尾斗鱼	*Macropodus opercularis*	+		
鳢科	Channidae			
月鳢	*Channa asiatica*	+		
南鳢	*Channa gachua*	+		+
斑鳢	*Channa maculata*	+		+
丽鱼科	Cichlidae			
齐氏非鲫	*Coptodon zillii*	+		+
尼罗口孵非鲫	*Oreochromis niloticus*	+		
塘鳢科	Eleotridae			
云斑尖塘鳢	*Oxyeleotris marmorata*			+
虾虎鱼科	Gobiidae			
昌化江吻虾虎鱼	*Rhinogobius changjiangensis*			+
溪吻虾虎鱼	*Rhinogobius duospilus*	+		+
子陵吻虾虎鱼	*Rhinogobius giurinus*	+		+
李氏吻虾虎鱼	*Rhinogobius leavelli*	+		+
刺鳅科	Mastacembelidae			
大刺鳅	*Mastacembelus armatus*	+		
沙塘鳢科	Odontobutidae			
海南细齿鲋	*Microdous chalmersi*	+		

附录5 黎母山溪流鱼类物种多样性指数最优随机森林模型的变量选择过程

Appendix 5 Variable selection process for the optimal random forest models of stream fish diversity indices in Limushan

	物种丰富度指数 Species richness index				Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index				Simpson 多样性指数 Simpson diversity index				Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index			
步骤 Step	候选变量 Candidate variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 % Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 % Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation
1	海拔	添加	44.55	44.55	总氮	添加	45.32	45.32	海拔	添加	57.81	57.81	水深	添加	-4.77	-4.77
2	雨养耕地百分比	添加	46.83	46.83	海拔	添加	59.90	59.90	总氮	跳过	56.58	57.81	总氮	跳过	-13.42	-4.77
3	灌丛百分比	添加	48.70	48.70	雨养耕地百分比	添加	69.51	69.51	总磷	跳过	51.07	57.81	鹅卵石百分比	添加	4.38	4.38
4	郁闭常绿阔叶林百分比	添加	50.61	50.61	总磷	跳过	62.43	69.51	雨养耕地百分比	添加	66.29	66.29	草本沼泽百分比	添加	7.22	7.22
5	常绿灌丛百分比	添加	50.94	50.94	灌丛百分比	跳过	66.06	69.51	灌丛百分比	跳过	57.84	66.29	雨养耕地百分比	跳过	4.73	7.22
6	总氮	跳过	48.38	50.94	郁闭常绿阔叶林百分比	跳过	68.27	69.51	常绿灌丛百分比	跳过	57.43	66.29	水体百分比	添加	9.35	9.35
7	草本覆盖耕地百分比	跳过	48.28	50.94	常绿灌丛百分比	跳过	69.22	69.51	郁闭常绿阔叶林百分比	跳过	58.72	66.29	pH 值	添加	15.19	15.19
8	灌溉耕地百分比	添加	52.43	52.43	平均流速	跳过	65.82	69.51	水深	跳过	61.69	66.29	河宽	添加	16.91	16.91
9	平均流速	跳过	52.37	52.43	草本覆盖耕地百分比	跳过	66.39	69.51	电导率	跳过	59.51	66.29	溶解氧	添加	18.15	18.15
10	巨石百分比	跳过	52.38	52.43	硝态氮	跳过	60.53	69.51	水温	跳过	53.74	66.29	总磷	跳过	12.68	18.15
11	总磷	跳过	49.75	52.43	水体百分比	跳过	67.83	69.51	淤泥和细沙百分比	跳过	58.21	66.29	木本沼泽百分比	跳过	16.75	18.15
12	碎石百分比	添加	54.21	54.21	淤泥和细沙百分比	跳过	64.28	69.51	郁闭落叶阔叶林百分比	跳过	56.20	66.29	淤泥和细沙百分比	跳过	14.90	18.15
13	水温	跳过	52.19	54.21	灌溉耕地百分比	跳过	63.91	69.51	溶解性总固体	跳过	60.48	66.29	郁闭落叶阔叶林百分比	跳过	10.72	18.15
14	郁闭常绿针叶林百分比	跳过	53.29	54.21	电导率	跳过	66.17	69.51	水体百分比	跳过	64.88	66.29	疏常绿阔叶林百分比	跳过	15.52	18.15
15	草本沼泽百分比	添加	54.30	54.30	水温	跳过	62.11	69.51	木本沼泽百分比	跳过	63.92	66.29	硝态氮	跳过	9.91	18.15

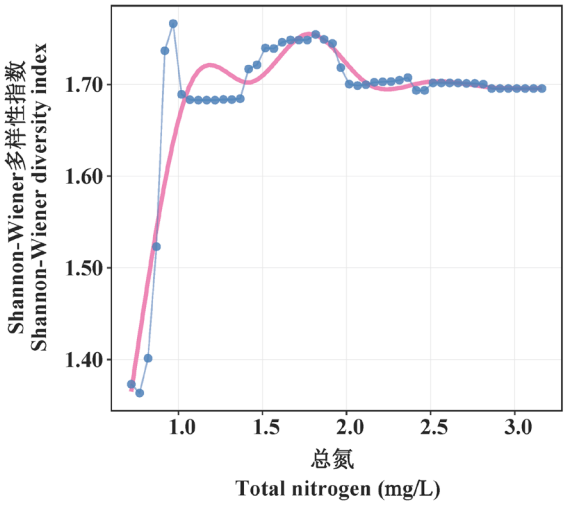
	物种丰富度指数 Species richness index				Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index				Simpson 多样性指数 Simpson diversity index				Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index			
步骤 Step	候选变量 Candidate variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 % Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 % Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation
16	不透水面百分比	跳过	51.52	54.30	草本沼泽百分比	跳过	65.91	69.51	草本覆盖耕地百分比	跳过	63.09	66.29	常绿灌丛百分比	跳过	12.02	18.15
17	硝态氮	跳过	50.00	54.30	疏常绿阔叶林百分比	跳过	67.78	69.51	硝态氮	跳过	55.30	66.29	平均流速	跳过	16.46	18.15
18	水体百分比	跳过	53.64	54.30	郁闭常绿针叶林百分比	跳过	68.73	69.51	鹅卵石百分比	跳过	59.72	66.29	郁闭常绿阔叶林百分比	跳过	11.03	18.15
19	溶解氧	跳过	54.07	54.30	郁闭落叶阔叶林百分比	跳过	63.81	69.51	不透水面百分比	跳过	62.28	66.29	不透水面百分比	跳过	13.13	18.15
20	溶解性总固体	跳过	52.31	54.30	pH 值	跳过	64.02	69.51	溶解氧	跳过	59.77	66.29	草本覆盖耕地百分比	跳过	13.41	18.15
21	疏常绿阔叶林百分比	跳过	53.97	54.30	河宽	跳过	68.46	69.51	疏常绿阔叶林百分比	跳过	62.06	66.29	巨石百分比	跳过	13.97	18.15
22	河宽	跳过	53.58	54.30	溶解性总固体	跳过	67.47	69.51	平均流速	跳过	58.15	66.29	灌丛百分比	跳过	10.62	18.15
23	电导率	跳过	52.56	54.30	溶解氧	跳过	63.76	69.51	河宽	跳过	59.40	66.29	灌溉耕地百分比	跳过	14.80	18.15
24	郁闭落叶阔叶林百分比	跳过	50.88	54.30	巨石百分比	跳过	64.03	69.51	草本沼泽百分比	跳过	64.40	66.29	高锰酸盐指数	跳过	12.28	18.15
25	水深	跳过	51.18	54.30	不透水面百分比	跳过	64.47	69.51	郁闭常绿针叶林百分比	跳过	57.30	66.29	海拔	跳过	3.51	18.15
26	pH 值	跳过	51.27	54.30	碎石百分比	跳过	63.02	69.51	pH 值	跳过	60.02	66.29	水温	跳过	9.75	18.15
27	木本沼泽百分比	跳过	51.73	54.30	鹅卵石百分比	跳过	62.14	69.51	巨石百分比	跳过	57.81	66.29	碎石百分比	跳过	9.07	18.15
28	鹅卵石百分比	跳过	46.06	54.30	水深	跳过	66.38	69.51	碎石百分比	跳过	50.82	66.29	郁闭常绿针叶林百分比	跳过	10.70	18.15
29	淤泥和细沙百分比	跳过	48.97	54.30	高锰酸盐指数	跳过	63.41	69.51	灌溉耕地百分比	跳过	60.79	66.29	溶解性总固体	跳过	9.17	18.15
30	高锰酸盐指数	跳过	50.52	54.30	木本沼泽百分比	跳过	66.29	69.51	高锰酸盐指数	跳过	58.03	66.29	电导率	跳过	8.45	18.15



附录6　黎母山溪流鱼类物种丰富度指数与随机森林模型中解释变量的偏依赖图。蓝色圆点代表关键影响因子在其原始取值梯度下(按变量实际范围均匀生成50个梯度点)，通过随机森林模型计算得到的鱼类多样性指数平均预测值；蓝色折线是连接所有蓝色圆点形成的趋势线，直观展现该关键影响因子原始梯度下鱼类多样性指数的变化轨迹；粉色曲线是基于广义可加模型对蓝色圆点进行平滑处理后的趋势线，反映多样性指数对关键环境因子的响应规律。

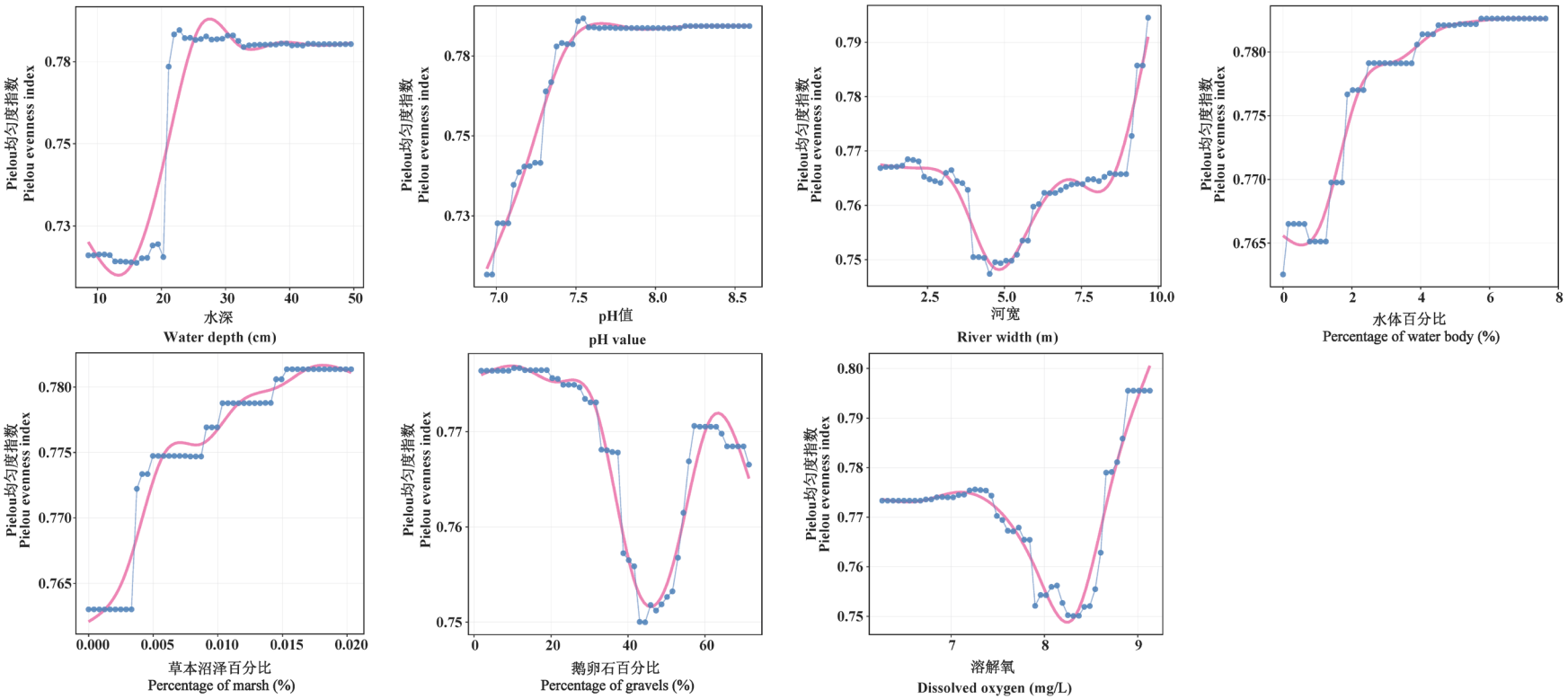
Appendix 6　Partial dependence plots of Limushan stream fish species richness index and explanatory variables in random forest model. Blue dots represent the average predicted values of the fish diversity index calculated by the random forest model under the original value gradient of the key influencing factor (50 gradient points evenly generated based on the variable's actual range); Blue polyline is a trend line connecting all the blue dots, intuitively illustrating the variation trajectory of the fish diversity index along the original gradient of the key influencing factor; Pink curve is a trend line obtained by smoothing the blue dots using a generalized additive model, reflecting the response pattern of the diversity index to the key environmental factor.

高雯琪, 向景荣, 赵耀, 范灵霜, 谷圆, 邵韦涵, 李高俊, 赵光军, 陈明斌, 蔡杏伟, 陈凯 (2026) 海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭溪流鱼类群落特征及其对土地利用的响应. 生物多样性, 34, 25374. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025374



附录7　黎母山溪流鱼类Shannon-Wiener多样性指数与随机森林模型中解释变量的偏依赖图。图例含义见附录6。

Appendix 7　Partial dependence plot of Limushan stream fish Shannon-Wiener diversity index and explanatory variable in random forest model. For the meaning of the legend, see Appendix 6.



附录8　黎母山溪流鱼类Pielou均匀度指数与随机森林模型中解释变量的偏依赖图。图例含义见附录6。

Appendix 8　Partial dependence plots of Limushan stream fish Pielou evenness index and explanatory variables in random forest model. For the meaning of the legend, see Appendix 6.

高雯琪, 向景荣, 赵耀, 范灵霜, 谷圆, 邵韦涵, 李高俊, 赵光军, 陈明斌, 蔡杏伟, 陈凯 (2026) 海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭溪流鱼类群落特征及其对土地利用的响应. 生物多样性, 34, 25374.
https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025374

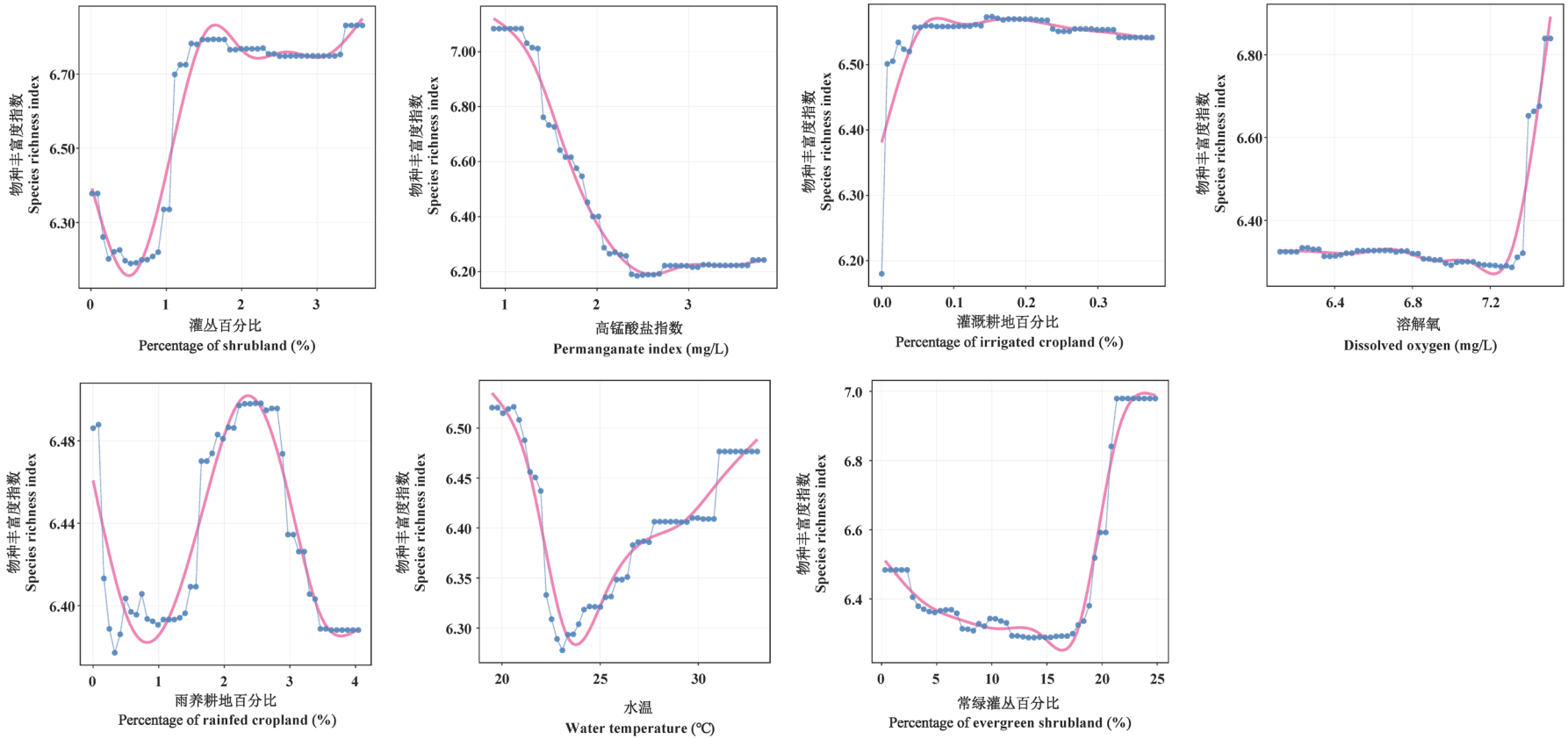
附录9　尖峰岭溪流鱼类物种多样性指数最优随机森林模型的变量选择过程

Appendix 9　Variable selection process for the optimal random forest models of stream fish diversity indices in Jianfengling

步骤 Step	物种丰富度指数 Species richness index				Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index				Simpson 多样性指数 Simpson diversity index				Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index			
	候选变量 Candidate variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation
1	草本覆盖耕地百分比	添加	6.46	6.46	草本覆盖耕地百分比	添加	34.45	34.45	草本覆盖耕地百分比	添加	24.36	24.36	灌丛百分比	添加	-20.20	-20.20
2	不透水面百分比	添加	13.02	13.02	不透水面百分比	添加	44.77	44.77	不透水面百分比	添加	31.82	31.82	pH 值	添加	31.23	31.23
3	灌丛百分比	添加	14.40	14.40	灌丛百分比	跳过	39.62	44.77	灌丛百分比	跳过	28.67	31.82	郁闭常绿阔叶林百分比	跳过	13.80	31.23
4	高锰酸盐指数	添加	16.28	16.28	高锰酸盐指数	跳过	41.04	44.77	郁闭常绿阔叶林百分比	跳过	27.76	31.82	淤泥和细沙百分比	跳过	29.56	31.23
5	灌溉耕地百分比	添加	18.18	18.18	郁闭常绿阔叶林百分比	跳过	44.02	44.77	高锰酸盐指数	跳过	22.31	31.82	不透水面百分比	跳过	25.39	31.23
6	总氮	跳过	18.04	18.18	郁闭落叶阔叶林百分比	跳过	39.56	44.77	郁闭落叶阔叶林百分比	跳过	26.79	31.82	水深	跳过	24.53	31.23
7	溶解氧	添加	24.72	24.72	pH 值	添加	47.96	47.96	雨养耕地百分比	跳过	26.38	31.82	电导率	跳过	29.76	31.23
8	雨养耕地百分比	添加	27.73	27.73	雨养耕地百分比	跳过	45.44	47.96	pH 值	添加	42.51	42.51	木本沼泽百分比	跳过	24.27	31.23
9	电导率	添加	32.68	32.68	灌溉耕地百分比	跳过	40.41	47.96	总氮	跳过	39.13	42.51	草本覆盖耕地百分比	跳过	26.59	31.23
10	水温	添加	32.84	32.84	电导率	添加	51.43	51.43	电导率	添加	43.99	43.99	郁闭落叶阔叶林百分比	跳过	17.15	31.23
11	郁闭常绿阔叶林百分比	跳过	31.59	32.84	溶解性总固体	跳过	47.33	51.43	草本沼泽百分比	跳过	39.71	43.99	水体百分比	跳过	29.79	31.23

步骤 Step	物种丰富度指数 Species richness index				Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index				Simpson 多样性指数 Simpson diversity index				Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index			
	候选变量 Candidate variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation
12	常绿灌丛百分比	添加	35.68	35.68	海拔	跳过	48.34	51.43	水温	跳过	42.77	43.99	草地百分比	跳过	24.51	31.23
13	木本沼泽百分比	跳过	34.59	35.68	水温	跳过	49.11	51.43	灌溉耕地百分比	跳过	35.28	43.99	水温	跳过	24.17	31.23
14	海拔	跳过	35.50	35.68	水体百分比	跳过	45.51	51.43	溶解性总固体	跳过	38.58	43.99	河宽	跳过	12.76	31.23
15	水深	跳过	32.47	35.68	溶解氧	跳过	47.73	51.43	巨石百分比	跳过	36.93	43.99	洪泛滩地百分比	跳过	26.39	31.23
16	洪泛滩地百分比	跳过	34.12	35.68	常绿灌丛百分比	跳过	47.72	51.43	淤泥和细沙百分比	跳过	40.93	43.99	雨养耕地百分比	跳过	9.32	31.23
17	碎石百分比	跳过	33.66	35.68	草地百分比	跳过	45.65	51.43	鹅卵石百分比	跳过	39.26	43.99	常绿灌丛百分比	跳过	17.41	31.23
18	溶解性总固体	跳过	35.31	35.68	木本沼泽百分比	跳过	46.40	51.43	草地百分比	跳过	38.81	43.99	硝态氮	跳过	18.91	31.23
19	草本沼泽百分比	添加	37.48	37.48	洪泛滩地百分比	跳过	45.15	51.43	木本沼泽百分比	跳过	39.42	43.99	海拔	跳过	15.86	31.23
20	草地百分比	跳过	35.35	37.48	草本沼泽百分比	跳过	46.55	51.43	常绿灌丛百分比	跳过	37.42	43.99	草本沼泽百分比	跳过	27.49	31.23
21	鹅卵石百分比	跳过	33.52	37.48	碎石百分比	跳过	48.18	51.43	水深	跳过	39.89	43.99	鹅卵石百分比	跳过	16.28	31.23
22	郁闭落叶阔叶林百分比	跳过	31.68	37.48	鹅卵石百分比	跳过	49.23	51.43	海拔	跳过	36.66	43.99	总氮	跳过	14.38	31.23
23	郁闭常绿针叶林百分比	跳过	31.93	37.48	巨石百分比	跳过	40.68	51.43	河宽	跳过	37.51	43.99	高锰酸盐指数	跳过	15.54	31.23
24	水体百分比	跳过	34.39	37.48	淤泥和细沙百分比	跳过	49.56	51.43	郁闭常绿针叶林百分比	跳过	35.18	43.99	溶解氧	跳过	6.31	31.23

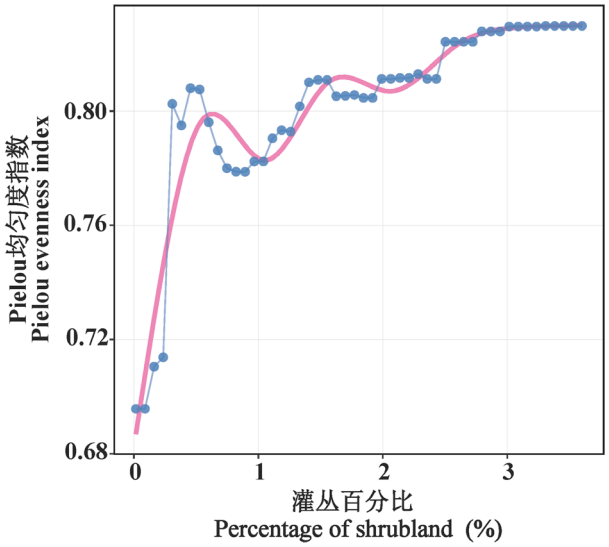
步骤 Step	物种丰富度指数 Species richness index				Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index				Simpson 多样性指数 Simpson diversity index				Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index			
	候选变量 Candidate variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation	解释变量 Explanatory variables	变量选择 Variable selection	当前解释率 %Current variation	历史最佳解释率 % Best historical variation
25	淤泥和细沙百分比	跳过	32.41	37.48	郁闭常绿针叶林百分比	跳过	46.85	51.43	水体百分比	跳过	40.17	43.99	溶解性总固体	跳过	11.61	31.23
26	硝态氮	跳过	30.19	37.48	水深	跳过	40.56	51.43	溶解氧	跳过	34.90	43.99	碎石百分比	跳过	11.91	31.23
27	总磷	跳过	33.74	37.48	总氮	跳过	48.35	51.43	洪泛滩地百分比	跳过	39.21	43.99	巨石百分比	跳过	21.33	31.23
28	河宽	跳过	30.30	37.48	河宽	跳过	44.38	51.43	总磷	跳过	34.74	43.99	灌溉耕地百分比	跳过	21.91	31.23
29	巨石百分比	跳过	32.53	37.48	平均流速	跳过	41.56	51.43	碎石百分比	跳过	35.64	43.99	平均流速	跳过	8.47	31.23
30	pH 值	跳过	29.38	37.48	总磷	跳过	43.48	51.43	硝态氮	跳过	38.11	43.99	总磷	跳过	16.40	31.23
31	平均流速	跳过	30.90	37.48	硝态氮	跳过	44.01	51.43	平均流速	跳过	33.97	43.99	郁闭常绿针叶林百分比	跳过	10.29	31.23



附录10　尖峰岭溪流鱼类物种丰富度指数与随机森林模型中解释变量的偏依赖图。图例含义见附录6。

Appendix 10　Partial dependence plots of Jianfengling stream fish species richness index and explanatory variables in random forest model. For the meaning of the legend, see Appendix 6.

高雯琪, 向景荣, 赵耀, 范灵霜, 谷圆, 邵韦涵, 李高俊, 赵光军, 陈明斌, 蔡杏伟, 陈凯 (2026) 海南热带雨林国家公园黎母山和尖峰岭溪流鱼类群落特征及其对土地利用的响应. 生物多样性, 34, 25374. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025374



附录11 尖峰岭溪流鱼类Pielou均匀度指数与随机森林模型中解释变量的偏依赖图。图例含义见附录6。

Appendix 11 Partial dependence plot of Jianfengling stream fish Pielou evenness index and explanatory variable in random forest model. For the meaning of the legend, see Appendix 6.

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (2): 25337, pages 1–11
doi: 10.17520/biods.2025337
cstr: 32101.14.biods.2025337

•研究报告•

广东省蜻蜓目物种多样性空间格局及关键影响因素

周婷婷[1], 张浩淼[2], 王浩杰[1], 廖健[1], 陈晓丹[1], 杨楠[1], 韩博平[1], 刘振元[1*]

1. 暨南大学生命科学技术学院生态学系/水生生物研究中心, 广州 510632; 2. 中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650201

摘要: 广东省地处我国热带气候北缘, 横跨北回归线。温暖湿润的气候、复杂的山地与密布发达的水系, 共同孕育了丰富的生物多样性。尽管广东省陆生植物和脊椎动物的研究较为深入, 但水生昆虫多样性的系统调查仍相对滞后。本研究以蜻蜓目为研究对象, 基于团队多年野外调查和文献梳理, 首次构建了较为完整的广东省蜻蜓物种名录和地理分布数据集, 综合分析了物种组成和区系特征、物种多样性空间格局及关键影响因素。共记录蜻蜓2亚目19科115属261种(含亚种), 其中中国特有种71种(含亚种), 占总物种数的27.20%。在区系组成方面, 东洋界分布型物种占据主导地位, 有199种(含亚种), 其次为古北界–东洋界分布型, 有62种(含亚种)。在区系类型组成上, 华南区–华中区类型占比最高(90种, 34.48%), 其次为华南区类型(63种, 24.14%)。空间格局方面, 广东省中北部山区为蜻蜓物种多样性热点地区, 如惠州市龙门县和广州市增城区分别记录蜻蜓173种(含亚种)和154种(含亚种)。冗余分析结果显示, 年平均温度、降水季节性、坡度、农田占比、森林占比、水体占比和海拔范围是影响蜻蜓群落结构的关键环境因子。变差分解分析结果表明, 气候、地形以及土地利用因子共同解释了蜻蜓群落结构空间变异(20.00%), 气候因素独立解释率最高(8.00%)。本研究对广东省蜻蜓区系特征及物种多样性空间格局的研究, 可为广东省昆虫区系地理格局及生物多样性保护提供基础数据支撑。

关键词: 水生昆虫; 蜻蜓目; 华南区; 物种多样性; 区系组成

周婷婷, 张浩淼, 王浩杰, 廖健, 陈晓丹, 杨楠, 韩博平, 刘振元 (2026) 广东省蜻蜓目物种多样性空间格局及关键影响因素. 生物多样性, 34, 25337. doi: 10.17520/biods.2025337; cstr: 32101.14.biods.2025337.
Zhou TT, Zhang HM, Wang HJ, Liao J, Chen XD, Yang N, Han B-P, Liu ZY (2026) Geographical patterns and key influence factors of Odonata species diversity in Guangdong Province. Biodiversity Science, 34, 25337. doi: 10.17520/biods.2025337; cstr: 32101.14.biods.2025337.

Geographical patterns and key influence factors of Odonata species diversity in Guangdong Province

Tingting Zhou[1], Haomiao Zhang[2], Haojie Wang[1], Jian Liao[1], Xiaodan Chen[1], Nan Yang[1], Bo-Ping Han[1], Zhenyuan Liu[1*]

1 *Department of Ecology and Research Center of Hydrobiology, College of Life Science and Technology, Jinan University, Guangzhou 510632, China*
2 *Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China*

ABSTRACT

Aims: Guangdong Province, located at the northern boundary of the tropical climatic zone, harbors exceptionally high biodiversity due to its warm, humid climate, complex terrain, and dense river networks. However, aquatic insects, especially Odonata, have been insufficiently surveyed compared with terrestrial taxa. This study aims to elucidate the species composition and zoogeographical characteristics of Odonata across Guangdong Province, and to identify the geographical patterns and key environmental drivers of their taxonomic diversity.

Methods: Redundancy analysis (RDA) combined with forward selection was used to identify key environmental variables associated with Odonata community structure. Subsequently, variation partitioning analysis (VPA) was applied to disentangle the relative contributions of climate, topography, and land-use factors to spatial variation in

收稿日期 Received: 2025-08-22; 接受日期 Accepted: 2026-01-25
基金项目: 国家自然科学基金(32501423)、广东省基础与应用基础研究基金(2024A1515012243)和中国博士后科学基金(2024M751124) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32501423), Guangdong Basic and Applied Basic Research Foundation (2024A1515012243), and China Postdoctoral Science Foundation (2024M751124)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liuzhenyuanihb@163.com

community composition.
Results: A total of 261 species (including subspecies), belonging to 115 genera and 19 families across two suborders, were recorded. Among them, 71 species (including subspecies) are endemic to China, representing 27.20% of the total richness. In terms of faunal composition, species with an Oriental distribution (restricted to the Oriental realm) predominate, comprising 199 species (including subspecies), followed by Palaearctic–Oriental species distributed across both realms, totaling 62 species (including subspecies). Regarding zoogeographical types, the South China Region–Central China Region type was most common (90 species; 34.48%), followed by the South China Region type (63 species; 24.14%). Spatial analyses identified the central and northern mountainous regions as diversity hotspots, with Longmen County (Huizhou) and Zengcheng District (Guangzhou) harboring 173 and 154 species (including subspecies), respectively. RDA revealed that mean annual temperature, precipitation seasonality, slope, farmland proportion, forest proportion, water-body proportion, and elevation range were the principal environmental factors shaping Odonata community structure. VPA showed that climate, topography, and land-use jointly explain spatial variation of community composition (20.00%), with climate uniquely contributing the highest independent fraction (8.00%).
Conclusion: This study provides the first systematic assessment of the faunal characteristics and geographical patterns of Odonata taxonomic diversity in Guangdong Province, identifying the key environmental drivers shaping community structure. The results fill a critical knowledge gap in aquatic insect diversity within the province and provide essential baseline information for faunal biogeography, biodiversity monitoring, conservation planning, and evaluation of management effectiveness.
Key words: aquatic insects; Odonata; South China region; species diversity; faunal composition

蜻蜓目是最古老的水生昆虫类群之一，其起源可追溯至约3.2亿年前的石炭纪(Kohli et al., 2021; Huang et al., 2025)。在长期进化过程中，蜻蜓演化出多样的生态型与生活史特征，具备较强的扩散潜力以及对不同环境条件的适应性(Corbet, 2004; Kalkman et al., 2008)。不同蜻蜓物种在气候、地形与水质等环境因子上的生态适应性差异，以及物种间长期累积的进化历史分化，导致蜻蜓区系在地理空间上表现出清晰的分区特征，使其成为研究生物地理区划和生物地理学的良好模式类群(Heiser & Schmitt, 2013; Abbott et al., 2022; Pàmies-Harder et al., 2024)。一般而言，热带蜻蜓物种多样性高于温带，推测是由于蜻蜓祖先分布于热带气候区，受生态位保守性的限制，蜻蜓倾向于分布在水热条件较为优越的热带地区，仅少数物种能够突破这一限制而扩散至热带以外的区域(Pinkert et al., 2018; Liu et al., 2025)。蜻蜓对自然环境变化及人类干扰较为敏感，其出现与消失常被视为反映生态系统健康状况的重要生物指示，现已广泛应用于水生态环境监测(于昕等, 2012; 张浩淼, 2012; 张浩淼和蔡庆华, 2021; 于昕, 2025)。因此，开展蜻蜓区系特征与物种多样性研究，不仅有助于深化对昆虫区系地理格局形成机制的认识，也可为生态环境监测与多样性保护提供科学依据。

中国是蜻蜓物种多样性最丰富的国家之一。截至2025年4月，全球已记录蜻蜓6,442种(含亚种)(Paulson et al., 2025)。我国现已记录3亚目25科178属895种(含亚种) (http://www.sp2000.org.cn/)，其中约220种(含亚种)为中国特有(张浩淼, 2019)。从地理空间格局看，我国蜻蜓多样性呈现出显著的空间异质性，物种多样性热点集中在地形复杂、气候温暖湿润的华南区、西南区和华中区(Liu et al., 2025)。

广东省是我国华南区蜻蜓物种多样性最丰富的地区之一(张兵兰, 2006; 刘振元等, 2025)。尽管广东省蜻蜓多样性的相关研究已有一定积累，但多集中于特定行政区或自然保护区的个案调查(Wilson, 2004; 崔晓东等, 2014; Zhang & Cai, 2014; 刘彩琴等, 2020)。例如，张兵兰等(2003)报道了大雾岭自然保护区有蜻蜓49种；欧剑峰等(2009)报道珠海地区有蜻蜓24种；崔晓东等(2014)记录了南昆山自然保护区有蜻蜓155种；刘振元(2023)则研究了深圳地区蜻蜓幼虫的空间分布格局及城市化对幼虫多样性的影响。值得一提的是，张兵兰(2006)曾系统整理了广东省蜻蜓物种名录，共记录253种(含亚种)，为后续该地区蜻蜓多样性研究奠定了基础。然而，张兵兰(2006)报道的蜻蜓名录主要基于早期文献，部分物种的分类地位已发生变更(Yu et al., 2024)，且近年来的调查新记录尚未被纳入(张浩淼,

2012; Guan et al., 2013; 廖健, 2023), 难以全面反映当前广东省蜻蜓物种多样性现状。随着省内经济活动加剧和人口增长, 耕地面积增加和城镇化建设, 淡水栖息地丧失, 加之水质污染, 蜻蜓生存状况及多样性受到威胁(刘振元, 2023)。因此, 有必要结合最新野外调查成果, 系统评估广东省蜻蜓物种多样性现状与空间格局, 并识别关键影响因素。

基于此, 本研究综合团队长期野外调查数据、系统性文献整理和数据库检索, 初步构建了广东省蜻蜓物种地理分布数据集(刘振元等, 2025)。在此基础上, 我们分析蜻蜓物种组成与区系特征, 并以广东省县级行政区为单元, 揭示蜻蜓物种多样性的空间格局, 运用多元统计分析方法, 探讨影响蜻蜓群落结构空间变异的关键环境因素。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

广东省地处我国大陆最南部(20°09′–25°31′ N, 109°45′–117°20′ E), 东邻福建省, 西接广西壮族自治区, 北邻江西省和湖南省, 南部雷州半岛与海南岛隔琼州海峡相望(广东年鉴编纂委员会, 2024)。广东省陆域面积为17.97万km^2, 地貌具有高度空间异质性(李仕裕等, 2023)。北部以山地丘陵为主, 南岭山脉横亘其间, 其中石坑崆海拔1,902 m, 为全省最高峰。中部地区多为丘陵台地过渡带, 南部则以珠江三角洲平原为主, 地势较平缓(宋柱秋等, 2023)。广东省属南亚热带气候区, 温度全年相对稳定, 年平均气温22.1℃, 无严格冬季(广东年鉴编纂委员会, 2024)。受太平洋水汽与北部南岭山脉阻隔的共同影响, 广东省境内降水丰沛, 年平均降水量达1,798.8 mm。丰富的水资源孕育了发达的水系, 尤其在山地集中的北部地区, 溪流广布, 这些溪流在下游逐渐汇集, 形成珠江、韩江、鉴江等主要河流, 它们纵横交错, 构成了全省密集的水网系统(张敏等, 2022)。多样的气候条件、复杂的水网以及较高的地形异质性, 共同构成了广东省丰富的生境类型, 为蜻蜓这类水生昆虫的高物种多样性创造了良好的自然条件(廖健, 2023)。

1.2 物种分布数据来源与预处理

蜻蜓物种分布数据来源于野外调查与文献数据库资料整合(刘振元等, 2025)。2005–2024年期间, 本团队在广东省52个区(市、县)开展野外调查(图1), 包括肇庆市(鼎湖区、高要区和广宁县), 韶关市(南雄市、始兴县、仁化县、翁源县和乳源瑶族自治县)、清远市(英德市、连州市、阳山县和连山壮族瑶族自治县)、珠海市(斗门区)、广州市、惠州市(龙门县)、河源市(龙川县和紫金县)、梅州市和深圳市等地区, 覆盖南岭国家级自然保护区、车八岭国家级自然保护区和南昆山省级自然保护区等重要保护地(张浩淼, 2012; Liao et al., 2022; 刘振元, 2023; Wang et al., 2023)。本研究还整合多个权威数据库与文献中的物种分布信息, 包括全球生物多样性信息网络(GBIF, https://www.gbif.org)、国家标本资源共享平台(NSII, http://www.nsii.org.cn)和中国自然标本馆(CFH, https://www.cfh.ac.cn)等数据库资源。最终, 共收集整理物种分布记录5,904条(刘振元等, 2025; 图1)。所有蜻蜓物种名均依据《中国蜻蜓大图鉴》(张浩淼, 2019)和《中国生物物种名录2025版》(http://www.sp2000.org.cn/)进行核验。

基于物种分布数据, 对于记录数超过10条的物种, 采用α-hull算法构建物种分布区(Xu et al., 2023)。α-hull是凸包(convex hull)的泛化形式, 通过调整α参数(本研究取6°)可生成包含复杂几何形态的物种分布范围。α-hull绘制使用R包alphahull实现(Pateiro-López & Rodríguez-Casal, 2010)。对于记录数少于10条的物种, 以每条分布记录点为中心, 绘制半径为5 km的圆形缓冲区。通过将上述每个物种分布图层与广东省县级行政区矢量图层进行空间相交, 确定每个县级行政区的蜻蜓物种组成。

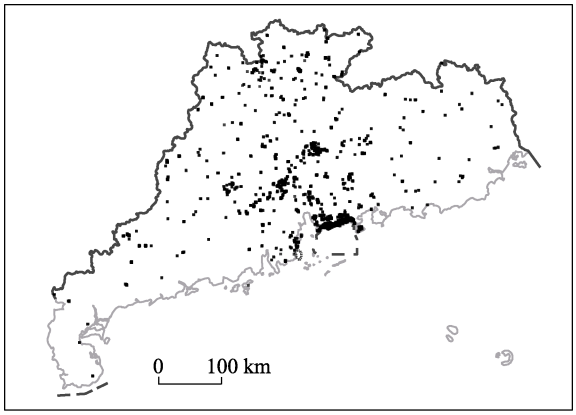


图1 广东省蜻蜓目物种分布记录
Fig. 1 Spatial distribution of Odonata species records across Guangdong Province

1.3 环境数据

本研究选取潜在影响蜻蜓物种分布的13个环境因子, 并划分为气候、地形和土地利用三类。气候因子包括年平均温度、温度季节性、最冷月最低温、年均降水量、降水季节性与最干月最低降水量。地形因子包括海拔范围和坡度。土地利用因子包括耕地、草地、水体、裸地、城市用地、林地和其他不透水面。其中, 气候和海拔图层下载于WorldClim (https://worldclim.org) (1970–2000年), 空间分辨率为30弧秒。坡度数据来自Amatulli等(2018)提供的全球地形数据集, 空间分辨率为1 km。土地利用数据采用中国科学院资源环境科学与数据中心发布的土地利用遥感监测数据集, 空间分辨率为30弧秒, 时间为2020年(徐新良等, 2018)。本研究中的“人类活动强度”数据, 采用并源自Kennedy等(2019)构建的全球人类改造强度指数。

为识别影响广东省蜻蜓群落结构空间变异的关键环境因子, 本研究以县级行政区为分析单元进行环境数据提取与处理。具体方法如下: 首先, 将广东省各县级行政区划分为1 km × 1 km的网格单元, 计算每个网格内环境因子的平均值; 其次, 计算各县级行政区内所有网格的环境因子平均值, 以表征该县级行政区的综合环境特征。空间数据分析借助软件ArcGIS 10.8和R软件sf包(Edzer et al., 2025)实现。

1.4 数据分析

为刻画广东省蜻蜓区系组成及其特征, 本研究依据世界动物地理区划标准(Holt et al., 2013), 并参照张浩淼和蔡庆华(2021)及刘彩琴等(2020)的方法对物种进行区系界定。在Holt等(2013)的区划体系中, 中国东部涵盖古北界、东洋界及中日区, 而现有蜻蜓分布数据的完整性和精度仍有限, 难以支持对不同区的精细划分。为避免区系划分产生的潜在偏差, 本研究将中日区物种合并至东洋界统一分析。考虑到广东省位于东洋界, 本研究以东洋界为基准, 将物种按区系分布类型划分: 分布于东洋界且不分布于古北界的物种, 称为“东洋界分布型”; 同时分布于东洋界与古北界的物种, 称为“古北界–东洋界分布型”。

基于中国动物地理区划标准(张荣祖, 2011), 结合各物种在国内不同动物地理区(东北区、蒙新区、青藏区、华北区、西南区、华中区和华南区)的分布情况, 进一步细化区系分类, 划分为华南区、华南区–华中区、华南区–西南区、华南区–华中区–西南区、华南区–华中区–华北区、华南区–西南区–青藏区、华南区–华中区–西南区–华北区、华南区–华中区–西南区–青藏区、华南区–华中区–西南区–蒙新区、华南区–华中区–华北区–东北区、华南区–华中区–西南区–华北区–东北区、华南区–华中区–西南区–华北区–青藏区、华南区–华中区–西南区–华北区–青藏区–蒙新区–东北区。

使用前项选择识别影响广东省蜻蜓群落结构空间变异的关键环境因子。具体步骤如下: (1)将每个县级行政区作为一个群落, 在统计分析前剔除物种数< 5的群落, 以减少低采样强度对关键环境因子识别的潜在干扰。(2)对所有环境因子进行标准化处理, 以消除不同量纲所带来的影响。(3)在筛选环境因子时, 首先采用冗余分析(redundancy analysis, RDA)并结合前向选择识别关键环境因子; 随后利用层次分割分析(hierarchical partitioning analysis)量化这些关键环境因子对解释群落结构变异的相对贡献; 最后, 使用变差分解分析(variation partitioning analysis)评估3类环境因子(地形、气候和土地利用)对蜻蜓群落结构空间变异的独立和共同影响。RDA、层次分割分析与变差分解分析借助R软件rdacca.hp包实现(Lai et al., 2022)。

2 结果

2.1 广东省蜻蜓物种组成与多样性空间格局

共整理和记录蜻蜓物种261种(含亚种), 隶属于2亚目19科115属(附录1)。从物种组成看, 差翅亚目物种数占优势, 有8科74属180种(含亚种, 占总物种数的68.97%)。其中, 蜻科为优势科, 共记录有63种(含亚种), 其次为春蜓科51种(含亚种)、蜓科34种(含亚种)和大伪蜻科15种(含亚种)。均翅亚目有11科41属81种(含亚种, 31.03%)。其中, 蟌科(23种, 含亚种)和色蟌科(13种, 含亚种)为均翅亚目优势科。共有中国特有种71种(含亚种), 占总物种数的27.20% (附录1)。

广东省蜻蜓物种多样性呈现“中北部高四周低”的空间格局(附录2)。其中, 龙门县物种数最高, 有173种(含亚种), 其次为广州市增城区、博罗县、惠

城区和从化区, 分别有154种(含亚种)、144种(含亚种)、120种(含亚种)和117种(含亚种); 雷州市、蕉岭县、徐闻县、遂溪县和潮阳区物种数较低。

2.2 广东省蜻蜓区系特征

广东省蜻蜓区系组成具有显著东洋界生物区系特征。其中东洋界分布型物种有199种(含亚种), 占总物种数的76.25%, 其次为古北界–东洋界分布型物种62种(含亚种, 23.75%) (表1)。在区系类型组成上, 华南区–华中区区系类型占据主导地位, 有90种(含亚种, 34.48%), 其次为典型华南区区系类型, 有63种(含亚种, 24.14%), 而华南区–西南区区系类型所占比例相对较低, 有4种(含亚种, 1.53%)。

就62种(含亚种)古北界–东洋界分布型蜻蜓物种而言, 华南区–华中区–西南区–华北区区系类型物种最为丰富, 共计有28种(含亚种, 10.73%), 代表性物种包括黄绿印蜓(*Indaeschna melanictera*)、弗鲁戴春蜓(*Davidius fruhstorferi*)、霸王叶春蜓(*Ictinogomphus pertinax*)、克雷扩腹春蜓(*Stylurus kreyenbergi*)、锥腹蜻(*Acisoma panorpoides*)和蓝额疏脉蜻(*Brachydiplax flavovittata*)。

2.3 影响广东省蜻蜓群落结构空间变异的关键环境因素

RDA和前向选择结果表明, 蜻蜓群落结构空间变异受三类环境因子共同驱动, 包括海拔范围、坡度、森林占比、农田占比、水体占比及气候因子(PC1: 与年平均温度相关; PC2: 与降水季节性相关)。值得注意的是, 这些环境因子的影响强度随人类压力强度而发生变化(图2)。在高人类压力强度的区域, 水体占比、农田占比和气候因子PC2构成影响蜻蜓群落结构空间变异的关键驱动因子; 而在低人类压力强度区域, 气候因子PC1、坡度、森林占比和海拔范围则成为主导因素。层次分割分析进一步表明, 气候因子PC2、农田占比及气候因子PC1是解释蜻蜓整体群落结构空间变异的核心环境变量(图3)。变差分解分析结果显示, 地形、气候和土地利用因子共同解释了蜻蜓群落结构空间变异的20.00%, 其中气候、土地利用和地形因子的独立解释率分别为8.00%、4.00%和4.00% (图4)。

表1 广东省蜻蜓目区系类型
Table 1 The fauna types of Odonata in Guangdong Province

区系类型 Fauna types	物种数 No. of species	占比 Proportion (%)
东洋界分布型 Oriental Realm distribution type	199	76.25
华南区 South China Region	63	24.14
华南区–华中区 South China Region–Central China Region	90	34.48
华南区–西南区 South China Region–Southwest China Region	4	1.53
华南区–华中区–西南区 South China Region–Central China Region–Southwest China Region	42	16.09
古北界–东洋界分布型 Palaearctic–Oriental Realm distribution type	62	23.75
华南区–华中区–华北区 South China Region–Central China Region–North China Region	3	1.15
华南区–西南区–青藏区 South China Region–Southwest China Region–Qinghai-Xizang Region	1	0.38
华南区–华中区–西南区–华北区 South China Region–Central China Region–Southwest China Region–North China Region	28	10.73
华南区–华中区–西南区–青藏区 South China Region–Central China Region–Southwest China Region–Qinghai-Xizang Region	1	0.38
华南区–华中区–西南区–蒙新区 South China Region–Central China Region–Southwest China Region–Mengxin Region	1	0.38
华南区–华中区–华北区–东北区 South China Region–Central China Region–North China Region–Northeast China Region	2	0.77
华南区–华中区–西南区–华北区–东北区 South China Region–Central China Region–Southwest China Region–North China Region–Northeast China Region	6	2.30
华南区–华中区–西南区–华北区–青藏区 South China Region–Central China Region–Southwest China Region–North China Region–Qinghai-Xizang Region	6	2.30
华南区–华中区–西南区–华北区–青藏区–蒙新区–东北区 South China Region–Central China Region–Southwest China Region–North China Region–Qinghai-Xizang Region–Mengxin Region–Northeast China Region	14	5.36

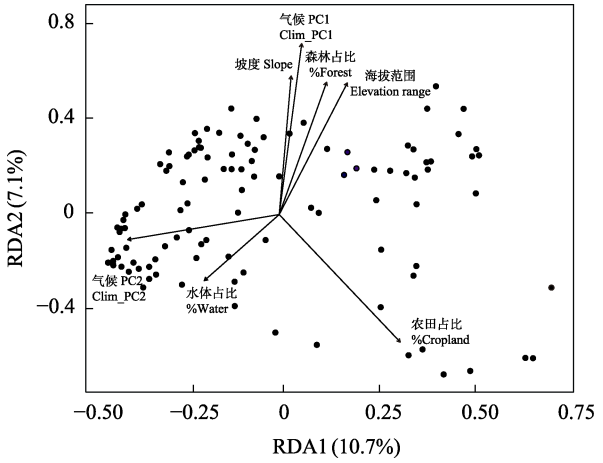


图2　广东省蜻蜓目群落结构与环境因子(地形、气候和土地利用因子)的冗余分析

Fig. 2　Redundancy analysis (RDA) of Odonata community structure in relation to environmental factors (topography, climate, and land-use) in Guangdong Province

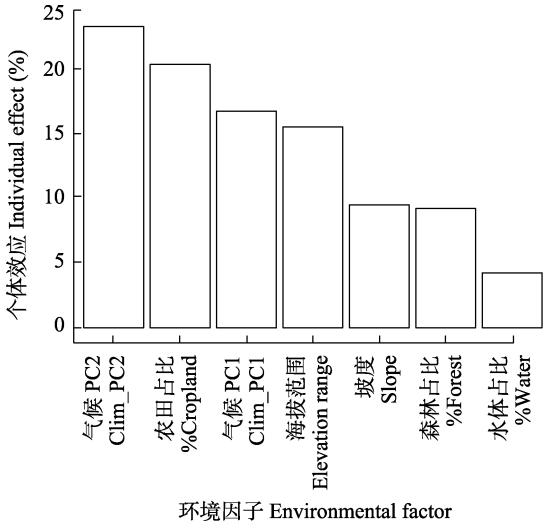


图3　广东省蜻蜓目群落结构与关键环境因子的层次分割分析

Fig. 3　Hierarchical partitioning analysis of key environmental factors affecting Odonata community structure across Guangdong Province

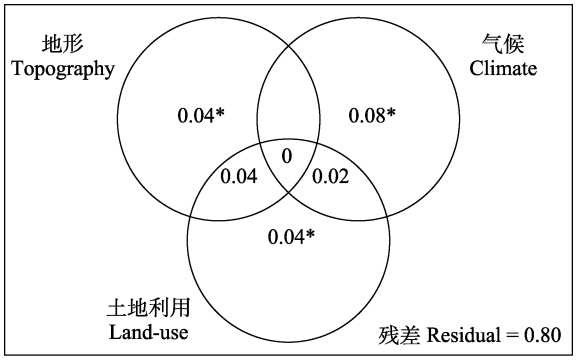


图4　广东省蜻蜓目群落结构空间变异的变差分解: 地形、气候与土地利用因子的贡献。* $P < 0.05$。

Fig. 4　Variation partitioning of topography, climate, and land-use factors for spatial variation in Odonata community structure across Guangdong Province. * $P < 0.05$.

3　讨论

3.1　广东省蜻蜓物种多样性格局

本研究基于系统性实地调查、文献整合与数据库校订, 首次对广东省蜻蜓多样性进行了较为全面的整合, 共记录到2亚目19科115属261种(含亚种), 其中中国特有种71种(含亚种)。与张兵兰(2006)报道的253种蜻蜓相比, 本研究在科级、属级及种级均进行了更新, 这主要源于近年我国蜻蜓物种分类体系的修订和完善(Zhang & Cai, 2014; 张浩淼, 2019; Yu et al., 2024)。参考《中国蜻蜓大图鉴》(张浩淼, 2019)及《中国生物物种名录2025版》, 原综蜻科部分物种已并入蜻总科待定科, 剔除原蜓科, 新增大伪蜻科; 属级层面亦出现多处调整, 如移除山蜓属(*Mesopodagrion*)、纳入阳鼻蜓属(*Heliocypha*)和印鼻蜓属(*Indocypha*), 以及将原属于*Planaeschna*和*Polycanthagyna*的物种分别转入黑额蜓属(*Aeschnophlebia*)和印蜓属(*Indaeschna*)。在种级层面, 本次调查记录了若干历史名录(张兵兰, 2006)未收录的物种, 如黄伟蜓(*Anax aurantiacus*)、邵武头蜓(*Cephalaeschna shaowuensis*)、黄脊佩蜓(*Periaeschna gerrhon*)、安妮单脉色蜓(*Matrona annina*)和华氏微桥原蜓(*Prodasineura huai*)等。这些分类调整体现了近年来蜻蜓分类学研究的快速发展, 也确保本研究物种名录的准确性。

广东省蜻蜓多样性呈现显著区域异质性: 中北部山地(如南岭、南昆山)物种丰富度最高, 其中南昆山记录有154种(含亚种), 是中国蜻蜓多样性最丰富的区域之一。这些地区溪流密度高、森林覆盖率大, 为营溪流性生活的蜻蜓提供了稳定且连续的生境, 代表性物种有南岭黑额蜓(*Planaeschna nanlingensis*)、大伪蜻属(*Macromia*)等。在珠江三角洲及沿海发达地区(如广州、深圳、珠海与佛山), 记录到的蜻蜓物种数较少, 这可能与高度城市化、湿地消失、水体污染等人类活动压力有关, 这些地区常以灰蜻属(*Orthetrum*)、黄翅蜻(*Brachythemis*

contaminata)等耐污种为代表(欧剑峰等, 2009)。有趣的是, 一些城市周边植被保存较好的山地溪流仍保持了相对较高的蜻蜓多样性, 如深圳大鹏新区和坪山区溪流仍分布有长腹裂唇蜓(*Chlorogomphus kitawakii*)、亚力施春蜓(*Sieboldius alexanderi*)和彩虹蜻(*Zygonyx iris*)等物种。这些山区溪流可作为重要的“蜻蜓物种库”, 对维持区域生物多样性具有重要的潜在价值(刘振元, 2023)。此外, 广东省东部与西部的蜻蜓多样性相对较低, 这可能与采样努力不足有关, 导致实际物种多样性水平可能被低估(刘振元等, 2025)。未来应进一步加强对广东省东部与西部的系统性野外调查, 以获取更精确的省级蜻蜓分布数据, 为生物多样性保护与管理提供更加可靠的数据支撑。

3.2 广东省蜻蜓区系特征

广东省蜻蜓区系以东洋界分布型物种(76.25%)为主, 尤其以华南区–华中区区系类型占比(34.48%)最高。造成这一格局的核心原因在于广东省地处热带–南亚热带过渡带, 其气候在温度、降雨及气候季节稳定性方面与典型热带高度相似。蜻蜓起源于热带气候区, 其较为古老的谱系在长期演化中维持了对温暖湿润环境的偏好(Corbet, 2004; Kalkman et al., 2008; Liu et al., 2025)。根据热带生态位保守性假说(Tropical Niche Conservatism Hypothesis, TNC), 热带起源的物种分布往往受限于其祖先气候生态位, 难以适应寒冷或季节性波动强烈的气候条件(Wiens & Donoghue, 2004, 2025)。因此, 广东省温暖且湿润的气候为这些生态位保守性较强的热带类群提供了持续适宜的生境, 使蜻蜓物种在本区域内长期维持, 这导致东洋界分布型物种在广东省蜻蜓区系中占据较大比例。

华南区–华中区区系类型在广东省蜻蜓区系占据主导地位, 也表明广东省与北部省份(湖南、湖北、江西)之间仍维持较强的物种交流。这一结果与传统观点中“南岭山脉构成热带物种北扩的重要屏障”并不完全一致(陈涛和张宏达, 1994; 权擎等, 2018)。一个可能的解释是, 南岭山脉内部存在多条西北–东南走向的低海拔隘口(马星等, 2021), 为蜻蜓等飞行能力较强的昆虫提供了跨区扩散的通道, 部分热带物种得以越过南岭进入华中地区。同样地, 来自北方的部分蜻蜓物种也可经这些隘口进入南岭山地, 导致广东省中北部蜻蜓多样性普遍高于省内其他地区。结合与秦岭-神农架地区蜻蜓区系的比较(张浩淼和蔡庆华, 2021), 该区域同样包含较高比例(55.68%)的东洋界物种, 这些研究结果表明部分热带-亚热带蜻蜓物种能够延伸分布到北方山区, 如长鼻裂唇蜓(*Chlorogomphus nasutus*)、柯氏头蜓(*Cephalaeschna klotsi*)等物种。因此, 对我国的多数蜻蜓类群而言, 南岭可能并非蜻蜓的关键地理阻隔屏障。

此外, 华南区–华中区–西南区区系占比较高, 表明广东与云南、广西等地存在一定程度的物种交流, 如印蜻属(*Indothemis*)、胭蜻属(*Rhodothemis*)和爪蜻属(*Onychothemis*)。这类物种交流既可能通过南岭山脉作为纵向扩散的廊道实现, 也可能经由广东省西南部地区(云开大山以南)的水体扩散实现。值得一提的是, 广东省部分蜻蜓物种可能源自东南亚岛链, 其经菲律宾群岛扩散到海南岛等岛屿, 随后这些物种再向北扩散至广东省并建立种群, 但这一推测尚缺乏直接的证据支持。因此, 我们建议: 应在更广地理尺度系统采样并开展系统发育研究, 以进一步阐明广东省及其周边地区在蜻蜓物种纵向与横向扩散中的物种交流机制。

3.3 广东省蜻蜓多样性格局的影响因素及保护建议

蜻蜓作为扩散潜力较强的水生昆虫, 其物种分布通常受气候、地形与土地利用格局的共同影响(Alves-Martins et al., 2019; Oliveira-Junior et al., 2019; Calvão et al., 2025)。变差分解结果显示, 气候因子是驱动蜻蜓群落结构空间变异的首要因素, 其次是土地利用与地形因素, 二者解释力相近。温度决定了蜻蜓卵与幼虫的发育速率, 同时也制约成虫的活动范围(Suhling et al., 2015); 降水则影响溪流、沼泽及临时性水体的存续时间, 是幼虫存活和成虫繁殖成功的基础(Corbet, 2004; Kalkman et al., 2008; Calvão et al., 2025)。在广东省, 高温多雨的气候使得蜻蜓能够在一年内完成多次繁殖, 雨季形成的丰富季节性水体也进一步提升了栖息地的多样性与可利用性(Guan et al., 2012; 廖健, 2023)。

土地利用因子中, 森林、水体与农田占比均是影响蜻蜓群落结构变异的关键变量。广东省北部连片的森林及溪流生态系统, 为蜻蜓从幼虫到成虫阶

段提供了完整且连续的生境(Dijkstra & Clausnitzer, 2006; 廖健, 2023)。与此同时, 本研究结果显示, 在人类活动强度高的区域, 水体占比成为重要解释因子, 这可能与广东省广泛分布的人工水库密切相关(韩博平, 2010)。由于水库蓄水阻断, 许多自然溪流被淹没或消失, 减少了底质多样、流速多变的天然溪流生境类型, 导致蜻蜓可利用的栖息地数量减少(Melendez et al., 2022)。农田占比对蜻蜓多样性的影响主要体现在两个方面: 其一, 农业活动容易造成水土流失, 改变河流底质结构, 不利于偏好泥沙或砾石底质的蜻蜓幼虫生存; 其二, 农业扩张伴随森林面积减少, 破坏了蜻蜓成虫的栖息与觅食环境(Pires et al., 2022; Baeta et al., 2025)。此外, 海拔范围、坡度等地形因子亦对蜻蜓群落结构产生显著影响。通常而言, 复杂地形能够提升区域的环境异质性, 为物种提供更为多样的生态位空间(Oliveira-Junior et al., 2019)。在广东省北部山地, 峡谷和低地地形所形成的高环境异质性, 有助于维持丰富的蜻蜓物种多样性(廖健, 2023)。

针对以上结论, 本研究为未来蜻蜓多样性保护实践提出如下建议: (1)维护和恢复关键水生生境。蜻蜓的生命周期高度依赖溪流、沼泽及临时水体, 因此应保护现有自然水体, 减少水库建设对溪流连续性的破坏, 同时在人工水库周边创造多样化湿地栖息地, 以维持蜻蜓种群的繁殖与生存条件。(2)控制农业扩张与生态干扰。农业活动导致水土流失、底质改变及森林减少, 对蜻蜓生境产生负面影响。应采取生态友好型农业管理措施, 如建立水土保持设施、保持溪流缓冲带植被、减少农药和化肥使用, 从而降低对蜻蜓栖息地的破坏。(3)区域协调保护策略。广东省与邻省(湖南、湖北、广西、云南)存在蜻蜓物种交流, 应在区域尺度上制定跨省生态廊道保护规划, 保障南岭及西南部通道的生态连通性, 实现热带-亚热带蜻蜓类群纵向和横向扩散的持续性。(4)加大多样性监测。广东省周边地区调查记录相对不足, 建议加强系统性调查和长期监测力度, 以获取更全面的物种分布数据, 为科学保护蜻蜓多样性提供依据。鉴于蜻蜓是联系水陆生态系统物质流与能量流的重要类群, 既捕食小型水生无脊椎动物, 也是鸟类和鱼类的摄食对象, 因此对蜻蜓的保护亦有助于维护其他类群的生态功能和多样性。

4 结论

广东省作为我国华南生物地理区的核心区域, 其特殊的地理位置、优越的水热条件、多样的山地环境, 为孕育丰富的蜻蜓多样性提供了良好条件。本研究结合野外调查和系统文献收集, 分析了广东省蜻蜓物种多样性格局与区系特征, 发现蜻蜓区系类型组成以华南区–华中区为主, 表明广东省蜻蜓区系具有地域特色。进一步对蜻蜓物种多样性格局分析发现, 广东省中北部的山区是蜻蜓物种多样性热点地区, 提示该区域应作为未来研究与保护的重点。环境解析显示, 蜻蜓群落结构受到气候、地形和土地利用因子的共同驱动, 其中气候因子是最关键因素。作为连接水陆生态系统的关键营养类群, 蜻蜓的研究与保护对维护区域生态平衡、评估环境健康状况和推动生物多样性保护具有重要的科学价值。鉴于广东省正积极推进南岭国家公园的规划与建设, 本研究亦可为全省生物多样性评估和保护工作提供基础数据支持。

ORCID

周婷婷 https://orcid.org/0000-0002-7429-6751
张浩淼 https://orcid.org/0000-0002-8485-7401
韩博平 https://orcid.org/0000-0002-4621-0455
刘振元 https://orcid.org/0000-0003-1823-932X

参考文献

Abbott JC, Bota-Sierra CA, Guralnick R, Kalkman V, González-Soriano E, Novelo-Gutiérrez R, Bybee S, Ware J, Belitz MW (2022) Diversity of Nearctic dragonflies and damselflies (Odonata). Diversity, 14, 575.

Alves-Martins F, Calatayud J, Medina NG, De Marco P, Juen L, Hortal J (2019) Drivers of regional and local diversity of Amazonian stream Odonata. Insect Conservation and Diversity, 12, 251–261.

Amatulli G, Domisch S, Tuanmu MN, Parmentier B, Ranipeta A, Malczyk J, Jetz W (2018) A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling. Scientific Data, 5, 180040.

Baeta R, Léauté J, Sansault É, Pincebourde S (2025) Detecting the effect of intensive agriculture on Odonata diversity using citizen science data. Ecological Applications, 35, e3057.

Calvão LB, Samways MJ, Faria APJ, Ferreira MFR, Cruz GM, Florentino AC, Juen L (2025) Oviposition strategies of Amazonian dragonflies in response to anthropogenic gradients. Oecologia, 207, 105.

Chen T, Zhang HD (1994) The floristic geography of Nanling

Mountain range, China. I. Floristic composition and characteristics. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2(1), 10–23. (in Chinese with English abstract) [陈涛, 张宏达 (1994) 南岭植物区系地理学研究. I. 植物区系的组成和特点. 热带亚热带植物学报, 2(1), 10–23.]

Corbet PS (2004) Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata, 2nd edn. Harley Books, Colchester, United Kingdom.

Cui XD, Wu HD, Chen HF, Zhang YY (2014) Dragonflies of Nankunshan, China. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [崔晓东, 吴宏道, 陈红锋, 张应扬 (2014) 中国南昆山蜻蜓. 中国林业出版社, 北京.]

Dijkstra KDB, Clausnitzer V (2006) Thoughts from Africa: How can forest influence species composition, diversity and speciation in tropical Odonata? In: Forests and Dragonflies: Fourth WDA International Symposium of Odonatology (ed. Cordero-Rivera A), pp. 127–151. Pensoft Publishers, Sofia.

Editorial Committee of Guangdong Yearbook (2024) Guangdong Yearbook 2024. Guangdong Yearbook Press, Guangzhou. (in Chinese) [广东年鉴编纂委员会 (2024) 广东年鉴2024. 广东年鉴社, 广州.]

Edzer P, Roger B, Etienne R, Michael S, Ian C, Tim K, Robin L, Hadley W, Jeroen O, Kirill M, Thomas LP, Dan B, Dewey D (2025) sf: Simple Features for R (1.0-21). https://github.com/r-spatial/sf. (accessed on 2025-05-14)

Guan ZY, Dumont HJ, Han B-P (2012) *Archineura incarnata* (Karsch, 1892) and *Atrocalopteryx melli* (Ris, 1912) in Southern China (Odonata: Calopterygidae). International Journal of Odonatology, 15, 229–239.

Guan ZY, Dumont HJ, Yu X, Han B-P, Vierstraete A (2013) *Pyrrhosoma* and its relatives: A phylogenetic study (Odonata: Zygoptera). International Journal of Odonatology, 16, 247–257.

Han B-P (2010) Reservoir ecology and limnology in China: A retrospective comment. Journal of Lake Sciences, 22, 151–160. (in Chinese with English abstract) [韩博平 (2010) 中国水库生态学研究的回顾与展望. 湖泊科学, 22, 151–160.]

Heiser M, Schmitt T (2013) Tracking the boundary between the Palaearctic and the Oriental region: New insights from dragonflies and damselflies (Odonata). Journal of Biogeography, 40, 2047–2058.

Holt BG, Lessard JP, Borregaard MK, Fritz SA, Araújo MB, Dimitrov D, Fabre PH, Graham CH, Graves GR, Jønsson KA, Nogués-Bravo D, Wang ZH, Whittaker RJ, Fjeldså J, Rahbek C (2013) An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. Science, 339, 74–78.

Huang WD, Zhao TY, Fan MY, Duan YG, Tian L, Li H, Cai WZ, Song F (2025) Phylogenetic relationships and divergence times of Odonata inferred from mitochondrial genome. iScience, 28, 111806.

Kalkman VJ, Clausnitzer V, Dijkstra KB, Orr AG, Paulson DR, van Tol J (2008) Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. Hydrobiologia, 595, 351–363.

Kennedy CM, Oakleaf JR, Theobald DM, Baruch-Mordo S, Kiesecker J (2019) Managing the middle: A shift in conservation priorities based on the global human modification gradient. Global Change Biology, 25, 811–826.

Kohli M, Letsch H, Greve C, Béthoux O, Deregnaucourt I, Liu SL, Zhou X, Donath A, Mayer C, Podsiadlowski L, Gunkel S, Machida R, Niehuis O, Rust J, Wappler T, Yu X, Misof B, Ware J (2021) Evolutionary history and divergence times of Odonata (dragonflies and damselflies) revealed through transcriptomics. iScience, 24, 103324.

Lai JS, Zou Y, Zhang JL, Peres-Neto PR (2022) Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp R package. Methods in Ecology and Evolution, 13, 782–788.

Li SY, Zhang YQ, Zou P, Ning ZL, Liao JP (2023) *Ex situ* conservation of plant diversity status and suggestions for the development of botanical gardens in Guangdong Province. Biodiversity Science, 31, 22647. (in Chinese with English abstract) [李仕裕, 张奕奇, 邹璞, 宁祖林, 廖景平 (2023) 广东省植物园植物多样性迁地保护现状及发展建议. 生物多样性, 31, 22647.]

Liao J (2023) Faunal Analysis, Phylogeny and Biogeography of Odonata in Pan-South China. PhD dissertation, Jinan University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [廖健 (2023) 泛华南地区蜻蜓目区系、系统发育与生物地理学研究. 博士学位论文, 暨南大学, 广州.]

Liao J, Wang HJ, Xiao SJ, Guan ZY, Zhang HM, Dumont HJ, Han B-P (2022) Modeling and prediction of the species' range of *Neurobasis chinensis* (Linnaeus, 1758) under climate change. Biology, 11, 868.

Liu CQ, Zhang YY, Liu X (2020) Geographical fauna of Odonata in Xiangtoushan National Reserve, Guangdong Province. Forestry and Environmental Science, 36(3), 92–99. (in Chinese with English abstract) [刘彩琴, 张艳艳, 刘欣 (2020) 广东象头山国家级自然保护区蜻蜓目昆虫区系地理研究. 林业与环境科学, 36(3), 92–99.]

Liu ZY (2023) Urbanization Reshapes Macroinvertebrate Diversity in the Subtropical Rivers—A Case Study to Explore the Mechanisms of Species Coexistence and Maintenance in Shenzhen. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [刘振元 (2023) 城市化重塑亚热带河流大型无脊椎动物多样性——以深圳市为例探索物种共存和维持机制. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京.]

Liu ZY, Han B-P, Soininen J (2025) Tropical niche conservatism and dispersal limitation jointly determine taxonomic and phylogenetic β-diversities of Odonata in Eastern China. Global Ecology and Biogeography, 34, e70018.

Liu ZY, Zhang HM, Zhou TT, Tan YX, Han B-P (2025) A dataset on the checklist and geographical distributions of Odonata from Guangdong, China. Biodiversity Science, 33,

25348. (in Chinese with English abstract) [刘振元, 张浩淼, 周婷婷, 谭雨欣, 韩博平 (2025) 广东省蜻蜓目物种名录和地理分布数据集. 生物多样性, 33, 25348.]

Ma X, Wang H, Yu W, Du Y, Liang JC, Hu HJ, Qiu SR, Liu L (2021) Analysis on the hotspot and conservation gaps of bird biodiversity in Guangdong Province based on MaxEnt model. Biodiversity Science, 29, 1097–1107. (in Chinese with English abstract) [马星, 王浩, 余蔚, 杜勇, 梁健超, 胡慧建, 邱胜荣, 刘璐 (2021) 基于MaxEnt模型分析广东省鸟类多样性热点分布及保护空缺. 生物多样性, 29, 1097–1107.]

Melendez N, Stevens VM, Baguette M (2022) Freshwater Reservoir, ecological traps and source-sink dynamics. Diversity, 14, 1021.

Oliveira-Junior JMB, Dias-Silva K, Teodósio MA, Juen L (2019) The response of neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) to local and regional abiotic factors in small streams of the Amazon. Insects, 10, 446.

Ou JF, Huang H, Liu GQ, Wu H, Zheng JH, Zhang TP (2009) Research on diversity of Odonata in Zhuhai area, Guangdong Province. Journal of Environmental Entomology, 31, 356–360. (in Chinese with English abstract) [欧剑峰, 黄鸿, 刘桂清, 吴华, 郑基焕, 张太平 (2009) 广东省珠海地区蜻蜓目昆虫物种多样性调查. 环境昆虫学报, 31, 356–360.]

Pàmies-Harder M, Múrria C, Abbott JC, Abbott K, Kalkman VJ (2024) Timing and direction of faunal exchange between the Nearctic and the Palaearctic in Odonata. Journal of Biogeography, 51, 1974–1985.

Pateiro-López B, Rodríguez-Casal A (2010) Generalizing the convex hull of a sample: The R package alphahull. Journal of Statistical Software, 34, 1–28.

Paulson D, Schorr M, Deliry C (2025) World Odonata List. https://www.pugetsound.edu/puget-sound-museum-natural-history/biodiversity-resources/insects/dragonflies/world-odonata-list. (accessed on 2025-04-05)

Pinkert S, Dijkstra KB, Zeuss D, Reudenbach C, Brandl R, Hof C (2018) Evolutionary processes, dispersal limitation and climatic history shape current diversity patterns of European dragonflies. Ecography, 41, 795–804.

Pires MM, Sahlén G, Périco E (2022) Agricultural land use affects the heterogeneity of Odonata communities in the Brazilian Pampa. Journal of Insect Conservation, 26, 503–514.

Quan Q, Tang X, Wu Y, Zou FS (2018) β-diversity of bird assemblages in the Nanling Mountain ranges. Tropical Geography, 38, 321–327, 346. (in Chinese with English abstract) [权擎, 唐璇, 吴毅, 邹发生 (2018) 南岭山脉及周边鸟类β多样性分析. 热带地理, 38, 321–327, 346.]

Song ZQ, Ye W, Dong SY, Jin ZC, Zhong XJ, Wang Z, Zhang BY, Xu YC, Chen WL, Li SJ, Yao G, Xu ZF, Liao S, Tong YH, Zeng YP, Zeng YB, Chen YS (2023) A dataset on inventory and geographical distributions of higher plants in Guangdong, China. Biodiversity Science, 31, 23177. (in Chinese with English abstract) [宋柱秋, 叶文, 董仕勇, 金梓超, 钟星杰, 王震, 张步云, 徐晔春, 陈文俐, 李世晋, 姚纲, 徐洲锋, 廖帅, 童毅华, 曾佑派, 曾云保, 陈又生 (2023) 广东省高等植物多样性编目和分布数据集. 生物多样性, 31, 23177.]

Suhling F, Suhling I, Richter O (2015) Temperature response of growth of larval dragonflies—An overview. International Journal of Odonatology, 18, 15–30.

Wang HJ, Wang L, Liao J, Han BP (2023) The complete mitochondrial genome of *Chlorogomphus shanicus* Wilson, 2002 (Anisoptera: Chlorogomphidae), an endemic species in South China. Mitochondrial DNA: Part B, 8, 1192–1195.

Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology, and species richness. Trends in Ecology and Evolution, 19, 639–644.

Wiens JJ, Donoghue MJ (2025) The origins of the latitudinal diversity gradient: Revisiting the tropical conservatism hypothesis. Journal of Biogeography, 52, e15172.

Wilson KDP (2004) Critical species of Odonata in China. International Journal of Odonatology, 7, 409–422.

Xu WB, Guo WY, Serra-Diaz JM, Schrodt F, Eiserhardt WL, Enquist BJ, Maitner BS, Merow C, Violle C, Anand M, Belluau M, Bruun HH, Byun C, Catford JA, Cerabolini BEL, Chacón-Madrigal E, Ciccarelli D, Cornelissen JHC, Dang-Le AT, de Frutos A, Dias AS, Giroldo AB, Gutiérrez AG, Hattingh W, He TH, Hietz P, Hough-Snee N, Jansen S, Kattge J, Komac B, Kraft NJB, Kramer K, Lavorel S, Lusk CH, Martin AR, Ma KP, Mencuccini M, Michaletz ST, Minden V, Mori AS, Niinemets Ü, Onoda Y, Onstein RE, Peñuelas J, Pillar VD, Pisek J, Pound MJ, Robroek BJM, Schamp B, Slot M, Sun M, Sosinski ÊE Jr, Soudzilovskaia NA, Thiffault N, van Bodegom PM, van der Plas F, Zheng JM, Svenning JC, Ordonez A (2023) Global beta-diversity of angiosperm trees is shaped by Quaternary climate change. Science Advances, 9, eadd8553.

Xu XL, Liu JY, Zhang SW, Li RD, Yan CZ, Wu SX (2018) Multi-temporal land use and land cover dataset for China from remote sensing. (in Chinese) [徐新良, 刘纪远, 张树文, 李仁东, 颜长珍, 吴世新 (2018) 中国多时期土地利用遥感监测数据集(CNLUCC).] http://www.resdc.cn. (accessed on 2025-05-15)

Yu X (2025) Chinese Odonata Application and Observation Manual, Chongqing Part. Chongqing University Press, Chongqing. (in Chinese) [于昕 (2025) 中国蜻蜓应用观察手册: 重庆篇. 重庆大学出版社, 重庆.]

Yu X, Bu WJ, Zhu L (2012) Research advances in eco-environment assessment using dragonfly as a bioindicator. Chinese Journal of Ecology, 31, 1585–1590. (in Chinese with English abstract) [于昕, 卜文俊, 朱琳 (2012) 应用蜻蜓目昆虫进行生态环境评价的研究进展. 生态学杂志, 31, 1585–1590.]

Yu X, Ren YY, Li XG, Li LY, Jin HG (2024) An integrative

taxonomy of some close related Palaearctic *Macromia* spp. (Anisoptera: Macromiidae). Zootaxa, 5481, 260–272.

Zhang BL (2006) Study on the Biodiversity of Odonata from China (Insecta: Odonata). PhD dissertation, Sun Yat-sen University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [张兵兰 (2006) 中国蜻蜓目昆虫物种多样性研究(昆虫纲: 蜻蜓目). 博士学位论文, 中山大学, 广州.]

Zhang BL, Pang H, Jia FL, Liang GQ (2003) An investigation of Odonata from Dawuling Nature Reserve of Guangdong. Natural Enemies of Insects, 25(2), 55–58. (in Chinese with English abstract) [张兵兰, 庞虹, 贾凤龙, 梁铬球 (2003) 广东大雾岭自然保护区蜻蜓调查初报. 昆虫天敌, 25(2), 55–58.]

Zhang HM (2012) Systematic Study of Anisoptera Larvae in China (Insecta: Odonata). PhD dissertation, South China Agricultural University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [张浩淼 (2012) 中国差翅亚目稚虫的分类学研究(昆虫纲: 蜻蜓目). 博士学位论文, 华南农业大学, 广州.]

Zhang HM (2019) Dragonflies and Damselflies of China. Chongqing University Press, Chongqing. (in Chinese) [张浩淼 (2019) 中国蜻蜓大图鉴. 重庆大学出版社, 重庆.]

Zhang HM, Cai QH (2014) Description of *Chlorogomphus auripennis* spec. nov. from Guangdong Province, with new records of Chlorogomphidae from Yunnan Province, China (Odonata: Chlorogomphidae). Zootaxa, 3790, 477–486.

Zhang HM, Cai QH (2021) Biodiversity and fauna study of Odonata from Shennongjia Mountains. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 30, 1393–1399. (in Chinese with English abstract) [张浩淼, 蔡庆华 (2021) 神农架林区蜻蜓目昆虫物种多样性及区系研究. 长江流域资源与环境, 30, 1393–1399.]

Zhang M, Tian CP, Che XL, Zhao YY, Chen SW, Zhou X, Zou FS (2022) New bird records in Guangdong Province and their correlation with natural and social-economic factors. Biodiversity Science, 30, 21396. (in Chinese with English abstract) [张敏, 田春坡, 车先丽, 赵岩岩, 陈什旺, 周霞, 邹发生 (2022) 广东省鸟类新记录及其与自然和社会经济因素的关联性. 生物多样性, 30, 21396.]

Zhang RZ (2011) Zoogeography of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (2011) 中国动物地理. 科学出版社, 北京.]

(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.2025337

附录1 广东蜻蜓目物种名录

Appendix 1 The fauna composition of Odonata in Guangdong Province

亚目 Suborder	科 Family	属 Genus	种 Species	世界地理区系 World geographic fauna		中国地理区系 Chinese geographic fauna						
				古北界 Palaearctic Realm	东洋界 Oriental Realm	东北区 Northeast China Region	蒙新区 Mengxin Region	青藏区 Qinghai-Xizang Region	华北区 North China Region	西南区 Southwest China Region	华中区 Central China Region	华南区 South China Region
差翅亚目 Anisoptera	蜓科 Aeshnidae	翠蜓属 *Anaciaeschna*	碧翠蜓 *Anaciaeschna jaspidea* Burmeister, 1839		√							√
			褐翠蜓 *Anaciaeschna martini* Selys, 1897		√						√	√
		伟蜓属 *Anax*	斑伟蜓 *Anax guttatus* Burmeister, 1839		√					√	√	√
			黄伟蜓 *Anax aurantiacus* Makbun, 2022		√							√
			黑纹伟蜓 *Anax nigrofasciatus* Oguma, 1915	√	√	√	√	√	√	√	√	√
			碧伟蜓 *Anax parthenope* (Selys, 1839)	√	√	√	√	√	√	√	√	√
		细腰蜓属 *Boyeria*	褐面细腰蜓 *Boyeria karubei* Yokoi, 2002		√							√
		头蜓属 *Cephalaeschna*	鼎湖头蜓 *Cephalaeschna dinghuensis* Wilson, 1999		√							√
			克氏头蜓 *Cephalaeschna klotsi* Asahina, 1982		√						√	√
			尼氏头蜓 *Cephalaeschna needhami* Asahina, 1981		√						√	√
			李氏头蜓 *Cephalaeschna risi* Asahina, 1981		√						√	√
			邵武头蜓 *Cephalaeschna shaowuensis* Xu, 2006		√						√	√
		长尾蜓属 *Gynacantha*	无纹长尾蜓 *Gynacantha bayadera* Selys, 1891		√					√		√
			日本长尾蜓 *Gynacantha japonica* Bartenev, 1909		√						√	√
			跳长尾蜓 *Gynacantha saltatrix* Martin, 1909		√							√
			细腰长尾蜓 *Gynacantha subinterrupta* Rambur, 1842		√					√	√	√
		佩蜓属 *Periaeschna*	赵氏佩蜓 *Periaeschna chaoi* (Asahina, 1982)		√						√	√
			福临佩蜓 *Periaeschna flinti* Asahina, 1978		√					√	√	√
			黄脊佩蜓 *Periaeschna gerrhon* (Wilson, 2005)		√						√	√
			狭痣佩蜓 *Periaeschna magdalena* Martin, 1909		√					√	√	√
			雅珍佩蜓 *Periaeschna yazhenae* Xu, 2012		√							√
			漳州佩蜓 *Periaeschna zhangzhouensis* Xu, 2007		√					√	√	√

		叶蜓属 *Petaliaeschna*	科氏叶蜓 *Petaliaeschna corneliae* Asahina, 1982		√				√	√
		黑额蜓属 *Planaeschna*	联纹黑额蜓 *Planaeschna gressitti* Karube, 2002		√			√	√	√
			郝氏黑额蜓 *Planaeschna haui* Wilson & Xu, 2008		√					√
			刘氏黑额蜓 *Planaeschna liui* Xu, Chen & Qiu, 2009		√					√
			南昆山黑额蜓 *Planaeschna nankunshanensis* Zhang, Yeh & Tong, 2010		√					√
			南岭黑额蜓 *Planaeschna nanlingensis* Wilson & Xu, 2008		√					√
			幽灵黑额蜓 *Planaeschna skiaperipola* Wilson & Xu, 2008		√					√
			遂昌黑额蜓 *Planaeschna suichangensis* Zhou & Wei, 1980		√				√	√
		多棘蜓属 *Polycanthagyna*	红褐多棘蜓 *Polycanthagyna erythromelas* (McLachlan, 1896)		√			√	√	√
			黄绿多棘蜓 *Polycanthagyna melanictera* (Selys, 1883)	√	√		√	√	√	√
			蓝黑多棘蜓 *Polycanthagyna ornithocephala* (McLachlan, 1896)		√			√	√	√
		短痣蜓属 *Tetracanthagyna*	沃氏短痣蜓 *Tetracanthagyna waterhousei* McLachlan, 1898		√					√
差翅亚目 Anisoptera	春蜓科 Gomphidae	安春蜓属 *Amphigomphus*	汉森安春蜓 *Amphigomphus hansoni* Chao, 1954		√				√	√
		异春蜓属 *Anisogomphus*	安氏异春蜓 *Anisogomphus anderi* Lieftinck, 1948		√			√	√	√
			国姓异春蜓 *Anisogomphus koxingai* Chao, 1954		√				√	√
		亚春蜓属 *Asiagomphus*	海南亚春蜓 *Asiagomphus hainanensis* (Chao, 1953)		√				√	√
			和平亚春蜓 *Asiagomphus pacificus* (Chao, 1953)	√	√		√		√	√
			三角亚春蜓 *Asiagomphus perlaetus* (Chao, 1953)		√				√	√
			凹缘亚春蜓 *Asiagomphus septimus* (Needham, 1930)		√				√	√
		缅春蜓属 *Burmagomphus*	巨缅春蜓 *Burmagomphus magnus* Zhang, Kosterin & Cai, 2015		√					√
			联纹缅春蜓 *Burmagomphus vermicularis* (Martin, 1904)		√				√	√
		戴春蜓属 *Davidius*	弗鲁戴春蜓 *Davidius fruhstorferi* Martin, 1904	√	√		√	√	√	√
		闽春蜓属 *Fukienogomphus*	深山闽春蜓 *Fukienogomphus prometheus* (Lieftinck, 1939)		√				√	√

	显著闽春蜓 *Fukienogomphus promineus* Chao, 1954		√						√	√
小叶春蜓属 *Gomphidia*	联纹小叶春蜓 *Gomphidia confluens* Selys, 1878	√	√	√		√			√	√
	福建小叶春蜓 *Gomphidia fukienensis* Chao, 1955		√						√	√
	克氏小叶春蜓 *Gomphidia kelloggi* Needham, 1930		√						√	√
	并纹小叶春蜓 *Gomphidia kruegeri* Martin, 1904		√						√	√
曦春蜓属 *Heliogomphus*	扭尾曦春蜓 *Heliogomphus retroflexus* (Ris, 1912)		√						√	√
	独角曦春蜓 *Heliogomphus scorpio* (Ris, 1912)		√						√	√
叶春蜓属 *Ictinogomphus*	霸王叶春蜓 *Ictinogomphus pertinax* (Hagen, 1854)	√	√			√	√		√	√
猛春蜓属 *Labrogomphus*	凶猛春蜓 *Labrogomphus torvus* Needham, 1931		√						√	√
环尾春蜓属 *Lamelligomphus*	驼峰环尾春蜓 *Lamelligomphus camelus* (Martin, 1904)		√						√	√
	周氏环尾春蜓指名亚种 *Lamelligomphus choui choui* Chao & Liu, 1989		√				√		√	√
	台湾环尾春蜓 *Lamelligomphus formosanus* (Matsumura, 1926)		√						√	√
	海南环尾春蜓 *Lamelligomphus hainanensis* (Chao, 1954)		√							√
纤春蜓属 *Leptogomphus*	歧角纤春蜓 *Leptogomphus divaricatus* Chao, 1984		√						√	√
	优美纤春蜓 *Leptogomphus elegans* Lieftinck, 1948		√						√	√
	居间纤春蜓 *Leptogomphus intermedius* Chao, 1982		√							√
	圆腔纤春蜓 *Leptogomphus perforatus* Ris, 1912		√							√
硕春蜓属 *Megalogomphus*	萨默硕春蜓 *Megalogomphus sommeri* (Selys, 1854)		√						√	√
弯尾春蜓属 *Melligomphus*	双峰弯尾春蜓 *Melligomphus ardens* (Needham, 1930)		√						√	√
	广东弯尾春蜓 *Melligomphus guangdongensis* (Chao, 1994)		√							√
长足春蜓属 *Merogomphus*	帕维长足春蜓 *Merogomphus pavici* Martin, 1904		√						√	√
日春蜓属 *Nihonogomphus*	黄侧日春蜓 *Nihonogomphus luteolatus* Chao & Liu, 1990		√						√	√
	长钩日春蜓 *Nihonogomphus semanticus* Chao, 1954		√						√	√

		汤氏日春蜓 *Nihonogomphus thomassoni* (Kirby, 1900)		√					√	√
	蛇纹春蜓属 *Ophiogomphus*	中华长钩春蜓 *Ophiogomphus sinicus* (Chao, 1954)		√					√	√
	东方春蜓属 *Orientogomphus*	具突东方春蜓 *Orientogomphus armatus* Chao & Xu, 1987		√					√	√
	副春蜓属 *Paragomphus*	钩尾副春蜓 *Paragomphus capricornis* Förster, 1914		√					√	√
		豹纹副春蜓 *Paragomphus pardalinus* Needham, 1942		√						√
	显春蜓属 *Phaenandrogomphus*	赵氏显春蜓 *Phaenandrogomphus chaoi* Zhu & Liang, 1994		√						√
		细尾显春蜓 *Phaenandrogomphus tonkinicus* (Fraser, 1926)		√						√
	施春蜓属 *Sieboldius*	亚力施春蜓 *Sieboldius alexanderi* (Chao, 1955)		√					√	√
		折尾施春蜓 *Sieboldius deflexus* (Chao, 1955)		√					√	√
	新叶春蜓属 *Sinictinogomphus*	大团扇春蜓 *Sinictinogomphus clavatus* (Fabricius, 1775)	√	√	√		√	√	√	√
	尖尾春蜓属 *Stylogomphus*	纯鎏尖尾春蜓 *Stylogomphus chunliuae* Chao, 1954		√					√	√
		小尖尾春蜓 *Stylogomphus tantulus* Chao, 1954	√	√			√		√	√
	扩腹春蜓属 *Stylurus*	长节扩腹春蜓 *Stylurus amicus* Needham, 1930		√				√	√	√
		黑面扩腹春蜓 *Stylurus clathratus* (Needham, 1930)		√				√	√	√
		克雷扩腹春蜓 *Stylurus kreyenbergi* (Ris, 1928)	√	√			√	√	√	√
		南宁扩腹春蜓 *Stylurus nanningensis* Liu, 1985		√						√
	棘尾春蜓属 *Trigomphus*	净棘尾春蜓 *Trigomphus lautus* (Needham, 1931)		√					√	√
裂唇蜓科 Chlorogomphidae	裂唇蜓属 *Chlorogomphus*	蝴蝶裂唇蜓 *Chlorogomphus (Aurorachlorus) papilio* Ris, 1927		√				√	√	√
		金翼裂唇蜓 *Chlorogomphus (Orogomphus) auripennis* Zhang & Cai, 2014		√						√
		长腹裂唇蜓 *Chlorogomphus (Sinorogomphus) kitawakii* Karube, 1995		√						√
		武夷裂唇蜓 *Chlorogomphus (Sinorogomphus) montanus* (Chao, 1999)		√					√	√
		长鼻裂唇蜓指名亚种 *Chlorogomphus (Sinorogomphus) nasutus nasutus* Needham, 1930		√				√	√	√

		山裂唇蜓 *Chlorogomphus (Sinorogomphus) shanicus* Wilson, 2002		√						√	√
		叶尾裂唇蜓 *Chlorogomphus (Sinorogomphus) urolobatus* Chen, 1950		√						√	√
	楔尾裂唇蜓属 *Walanabeopetalia*	高翔裂唇蜓 *Walanabeopetalia (Matsumotopetalia) soarer* (Wilson, 2002)		√							√
大蜓科 Cordulegastridae	圆臀大蜓属 *Anotogaster*	清六圆臀大蜓 *Anotogaster sakaii* Zhou, 1988		√						√	√
		巨圆臀大蜓 *Anotogaster sieboldii* (Selys, 1854)		√						√	√
伪蜻科 Corduliidae	金光伪蜻属 *Somatochlora*	台湾金光伪蜻 *Somatochlora taiwana* Inoue & Yokota, 2001		√							√
大伪蜻科 Macromiidae	丽大伪蜻属 *Epophthalmia*	闪蓝丽大伪蜻 *Epophthalmia elegans* (Brauer, 1865)	√	√	√	√	√	√	√	√	√
	大伪蜻属 *Macromia*	伯兰大伪蜻 *Macromia berlandi* Lieftinck, 1941		√						√	√
		笛尾大伪蜻 *Macromia calliope* Ris, 1916		√						√	√
		海神大伪蜻 *Macromia clio* Ris, 1916		√						√	√
		大斑大伪蜻 *Macromia daimoji* Okumura, 1949		√						√	√
		亮面大伪蜻 *Macromia fulgidifrons* Wilson, 1998		√							√
		锤钩大伪蜻 *Macromia hamata* Zhou, 2003		√						√	√
		广东大伪蜻 *Macromia icterica* Lieftinck, 1929		√							√
		天使大伪蜻 *Macromia katae* Wilson, 1993		√							√
		福建大伪蜻 *Macromia malleifera* Lieftinck, 1955		√						√	√
		东北大伪蜻 *Macromia manchurica* Asahina, 1964	√	√	√			√		√	√
		莫氏大伪蜻马来亚种 *Macromia moorei malayana* Laidlaw, 1928		√							√
		沙天马大伪蜻 *Macromia septima* Martin, 1904		√						√	√
		弯钩大伪蜻 *Macromia unca* Wilson, 2004		√						√	√
		天王大伪蜻 *Macromia urania* Ris, 1916		√						√	√
综蜻科 Synthemistidae	异伪蜻属 *Idionyx*	长角异伪蜻 *Idionyx carinata* Fraser, 1926		√						√	√
		威异伪蜻 *Idionyx victor* Hämäläinen, 1991		√						√	√
		郁异伪蜻 *Idionyx claudia* Ris, 1912		√						√	√

	中伪蜻属 *Macromidia*	伊中伪蜻 *Macromidia ellenae* Wilson, 1996		√							√
		克氏中伪蜻 *Macromidia kelloggi* Asahina, 1978		√						√	√
		飓中伪蜻 *Macromidia rapida* Martin, 1907		√							√
蜻科 Libellulidae	锥腹蜻属 *Acisoma*	锥腹蜻 *Acisoma panorpoides* Rambur, 1842	√	√				√	√	√	√
	异蜻属 *Aethriamanta*	红腹异蜻 *Aethriamanta brevipennis* Rambur, 1842		√							√
	疏脉蜻属 *Brachydiplax*	蓝额疏脉蜻 *Brachydiplax flavovittata* Ris, 1911	√	√				√	√	√	√
	黄翅蜻属 *Brachythemis*	黄翅蜻 *Brachythemis contaminata* (Fabricius, 1793)	√	√				√	√	√	√
	巨蜻属 *Camacinia*	森林巨蜻 *Camacinia harterti* Karsch, 1890		√							√
	红蜻属 *Crocothemis*	长尾红蜻 *Crocothemis erythraea* (Brullé, 1832)		√						√	√
		红蜻 *Crocothemis servilia* (Drury, 1773)	√	√	√	√	√	√	√	√	√
	蓝小蜻属 *Diplacodes*	斑蓝小蜻 *Diplacodes nebulosa* (Fabricius, 1793)		√							√
		纹蓝小蜻 *Diplacodes trivialis* (Rambur, 1842)	√	√			√		√	√	√
	楔翅蜻属 *Hydrobasileus*	臀斑楔翅蜻 *Hydrobasileus croceus* (Brauer, 1867)		√					√	√	√
	印蜻属 *Indothemis*	深蓝印蜻 *Indothemis carnatica* (Fabricius, 1798)		√							√
	蜻属 *Libellula*	米尔蜻 *Libelllula melli* Schmidt, 1948		√					√	√	√
	宽腹蜻属 *Lyriothemis*	华丽宽腹蜻 *Lyriothemis elegantissima* Selys, 1883		√							√
		金黄宽腹蜻 *Lyriothemis flava* Oguma, 1915		√						√	√
		卡米宽腹蜻 *Lyriothemis kameliyae* Kompier, 2017		√						√	√
		闪绿宽腹蜻 *Lyriothemis pachygastra* (Selys, 1878)	√	√	√			√	√	√	√
	潴蜻属 *Macrodiplax*	高翔潴蜻 *Macrodiplax cora* (Brauer, 1867)		√							√
	红小蜻属 *Nannophya*	侏红小蜻 *Nannophya pygmaea* Rambur, 1842		√						√	√
	斑小蜻属 *Nannophyopsis*	膨腹斑小蜻 *Nannophyopsis clara* (Needham, 1930)		√						√	√
	脉蜻属 *Neurothemis*	网脉蜻 *Neurothemis fulvia* (Drury, 1773)		√					√	√	√
		截斑脉蜻 *Neurothemis tullia* (Drury, 1773)		√					√	√	√
	爪蜻属	海湾爪蜻 *Onychothemis tonkinensis* Martin,		√							√

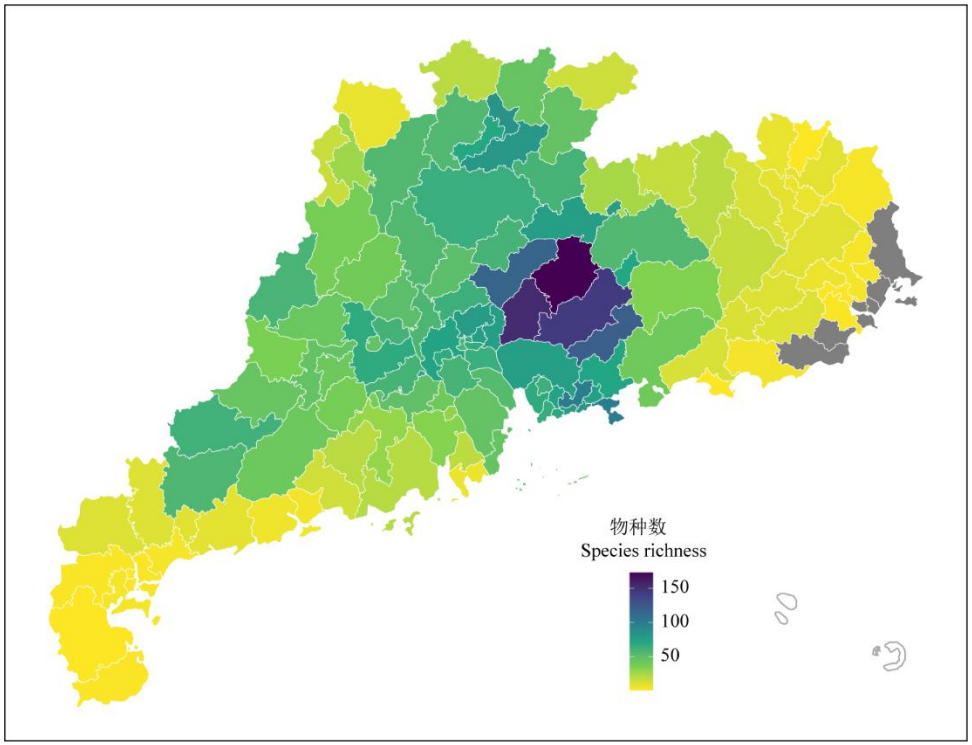
	Onychothemis	1904									
	灰蜻属 *Orthetrum*	白尾灰蜻 *Orthetrum albistylum* Selys, 1848	√	√	√	√	√	√	√	√	√
		华丽灰蜻 *Orthetrum chrysis* (Selys, 1891)		√						√	√
		黑尾灰蜻 *Orthetrum glaucum* (Brauer, 1865)	√	√				√	√	√	√
		褐肩灰蜻 *Orthetrum internum* McLachlan, 1894	√	√			√	√	√	√	√
		线痣灰蜻 *Orthetrum lineostigma* (Selys, 1886)	√	√	√			√	√	√	√
		吕宋灰蜻 *Orthetrum luzonicum* (Brauer, 1868)	√	√				√	√	√	√
		异色灰蜻 *Orthetrum melania melania* (Selys, 1883)	√	√			√	√	√	√	√
		斑灰蜻 *Orthetrum poecilops* Ris, 1919		√							√
		赤褐灰蜻中印亚种 *Orthetrum pruinosum neglectum* (Rambur, 1842)	√	√				√	√	√	√
		狭腹灰蜻 *Orthetrum sabina* (Drury, 1773)	√	√				√	√	√	√
		鼎脉灰蜻 *Orthetrum triangulare* (Selys, 1878)	√	√			√	√	√	√	√
	曲缘蜻属 *Palpopleura*	六斑曲缘蜻 *Palpopleura sexmaculata* (Fabricius, 1787)	√	√			√	√	√	√	√
	黄蜻属 *Pantala*	黄蜻 *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798)	√	√	√	√	√	√	√	√	√
	狭翅蜻属 *Potamarcha*	湿地狭翅蜻 *Potamarcha congener* (Rambur, 1842)		√							√
	玉带蜻属 *Pseudothemis*	玉带蜻 *Pseudothemis zonata* (Burmeister, 1839)	√	√	√	√	√	√	√	√	√
	红胭蜻属 *Rhodothemis*	红胭蜻 *Rhodothemis rufa* (Rambur, 1842)		√					√		√
	丽翅蜻属 *Rhyothemis*	黑丽翅蜻 *Rhyothemis fuliginosa* Selys, 1883	√	√				√		√	√
		三角丽翅蜻 *Rhyothemis triangularis* Kirby, 1889		√						√	√
		斑丽翅蜻多斑亚种 *Rhyothemis variegata arria* Drury, 1773		√						√	√
	赤蜻属 *Sympetrum*	大赤蜻指名亚种 *Sympetrum baccha baccha* (Selys, 1884)	√	√				√	√	√	√
		半黄赤蜻 *Sympetrum croceolum* Selys, 1883	√	√	√	√	√	√	√	√	√
		夏赤蜻 *Sympetrum darwinianum* Selys, 1883	√	√	√	√	√	√	√	√	√
		竖眉赤蜻多纹亚种 *Sympetrum eroticum ardens* (McLachlan, 1894)		√					√	√	√
		方氏赤蜻 *Sympetrum fonscolombbi* (Selys, 1840)	√	√	√	√	√	√	√	√	√
		褐顶赤蜻 *Sympetrum infuscatum* (Selys, 1883)	√	√	√	√	√	√	√	√	√

			姬赤蜻 *Sympetrum parvulum* (Bartenev, 1913)	√	√				√	√	√	√
			李氏赤蜻 *Sympetrum risi risi* Bartenev, 1914	√	√	√			√	√	√	√
			双横赤蜻 *Sympetrum ruptum* Needham, 1930	√	√				√	√	√	√
			黄基赤蜻 *Sympetrum speciosum* Oguma, 1915	√	√	√	√	√	√	√	√	√
		方蜻属 *Tetrathemis*	宽翅方蜻 *Tetrathemis platyptera* Selys, 1878		√						√	√
		云斑蜻属 *Tholymis*	云斑蜻 *Tholymis tillarga* (Fabricius, 1798)		√					√		√
		斜痣蜻属 *Tramea*	海神斜痣蜻微斑亚种 *Tramea transmarina euryale* (Selys, 1878)		√					√		√
			华斜痣蜻 *Tramea virginia* (Rambur, 1842)	√	√	√			√	√	√	√
		褐蜻属 *Trithemis*	晓褐蜻 *Trithemis aurora* (Burmeister, 1839)	√	√				√	√	√	√
			庆褐蜻 *Trithemis festiva* (Rambur, 1842)	√	√			√	√	√	√	√
			灰脉褐蜻 *Trithemis pallidinervis* (Kirby, 1889)		√							√
		曲钩脉蜻属 *Urothemis*	赤斑曲钩脉蜻指名亚种 *Urothemis signata signata* (Rambur, 1842)		√							√
		虹蜻属 *Zygonyx*	朝比奈虹蜻 *Zygonyx asahinai* Matsuki & Saito, 1995		√					√	√	√
			彩虹蜻 *Zygonyx iris insignis* Kirby, 1900		√					√	√	√
			高砂虹蜻 *Zygonyx takasago* Asahina, 1966		√					√	√	√
		开臀蜻属 *Zyxomma*	细腹开臀蜻 *Zyxomma petiolatum* Rambur, 1842		√							√
束翅亚目 Zygoptera	色蟌科 Calopterygidae	基色蟌属 *Archineura*	赤基色蟌 *Archineura incarnata* (Karsch, 1892)		√					√	√	√
		暗色蟌属 *Atrocalopteryx*	黑暗色蟌 *Atrocalopteryx atrata* (Selys, 1853)	√	√	√			√	√	√	√
			黑蓝暗色蟌 *Atrocalopteryx atrocyana* (Fraser, 1935)		√						√	√
			黑顶暗色蟌指名亚种 *Atrocalopteryx melli melli* Ris, 1912		√						√	√
		闪色蟌 *Caliphaea*	亮闪色蟌 *Caliphaea nitens* Navás, 1934	√	√				√	√	√	√
		单脉色蟌属 *Matrona*	安妮单脉色蟌 *Matrona annina* Zhang & Hämäläinen, 2012		√							√
			透顶单脉色蟌 *Matrona basilaris* Selys, 1853	√	√				√	√	√	√
		绿色蟌属 *Mnais*	烟翅绿色蟌 *Mnais mneme* Ris, 1916		√					√	√	√
			黄翅绿色蟌 *Mnais tenuis* Oguma, 1913	√	√				√	√	√	√
		艳色蟌属	华艳色蟌 *Neurobasis chinensis* (Linnaeus,		√					√	√	√

		Neurobasis	1758)							
		黄细色蟌属 *Vestalaria*	苗黄细色蟌 *Vestalaria miao* (Wilson & Reels, 2001)		√					√
			褐翅黄细色蟌 *Vestalaria velata* (Ris, 1912)		√				√	√
			黑角黄细色蟌 *Vestalaria venusta* (Hämäläinen, 2004)		√			√	√	√
	鼻蟌科 Chlorocyphidae	圣鼻蟌属 *Aristocypha*	赵氏圣鼻蟌 *Aristocypha chaoi* (Wilson, 2004)		√				√	√
		阳鼻蟌属 *Heliocypha*	三斑阳鼻蟌 *Heliocypha perforata* (Percheron, 1835)		√				√	√
		印鼻蟌属 *Indocypha*	卡萨印鼻蟌 *Indocypha Katharian* (Needham, 1930)		√				√	√
		隼蟌属 *Libellago*	点斑隼蟌 *Libellago lineata* (Burmeister, 1839)		√				√	√
		鼻蟌属 *Rhinocypha*	线纹鼻蟌 *Rhinocypha drusilla* Needham, 1930		√				√	√
	溪蟌科 Euphaediae	异翅溪蟌属 *Anisopleura*	庆元异翅溪蟌 *Anisopleura qingyuanensis* Zhou, 1982		√			√	√	√
		尾溪蟌属 *Bayadera*	二齿尾溪蟌 *Bayadera bidentata* Needham, 1930		√			√	√	√
			大陆尾溪蟌 *Bayadera continentalis* Asahina, 1973		√				√	√
			巨齿尾溪蟌 *Bayadera melanopteryx* Ris, 1912	√	√	√		√	√	√
		溪蟌属 *Euphaea*	方带溪蟌 *Euphaea decorata* Hagen, 1853		√			√	√	√
			褐翅溪蟌 *Euphaea opaca* Selys, 1853		√				√	√
	大溪蟌科 Philogangidae	大溪蟌属 *Philoganga*	壮大溪蟌指名亚种 *Philoganga robusta robusta* Navas, 1936	√	√		√	√	√	√
			大溪蟌 *Philoganga vetusta* Ris, 1912		√			√	√	√
	山蟌科 Megapodagrionidae	野蟌属 *Agriomorpha*	白尾野蟌 *Agriomorpha fusca* May, 1933		√				√	√
		黑山蟌属 *Philosina*	覆雪黑山蟌 *Philosina alba* Wilson, 1999		√					√
			红尾黑山蟌 *Philosina buchi* Ris, 1917		√			√	√	√
		扇山蟌属 *Rhipidolestes*	珍妮扇山蟌 *Rhipidolestes janetae* Wilson, 1997		√					√
			褐顶扇山蟌 *Rhipidolestes truncatidens* Schmidt, 1931		√					√
	丝蟌科 Lestidae	印丝蟌属 *Indolestes*	奇印丝蟌 *Indolestes peregrinus* (Ris, 1916)		√			√	√	√

	丝蟌属 *Lestes*	整齐丝蟌 *Lestes concinnus* Hagen, 1862		√						√
		蕾尾丝蟌 *Lestes nodalis* Selys, 1891		√						√
		舟尾丝蟌 *Lestes praemorsus* Hagen, 1862		√				√	√	√
综蟌科 Synlestidae	绿综蟌属 *Megalestes*	盘绿综蟌 *Megalestes discus* Wilson, 2004		√					√	√
		褐尾绿综蟌 *Megalestes distans* Needham, 1930	√	√			√	√	√	√
		黄腹绿综蟌 *Megalestes heros* Needham, 1930		√				√	√	√
		白尾绿综蟌 *Megalestes riccii* Navás, 1935		√					√	√
	华综蟌属 *Sinolestes*	黄肩华综蟌 *Sinolestes editus* Needham, 1930		√				√	√	√
扇蟌科 Platycnemididae	丽扇蟌属 *Calicnemia*	赵氏丽扇蟌 *Calicnemia chaoi* Wilson, 2004		√					√	√
		华丽扇蟌 *Calicnemia sinensis* Lieftinck, 1984		√					√	√
	长腹扇蟌属 *Coeliccia*	黄纹长腹扇蟌 *Coeliccia cyanomelas* Ris, 1912	√	√			√	√	√	√
	狭扇蟌属 *Copera*	白狭扇蟌 *Copera annulata* (Selys, 1863)	√	√			√	√	√	√
		毛狭扇蟌 *Copera ciliata* (Selys, 1863)		√				√	√	√
		黄狭扇蟌 *Copera marginipes (*Rambur, 1842)		√				√	√	√
	印扇蟌属 *Indocnemis*	印扇蟌 *Indocnemis orang* (Förster, 1907)		√					√	√
	同痣蟌属 *Onychargia*	毛面同痣蟌 *Onychargia atrocyana* Selys, 1865		√						√
	微桥原蟌属 *Prodasineura*	乌微桥原蟌 *Prodasineura autumnalis* (Fraser, 1922)		√				√	√	√
		朱背微桥原蟌 *Prodasineura croconota* (Ris, 1916)		√						√
		黄条微桥原蟌 *Prodasineura sita* (Kirby, 1893)		√					√	√
		华氏微桥原蟌 *Prodasineura huai* Zhou & Zhou, 2007		√					√	√
蟌科 Coenagrionidae	狭翅蟌属 *Aciagrion*	霜蓝狭翅蟌 *Aciagrion approximans* (Selys, 1876)		√						√
		针尾狭翅蟌 *Aciagrion migratum* Selys, 1876		√				√	√	√
		蓝尾狭翅蟌 *Aciagrion olympicum* Laidlaw, 1919	√	√		√		√		√
		森狭翅蟌 *Aciagrion pallidum* Selys, 1891		√						√
	小蟌属 *Agriocnemis*	杯斑小蟌 *Agriocnemis femina* (Brauer, 1868)	√	√			√	√	√	√

		白腹小蟌 *Agriocnemis lacteola* Selys, 1877	√	√				√	√	√	√
		黄尾小蟌 *Agriocnemis pygmaea* (Rambur, 1842)	√	√				√	√	√	√
	安蟌属 *Amphiallagma*	天蓝安蟌 *Amphiallagma parvum* (Selys, 1876)		√							√
	黄蟌属 *Ceriagrion*	翠胸黄蟌 *Ceriagrion auranticum ryukyuanum* Asahina, 1967		√						√	√
		天蓝黄蟌 *Ceriagrion azureum* (Selys, 1891)		√					√	√	√
		长尾黄蟌 *Ceriagrion fallax* Ris, 1914	√	√			√	√	√	√	√
		短尾黄蟌 *Ceriagrion melanurum* Selys, 1876	√	√				√	√	√	√
		赤黄蟌 *Ceriagrion nipponicum* Asahina, 1967	√	√				√	√	√	√
	异痣蟌属 *Ischnura*	赤斑异痣蟌 *Ischnura rufostigma* Selys, 1876		√					√	√	√
		褐斑异痣蟌 *Ischnura senegalensis* (Rambur, 1842)	√	√				√	√	√	√
	妹蟌属 *Mortonagrion*	广濑妹蟌 *Mortonagrion hirosei* Asahina, 1972		√							√
	尾蟌属 *Paracercion*	蓝纹尾蟌 *Paracercion calamorum* (Ris, 1916)	√	√	√	√	√	√	√	√	√
		黑背尾蟌 *Paracercion melanotum* (Selys, 1876)	√	√	√	√	√	√	√	√	√
	斑蟌属 *Pseudagrion*	亚澳斑蟌 *Pseudagrion australasiae* Selys, 1876		√							√
		绿斑蟌 *Pseudagrion microcephalum* (Rambur, 1842)		√						√	√
		赤斑蟌 *Pseudagrion pruinosum* (Burmeister, 1839)		√						√	√
		丹顶斑蟌 *Pseudagrion rubriceps* Selys, 1876		√						√	√
		褐斑蟌 *Pseudagrion spencei* Fraser, 1922		√					√	√	√
扁蟌科 Platystictidae	镰扁蟌属 *Drepanosticta*	白尾镰扁蟌 *Drepanosticta brownelli* (Tinkham, 1938)		√							√
		香港镰扁蟌 *Drepanosticta hongkongensis* Wilson, 1996		√							√
	原扁蟌属 *Protosticta*	黄颈原扁蟌 *Protosticta beaumonti* Wilson, 1997		√							√
		白瑞原扁蟌 *Protosticta taipokauensis* Asahina & Dudgeon, 1987		√							√
	华扁蟌属 *Sinosticta*	戴波华扁蟌 *Sinosticta debra* Wilson & Xu, 2007		√							√
		绪方华扁蟌 *Sinosticta ogatai* (Matsuki & Saito, 1996)		√							√



附录2　广东省蜻蜓目物种多样性空间格局

Appendix 2　Geographical patterns of taxonomic diversity of Odonata in Guangdong Province

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (2): 25328, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2025328
cstr: 32101.14.biods.2025328

•研究报告•

生境简化重塑榕树–榕小蜂互作网络：挥发物组成与群落结构的适应性响应

罗钰[1,2,3,4#], 郑旭艳[3#], 曹力[1,2], 王波[1,2], 彭艳琼[1,2], 罗银玲[3], 周会平[3], 杨小芳[1,2], 苗白鸽[1,2], 王朝雅[1,2,5*], 高洁[1,2*]

1. 中国科学院,西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; 2. 云南省森林生态系统稳定性与全球变化响应重点实验室, 西双版纳热带植物园, 中国科学院, 云南勐腊 666303; 3. 普洱学院生物与化学学院, 云南普洱 665000; 4. 云南大学生态与环境学院, 植被结构功能与建造全国重点实验室, 云南省植物繁殖适应与进化生态学重点实验室, 昆明 650500; 5. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 植物园(botanical garden)作为相对均质化的人工环境, 为研究植物–传粉者互作的环境适应机制提供了理想模型。榕树(*Ficus* spp.)与榕小蜂构成的专性互惠系统高度依赖雌花期榕果挥发物的化学通讯。榕树作为重要的观赏和生态树种, 常被引种至植物园、公园等人工环境进行异地保存。然而, 引种后榕树挥发物组成及榕小蜂群落结构是否会发生适应性变化尚不明确, 这种生境转换是否影响其互作稳定性仍待探究。本研究以自然生境和植物园中的大果榕(*Ficus auriculata*)为研究对象, 采用动态顶空采样结合气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)分析雌花期榕果挥发物, 并通过雄果榕小蜂群落调查, 比较两种生境下榕蜂互作的适应性差异。研究结果表明: (1)挥发物组成显著分化, 自然生境以防御相关的脂肪酸衍生物为主, 而植物园中以吸引传粉蜂的萜烯类化合物为主; (2)榕小蜂群落结构差异显著, 自然生境多样性更高, 非传粉蜂数量显著高于植物园; 而植物园中传粉蜂占比99.07%, 远高于自然生境(76.55%); (3)自然生境榕–蜂互作网络具有更高的连接度、模块性和稳健性, 表明自然生境榕蜂关系更复杂紧密, 同时模块间具有高独立性, 使自然生境榕小蜂群落更加适应外界干扰, 对环境变化有较强的抵抗力。而植物园则表现出更强的专化性和嵌套性, 由于环境条件均一化使榕小蜂群落对环境变化敏感性增加。本研究首次系统揭示了榕树迁地保护至植物园后挥发物–榕小蜂互作网络的适应性调整机制, 证实生境简化会通过改变化学信号和生态位分配重塑共生关系。成果不仅为理解专性共生系统的环境适应性提供了理论基础, 也为榕树迁地保护及生物多样性维持策略提供科学依据。

关键词: 自然生境; 迁地保护; 专性互惠系统; 挥发物; 榕小蜂群落; 互作网络

罗钰, 郑旭艳, 曹力, 王波, 彭艳琼, 罗银玲, 周会平, 杨小芳, 苗白鸽, 王朝雅, 高洁 (2026) 生境简化重塑榕树–榕小蜂互作网络: 挥发物组成与群落结构的适应性响应. 生物多样性, 34, 25328. doi: 10.17520/biods.2025328; cstr: 32101.14.biods.2025328.
Luo Y, Zheng XY, Cao L, Wang B, Peng YQ, Luo YL, Zhou HP, Yang XF, Miao BG, Wang CY, Gao J (2026) Habitat simplification reshapes the fig–fig wasp interaction network: Adaptive responses of volatile composition and community structure. Biodiversity Science, 34, 25328. doi: 10.17520/biods.2025328; cstr: 32101.14.biods.2025328.

Habitat simplification reshapes the fig–fig wasp interaction network: Adaptive responses of volatile composition and community structure

Yu Luo[1,2,3,4#], Xuyan Zheng[3#], Li Cao[1,2], Bo Wang[1,2], Yanqiong Peng[1,2], Yinling Luo[3], Huiping Zhou[3], Xiaofang Yang[1,2], Baige Miao[1,2], Chaoya Wang[1,2,5*], Jie Gao[1,2*]

1 *Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China*
2 *Yunnan Key Laboratory of Forest Ecosystem Stability and Global Change Response, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China*

收稿日期 Received: 2025-08-17; 接受日期 Accepted: 2025-11-03
基金项目: 国家自然科学基金(32271591)、中国科学院西部之光人才培养计划和云南省“兴滇英才支持计划” (XDYC-QNRC-2022-0017) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32271591), the West Light Foundation of the Chinese Academy of Sciences, and the Yunnan Basic Research Projects (XDYC-QNRC-2022-0017)
并列第一作者 Co-first authors
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: gaojie@xtbg.org.cn; wangchaoya@xtbg.ac.cn

3 *School of Biological and Chemical Science, Pu'er University, Pu'er, Yunnan 665000, China*
4 *State Key Laboratory for Vegetation Structure, Functions and Construction, Yunnan Key Laboratory of Plant Reproductive Adaptation and Evolutionary Ecology, Institute of Biodiversity, and School of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650500, China*
5 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*

ABSTRACT

Aim: The botanical garden, as a relatively homogenized artificial environment, offers an ideal model for exploring environmental adaptation mechanisms in plant–pollinator interactions. This study aims to investigate how the translocation of fig trees (*Ficus auriculata*) to botanical gardens influences the composition of fig volatiles, the structure of fig wasp communities, and the stability of their obligate mutualistic interactions relative to natural habitats.

Method: We analyzed volatile compounds emitted during the female flowering phase of male fig trees using dynamic headspace sampling combined with gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS). Concurrently, we collected fig wasp communities from male flowering phase figs in male trees to compare community structure and interaction networks between natural habitats and botanical garden.

Results: (1) Volatile compositions differed significantly between the two habitats. Natural habitat figs emitted more defense–related fatty acid derivatives, while botanical garden figs predominantly released terpene compounds that attract pollinating wasps. (2) Fig wasp communities also exhibited marked differences. Natural habitats had higher wasp diversity and a greater proportion of non–pollinating wasps, whereas pollinators accounted for 99.07% of individuals in botanical garden, compared to 76.55% in natural habitats. (3) The fig–fig wasp interaction network in natural habitats showed higher connectivity, modularity, and robustness, suggesting greater complexity and adaptability. In contrast, botanical garden network exhibited stronger specialization and nestedness, with the homogenized environment increasing the sensitivity of fig wasp communities to environmental change.

Conclusion: This study is the first to systematically demonstrate how the fig–fig wasp interaction network adapts to artificial environments through changes in chemical signaling and community structure. The results confirm that habitat simplification can reshape obligate mutualisms by altering volatile profiles and niche partitioning. These findings enhance our understanding of the environmental adaptability of specialized mutualistic systems and offer important insights for the *ex situ* conservation of fig trees and biodiversity management strategies.

Key words: natural habitat; *ex situ* conservation; obligate mutualistic system; volatiles; fig wasp community; interaction network

昆虫作为地球生物多样性的关键组分, 其极高的物种丰富度和生态功能多样性对维持生态系统稳态具有不可替代的作用(周亚星乔等, 2024)。其中, 传粉昆虫为约86%的被子植物提供繁殖服务(Ollerton, 2011; Stephens, 2023; Tong, 2023), 部分类群更与植物形成了专性协同进化关系。广泛分布于热带地区的榕树(*Ficus* spp.)–榕小蜂(Agaonidae)的专性互惠系统, 正是这种协同进化的典范。在该系统中, 榕树依赖榕小蜂传粉, 也是榕小蜂唯一的寄主, 为榕小蜂提供生长和繁殖的场所。除传粉榕小蜂外, 每种榕树的榕果内还共存着造瘿类、寄居类和复寄生类等多种非传粉小蜂, 形成多营养级的榕小蜂群落(Herre, 2000; Kerdelhue et al., 2000), 并受寄主榕树的生态特征和系统发育, 以及榕小蜂自身的功能性状和系统发育关系的共同影响(王波, 2022)。榕树在榕果的不同发育时期释放出不同的挥发物, 吸引专性的传粉榕小蜂以及其他非传粉小蜂, 在榕–蜂协同进化以及榕小蜂群落构建中起到了重要的桥梁作用(徐磊和杨大荣, 2008; 冯志荣等, 2023)。

榕果的发育主要经历5个时期: 雌花前期、雌花期、间花期、雄花期及成熟期。不同发育时期释放的挥发物可吸引特定榕小蜂类群, 形成动态互作网络。其中, 雌花期释放的挥发物具有物种特异性, 能够有效吸引其专性的传粉榕小蜂访果传粉、产卵, 对维持榕–蜂繁殖成功至关重要(陈春等, 2004)。行为实验证实, 无花果(*Ficus carica*)雌花期释放的4种化合物可通过特定组合吸引传粉榕小蜂(Zhang et al., 2020); 贾珊等(2024)推测大果榕(*F. auriculata*)雌花期释放的挥发性倍半萜可能是吸引传粉小蜂的关键化合物。不同榕树雌花期释放的挥发物种间差异明显, 维持了同域近缘种榕树间的生殖隔离(陈明波等, 2023)。非传粉榕小蜂虽然并未形成高度的宿主专一性, 但也有一些表现出一定程度的宿主偏好(Segar et al., 2013), 一些寄生性小蜂可在同属

甚至同组的榕树物种之间共享宿主(Farache et al., 2018)。Proffit等(2007)利用Y型嗅觉仪实验证明, 在这个相对封闭的微生态系统中, 非传粉小蜂同样可以利用榕果挥发物来定位寄主, 并且可以通过榕果不同阶段挥发物的差异确定最佳产卵时期。顾丁等(2012)证实了钝叶榕(*F. curtipes*)上的两种进果产卵的非传粉小蜂表现出与其专性传粉蜂(*Waterstoniella* sp.)一致的雌花期榕果挥发物选择偏好, 即非传粉小蜂也能识别雌花期榕果挥发物。因此, 雌花期的榕果挥发物可能对榕小蜂群落组成也有着重要的影响。需要强调的是, 气候变化及人类活动干扰可能通过改变挥发物组成或小蜂群落结构, 进而影响到榕–蜂互作网络的稳定性(Jevanandam et al., 2013)。

现有研究表明, 榕果挥发物及共生小蜂群落可能因地理、生境差异而发生改变(程玉芬, 2019)。榕属被公认为热带生态系统的关键类群(许再富, 1994), 种类多、生活型多样, 在我国西双版纳热带地区具有极高的物种多样性。近年来, 出于科研、观赏和迁地保护等目的, 大量榕树物种被从其自然生境移植至植物园进行异地保存。然而, 当榕树被迁地保存于环境较为均质化的植物园后, 这一特殊生境是否会影响其与榕小蜂的互作关系仍有待验证。已有研究表明, 这种人为干预, 以及自然生境的改变会对植物产生一定的影响, 有些植物会通过改变自身的形态特征、生理生态功能来适应引种后的环境。例如, 红砂(*Reaumuria soongarica*)和白刺(*Nitraria tangutorum*)会调整叶片性状及元素利用策略(王剑博等, 2024)。生境变化还可能显著改变植物挥发物组成, 进而影响植食性昆虫群落(刘书景等, 2011)。因此, 本研究以中国云南西双版纳地区常见的雌雄异株的大果榕为研究对象, 通过比较自然生境与植物园生境下雌花期榕果释放的挥发物组成, 以及雄果内榕小蜂群落结构差异, 拟回答以下科学问题: (1)植物园是否显著改变大果榕雌花期挥发物组成? (2)生境变化是否导致榕小蜂群落多样性及群落结构发生重构? (3)挥发物变化与群落结构变异是否存在相关性? 研究结果为理解植物–昆虫互作关系的环境可塑性奠定重要的理论基础, 并为榕树资源的迁地保护提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点

(1)植物园生境——西双版纳热带植物园(XTBG): 位于西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇(21°09′–22°36′ N、99°58′–101°50′ E), 海拔580–700 m之间, 年平均气温21.8℃, 占地面积约1,125 ha, 属热带季风气候, 其特点是热量丰富, 季节性强, 年降水量在1,000–2,000 mm之间, 旱雨两季分明。植物园内收集活植物13,000多种, 专类园39个, 其中落地的榕树有126种。

(2)自然生境——西双版纳20 ha热带季节雨林动态监测样地(BB): 位于云南省西双版纳国家级自然保护区勐腊子保护区内(21°55′ N, 101°16′ E), 海拔710–870 m, 年平均气温20℃, 年降水量1,486.5 mm, 该区的地带性植被类型为热带雨林和季雨林。样地内植被可分为4层, 乔木上层由单一树种望天树(*Parashorea chinensis*)构成(> 30 m), 郁闭度0.4; 乔木中层高20–30 m, 有高山榕(*Ficus altissima*)、绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)、红光树(*Knema furfuracea*)等, 郁闭度0.6; 乔木下层郁闭度0.3, 常见树种有金钩花(*Pseuduvaria trimera*)、云树(*Garcinia cowa*)、云南肉豆蔻(*Myristica yunnanensis*)等, 层高5–20 m; 2–5 m为幼灌层(郁闭度0.3), 优势树种为假海桐、木奶果等(赵学农等1995)。样地内有榕属物种19种, 是理想的榕树自然生境研究地(图1)。

1.2 研究材料

1.2.1 研究植物——大果榕

本研究以自然生境和植物园生境内分布



植物园 Botanical garden　　自然生境 Natural habitat

图1 研究地点(自然生境和植物园)分布图

Fig. 1 Geographical distribution of the study sites (natural habitat and botanical garden)

的大果榕(FA)为研究材料。大果榕雄树结果期集中, 主要在冬春季节(12月至翌年5月)。两个实验地点相距大约101 km。植物园内选取的样树位于专类园区(野生食用植物园), 周围植物大多为可食用的灌木及小乔木, 其中榕属植物有聚果榕(*F. racemosa*)和对叶榕(*F. hispita*); 自然保护区样地的样树周围植被群落类型多样, 其中榕属植物有异形花榕(*F. heterostyla*)。

1.2.2 大果榕小蜂群落物种组成

基于彭艳琼等(2002)及课题组连续多年采样记录, 西双版纳地区大果榕共记录6种榕小蜂(含1种传粉蜂和5种非传粉蜂)。大果榕小蜂群落物种组成及基本生物学特性见表1, 形态特征描述见附录1。

1.3 研究方法

1.3.1 榕果雌花期挥发物的提取及鉴定

本研究在两样点取样的时间与季节一致, 集中在2024年2–3月跟踪观测, 对雌花期果每日提挥发物时间统一为9:00–13:30, 连续采集4 h。具体过程: (1)大果榕雌花前期用200目的纱网袋对样树上的榕果进行套袋隔离, 有效阻隔榕小蜂和其他昆虫对榕果挥发物的干扰。(2)当闻到浓郁特殊香味, 且纱网袋外围绕着大量传粉小蜂时, 表明榕果处于雌花期, 在自然生境和植物园各选取5株雄树, 每株选取2+个雌花期雄果(仅选择苞片口处于开放状态的榕果)和1个无果枝条(空白对照), 采用动态顶空采样法(dynamic headspace collection)收集挥发性有机化合物: 以Teflon采样袋(聚氟四乙烯, 北京浩辰天诚环保科技有限公司)包裹目标榕果、枝条, 进气口连接活性炭过滤装置净化空气(流量300 mL/min), 出气口串联Porapak-Q吸附柱(ORBO™ 1103, 150/75 mg)(流量250 mL/min), 原位持续采集4 h, 实验期间环境温度为20°C–27°C之间波动。

吸附柱经色谱纯正己烷(160–200 μL)洗脱3次后合并洗脱液(500 μL), 氮吹浓缩至250 μL, 保存于–20°C低温冰箱待测。气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)分析采用Agilent 7890B-5977A联用系统, DB-5MS色谱柱(30 m × 0.25 mm × 0.25 μm), 程序升温程序, 40°C保持1 min, 然后以6°C/min升温至250°C, 保持10 min, 载气为高纯氦气(99.999%), 使用分流进样, 分流比为5 : 1, 进样量1 μL; 质谱条件为EI离子源(70 eV, 230°C), 扫描范围35–500 m/z。

采用谱库检索法鉴定未知化合物, 使用安捷伦Data Analysis软件分析质谱图, 通过未知化合物与标准谱库NIST17库中的候选化合物的匹配度及其

表1 大果榕小蜂群落组成及其生物学特性

Table 1 Wasp community composition and biological characteristics of *Ficus auriculata*

科 Family	物种 Species	分类特征 Taxonomic characteristics	生物学功能 Biological function
榕小蜂科 Agaonidae	*Ceratosolen emarginatus*	体棕黑色, 足黄色, 翅棕色, 单复眼黑红色, 翅棕色, 无腹柄 Body brownish-black; legs flavous; wings brown; ocelli and compound eyes nigro-rufous; petiole absent	传粉者 Pollinator
金小蜂亚科 Pteromalinae	*Sycoscapter roxburghi*	体呈金属黄绿, 单、复眼红色, 触角梗节和鞭节棕色, 足黄色, 腹部背板背面铁锈色, 翅透明, 不具腹柄, 产卵器的长度约是身体5.7倍, 是腹部的10.5倍, 产卵器尾部膨大 Body metallic yellowish-green; ocelli and compound eyes rufous; pedicel and funicle fuscous; legs flavous; dorsal terga ferruginous; wings hyaline; petiole absent; ovipositor 5.7 ×body length, 10.5 ×abdomen length, apex swollen	非传粉 Non-pollinator 寄生蜂-寄居蜂 Parasite-inquiline
	Philotrypesis longicaudata	体黄黑色, 触角柄节黄色, 梗节棕色, 鞭节黑色; 前胸背板整体黄色, 足黄色, 不具腹柄, 产卵器的长度近似身体的4倍 Body yellow and black; scape flavous, pedicel fuscous, funicle niger; pronotum entirely flavous; legs flavous; petiole absent; ovipositor ca. 4 ×body length	非传粉 Non-pollinator 寄居蜂 Inquiline
长鞘榕小蜂亚科 Sycophaginae	*Sycophaga* sp. 1	体呈黑色, 复眼和单眼红色, 前胸背板和足黄色, 翅透明; 不具腹柄, 产卵器散开, 其长度约为身体的3.7倍, 是腹部的8.2倍 Body niger; compound eyes and ocelli rufous; pronotum and legs flavous; wings hyaline; petiole absent; ovipositor exserted, ca. 3.7 ×body length, 8.2 ×abdomen length	非传粉 Non-pollinator 造瘿蜂 Gall maker
	Sycophaga sp. 2	体呈黑色, 复眼和单眼红色, 足黄色, 翅透明; 不具腹柄, 产卵器散开, 其长度约为身体的5.7倍, 是腹部的14.3倍 Body niger; compound eyes and ocelli rufous; legs flavous; wings hyaline; petiole absent; ovipositor exserted, ca. 5.7 ×body length, 14.3× abdomen length	未知 Unkown
	Sycophaga sp. 3	体呈黑色, 复眼和单眼红色, 足黄色, 翅透明; 不具腹柄, 产卵器散开, 产卵器短 Body niger; compound eyes and ocelli rufous; legs flavous; wings hyaline; petiole absent; ovipositor exserted, short	未知 Unkown

离子碎片相似度鉴定未知化合物, 同时辅以保留指数法鉴定未知化合物, 即根据相同条件下的正构烷烃保留时间和未知化合物的保留时间, 计算其保留指数, 与文献(Adams, 2007)中报告的保留指数进行比较, 确定化合物。

1.3.2 榕小蜂群落的收集及分类计数

榕小蜂群落两个研究地点的采集时间均集中在2024年4–5月, 当雄树上的榕果发育至雄花期, 选择果壁变软、颜色变暗且未有出蜂孔的果, 在自然生境和植物园中各从4棵上共采集25个雄花期榕果, 单果分别置于200目的绢纱袋中, 带回实验室等待榕小蜂自然羽化出蜂, 若24 h仍有榕果未出蜂, 沿榕果纵轴将其剖开, 辅助榕小蜂飞出。完整收集单个榕果中的所有榕小蜂, 并保存于无水乙醇的样品管中。再借助体式显微镜, 根据榕小蜂的形态特征对其进行分类鉴定, 并计数每种榕小蜂数量。同时, 测量榕果的直径, 沿不同位置测量两次, 并测量果轴长以及果壁厚度, 分别测量两次(白莉芬等, 2006)。

1.4 数据分析

1.4.1 雌花期榕果挥发物

挥发物的相对含量用峰面积归一法计算(平均值 ± SE), 使用R4.4.2软件circlize程序包展示两种生境榕果雌花期挥发物的组成及含量关系; 使用vegan程序包计算不同生境大果榕榕果雌花期挥发物的Bray-Curtis距离矩阵, 并采用非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)可视化不同生境大果榕榕果雌花期挥发物差异。通过相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM)检验不同生境挥发物差异的显著性; 用相似百分比(similarity percentage, SIMPER)确定各化合物导致种间差异的贡献度, 并确定造成差异的主要贡献化合物。

1.4.2 榕小蜂群落

采用希尔数(Hill number)衡量物种多样性(Chao et al., 2014), 评估榕小蜂群落样本收集的完整性。依据实际观测到的物种数量, 计算稀疏和外推样本的多样性估计值和置信区间, 使用R 4.4.2软件iNEXT程序包绘制基于样本量的稀疏和外推曲线(Hsieh et al., 2016)。

式中S是总的物种数, i代表第i个物种, p_i表示第i个物种的相对多度。当q = 0时, ${}^0D$表示物种丰富度, 即物种总数S; 当q趋近1时, ${}^1D$的极限是Shannon熵的指数, 表示Shannon多样性指数; 当q = 1时, 公式(1)是无意义的; 当q = 2时, ${}^2D$表示Simpson多样性指数, 表示群落中优势种的有效数量。

$$ {}^qD = \left(\sum_{i=1}^{s} p_i^q \right)^{1/(1-q)} \tag{1} $$

$$ {}^2D = 1 / \sum_{i=1}^{s} p_i^2 \tag{2} $$

$$ {}^1D = \lim_{q \to 1} {}^qD = \exp\left(-\sum_{i=1}^{s} p_i \log p_i \right) \tag{3} $$

使用bipartite包绘制榕果–榕小蜂二分网络以分析榕小蜂群落分布状况。计算下列网络指标(刘灿然, 2002), 具体的计算方法可参考冯志荣等(2023): (1)网络连接度(connectance, C), 表示榕小蜂在榕果中的存在情况, 值越大表示榕小蜂在榕果中的存在越普遍, 表征榕小蜂物种与榕果资源的连接复杂度; (2)互作专化度(specialization, H2′), 表示一种榕树上所有榕小蜂物种对榕果资源利用的整体特异性, 值越大表示榕小蜂利用的榕果越多, 代表一个群落中的榕小蜂物种对榕果资源利用的整体专一化程度; (3)加权嵌套性(weighted nestedness metric based on overlap and decreasing fill, WNODF), 表示对榕小蜂物种丰度的加权, 代表了榕小蜂物种对榕果资源利用的嵌套程度; (4)模块性(modularity, Q)和稳健性(robustness, R), 表示去掉榕果资源后, 榕小蜂群落的稳健程度, 表征榕小蜂群落的稳定性。为比较不同生境中互作网络的差异, 采用自展法(bootstrapping), 对每个网络进行20次重抽样以构建新的网络, 计算网络参数, 对各参数进行999次置换检验(permutation t-test), 评估两种生境下榕果–榕小蜂二分网网络指标的差异(Wang et al., 2022)。将榕果看成一个近似椭球体, 计算榕果内部体积, 用Hmisc包对榕果内部体积与榕小蜂丰富度进行Pearson相关性分析。两种生境下榕小蜂群落组成差异的分析方法与1.4.1挥发物的分析一致。

2 结果

2.1 自然生境和植物园榕果雌花期挥发物组成及含量变化

在自然生境和植物园大果榕雄树雌花期榕果

中共鉴定出35种挥发性化合物, 以倍半萜类为主(附录2)。挥发物的种类组成和相对含量在两个生境中存在显著差异(R = 0.631, P = 0.001) (图2)。自然生境检测到18种化合物, 包括2种单萜、4种倍半萜、1种芳香族化合物及10种脂肪酸代谢物(含1种未知的脂肪酸代谢物), 此外还存在1种未鉴定出的未知化合物, 其中樟脑相对含量最高(29.71% ± 12.43%)。植物园样本中鉴定出22种化合物: 13种倍半萜, 4种单萜(含1种未知单萜)、1种芳香族化合物以及4种脂肪酸代谢物。植物园样本中左旋樟脑、柠檬烯同分异构体(客烯Khusimene和大果榕酮)以及倍半萜类化合物(香根草酮Epizizanone类似物)的相对含量均超过6%, 显示出与自然生境不同的挥发物特征谱。虽然两类生境均检测到单萜、倍半萜、脂肪酸代谢物及芳香族化合物, 但其分布特征明显不同: 自然生境以脂肪酸代谢物种类最丰富, 但单萜相对含量最高(68.33%), 主要归因于樟脑及其同分异构体左旋樟脑的贡献; 而植物园生境则表现为倍半萜类化合物在种类(13种)上占优势, 单萜类在总含量上占优势(52.41%), 其中单萜类左旋樟脑仍为单一含量最高组分(26.0%), 其次为植物园特有的柠檬烯及其同分异构体(> 9%)。两生境仅共享5种化合物(左旋樟脑、雪松烯、蛇麻烯、客烯和反-2-甲基环戊醇), 其中共享倍半萜类(雪松烯、客烯)在植物园中的含量较自然生境高2倍以上, 而共享单萜及脂肪酸代谢物则呈现相反趋势。

两种生境挥发物的相似百分比分析结果表明, 萜烯类化合物对组间差异的贡献度最为突出, 其中左旋樟脑(贡献度0.2853, P = 0.003)及其同分异构体樟脑(0.1498)起主导作用, 其次为柠檬烯、雪松烯和大果榕酮。值得注意的是: 3-[反-2-烯丙氧基]己烷虽然具有统计学显著性(P < 0.05), 但其实际贡献度较低(0.0026), 可能与其在自然生境中的普遍分布特性有关(图3)。

2.2 自然生境和植物园榕小蜂群落组成比较

2.2.1 榕小蜂群落的完整性与物种组成

随着采样量的增加, 两个生境榕小蜂群落物种丰富度、Shannon多样性指数和Simpson多样性指数累积曲线均已达到稳定状态, 证实采样量充足; 虽然两种生境均包含6种榕小蜂, 但群落结构呈现明显分化(图4): 自然生境中大果榕榕小蜂群落

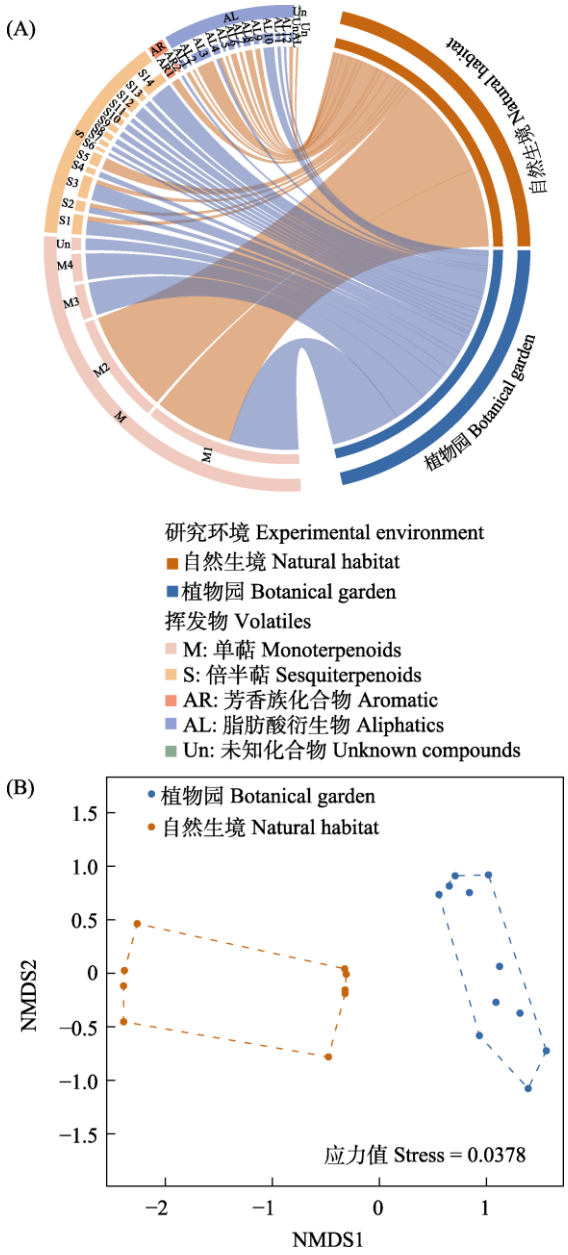


图2 自然生境和植物园雌花期榕果挥发物的弦图(A)和非度量多维尺度(NMDS)分析(B)。两种颜色代表两个生境, 和弦图中柱子宽度代表化合物的含量百分比。化合物距离矩阵基于Bray-Curtis距离。

Fig. 2 Chord diagram and non-metric multidimensional scaling (NMDS) of volatiles of fig at the female flowering stage in natural habitat and botanical garden. The two colors represent two different habitats. In the chord diagram on the left, the width of the columns indicates the percentage content of the compounds. The compound distance matrix on the right is based on Bray-Curtis distance.

Shannon多样性(2.46)与Simpson多样性指数(1.67)高于植物园(分别为1.06和1.02), 表明植物园环境降低了群落多样性。虽然两种生境下小蜂群落

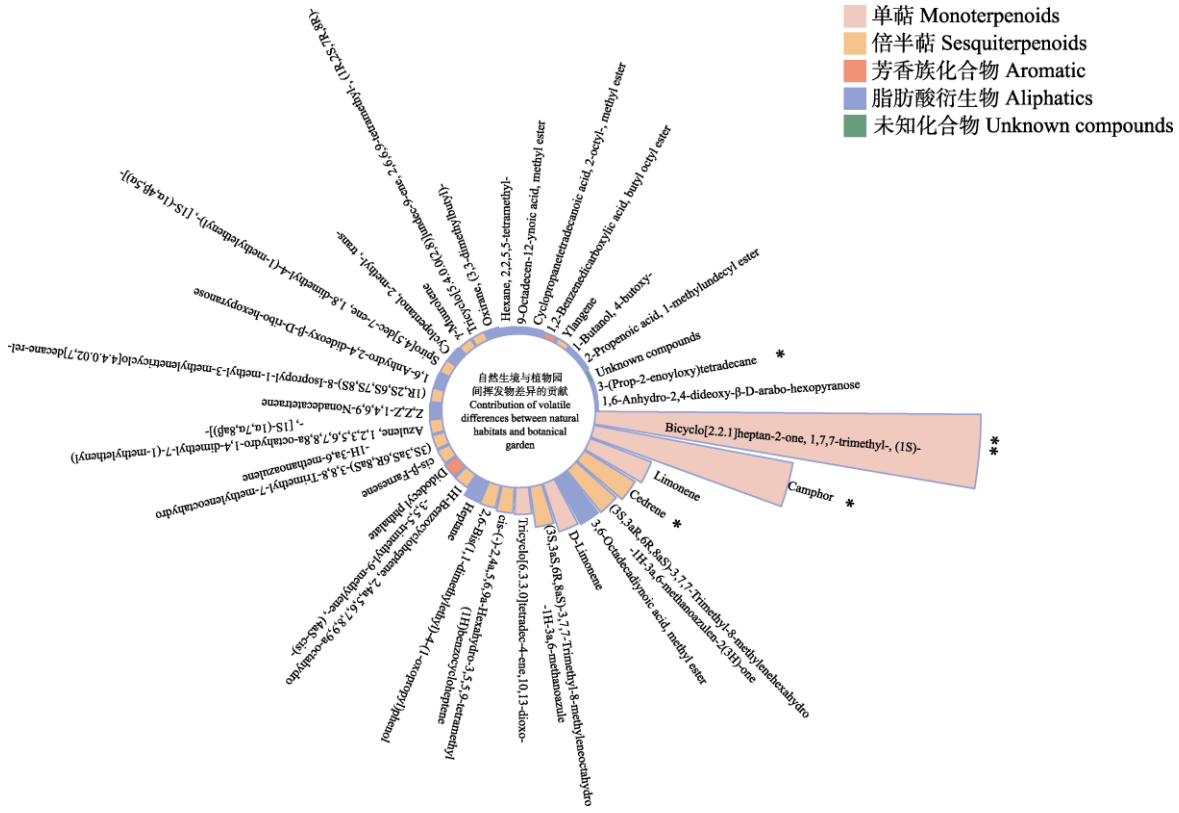


图3　自然生境和植物园大果榕榕果雌花期挥发物贡献环图。5个颜色代表5个挥发物种类，各个柱形的面积表示挥发物的贡献度, *代表贡献度显著的程度(* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$)。

Fig. 3　Contribution of volatiles to natural habitats and botanical garden at the female flowering stage of figs. The 3 colors represent 5 types of volatile compounds, and the area of each bar indicates the contribution of the volatile compounds. * indicates significant contribution levels (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$).

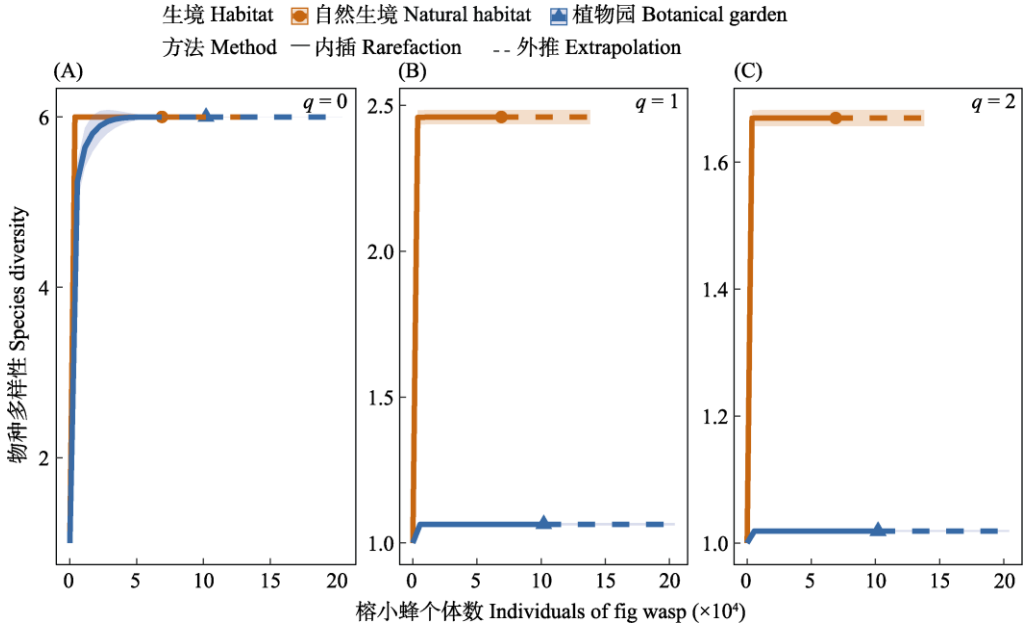


图4　自然生境和植物园大果榕榕小蜂群落采样完整性与物种多样性。希尔数: q = 0, 1, 2分别表示物种丰富度。Shannon多样性指数和Simpson多样性指数。

Fig. 4　Sampling integrity and species diversity of fig wasp communities in natural habitat and botanical garden. Hill numbers with (q = 0, 1, 2) represent species richness, Shannon diversity index and Simpson diversity index, respectively.

结构存在显著差异, 但未完全分离(R = 0.183, P = 0.001) (附录3)。榕小蜂各物种的占比在两种生境中呈现显著差异(χ^2 = 23,281, df = 5, P < 0.001): 传粉小蜂*C. emarginatus*在自然生境占比76.55%, 而在植物园中则高达99.07%, 同时5种非传粉小蜂的总占比从自然生境的23.45%骤降至植物园的0.93%。具体来看, 自然生境中的主要非传粉蜂*P. longicaudata* (7.14%)和*S. roxburghi* (6.47%)物种在植物园中占比均不足0.6% (分别为0.25%和0.59%), 其他3种*Sycophaga*属小蜂的占比也从4.73%–1.92%降至0.05%以下。这些结果表明, 植物园生境简化导致榕小蜂群落结构单一化, 特别是对非传粉蜂类群产生了显著的抑制作用。

2.2.2 榕果–榕小蜂互作网络

通过构建榕果–榕小蜂互作网络显示, 自然生境的互作网络复杂度显著高于植物园(图5), 具体表现为: 传粉蜂在两种生境的榕果中均占绝对优势, 但自然生境中非传粉蜂数量及其与榕果的互作关系更丰富。网络拓扑特征存在显著差异(P < 0.05) (表2): 自然生境具有更高的连接度(0.87 vs. 0.31)、模块性(0.14 vs. 0.01)和稳健性(0.75 vs. 0.49), 而植物园则表现出更强的互作专化度(0.36 vs. 0.21)和加权嵌套性(46.81 vs. 35.92)。这些结果共同表明, 生境简化不仅降低了榕小蜂群落的物种多样性, 更显著削弱了榕果–榕小蜂互作网络的结构复杂性和生态稳定性。

2.2.3 榕果内部空间大小与榕小蜂丰富度的关系

通过计算榕果内部体积发现, 植物园榕果内部空间(109.98 ± 7.84 cm^3)比自然生境(98.39 ± 12.19 cm^3)的大。榕果内部空间与榕小蜂丰富度之间的相关性分析结果显示, 在自然生境中, 两者之间相关性不显著(r = 0.07, P = 0.73); 而在植物园中, 二者呈显著正相关(r = 0.52, P = 0.01), 且植物园的相关系数比自然生境的相关系数更高, 表明榕果空间大小对榕小蜂丰富度的影响在植物园中更为显著。

3 讨论

3.1 自然生境和植物园大果榕雌花期释放挥发物组成差异的生态学意义

本研究揭示了大果榕雌花期挥发物组成在自然生境与植物园之间存在显著差异, 这一发现为理解植物–传粉者互作对生境变化的响应提供了新见解。研究共检测到35种挥发物, 这一数量介于前人研究的范围之内(31–52种)。值得注意的是, 这种差异可能主要源于采样方法的区别: 本研究采用原位动态顶空吸附法, 而先前的研究则多使用顶空固相微萃取(solid phase microextraction, SPME) (陈明波等, 2023; 贾珊等, 2024)。顶空固相微萃取为离体采集, 榕果离体后会因组织损伤而诱导防御物质释放, 从而导致检测到更多的化合物。因此本研究的检测结果可能更接近榕树在自然状态下的真实挥发物释放特征。

在挥发物组成方面, 研究揭示了显著的生态适应策略差异。在自然生境中, 大果榕通常分布在以高大乔木为主的群落中, 与其他榕树种间距离较远, 种间竞争压力相对较小, 化学环境较为单纯。在此条件下, 大果榕可能采取“精准信号”策略, 仅需释放种类和数量相对较少的挥发物即可有效吸引传粉榕小蜂。相比之下, 植物园生境中多种榕树集中种植, 种间竞争显著增强, 加之周边种植的大量植物释放的挥发物种类繁多, 对榕树挥发物存在干扰。为在这种复杂的化学环境中维持传粉效率, 大果榕被迫采用“广谱强信号”策略, 这一现象与Firn等(2003)提出的植物挥发性有机物释放的生态调控理论高度一致。

在化合物类别上, 研究发现了明显的生境差异。植物园中大果榕雌花期榕果挥发物以萜烯类为主(17种), 而自然生境则以脂肪酸衍生物为主(10种)。脂肪酸衍生物不仅是重要的储能物质和细胞膜组成成分, 还对植物逆境胁迫(干旱、虫害等生物和非生物影响)产生响应, 广泛参与调控植物体基础免疫、效应因子诱导抗性及系统抗性等多种防御途径, 从而提高植物对逆境胁迫的抗性(王文霞等, 2004; 刘文献等, 2014)。本研究中, 在自然生境中观察到的大果榕普遍存在虫害和鼠害, 这一现象与挥发物分析结果相一致。在自然生境样品中检测到的化合物“2,2,5,5-四甲基己烷”属于典型的防御信号分子(Matsui, 2006; Ameye et al., 2018), 表明植物可能通过增加脂肪酸衍生物的合成来应对环境胁迫。这一结果也符合“最优防御理论” (McKey, 1979)的预测, 即在胁迫环境下植物会增强防御性代谢物的投资, 从而产生更多脂肪酸衍生物。

在具体化合物含量方面, 植物园中含量最高的

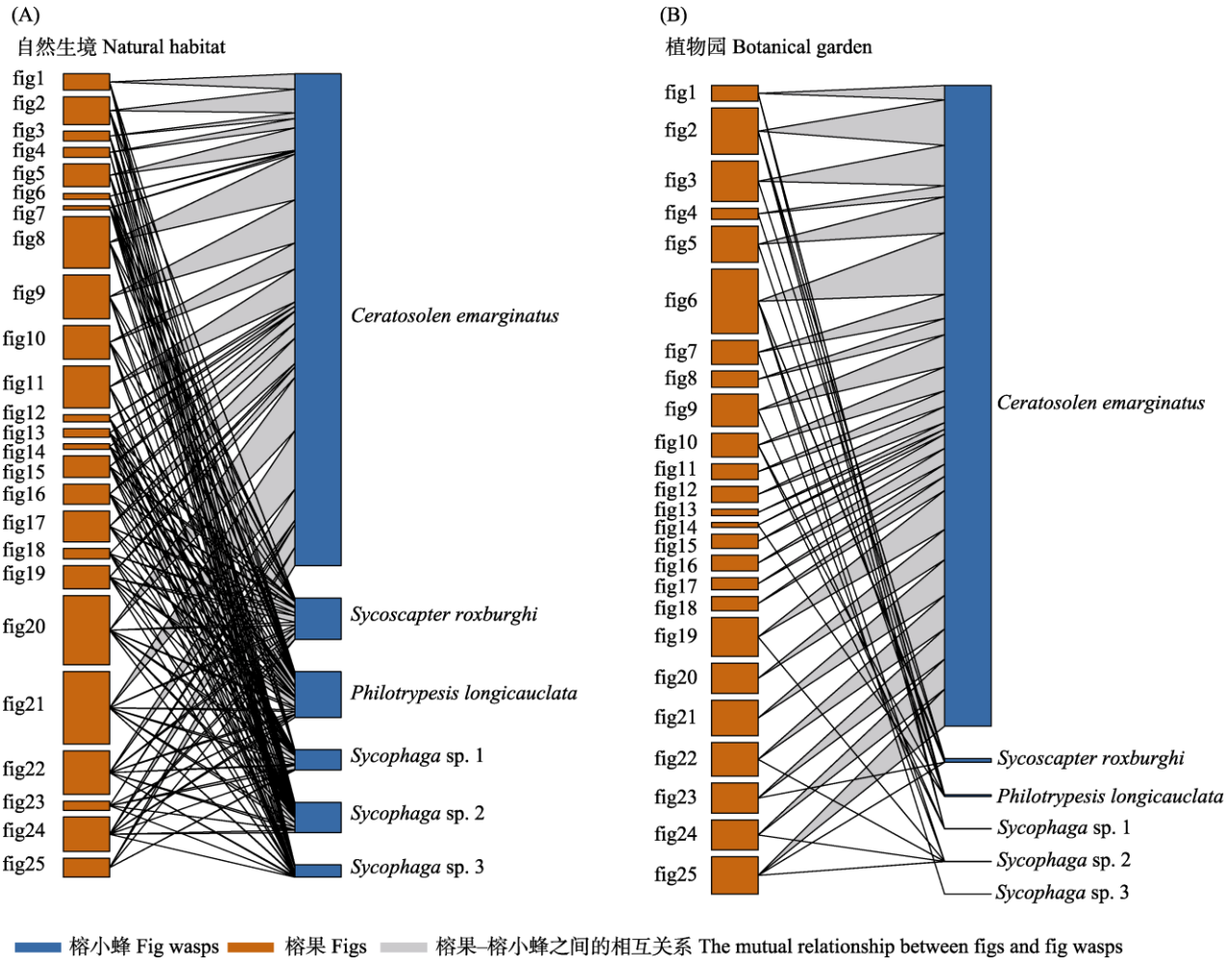


图5　榕果–榕小蜂的互作网络: 自然生境(A)和植物园(B)

Fig. 5　Fig–fig wasp interaction networks: natural habitat (A) and botanical garden (B)

表2　自然生境和植物园榕果–榕小蜂互作网络的网络参数观测值(重抽样均值 ± 标准差)

Table 2　Parameters of the interaction networks between fig and fig wasp in the natural habitat and the botanical garden. Observed values are shown outside the parentheses, while values in parentheses represent the mean ± standard deviation obtained through resampling. WNODF, Weighted nestedness metric based on overlap and decreasing fill.

互作网络 Interaction networks	连接度 Connectance	互作专化度 Specialization	加权嵌套性 WNODF	模块性 Modularity	稳健性 Robustness
自然生境 Natural habitat	0.87 (0.85 ±0.03)	0.21 (0.29 ±0.05)	35.92 (37.37 ±4.13)	0.14 (0.29 ±0.04)	0.75 (0.68 ±0.01)
植物园 Botanical garden	0.31 (0.33 ±0.03)	0.36 (0.78 ±0.09)	46.81 (16.37 ±3.87)	0.01 (0.04 ±0.13)	0.49 (0.40 ±0.04)
置换检验 Permutation *t*-test	Z = 6.21, *P* < 0.05	Z = –5.99, *P* < 0.05	Z = 5.84, *P* < 0.05	Z = –3.02, *P* < 0.05	Z = 6.14, *P* < 0.05

为左旋樟脑, 而自然生境则以樟脑及其同分异构体左旋樟脑为主。樟脑作为一种常见的植物挥发物成分, 其生态功能存在争议。现有研究表明, 损伤植物叶片释放的樟脑对小菜蛾(*Plutella xylostella*)雌成虫具有趋避活性(宋程飞, 2022), 但另一方面, 樟脑又能引起香樟齿喙象(*Pagiophloeus tsushimanus*)雌、雄成虫的触角GC-EAD反应, 且EAG (Electroantennogram)反应强于其他挥发物组分(钮羽群等, 2015; 陈聪, 2021)。基于本研究的结果, 推测樟脑可能在榕树中具有防御功能, 帮助其抵御自然生境中更频繁的虫害与鼠害。此外, 樟脑亦可能具有对榕小蜂的吸引活性, 特别是在与其他挥发组分协同作用时, 增强了对传粉者的招引效果。然而, 樟脑在榕树–榕小蜂互惠系统中的具体作用机制仍需进一步研

究来验证。

通过差异贡献度分析发现, 造成两生境挥发物差异最显著的是单萜类化合物左旋樟脑, 其次是樟脑、柠檬烯等单萜类化合物以及雪松烯、大果榕酮等倍半萜类化合物。这种差异可能源于两个方面的原因: 一方面, 某些化合物(如樟脑和3-[反-2-烯丙氧基]己烷)在自然生境中含量较高而在植物园中几乎缺失, 表现出显著的生境特异性; 另一方面, 共有化合物(如左旋樟脑、雪松烯和柠檬烯)虽然两生境均存在, 但其含量变化可能对榕蜂互作产生重要影响。已有研究表明雪松烯的同分异构体B-柏木烯和柠檬烯是大果榕重要的挥发物成分, 且两者雌花期释放量明显高于传粉后(李宗波等, 2012), 但这些化合物是否直接参与吸引大果榕传粉小蜂的过程, 仍需通过进一步的实验研究来验证。

3.2 自然生境和植物园榕小蜂群落结构差异

大果榕榕小蜂群落结构在自然生境与植物园之间存在显著差异, 这一现象是多种生态因素共同作用的结果。从资源竞争机制来看, 榕树–榕小蜂互惠系统内的空间和资源限制导致了传粉蜂与非传粉蜂(包括造瘿蜂、寄居蜂和复寄生蜂)之间的激烈竞争。非传粉蜂不仅会争夺传粉蜂的产卵位点和发育空间, 复寄生蜂还会直接通过寄生方式杀死其他榕小蜂个体(白莉芬等, 2006)。生境异质性也是重要因素之一。自然生境复杂的生态系统为榕小蜂提供了多样化的栖息环境, 而植物园环境单一化则对榕小蜂的生存和繁殖形成限制。尤其是非传粉蜂多在果外产卵, 更易受到环境因素的影响, 这可能解释了其在植物园中的数量相对较少(段柱标等, 2005)。此外, 榕树上蚂蚁的捕食作用对非传粉蜂的抑制作用比对传粉蜂更为显著(魏作东等, 2005), 这或许在一定程度上强化了传粉蜂的种群优势。

虽然植物园在一定程度模拟了自然生境, 但两者在海拔、降雨量等关键环境因子上的差异仍显著影响着榕小蜂的寄主寻找行为和榕果发育状况(董乙乂等, 2020)。植物园中的人为干扰(如日常管理和游客活动)对榕小蜂群落产生了不可忽视的作用。从协同进化角度来看, 自然生境中榕树倾向于将较少资源用于吸引传粉蜂, 这为非传粉蜂提供了更多生态位, 而植物园则呈现出相反的格局。造成这种差异的核心原因可能与两类生境中榕果挥发物组成的显著不同有关。自然生境富含脂肪酸衍生物这类防御性化合物, 而植物园则以萜烯类化合物为主。已有研究证实特定的倍半萜类物质(如大果榕酮, 客烯和预聚烯)等物质在吸引传粉蜂方面具有重要作用(Zhang et al., 2020; 贾珊等, 2024), 这与本研究中发现植物园传粉蜂占比较高的结果相吻合。同时, 脂肪酸衍生物作为植物应对生物和非生物胁迫的重要防御物质(Kachroo & Kachroo, 2009; 汤丽川等, 2012; 张琦等, 2018; 刘凤娇等, 2023), 其含量升高可能与自然生境中非传粉蜂数量较多以及榕树的防御反应密切相关。这些发现为理解榕树–榕小蜂系统在不同生境下的适应性变化提供了新的视角。

3.3 榕果–榕小蜂互作网络的生境差异与生态机制

自然生境与植物园的榕果–榕小蜂互作网络在结构、稳定性和功能上存在显著差异, 这些差异主要由两类生境不同的生态选择压力所驱动。在自然生境中, 经过长期演化形成的复杂生态系统为榕小蜂提供了多样化的资源条件和生态位空间, 形成高度分化的生态位策略。具体表现为不同种类榕小蜂在榕果不同发育阶段及部位进行差异化的资源利用(孙宝发等, 2008), 例如, 聚果榕系统中6种榕小蜂就通过时间生态位分化实现了共存(Aung et al., 2020)。这种精细的生态位分化机制使得自然生境中的互作网络表现出更高的连接度、模块化程度和系统稳定性。值得注意的是, 自然生境中较高的非传粉蜂比例进一步强化了网络的复杂性。传粉蜂与非传粉蜂之间既存在资源竞争又形成生态位互补, 这种复杂的种间关系显著提升了网络的拓扑复杂性。此外, 自然生境相对稳定的环境条件(低人为干扰、高资源多样性)以及长期形成的生态平衡, 使得网络具有更强的稳健性。相比之下, 植物园呈现出明显的简化特征。有限的资源条件和均质化的生境结构导致榕小蜂的资源选择范围大幅缩减。在这种选择压力下, 榕小蜂会强化与特定榕果的专性联系, 通过提高资源利用效率来适应环境。这种适应性策略使得植物园网络表现出更高的互作专化度和加权嵌套性。从生态学理论视角来看, 这种生境差异印证了Hutchinson (1957)的生态位理论和Fox (1979)的干扰假说: 自然生境的复杂性促进泛化型互作模式的发展, 而人工环境的筛选压力则会驱动专一化适应策略的形成。这两类生境的对比研究不仅揭示

了榕小蜂群落的构建机制, 更为理解人类活动对专性共生系统的长期影响提供了极具价值的实证案例。研究结果表明, 生境简化会导致互作网络的结构简化和功能特化, 这种变化可能影响整个共生系统的稳定性和可持续性。

3.4 结论与展望

本研究通过比较自然生境与植物园生境中大果榕挥发物和榕小蜂群落结构的差异, 揭示了以下重要发现: 自然生境与植物园榕果挥发物和榕小蜂群落组成存在明显差异, 自然生境以脂肪酸衍生物为主, 植物园以萜烯类为主; 植物园中传粉蜂占比极高, 自然生境非传粉榕小蜂明显高于植物园, 表明同种榕树迁地保护至植物园后, 其挥发物和榕小蜂群落会发生明显的变化, 表现出可塑的适应响应。自然生境中更高的互作网络模块性和稳健性, 揭示了生物多样性对系统稳定性的支撑作用。本研究不仅为理解榕树–榕小蜂系统的环境适应机制提供了重要理论依据, 也为生物多样性保护实践提供了科学指导。研究结果表明, 生境简化会导致互作网络的结构简化和功能特化, 这种变化可能影响整个共生系统的长期稳定性。以大果榕为研究模型, 本研究的发现将对榕树资源的原位保护和迁地保护均具有重要参考价值。然而, 气候波动、小蜂更替以及宿主植物的生理状态都可能影响榕果挥发物和榕小蜂群落的组成。因此, 本研究观察到的差异可能受特定取样时间内偶然因素的影响。未来我们将开展连续年份的追踪研究, 通过对同一批雄株进行长期监测, 系统地记录不同生长年份中榕果挥发物动态和榕小蜂群落结构的变化, 以此验证本研究结论的生态学稳健性。此外, 我们还建议未来从以下方面深入探索: 扩大采样规模, 系统监测两个生境的环境因子(温湿度、土壤特性等)动态变化; 针对雌花期榕果的关键挥发物开展电生理检测(GC-EAD/EAG)和行为学实验(Y管嗅觉仪), 明确活性物质的吸引机制; 建立挥发物组成与群落结构的定量关系模型, 为保护实践提供更精准的指标依据。这些深入研究将有助于完善榕树资源保护的理论体系, 为维持榕树–榕小蜂互作系统的生态功能提供更可靠的科学支撑。

致谢: 感谢云南省西双版纳国家级自然保护区管护局、中国科学院西双版纳热带雨林生态系统定位研究站全体工作人员对本研究野外样品收集的支持与帮助; 感谢玉玻香对榕小蜂群落数据收集中提供的帮助。

参考文献

Adams RP (2007) Identification of Essential Oil Components by Gas Chromatography/Mass Spectrometry. Allured Publishing Corporation, Carol Stream, Illinois, USA.

Ameye M, Allmann S, Verwaeren J, Smagghe G, Haesaert G, Schuurink RC, Audenaert K (2018) Green leaf volatile production by plants: A meta-analysis. New Phytologist, 220, 666–683.

Aung KMM, Dong YY, Wang B, Peng YQ (2020) Geographic variation of fig wasp communities in *Ficus racemosa* between Xishuangbanna (China) and Mandalay (Myanmar). Wuyi Science Journal, 36, 16–28. (in Chinese with English abstract) [Khin Me Me Aung, 董乙乂, 王波, 彭艳琼 (2020) 聚果榕小蜂群落在中国西双版纳和缅甸曼德勒之间的地理变异. 武夷科学, 36, 16–28.]

Bai LF, Yang DR, Shi ZH, Peng YQ, Zhai SW (2006) Community structure of fig wasp in *Ficus benjamina* in different habitats. Biodiversity Science, 14, 340–344. (in Chinese) [白莉芬, 杨大荣, 石章红, 彭艳琼, 翟树伟 (2006) 垂叶榕隐头果内小蜂群落结构与生境关系的初步研究. 生物多样性, 14, 340–344.]

Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. Ecological Monographs, 84, 45–67.

Chen C (2021) Identification of Active Components of Semiochemicals and Functional Analysis of Key Odorant-binding Proteins in *Pagiophloeus tsushimanus*. PhD dissertation, Nanjing Forestry University, Nanjing. (in Chinese with English abstract) [陈聪 (2021) 香樟齿喙象信息化学物质的活性组分鉴定及其关键气味结合蛋白的功能分析. 博士学位论文, 南京林业大学, 南京.]

Chen C, Song QS, Zhang GM, Peng YQ, Wang QY, Yang DR (2004) Chemical attraction of fig volatiles to their pollinating fig wasps. Acta Ecologica Sinica, 2794–2798. (in Chinese with English abstract) [陈春, 宋启示, 张光明, 彭艳琼, 王秋艳, 杨大荣 (2004) 榕果挥发物对传粉榕小蜂的吸引作用. 生态学报, 2794–2798.]

Chen MB, Wang G, Peng YQ, Wang B (2023) Floral volatile diversity and correlation to the phylogeny among six sympatric dioecious *Ficus*. Journal of Environmental Entomology, 45, 595–602. (in Chinese with English abstract) [陈明波, 王刚, 彭艳琼, 王波 (2023) 六种同域分布雌雄异株榕树挥发物多样性与系统发育一致性. 环境昆虫学报, 45, 595–602.]

Chen YF (2019) Comparative Study of the Key Ecological Characters in Fig–fig Wasps. PhD dissertation, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [程玉芬 (2019) 榕树–榕小蜂关键生态适应性状的比较研究. 博

士学位论文, 中国科学院华南植物园, 广州.]
Dong YY, Peng YQ, Wang B (2020) Seasonal dynamics of fig wasp community and interaction networks in *Ficus benjamina*. Biodiversity Science, 28, 496–503. (in Chinese with English abstract) [董乙乂, 彭艳琼, 王波 (2020) 垂叶榕榕小蜂群落及种间互作网络季节动态. 生物多样性, 28, 496–503.]
Duan ZB, Peng YQ, Yang DR, Xu L (2005) Fig wasp community in the syconia of *Ficus altissima*. Acta Ecologica Sinica, 25, 2589–2594. (in Chinese with English abstract) [段柱标, 彭艳琼, 杨大荣, 徐磊 (2005) 高榕隐头果内小蜂群落的动态变化. 生态学报, 25, 2589–2594.]
Farache FHA, Cruaud A, Rasplus JY, Cerezini MT, Rattis L, Kjellberg F, Pereira RAS (2018) Insights into the structure of plant–insect communities: Specialism and generalism in a regional set of non-pollinating fig wasp communities. Acta Oecologica, 90, 49–59.
Feng ZR, Chen YC, Peng YQ, Li L, Wang B (2023) Ecological network analysis: From metacommunity to metanetwork. Biodiversity Science, 31, 135–146. (in Chinese with English abstract) [冯志荣, 陈有城, 彭艳琼, 李莉, 王波 (2023) 生态网络分析: 从集合群落到集合网络. 生物多样性, 31, 135–146.]
Firn RD, Jones CG (2003) Natural products—A simple model to explain chemical diversity. Natural Product Reports, 20, 382–391.
Fox JF (1979) Intermediate-Disturbance Hypothesis. Science, 204, 1344–1345.
Gu D, Peng YQ, Yang DR (2012) Convergence in host recognition behavior between obligate pollinating fig wasps and non-pollinating fig wasps. Biodiversity Science, 20, 324–329 (in Chinese with English abstract) [顾丁, 彭艳琼, 杨大荣 (2012) 传粉榕小蜂与非传粉小蜂间寄主识别行为的趋同进化. 生物多样性, 20, 324–329.]
Herre EA (2000) Laws governing species interactions? Encouragement and caution from figs and their associates. In: Levels of Selection in Evolution (ed. Keller L), pp. 209–237. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). Methods in Ecology and Evolution, 7, 1451–1456.
Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, 239.
Jevanandam N, Goh AGR, Corlett RT (2013) Climate warming and the potential extinction of fig wasps, the obligate pollinators of figs. Biology Letters, 9, 20130041.
Jia S, Wen P, Peng YQ (2024) Characteristics of volatile organic compounds emitted during different floral phases of *Ficus auriculata*. Wuyi Science Journal, 40, 12–20. (in Chinese with English abstract) [贾珊, 文平, 彭艳琼 (2024) 大果榕不同花期释放挥发性有机化合物的特点. 武夷科学, 40, 12–20.]
Kachroo A, Kachroo P (2009) Fatty acid-derived signals in plant defense. Annual Review of Phytopathology, 47, 153–176.
Kerdelhue C, Rossi JP, Rasplus JY (2000) Comparative community ecology studies on old world figs and fig wasps. Ecology, 81, 2832.
Li ZB, Yang P, Peng YQ, Yang DR (2012) Components and spatial variations in the emission of volatiles by figs of *Ficus auriculata* before and after pollination. Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition), 34, 90–98. (in Chinese with English abstract) [李宗波, 杨培, 彭艳琼, 杨大荣 (2012) 木瓜榕隐头果传粉前后挥发性化合物构成及其变化规律. 云南大学学报(自然科学版), 34, 90–98.]
Liu CR, Ma KP, Chen LZ (2002) Nestedness: Methods, mechanisms and implications for biological conservation. Acta Phytoecologica Sinica, 26, 68–72. (in Chinese with English abstract) [刘灿然, 马克平, 陈灵芝 (2002) 嵌套性: 研究方法、形成机制及其对生物保护的意义. 植物生态学报, 26, 68–72.]
Liu FJ, Yu S, Liu G (2023) Mechanism and research progress of plant lipid regulation under biotic and abiotic stresses. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 45, 1062–1072. (in Chinese with English abstract) [刘凤娇, 于耸, 刘冠 (2023) 生物与非生物逆境胁迫下植物脂质调控机制及其研究进展. 中国油料作物学报, 45, 1062–1072.]
Liu SJ, Jin YJ, Zhong SX, Luo YQ, Yao GL (2011) Comparison and determination of volatile compounds from *Hippophae rhamnoides* in natural forests and plantations. Journal of Beijing Forestry University, 33, 139–142. (in Chinese with English abstract) [刘书景, 金幼菊, 宗世祥, 骆有庆, 姚国龙 (2011) 沙棘天然林与人工林挥发物的比较分析. 北京林业大学学报, 33, 139–142.]
Liu WX, Liu ZP, Xie WG, Wang YR (2014) Responses of fatty acid and its derivatives to stress in plants. Pratacultural Science, 31, 1556–1565. (in Chinese with English abstract) [刘文献, 刘志鹏, 谢文刚, 王彦荣 (2014) 脂肪酸及其衍生物对植物逆境胁迫的响应. 草业科学, 31, 1556–1565.]
Matsui K (2006) Green leaf volatiles: Hydroperoxide lyase pathway of oxylipin metabolism. Current Opinion in Plant Biology, 9, 274–280.
Mckey D (1979) The distribution of secondary compounds within plants. In: Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites (eds Rosenthal GA, Berenbaum MR). Academic Press, New York.
Niu YQ, Wang MX, Cui L, Ye HX, Pan C, Han BY (2015) Control of the tea green leafhopper via volatile compounds of rosemary: The potential for further development of a Push-Pull strategy. Acta Ecologica Sinica, 35, 2380–2387. (in Chinese with English abstract) [钮羽群, 王梦馨, 崔林, 叶火香, 潘铖, 韩宝瑜 (2015) 迷迭香挥发物不同组合对假眼小绿叶蝉行为的调控. 生态学报, 35, 2380–2387.]
Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos, 120, 321–326.
Peng YQ, Yang DR, Wang QY, Zhou F, Luo JR (2002) On the structure and distribution of the insect communities of *Ficus auriculata*. Acta Entomologica Sinica, 45, 629–635 (in Chinese with English abstract) [彭艳琼, 杨大荣, 王秋艳, 周芳, 罗进荣 (2002) 木瓜榕上昆虫群落结构及分布特征. 昆虫学报, 45, 629–635.]
Proffit M, Schatz B, Borges RM, Hossaert-Mckey M (2007) Chemical mediation and niche partitioning in non-pollinating fig–wasp communities. Journal of Animal

Ecology, 76, 296–303.

Segar ST, Pereira RAS, Compton SG, Cook JM (2013) Convergent structure of multitrophic communities over three continents. Ecology Letters, 16, 1436–1445.

Song CF (2022) Bioactivities of Volatiles from Non-host Plant *Pelargonium* × *hortorum* in *Plutella xylostella* Larvae and Effects on Olfactory Behavior in Adults. PhD dissertation, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi. (in Chinese with English abstract) [宋程飞 (2022) 非寄主植物天竺葵挥发物对小菜蛾幼虫的生物活性及对成虫的嗅觉行为研究. 博士学位论文, 山西农业大学, 山西太谷.]

Stephens RE, Gallagher RV, Dun L, Cornwell W, Sauquet H (2023) Insect pollination for most of angiosperm evolutionary history. New Phytologist, 240, 880–891.

Sun BF, Wang RW, Hu Z (2008) Diet segregation of fig wasps and the stability of fig–fig wasp mutualism. Biodiversity Science, 16, 525–532. (in Chinese with English abstract) [孙宝发, 王瑞武, 胡忠 (2008) 榕小蜂食性分化与榕树–榕小蜂系统稳定性. 生物多样性, 16, 525–532.]

Tang LC, Zhao YL, Mao L, Li AL (2012) Progress on fatty acids and their derivatives-mediated signaling pathways in plant disease resistance. Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition), 40, 127–131. (in Chinese with English abstract) [汤丽川, 赵永亮, 毛龙, 李爱丽 (2012) 植物脂肪酸及其衍生物防御信号研究进展. 河南师范大学学报(自然科学版), 40, 127–131.]

Tong ZY, Wu LY, Feng HH, Zhang M, Armbruster WS, Renner SS, Huang SQ (2023) New calculations indicate that 90% of flowering plant species are animal-pollinated. National Science Review, 10, nwad219.

Wang B (2022) Mechanisms underlying Multitrophic Fig Wasp Community Assembly. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna, China, Menglun, Yunnan. [王波 (2022) 多营养级榕小蜂群落构建机制. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐仑.]

Wang B, Ma LB, Pan B, Dong YY, Huang JF, Peng YQ (2022) Spatial variation in ant–tree bipartite networks is driven by a bottom-up process. Ecological Entomology, 47, 1011–1021.

Wang JB, San LS, Xie TT, Yang BS, Shi YT, He C (2024) Variations in leaf functional traits of *Nitraria* species introduced from the wild to a common garden. Chinese Journal of Grassland, 46, 47–55. (in Chinese with English abstract) [王剑博, 单立山, 解婷婷, 杨彪生, 师亚婷, 何彩 (2024) 野外白刺引种至同质园叶片功能性状变异研究. 中国草地学报, 46, 47–55.]

Wang WX, Li SG, Bai XF, Du YG (2004) Functions of unsaturated fatty acid and derivate in plant defense reactions. Plant Physiology Communications, 741–748. (in Chinese with English abstract) [王文霞, 李曙光, 白雪芳, 杜昱光 (2004) 不饱和脂肪酸及其衍生物在植物抗逆反应中的作用. 植物生理学通讯, 741–748.]

Wei ZD, Peng YQ, Xu L, Yang DR (2005) Impact of *Oecophylla smaragina* on the percentage number of offspring of pollinator and non-pollinating wasps on *Ficus racemosa*. Zoological Research, 26, 386–390. (in Chinese with English abstract) [魏作东, 彭艳琼, 徐磊, 杨大荣 (2005) 聚果榕上黄猄蚁对传粉小蜂和非传粉小蜂后代数量的影响. 动物学研究, 26, 386–390.]

Xu L, Yang DR (2008) A brief review of phylogenetic reconstruction and co-evolution of fig–wasp mutualism. Biodiversity Science, 446–453. (in Chinese with English abstract) [徐磊, 杨大荣 (2008) 榕树及其传粉榕小蜂的系统发育和协同进化研究现状及展望. 生物多样性, 446–453.]

Xu ZF (1994) *Ficus microcarpa*—A key plant in the tropical rain forest ecosystem of southern Yunnan. Chinese Biodiversity, 2, 21–23. (in Chinese) [许再富 (1994) 榕树——滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物. 生物多样性, 2, 21–23.]

Zhang Q, Chen Y, Huang QM (2018) Research advances in the defense signaling pathway and transcription factors mediated by plant unsaturated fatty acid derivatives under abiotic stress. Molecular Plant Breeding, 16, 1494–1502. (in Chinese with English abstract) [张琦, 陈瑶, 黄乾明 (2018) 逆境胁迫下植物不饱和脂肪酸衍生物介导的防卫信号途径及转录因子研究进展. 分子植物育种, 16, 1494–1502.]

Zhang XT, Wang G, Zhang SC, Chen S, Wang YB, Wen P, Ma XK, Shi Y, Qi R, Yang Y, Liao ZY, Lin J, Lin JS, Xu XM, Chen XQ, Xu XD, Deng F, Zhao LH, Lee YL, Wang R, Chen XY, Lin YR, Zhang JS, Tang HB, Chen J, Ming R (2020) Genomes of the banyan tree and pollinator wasp provide insights into fig-wasp coevolution. Cell, 183, 875–889.

Zhao XN, Liu LH, Gao SY, Sheng CY, Tang JW (1995) A study of the zonation pattern and stratification pattern of *Shorea chinensis* population in Xishuangbanna. Yunnan. Acta Botanica Yunnanica, 17, 33–40. (in Chinese) [赵学农, 刘伦辉, 高圣义, 盛才余, 唐继武 (1995) 西双版纳望天树种群带状与分层格局. 云南植物研究, 17, 33–40.]

Zhou YXQ, Guo P, Liu LN, Wang XY, Ma LP, Han LL, Han XY, Luo ZW (2024) Resources of Flower Visiting Insects in Different Habitats of Fujin National Wetland Park and Its Diversity. Modern Agricultural Science and Technology, (2), 156–159, 168. (in Chinese with English abstract) [周亚星乔, 郭鹏, 刘丽娜, 王雪盈, 马立苹, 韩丽丽, 韩晓云, 罗志文 (2024) 富锦国家湿地公园不同生境访花昆虫资源及其多样性. 现代农业科技, (2), 156–159, 168.]

(责任编委: 张大勇　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025328



Ceratosolen emarginatus



Philotrypesis longicaudata



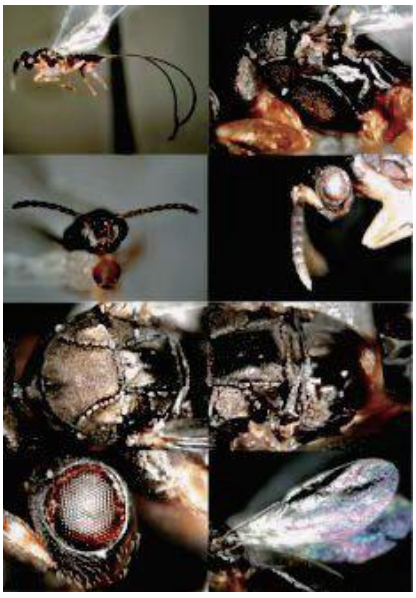
Sycoscapter roxburghi



Sycophaga sp. 1



Sycophaga sp. 2



Sycophaga sp. 3

附录 1　榕小蜂形态特征鉴别图

Appendix 1　Identification diagram of morphological characteristics of fig wasps

附录 2　自然生境和植物园挥发物组成及相对含量

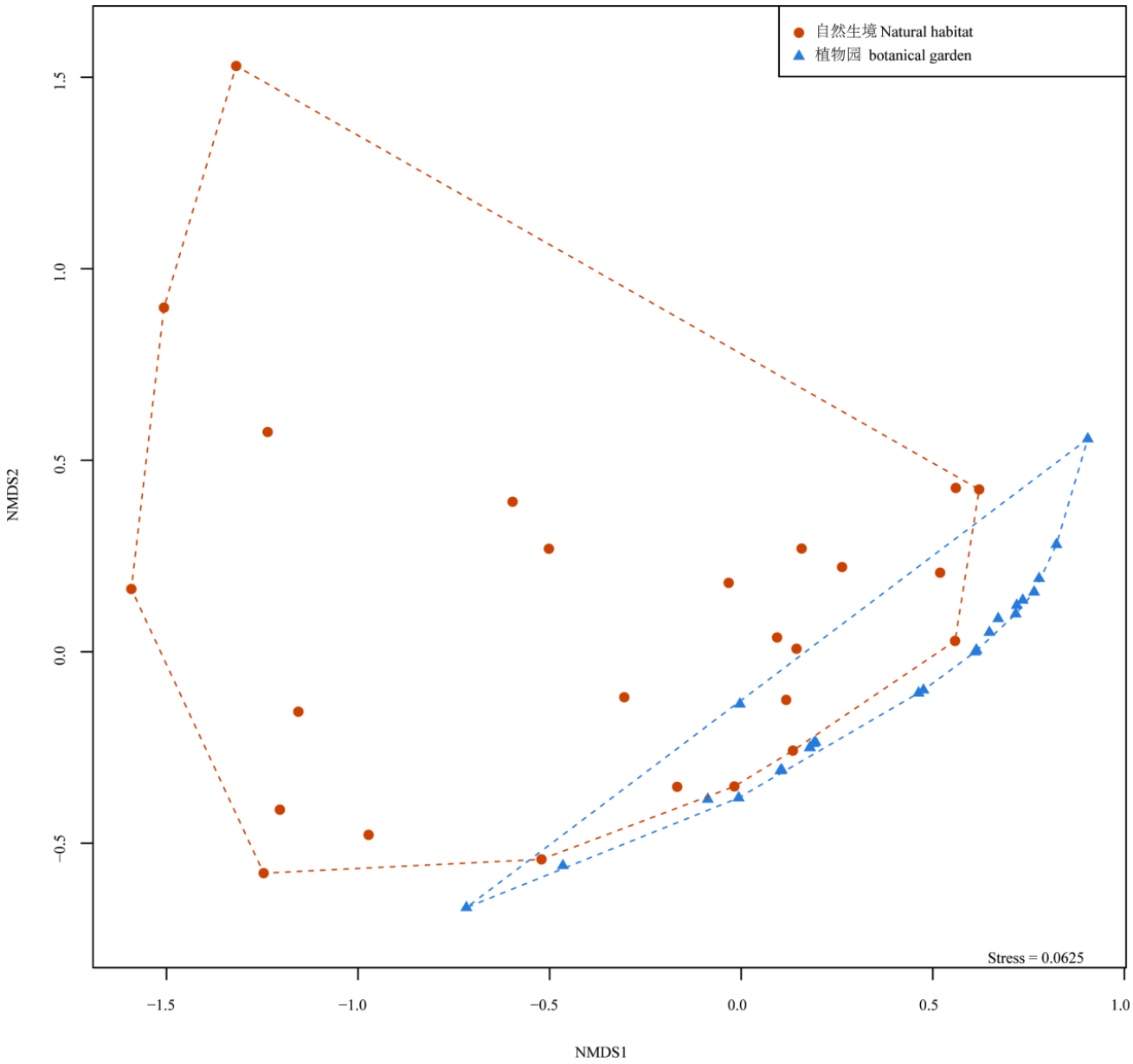
Appendix 2　Composition and relative abundance of volatile compounds in the natural habitat and botanical garden

化合物名称 Names	保留指数 RI	编号 Code	自然生境 BB (N=11)	植物园 XTBG (N=13)
Monoterpenoids				
Bicyclo[2.2.1]heptan-2-one, 1,7,7-trimethyl-, (1S)-	1154	M1	29.71±12.43	26.00±5.00
Camphor	1155	M2	38.62±13.41	—
Limonene	1035	M3	—	12.29±6.21
D-Limonene	1036	M4	—	9.74±5.14
Tricyclo[6.3.3.0]tetradec-4-ene,10,13-dioxo-	1709	UnM1	—	4.38±1.73
Sesquiterpenoids				
Cedrene	1418	S1	1.75±0.82	5.20±1.44
1H-Benzocycloheptene,2,4a,5,6,7,8,9,9a-octahydro-3,5,5-trimethyl-9-methylene-, (4aS-cis)-	1450	S2	1.58±0.91	2.06±1.05
(3S,3aS,6R,8aS)-3,7,7-Trimethyl-8-methyleneoctahydro-1H-3a,6-methanoazulene	1461	S3	1.67	6.05±2.57
(3S,3aS,6R,8aS)-3,8,8-Trimethyl-7-methyleneoctahydro-1H-3a,6-methanoazulene	1462	S4	—	1.93±1.048
2,6-Bis(1,1-dimethylethyl)-4-(1-oxopropyl)phenol	1638	S5	4.27±2.95	—
Ylangene	1374	S6	—	0.91±0.52
Tricyclo[5.4.0.0(2,8)]undec-9-ene, 2,6,6,9-tetramethyl-, (1R,2S,7R,8R)-	1383	S7	—	1.56±0.64
(1R,2S,6S,7S,8S)-8-Isopropyl-1-methyl-3-methylenetricyclo[4.4.0.02,7]decane-rel-	1434	S8	—	1.87±1.09
cis-β-Farnesene	1435	S9	—	2.03±1.22
Azulene,1,2,3,5,6,7,8,8a-octahydro-1,4-dimethyl-7-(1-methylethenyl)-,[1S-(1α,7α,8aβ)]-	1467	S10	—	2.13±0.82
γ-Muurolene	1473	S11	—	1.54±0.57
cis-(-)-2,4a,5,6,9a-Hexahydro-3,5,5,9-tetramethyl(1H)benzocycloheptene	1474	S12	—	4.15±2.27
Spiro[4.5]dec-7-ene, 1,8-dimethyl-4-(1-methylethenyl)-, [1S-(1α,4β,5α)]-	1478	S13	—	2.08±1.31
(3S,3aR,6R,8aS)-3,7,7-Trimethyl-8-methylenehexahydro-1H-3a,6-methanoazulen-2(3H)-one	1492	S14	—	8.22±2.86
Aromatic				
Didodecyl phthalate	801	AR1	2.86±1.61	—
1,2-Benzenedicarboxylic acid, butyl octyl ester	1886	AR2	—	0.90±0.49
Aliphatics				

化合物名称 Names	保留指数 RI	编号 Code	自然生境 BB (N=11)	植物园 XTBG (N=13)
9-Octadecen-12-ynoic acid, methyl ester	977	AL1	1.39±0.83	—
1,6-Anhydro-2,4-dideoxy-β-D-arabo-hexopyranose	1109	AL2	0.61±0.32	—
3,6-Octadecadiynoic acid, methyl ester	1134	AL3	6.34±3.76	—
Cyclopentanol, 2-methyl-, trans-	1137	AL4	1.29±0.76	1.09±0.59
3-(Prop-2-enoyloxy)tetradecane	1229	AL5	0.69±0.34	—
1,6-Anhydro-2,4-dideoxy-β-D-ribo-hexopyranose	1259	AL6	2.01±1.56	—
2-Propenoic acid, 1-methylundecyl ester	1489	AL7	0.93±0.51	—
Z,Z,Z-1,4,6,9-Nonadecatetraene	1523	AL8	2.48±1.90	—
Oxirane, (3,3-dimethylbutyl)-	1217	AL9	1.79±0.95	—
Heptane	700	AL10	—	3.93±2.25
Hexane, 2,2,5,5-tetramethyl-	1069	AL11	—	1.17±0.66
1-Butanol, 4-butoxy-	1260	AL12	—	0.77±0.54
Cyclopropanetetradecanoic acid, 2-octyl-, methyl ester	1417	UnAL	1.30±0.77	—
Unknown Compounds				
1H-Cyclopenta[c]furan-3(3aH)-one,6,6a-dihydro-1-(1,3-dioxolan-2-yl)-,(3aR,1-trans,6a-cis)-	1524	unknown	0.71±0.50	—

检测到的化合物根据一般的生物合成起源被分为四组及一个未鉴定出的未知化合物。每个挥发性有机化合物百分比呈现了平均值(±标准误)。N: 表示用于挥发物提取的大果榕榕果数量。

The detected compounds are divided into four groups based on their general biosynthetic origin, as well as an unidentified unknown compound. The percentage of each volatile organic compound is presented as the mean (± standard error). N: Indicates the number of figs used for volatile extraction.



附录 3 自然生境和植物园榕小蜂群落的 **NMDS** 分析。榕小蜂群落距离矩阵基于 **Bray-Curtis** 距离。

Appendix 3 NMDS analysis of fig wasp communities in the natural habitat and the botanical garden. Fig wasps communities distance.

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (2): 25256, pages 1–16
doi: 10.17520/biods.2025256
cstr: 32101.14.biods.2025256

•技术与方法•

基于Diff-SCC模型的偏态分布野生动物识别方法

纪林[1,2,3], 邓宸迅[1,2,3], 王丽凤[1,2,3], 王德港[1,2,3], 王建涛[4], 于永永[4], 张军国[1,2,3*]

1. 北京林业大学工学院, 北京 100083; 2. 林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083; 3. 北京林业大学生物多样性智慧监测研究中心, 北京 100083; 4. 内蒙古乌兰坝国家级自然保护区管理局, 内蒙古赤峰 025450

摘要: 随着人工智能技术的快速发展, 利用深度学习方法对野生动物图像进行自动识别, 已成为野生动物调查保护的关键手段。实际采集的野生动物图像数据通常呈现一种偏态分布特征, 即少数高频类别物种样本充足, 而大多数低频类别物种样本稀缺, 影响模型的整体识别性能。针对这一问题, 本文提出一种基于Diff-SCC模型的偏态分布野生动物识别方法。首先, 该方法利用大语言模型生成类别的丰富语义描述, 引导扩散模型生成额外样本, 同时引入多尺度负样本筛选策略, 从像素空间、特征空间及语义空间3个维度进行图像质量评估和筛选, 提升低频类别的特征多样性并平衡数据分布。其次, 本文在主干网络ResNet50中引入SCConv模块以减少空间与通道建模过程中的冗余特征, 并增强模型对前景区域的感知能力, 从而提高模型对低频类别的识别性能。最后, 本文在自建数据集ULB-12和公开野生动物数据集NACTI上开展对比实验以验证模型的性能。实验结果显示, Diff-SCC模型在上述两个数据集上的整体识别准确率分别达到78.71%和80.84%, 低频类别的识别准确率相较基线模型分别提升9.96%和9.99%。上述结果验证了Diff-SCC在处理偏态分布数据集上的有效性, 能够为野生动物智能监测与保护提供可靠的技术支撑。

关键词: 野生动物; 图像识别; 偏态分布; 扩散模型; 特征重建

纪林, 邓宸迅, 王丽凤, 王德港, 王建涛, 于永永, 张军国 (2026) 基于Diff-SCC模型的偏态分布野生动物识别方法. 生物多样性, 34, 25256. doi: 10.17520/biods.2025256; cstr: 32101.14.biods.2025256.
Ji L, Deng CX, Wang LF, Wang DG, Wang JT, Yu YY, Zhang JG (2026) A wildlife recognition method for skewed distributions based on the Diff-SCC model. Biodiversity Science, 34, 25256. doi: 10.17520/biods.2025256; cstr: 32101.14.biods.2025256.

A wildlife recognition method for skewed distributions based on the Diff-SCC model

Lin Ji[1,2,3], Chenxun Deng[1,2,3], Lifeng Wang[1,2,3], Degang Wang[1,2,3], Jiantao Wang[4], Yongyong Yu[4], Junguo Zhang[1,2,3*]

1 *School of Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*
2 *State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing 100083, China*
3 *Research Center for Biodiversity Intelligent Monitoring, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*
4 *Administration of Ulanba National Nature Reserve, Chifeng, Inner Mongolia 025450, China*

ABSTRACT

Aims: With the rapid development of artificial intelligence, deep learning has become a key tool for automating wildlife image recognition and advancing intelligent ecological monitoring. However, real-world wildlife image datasets typically exhibit a skewed distribution, in which a few common species have abundant samples, while most species are underrepresented, thereby limiting the overall recognition performance of the model.

Methods: To address this issue, this study proposed a novel method for wildlife recognition named Diff-SCC, which integrated data generation using a diffusion model and feature reconstruction. Specifically, rich semantic descriptions of low-frequency categories were first generated using a large language model to guide the diffusion model in synthesizing additional samples. A multi-scale negative sample filtering strategy was then introduced to assess image quality from pixel, feature, and semantic levels, enhancing the diversity and balance of low-frequency categories' features.

收稿日期 Received: 2025-07-02; 接受日期 Accepted: 2026-01-14
基金项目: 国家自然科学基金(32371874)和中央高校基本科研业务费项目(CGZH202501) Supported by the National Natural Science Foundation of China (32371874) and Fundamental Research Funds for the Central Universities (CGZH202501)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangjunguo@bjfu.edu.cn

Furthermore, an SCConv module was incorporated into the backbone network to improve spatial and channel modeling, focusing more effectively on foreground regions while reducing redundant computation.
Results: This paper conducted comparative experiments on a self-built wildlife dataset from Ulanba National Nature Reserve, which comprised 12 wildlife categories, and on the public wildlife NACTI dataset. Results showed that the proposed Diff-SCC model achieves overall recognition accuracies of 78.71% and 80.84% on the two datasets, respectively. Notably, the recognition accuracy of low-frequency classes improved by 9.96% and 9.99% over the baseline model, demonstrating the effectiveness of the proposed method in handling skewed data and recognizing rare species.
Conclusion: The Diff-SCC model proposed in this study demonstrates strong capability in mitigating the challenges of skewed distributions in wildlife image classification. It offers a reliable and practical solution for intelligent wildlife monitoring and contributes to the advancement of biodiversity conservation.
Key words: wildlife; image classification; skewed distributions; diffusion model; feature reconstruction

野生动物是生态系统中维系生物多样性和可持续发展的关键组成部分(Senior et al., 2022; Tuia et al., 2022; 郭雨桐等, 2025)。野生动物监测对于研究其种群分布与动态、栖息地利用及保护状况具有重要意义。近年来, 随着红外相机等非侵入式监测设备的广泛部署, 野生动物图像采集过程变得更加高效、持续和系统化(Miao et al., 2019; 肖治术等, 2022; Mugerwa et al., 2024)。然而, 监测设备所拍摄的大规模图像数据使得人工标注面临成本高、效率低、依赖专业知识等挑战, 已成为生态监测智能化发展的主要瓶颈(张雪莹等, 2022)。在此背景下, 深度学习技术凭借其自动特征提取与高效分类能力, 已逐渐成为野生动物图像智能识别的核心手段, 在提升识别效率、减轻人工负担方面展现出广阔应用前景(Fabian et al., 2023; Norman et al., 2023; 许群和谢永华, 2024)。

近年来, 野生动物图像智能识别成为生态保护与生物多样性研究的重要方向。张长春等(2024)提出基于Wasserstein距离和相关对齐迁移学习的识别方法, 显著提升了复杂环境下的识别准确性; Zhu等(2022)通过类别增量学习实现了新物种的高效识别; Zhang QY等(2023)利用少样本学习与特征融合机制提高了稀有物种的识别能力; 齐建东等(2024)则基于ConvNeXt网络引入多模块融合, 增强了模型的特征提取与全局建模能力。尽管上述研究在提升识别精度与鲁棒性方面取得了积极进展, 但多数工作尚未充分关注野生动物图像数据在类别维度上普遍存在的数据不平衡问题。具体而言, 相关数据集通常呈现出一种偏态分布特征(在机器学习中常被称为“长尾分布”), 即少数高频类别样本丰富, 而多数低频类别样本稀缺(Zhang YF et al., 2023; Zhang et al., 2025)。以莫桑比克戈龙戈萨国家公园数据集(Miao et al., 2021)为例, 超过60%的影像集中于狒狒类、非洲疣猪(*Phacochoerus africanus*)和非洲水羚(*Kobus ellipsiprymnus*)等常见物种, 而穿山甲类仅包含22张图像, 导致模型在该低频物种上的识别准确率不足30%。由此可见, 数据分布不均已成为制约野生动物图像智能识别性能提升的重要瓶颈, 亟需针对这种偏态分布特征设计具备更强泛化能力的识别方法, 以提升对整体物种的检测性能。

在应对野生动物图像识别中的偏态分布问题方面, 已有研究主要从数据采样与模型结构改进两个层面提出解决思路。例如, Cunha等(2023)结合平方根采样与基线模型, 实现了低频类别性能提升与高频类别精度的平衡; Kim等(2022)通过光流模块与注意力机制融合, 实现了开放集条件下的数据不平衡识别; Wang等(2025)则利用位置上下文与类别语义感知模块增强了模型的判别能力。尽管这些方法在缓解数据不平衡对识别性能的影响方面取得了进展, 但其优化仍主要集中于训练阶段的算法层面, 未能从原始数据分布上根本缓解低频类别样本稀缺的问题。

近年来, 生成式模型的发展为解决偏态分布问题提供了新的思路。Rangwani等(2022)针对条件GAN生成式模型在偏态分布数据下低频类别生成效果不稳定的问题, 提出了分组谱正则化(group spectral regularizer, gSR)机制, 改善低频类别图像的生成质量与稳定性, 从而缓解偏态分布带来的影响。Zhao等(2024)提出LTGC框架, 利用大语言模型驱动的样本生成与特征校准策略, 显著提升了偏态分布性能并减轻了类别偏移。生成式模型能够合成多样化且高质量的图像样本, 从数据层面缓解低频

类别样本稀缺问题。

基于此, 针对偏态分布对识别模型准确率造成的不利影响, 本文提出了一种基于Diff-SCC模型的野生动物识别方法。首先, 该方法结合大语言模型与扩散模型, 为低频类别生成多样化且语义一致的图像样本, 从而丰富低频类别的样本信息, 提升模型对其特征的学习能力。其次, 本文设计了多尺度图像筛选机制, 从多个维度对样本质量进行评估, 保留高质量样本并剔除冗余或误导性负样本, 以优化数据结构。最后, 在主干网络中引入SCConv模块替代原始基线网络ResNet中的3 × 3卷积单元, 以减少通道与空间维度的冗余计算, 同时增强模型的特征提取能力。

1 材料与方法

1.1 数据集构建

本文实验共使用两个数据集, 分别为自建野生动物数据集ULB-12和公开野生动物数据集NACTI。

1.1.1 自建数据集ULB-12

ULB-12数据集采集自2022–2024年期间在内蒙古乌兰坝国家级自然保护区布设的20台红外相机。原始图像共计20,326张, 包含大量空图像和人为干扰图像。经人工筛选后, 最终获得17,059张有效野生动物图像, 构建了包含12个物种的自建数据集, 命名为ULB-12, 其中涵盖马鹿(*Cervus canadensis*)等国家二级重点保护野生动物。数据集部分样例如附录1所示。

受红外相机布设位置、触发概率、栖息地类型以及物种行为习性差异等因素影响, 内蒙古乌兰坝国家级自然保护区采集到的红外相机图像数据集存在明显的偏态分布特性。各物种训练集图像数量分布如图1所示, 在数据集中, 仅少数常见物种样本丰富, 如狍(*Capreolus pygargus*)、野猪(*Sus scrofa*)等, 而猞猁(*Lynx lynx*)、环颈雉(*Phasianus colchicus*)等样本相对较少。为便于后续实验分析与结果展示, 本文采用分位数阈值法对物种进行“高频–中频–低频”划分(公式1)。

$$\begin{cases} \text{高频}: N_i \geq T_{head} \\ \text{中频}: T_{tail} < N_i < T_{head} \\ \text{低频}: N_i \leq T_{tail} \end{cases} \tag{1}$$

其中, N_i为第i个类别的图像数量, T_{head}、T_{tail}分别为高频和低频分位阈值。本文将各类别按图像数量从大到小排序后, 选取前20%的类别作为高频, 后60%的类别作为低频, 分别据此确定T_{head}与T_{tail}阈值(Yang et al., 2022)。最终, 低频类别数量占据总体物种一半以上, 但图像数量占比不足总样本的10%。在数据集划分过程中, 整体数据集按约8 : 1 : 1的比例划分为训练集、验证集和测试集。为了保证每个类别在验证集和测试集中的样本量充足, 每个类别在验证集和测试集中均包含150张图像, 以确保评估结果的公平性与稳定性。

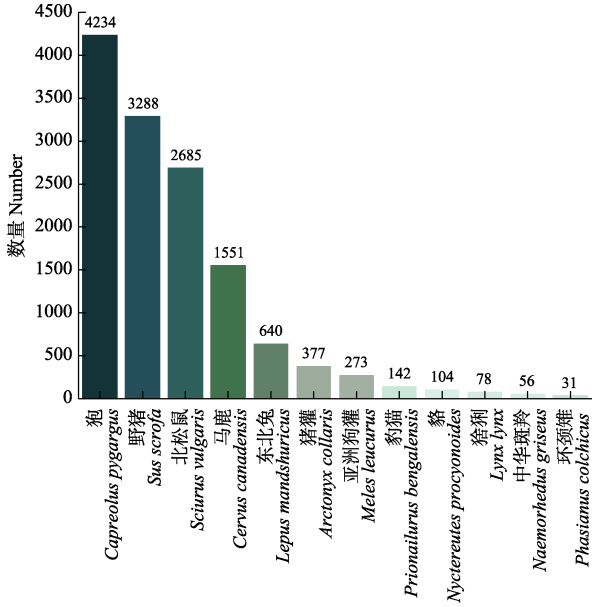


图1 内蒙古乌兰坝国家级自然保护区野生动物数据集训练数据分布

Fig. 1 Distribution of training data in the wildlife dataset from the Inner Mongolia Ulanba National Nature Reserve

1.1.2 NACTI野生动物数据集

本文还使用了北美红外触发相机图像数据集(North American Camera Trap Images, NACTI), 该数据集汇集了美国5个州(加利福尼亚州、科罗拉多州、佛罗里达州、南卡罗来纳州和德克萨斯州)以及加拿大萨斯喀彻温省的红外相机捕获的野生动物图像。NACTI数据集包含超过370万张图像, 涵盖了27个动物类别(Tabak et al., 2019)。为确保实验数据的质量与可靠性, 本文对NACTI数据集进行了系统化筛选与处理。筛选过程结合自动化预处理与人工复核, 主要包括图像质量评估(模糊检测、光照与曝光分析)、空白或无动物图像过滤以及重复样本去重, 以保证样本标注的准确性和图像质量。首先移除与

野生生态系统无关的干扰类别, 如家畜、车辆及其他非目标对象; 其次, 剔除标注模糊、光照不足或识别难度较高且生态意义有限的类别(如部分鸟类); 最后, 在尽量保留不同物种分布特征的基础上, 从剩余类别中随机抽取样本, 构建兼顾代表性与可控规模的子集。最终精选的子集涵盖22个物种, 共计26,778张高质量有效图像, 各物种的训练集图像数量如表1所示。为了与前述数据保持一致, 本文同样采用分位数阈值法对该数据集进行“高频–中频–低频”划分, 以反映其偏态分布特性。在数据集划分过程中, 整体数据集同样按约8 : 1 : 1的比例划分为训练集、验证集和测试集。在测试集和验证集中, 每个类别包含200张图像。

1.2 野生动物识别模型Diff-SCC

Diff-SCC模型的整体结构如图2所示, 由语义引导的图像生成模块与特征提取优化模块两部分

表1 NACTI野生动物数据集训练集构成

Table 1 Composition of the training set of the NACTI wildlife dataset

物种 Species	数量 Number	物种 Species	数量 Number
美洲黑熊 *Ursus americanus*	2,765	条纹臭鼬 *Mephitis mephitis*	1,123
美洲狮 *Puma concolor*	2,707	驼鹿 *Alces alces*	994
短尾猫 *Lynx rufus*	2,310	灰松鼠 *Sciurus carolinensis*	798
骡鹿 *Odocoileus hemionus*	1,958	火鸡 *Meleagris gallopavo*	615
马鹿 *Cervus canadensis*	1,956	黑尾长耳大野兔 *Lepus californicus*	592
欧洲马鹿 *Cervus elaphus*	1,928	九带犰狳 *Dasypus novemcinctus*	434
野猪 *Sus scrofa*	1,693	北美红松鼠 *Tamiasciurus hudsonicus*	188
郊狼 *Canis latrans*	1,614	加州翎鹑 *Callipepla californica*	137
灰狐 *Urocyon cinereoargenteus*	1,339	赤狐 *Vulpes vulpes*	127
白靴兔 *Lepus americanus*	1,246	弗吉尼亚负鼠 *Didelphis virginiana*	110
浣熊 *Procyon lotor*	1,176	美洲貂 *Martes americana*	88

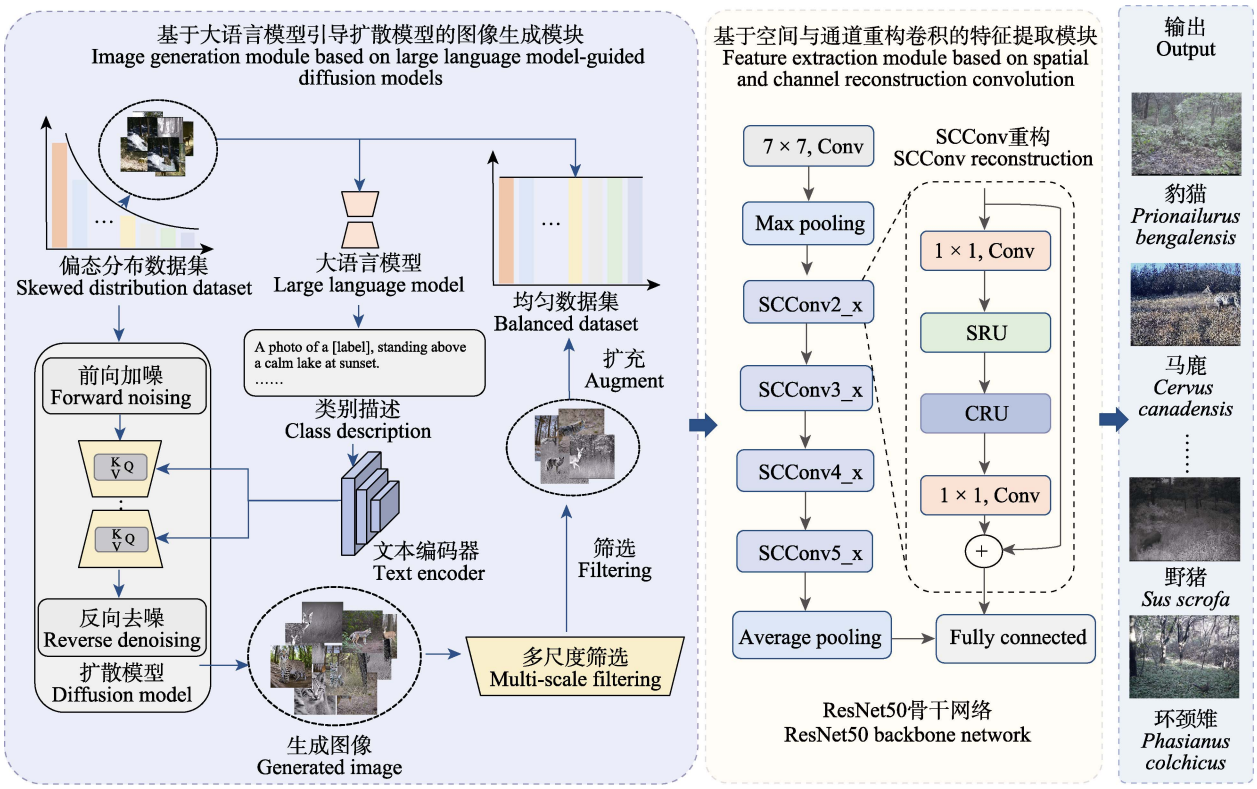


图2 Diff-SCC模型结构。Conv: 卷积; **SCConv2_x–SCConv5_x**: SCConv残差阶段; **Max pooling**: 最大池化; **Average pooling**: 平均池化; **Fully connected**: 全连接层; **SRU**: 空间重构单元; **CRU**: 通道重构单元。

Fig. 2 The architecture of Diff-SCC model. Conv, Convolution; SCConv2_x–SCConv5_x, Residual stages of SCConv; SRU, Spatial reconstruction unit; CRU, Channel reconstruction unit.

构成。数据增强部分以偏态分布下的各类别为目标, 借助大语言模型生成结构化语义提示, 引导扩散模型合成具有多样性与语义一致性的图像样本, 随后, 通过多尺度筛选机制剔除低质量图像, 对高频、中频和低频类别进行扩充, 使各类别样本数量保持一致, 整体数据分布均衡。特征提取模块以ResNet50为骨干网络, 引入空间重构单元(spatial reconstruction unit, SRU)与通道重构单元(channel reconstruction unit, CRU)共同组成的空间与通道重构卷积(spatial and channel reconstruction convolution, SCConv)模块, 替代原有的3 × 3卷积结构, 从空间与通道维度进行重构, 减少冗余计算并增强对语义相关前景区域的建模能力, 强化低频类别的细粒度特征表达, 提升整体识别精度与类别均衡性。

1.3 基于大语言模型引导扩散模型的图像生成模块

为了解决野生动物图像数据集中的低频类别样本不足问题, 本文提出了一种基于大语言模型引导扩散模型的图像生成框架(图3)。包括3个关键步骤: 首先, 使用大语言模型生成物种类别的语义标签描述; 其次, 基于文本引导的扩散模型生成物种类别图像样本; 最后, 通过负样本筛选机制剔除低质量图像。通过上述协同流程, 原本呈偏态分布的数据集得以在稀缺类别上实现有效补充, 为下游分类模型提供高质量的训练样本。

1.3.1 类别标签描述生成

本研究基于大语言模型GPT-4的语义生成能力, 为物种类别构建多样化的文本描述, 以增强其在特征空间中的语义表示。具体实现过程中, 通过官方API调用GPT-4模型自动生成语义描述文本, 确保生成过程的稳定性与结果的一致性。相关研究表明, 环境因素、时间动态与外观信息在图像特征表示中具有重要作用(Cui et al., 2021)。为提升文本描述的规范性与有效性, 本文设计了以“时间(When)”、“地点(Where)”和“动作(What)”为核心的文本提示词, 引导大语言模型聚焦于语义表达中的关键维度, 确保生成的文本描述具有更强的结构性和判别性(谷际岐等, 2024)。部分文本提示模板如表2所示。

1.3.2 类别图像生成

在图像生成阶段, 本文采用生成能力较强的条件潜在扩散模型(conditional latent diffusion model, LDM) (Rombach et al., 2022), 结合第一阶段得到的丰富语义信息, 为各类别生成多样化且具有语义特

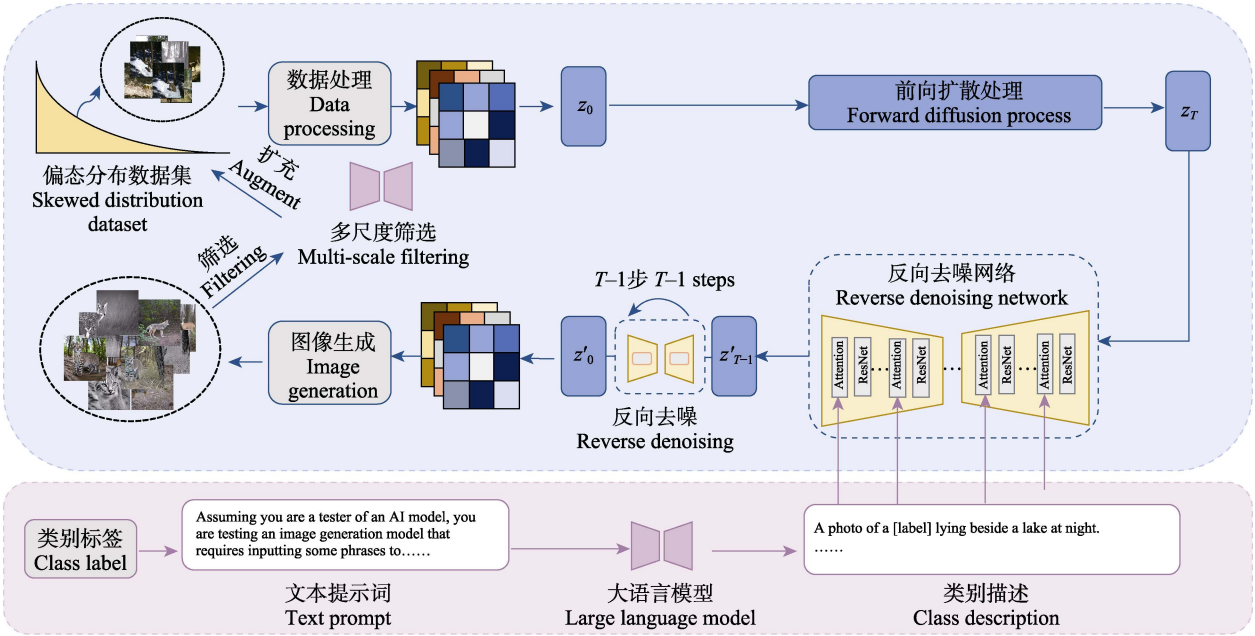


图3 基于扩散模型的偏态分布数据集扩充示意图。z_0: 原始图像的初始潜在表示; z_T: 经过T步高斯噪声添加后的潜在表示; z'_{T-1}: 在反向扩散过程中的中间潜在表示; z'_0: 扩散模型生成的图像潜在表示。

Fig. 3 Expansion of skewed dataset based on diffusion model. z_0, Initial latent representation of the original image; z_T, Latent representation after T steps of Gaussian noise addition; z'_{T-1}, Intermediate latent representation in the reverse diffusion process; z'_0, Latent representation of the image generated by the diffusion model.

表2　文本提示模板
Table 2　Text prompt template

编号 Number	提示模板 Prompt template	备注 Remarks
1	A photo of a [label]	基础模板 Basic template
2	A photo of a [label] at sunset	添加时间描述 Adding temporal description
3	A photo of a [label] in winter	添加时间描述 Adding temporal description
4	A photo of a [label] at the edge of a canyon	添加地点描述 Adding location description
5	A photo of a [label] in a misty forest clearing	添加地点描述 Adding location description
6	A photo of a [label] nesting	添加动作描述 Adding action description
7	A photo of a [label] landing gracefully	添加动作描述 Adding action description
8	A photo of a [label] lying beside a lake at night	添加3个描述 Adding three descriptions

征的增强样本。从而缓解生态数据中类别分布不均衡问题。

潜在扩散模型在编码后的潜在空间中进行扩散与重建。首先, 原始图像x通过编码器映射至潜在空间得到初始潜在表示$z_0 = E(x)$。在该潜在表示上引入去噪扩散概率模型(denoising diffusion probabilistic model, DDPM) (Ho et al., 2020)。其中, 设T表示前向扩散的总时间步数, t表示具体的扩散步编号, 且$t \in \{1, 2, ..., T\}$。前向扩散过程通过逐步加入高斯噪声, 使潜在表示逐渐转变为近似标准高斯分布。其单步扩散过程可表示为:

$$q(z_t \mid z_{t-1}) = N(z_t; \sqrt{1-\beta_t} z_{t-1}, \beta_t I) \tag{2}$$

其中, z_{t-1}表示第t–1步的潜在表示, z_t表示在其基础上加入噪声后的第t步潜在状态, $\beta_t \in (0, 1)$为第t步的噪声强度参数, 控制加入噪声的方差大小, I为单位矩阵。随着时间步(t)的增加, 噪声逐渐增强, 原始结构信息逐步被扰动。

在逆向生成过程中, 模型从标准高斯噪声出发, 依赖于马尔可夫链的条件转移。具体过程如公式(3)所示:

$$p_\theta(z_{t-1} \mid z_t) = N(z_{t-1}; \mu_\theta(z_t, t), \sigma_t^2 I) \tag{3}$$

其中, $\mu_\theta(z_t, t)$由神经网络预测, 用于估测去噪后的潜在表示, σ_t^2为设定的方差项。通过多步迭代, 模型逐渐重建出具有语义结构的潜在变量, 最终经解码器映射得到生成图像$x' = D(z_0)$。

在语义文本的引导下, 图像生成过程兼具多样性和语义一致性。通过该方法生成图像样本能有效扩充低频类别的样本数量, 显著提升其在特征空间中的表达能力。

1.3.3　负样本筛选机制

为提升生成图像的整体质量, 并避免低质量样本对识别性能的干扰, 本文提出了一种多尺度负样本筛选机制。该机制综合像素空间、特征空间与语义空间三层信息, 以类别中心为参照, 度量生成样本与该类典型特征的差异, 从而实现对异常样本的逐级过滤与质量控制。

首先, 在像素空间层面, 采用欧氏距离衡量生成图像x'与其所属类别在像素空间的中心表征μ_p^c之间的差异:

$$d_1 = \| x' - \mu_p^c \|_2 \tag{4}$$

其中, μ_p^c表示第c类样本在像素层面的平均表征, 可通过该类别所有真实样本的像素均值或低维投影获得。D_1表示像素空间层面的筛选阈值, 当$d_1 > D_1$时, 说明该样本在结构和纹理外观上与真实样本偏差过大, 被视为质量不佳样本并予以剔除。

其次, 在特征空间层面, 将样本映射至统一的深度特征空间, 通过特征提取网络获得高维表示$\phi(x')$。以真实样本在该空间的特征重心μ_f^c作为类别中心, 计算其与生成样本的距离:

$$d_2 = \| \phi(x') - \mu_f^c \|_2 \tag{5}$$

其中, μ_f^c表示第c类样本在特征空间层面的平均表征。D_2为特征层面的距离判别阈值, 若$d_2 > D_2$, 则说明该生成样本在语义特征层面偏离该类分布, 视为不符合分布规律的样本。

最后, 在语义空间层面, 结合多种预训练的大型模型, 如CLIP (Radford et al., 2021)、Pytorch-Wildlife (Hernandez et al., 2024), 进一步评估生成图像的语义置信度。这些模型可将图像与类别文本描述映射至统一的语义嵌入空间, 从而衡量生成样本与目标类别的语义一致性。计算生成图像的语义嵌入$\psi(x')$与类别文本向量ψ_t^c的余弦距离:

$$d_3 = 1 - \cos(\psi(x'), \psi_t^c) \tag{6}$$

其中, ψ_t^c表示该类别的语义中心。D_3为语义空间层面的筛选阈值, 若$d_3 > D_3$, 则表明样本在语义层面偏离目标类别, 其语义置信度较低, 予以剔除。

综合上述三层度量, 样本筛选规则定义为:

$$\text{Keep}(x') = \begin{cases} 1, & d_1 \le D_1 \text{ and } d_2 \le D_2 \text{ and } d_3 \le D_3 \\ 0, & \text{otherwise} \end{cases} \tag{7}$$

其中, $\text{Keep}(x') = 1$表示保留样本, $\text{Keep}(x') = 0$表示剔除样本。经筛选后的高质量生成样本将与真实样本共同参与后续训练。

此外, 在模型优化过程中, 考虑到真实样本在表征分布与类别语义上的可靠性更高, 本文为不同来源样本分配了差异化的训练权重。真实样本权重设为1, 生成样本权重设为ω (本文实验中取ω = 0.3)。分类损失函数定义如下:

$$L_{cls} = -\sum_i \omega_i \log p(y_i \mid x_i) \tag{8}$$

其中, $\omega_i = \omega$表示生成样本, $\omega_i = 1$表示真实样本。通过这种权重控制机制, 使训练过程以真实样本为核心、生成样本为辅助, 从而保证模型学习以真实分布为主导, 同时也能有效降低因合成数据带来的分布偏移与过拟合风险。

综上所述, 本文提出的多尺度负样本筛选机制以类中心为基准, 在像素、特征及语义3个层面协同约束样本分布, 并通过权重控制实现真实与生成样本的平衡利用。该机制能够有效提升生成样本质量与训练稳定性, 为后续基于总体准确率的阈值敏感性实验提供了可靠基础。

1.4 基于空间与通道重构卷积的特征提取模块

在偏态分布(长尾分布)图像分类任务中, ResNet50 (He et al., 2016)是常用的基线网络, 其残差结构具备良好的特征提取能力。然而, 传统ResNet50网络中大量堆叠的3 × 3卷积不仅计算成本高, 而且容易在背景下提取到与类别无关的冗余特征。由于低频类别样本数量有限, 这些冗余特征往往会主导梯度更新, 使模型过度依赖高频类别的显著模式, 从而削弱对低频类别的细粒度特征表达(Wang & Yu, 2021)。为此, 本文引入SCConv (Li et al., 2023)替代ResNet50中的3 × 3卷积, 通过空间与通道重构机制, 有效减少冗余计算并提升模型对语义相关区域的建模能力, 实现更加稳定且高效的特征提取(图4)。

1.4.1 空间重构单元(SRU)

SRU首先将特征图中信息丰富与信息量较少的部分进行区分。在这一过程中, 采用组归一化层(group normalization, GN) (Wu & He, 2018)中的缩放因子来量化不同特征图的信息量。为便于说明该归一化操作, 设输入特征图表示为X, 如公式(9)所示:

$$X_{out} = \text{GN}(X) = \gamma \frac{X - \mu}{\sqrt{\sigma^2 + \varepsilon}} + \beta \tag{9}$$

这里, μ和σ分别为X的均值和标准差, ε是为了除法稳定而增加的一个小的正常数, γ和β是可训练的仿射变换参数。在完成特征图的归一化处理后, 通过重加权策略来强调特征图中信息量丰富的部分。具体而言, 首先将归一化后的特征图权重值通过sigmoid函数映射到区间(0, 1)内, 以获得介于0和1之间的权重值。这一步骤确保了权重值的连续性和可解释性。接着, 引入一个阈值(实验中设置为0.5), 用于对权重值进行门控操作, 具体来说, 将高于阈值的权重设置为1, 以得到信息权重X_1^W; 将低于或等于该阈值的权重值设置为0, 以得到信息权重X_2^W。这一过程有效地区分了特征图中的信息丰富区域和信息冗余区域。如公式(10)所示:

$$W = \text{Gate}\left(\text{Sigmoid}\left(W_\gamma(X_{out})\right)\right) \tag{10}$$

为进一步增强特征表示的丰富性并优化空间利用率, 采用交叉重构策略叠加两种信息含量不同的特征。交叉重构策略通过将信息丰富特征与信息量较少的特征进行有效融合, 实现特征间的信息流动和互补, 从而生成信息更加丰富的特征表示。具体而言, X_1^W被分解为X_{11}^W(高信息特征的自重构部分)和X_{12}^W(向低信息部分注入的交叉特征), 而X_2^W被分解为X_{22}^W(低信息特征的自重构部分)和X_{21}^W(向高信息部分的辅助补充)。通过元素级加法将X_{11}^W和X_{22}^W融合生成增强特征X^{W1}, 将X_{12}^W和X_{21}^W融合得到X^{W2}。最终, 将这两个特征图进行拼接, 以得到空间维度上细化后的特征图X^W。

1.4.2 通道重构单元(CRU)

在传统的卷积神经网络中, 通常采用重复的$k \times k$卷积核来提取特征, 这容易在通道维度上引入冗余信息, 增加计算开销。由于相邻通道间存在强相关性, 传统卷积可能导致特征表达冗余, 削弱对关键特征的聚焦能力。本文采用CRU, 其主要包括3个步骤: 过滤、转换和融合。

(1)过滤: 针对空间卷积重构后的特征图X^W, 首先将X^W的整体通道划分为两个部分: 一部分包含αC个通道, 另一部分包含$(1-\alpha)C$个通道, 其中α是

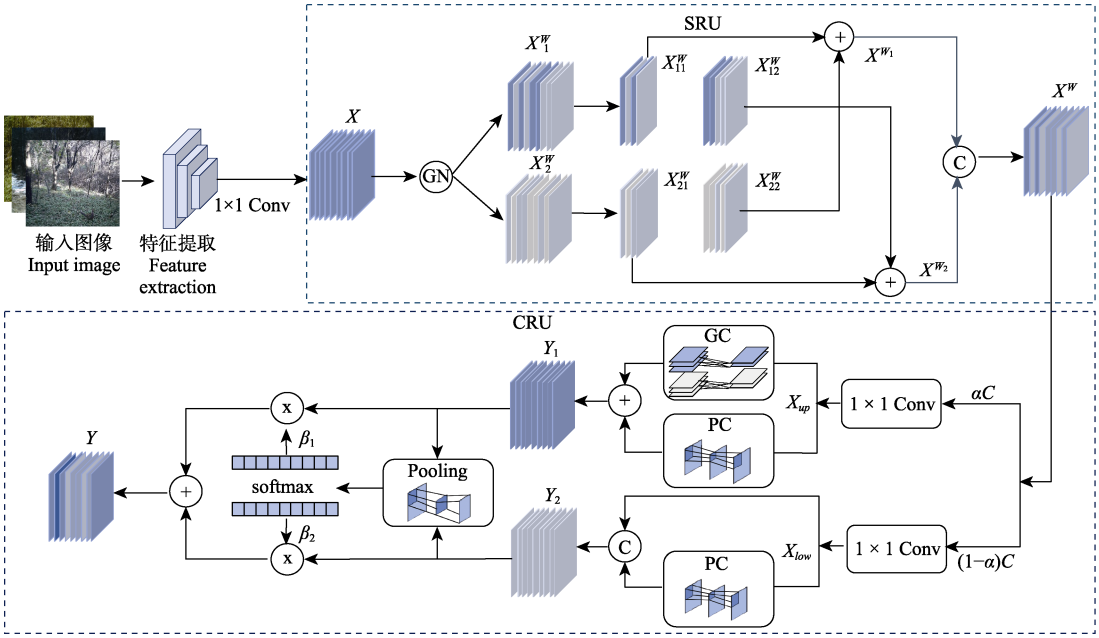


图4　SCConv卷积重建模块流程图。SRU: 空间重构单元; **CRU**: 通道重构单元; **Conv**: 卷积单元; ***X***: 输入特征图; **GN**: 组归一化层; X_1^W: 高信息量的特征图; X_2^W: 低信息量的特征图; X_{11}^W: 高信息特征的自重构部分; X_{12}^W: 向低信息部分注入的交叉特征; X_{22}^W: 低信息特征的自重构部分; X_{21}^W: 向高信息部分的辅助补充; X^{W1}, X^{W2}: 增强后的特征图; X^W: 空间卷积重构后特征图; αC, $(1-\alpha)C$: 主通道与辅助通道; X_{up}: 主通道部分的特征图; X_{low}: 辅助通道部分的特征图; **GC**: 组卷积; **PC**: 点卷积; Y_1: 上分支输出的主特征; Y_2: 下分支输出的辅助特征; **Pooling**: 池化; β_1, β_2: 通道注意力权重; Y: 最终的通道重构特征图。

Fig. 4　The workflow of SCConv convolution reconstruction. SRU, Spatial reconstruction unit; CRU, Channel reconstruction unit; Conv, Convolution unit; X, Input feature map; GN, Group normalization; X_1^W, Feature map with high information content; X_2^W, Feature map with low information content; X_{11}^W, Self-reconstructed part of the high-information feature; X_{12}^W, Cross features injected into the low-information regions; X_{22}^W, Self-reconstructed part of the low-information feature; X_{21}^W, Auxiliary supplement to the high-information regions; X^{W1}, X^{W2}, Enhanced feature maps after reconstruction; X^W, Feature map after spatial convolutional reconstruction; αC, $(1-\alpha)C$, Main and auxiliary channel splits; X_{up}, Feature map from the main channel group; X_{low}, Feature map from the auxiliary channel group; GC, Group convolution; PC, Point convolution; Y_1, Main features output by the upper branch; Y_2, Auxiliary features output by the lower branch; Pooling, Pooling layer; β_1, β_2, Channel attention weights; Y, Final channel-reconstructed feature map.

一个介于0–1之间的超参数, 用于控制过滤通道的比率。接着, 采用1 × 1卷积核对特征图的通道进行压缩。此外, 引入一个压缩比率r, 以平衡通道重构单元的计算成本和性能。通过这种压缩策略, 可以有效地减少特征通道的数量, 同时保留关键信息。在完成过滤操作后, 可以将特征图X^W划分为上特征图X_{up}和下特征图X_{low}。

(2)转换: 在CRU的上层变换阶段, 上特征图X_{up}被用作丰富特征提取器。在此阶段, 采用组卷积减少参数量和计算量, 同时用点卷积弥补可能造成的信息损失。最后上层变换阶段如公式(11)所示:

$$Y_1 = M^G X_{up} + M^P X_{up} \tag{11}$$

其中, M^G和M^P分别是组卷积和点卷积的可学习权重矩阵, X_{up}和Y_1分别是上层输入和输出特征图。X_{low}被送入下层变换阶段, 在该阶段使用计算成本较低的1 × 1点卷积操作, 生成包含浅层隐藏细节的特征图, 用以补充上一步的丰富特征提取器。下层变换阶段如公式(12)所示:

$$Y_2 = M^P X_{low} \cup X_{low} \tag{12}$$

其中, M^P是点卷积的可学习权重矩阵, $\cup$是拼接操作, X_{low}和Y_2分别是下层输入和输出特征图。

(3)融合: 在变换完成后, 使用简化的SKNet (Li et al., 2019)自适应地合并上、下变换阶段的输出特征Y_1和Y_2。首先使用平均池化, 接着利用softmax生成特征重要性向量β_1和β_2, 最后将上层特征Y_1和下层特征Y_2按通道方式融合得到Y, 如公式(13)所示:

$$Y = \beta_1 Y_1 + \beta_2 Y_2 \tag{13}$$

最终, 融合后的特征Y综合了上层特征Y_1的全局语义信息与下层特征Y_2的局部细节表达, 在空间与通道维度上实现了更具判别力的特征建模。在后

续分类阶段, 该特征作为输入, 经由全局平均池化与全连接层用于多类别预测。通过这种自适应融合策略, 模型能够更好地关注重要语义区域, 增强特征表达效果, 为类别不平衡的野生动物识别提供了更加可靠的特征支持。

1.5 实验设置

1.5.1 实验环境

本文的实验环境包括Ubuntu 20.04操作系统、24 GB显存的GeForce RTX 3090Ti显卡*2, 使用Python 3.8和Pytorch框架进行模型实现与训练。数据集在基础数据增强策略的支持下进行了预处理。基线模型采用ResNet50网络作为特征提取器进行训练。在训练过程中, 使用Adam优化器进行参数优化, 批次大小设置为128, 训练轮次固定为200轮, 所有实验在模型训练达到收敛状态后终止。

1.5.2 评价指标

为评价本文所提出野生动物识别模型的有效性, 本文采用准确率(accuracy)作为主要评价指标。准确率用于衡量预测结果中模型将样本正确分类至真实类别的比例, 是反映整体分类性能的核心指标。考虑本文的研究内容, 进一步计算高频类别、中频类别和低频类别的分类准确率, 以全面评估模型在不同类别数量区间上的表现能力。准确率如公式(14)所示:

$$\text{Accuracy}=\frac{R'}{R}\times 100\% \tag{14}$$

式中, R'表示正确分类的样本数, R表示测试样本总数。

除准确率外, 本文还引入了Macro F1分数作为补充评价指标。Macro F1分数综合考虑了模型在各类别上的性能, 通过计算各类别的F1分数并取其平均值。F1分数本身是精确率(precision)和召回率(recall)的调和平均数。精确率衡量的是模型预测为正类别的样本中实际为正类别的比例, 而召回率衡量的是所有实际为正类别的样本中被模型正确预测为正类别的比例。在多分类任务中, 尤其是类别分布不均衡时, Macro F1分数能够提供更为全面的模型性能评估, 避免高频类别对整体性能评估的过度影响。如公式(15)所示:

$$\text{Macro F1}=\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}\frac{2\times \text{Precision}_i\times \text{Recall}_i}{\text{Precision}_i+\text{Recall}_i} \tag{15}$$

除了准确率和Macro F1分数外, 本文还引入了图像质量评价指标弗雷歇距离(Fréchet inception distance, FID)和学习感知图像块相似度(learned perceptual image patch similarity, LPIPS), 用于评估生成样本的分布一致性与视觉感知质量。较低的FID值表示生成样本在统计分布上更接近真实样本, 而较低的LPIPS值则反映出生成图像在结构与细节层面与真实图像更加一致。此外, 在消融实验的设置中引入模型规模(model size)、浮点运算次数(floating point operations, FLOPs)和单张图像推理时间(inference time)作为计算效率的评价指标。模型规模衡量了模型的总参数量, 浮点运算次数表示模型在前向传播过程中的计算复杂度, 而单张图像推理时间则评估了模型在实际应用中的响应速度。这些指标有助于全面评估模型的计算效率和实际部署性能。

1.5.3 实验对比方法

为验证本文提出的Diff-SCC模型在偏态分布野生动物图像识别任务中的有效性, 本文选取了多种主流的学习方法进行对比实验。所选方法包括基线模型ResNet50; 数据重采样类方法: LDAM (Cao et al., 2019)、Balanced Softmax (Ren et al., 2020)、AREA (Chen et al., 2023); 模块改进类方法: PaCo (Cui et al., 2021)、ResLT (Cui et al., 2023)、SADE (Zhang et al., 2022)、BalPoE (Aimar et al., 2023); 数据增强类方法: Mixup (Mangla et al., 2020)、CycleGAN (Zhu et al., 2017)。所有方法在统一的训练与评估设置下, 在ULB-12数据集和NACTI数据集上进行对比分析。

2 结果

2.1 对比实验结果分析

如表3所示, Diff-SCC模型整体识别准确率达到78.71%, 相较于基线模型ResNet50提高了7.95%, 优于其余数据重采样、模块改进和数据增强类方法, 验证了该方法在整体分类性能方面的有效性。在不同类别层级的表现中, Diff-SCC在保持高频类别较高识别率的同时, 提升了中频与低频类别的识别能力, 特别是在低频类别上较基线模型提升了9.96%, 充分体现出其在低频类别表征方面的优势。此外, Macro F1分数达到0.40, 相比基线提升了0.11, 进一步说明模型在各类别之间表现更加均衡, 有助于缓

表3　不同模型在ULB-12数据集的实验结果对比

Table 3　Comparison of experimental results on the ULB-12 dataset among different models

方法 Method	高频类别准确率 High-frequency accuracy (%)	中频类别准确率 Middle-frequency accuracy (%)	低频类别准确率 Low-frequency accuracy (%)	总体准确率 Overall accuracy (%)	Macro F1
ResNet50	91.37	80.38	53.82	70.76	0.29
LDAM	92.71	79.34	53.79	71.02	0.31
Balanced Softmax	90.38	81.49	55.37	71.39	0.32
AREA	91.09	80.25	55.65	71.69	0.32
PaCo	89.16	84.34	56.79	72.17	0.33
ResLT	93.22	85.62	61.88	76.28	0.38
SADE	92.53	87.43	62.34	76.58	0.38
BalPoE	92.74	88.15	62.86	77.64	0.39
Mixup	92.75	85.11	57.28	73.74	0.35
CycleGAN	92.48	86.49	58.59	74.53	0.36
Diff-SCC	95.32	89.75	63.78	78.71	0.40

表4　不同模型在NACTI数据集的实验结果对比

Table 4　Comparison of experimental results on the NACTI dataset among different models

方法 Method	高频类别准确率 High-frequency accuracy (%)	中频类别准确率 Middle-frequency accuracy (%)	低频类别准确率 Low-frequency accuracy (%)	总体准确率 Overall accuracy (%)	Macro F1
ResNet50	89.66	87.11	56.56	73.57	0.29
LDAM	87.24	87.25	59.59	74.67	0.31
Balanced Softmax	87.24	87.39	60.04	74.93	0.30
AREA	88.34	88.68	57.70	74.18	0.31
PaCo	90.16	88.54	62.15	76.76	0.32
ResLT	92.76	88.57	64.36	78.13	0.34
SADE	91.35	90.17	64.63	78.72	0.34
BalPoE	92.39	89.55	64.84	78.67	0.34
Mixup	90.88	89.32	60.96	76.64	0.32
CycleGAN	92.16	89.16	62.21	77.31	0.35
Diff-SCC	94.75	90.84	66.55	80.84	0.36

解对高频类别的过度依赖问题。

为验证本文所提出的Diff-SCC模型在不同数据集的泛化能力，本文同时在公开野生动物数据集NACTI上开展了对比实验(表4)。从中可以看出，Diff-SCC模型的整体准确率达到80.84%，低频类别准确率达到66.55%，相比于基线模型在低频类别的识别准确率提高了9.99%，均优于其余对比方法，与ULB-12数据集上的实验结论一致。Diff-SCC模型在保持对高频类别识别性能的同时，显著提升了对低频类别的识别效果，展现出良好的跨数据集鲁棒性与泛化性，进一步证明其在偏态分布下的适用性和实用价值。

2.2　模型对各类别的识别效果分析

为深入评估模型在各类别上的识别能力，本文引入混淆矩阵(confusion matrix)作为补充性评价指标，以直观展示模型在各类样本上的预测准确性与误分类情况。混淆矩阵的对角线元素表示各类别的正确分类样本数，而非对角线元素则反映了误分类情况。图5对比呈现了基线模型与Diff-SCC模型在ULB-12数据集上的混淆矩阵结果。结果显示，基线模型在低频类别中误判率较高，尤其对猞猁、环颈雉等稀有野生动物的识别效果较差，常将其误识为图像数量更多的高频类别，暴露出其在类别均衡性方面的明显短板。而Diff-SCC模型在引入语义引导的图像生成机制与空间-通道重构卷积结构后，提升了对低频类别的判别能力，有效降低了误分类风险。整体来看，Diff-SCC不仅改善了低频类别的分类性能，同时保持了高频类别的稳定识别水平，体现

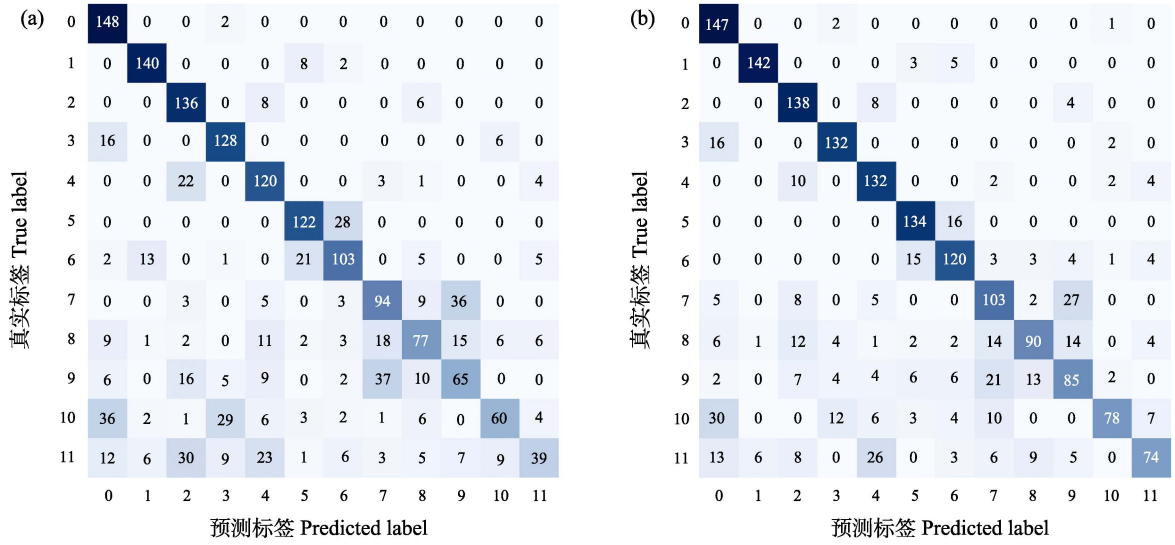


图5　ULB-12数据集上ResNet50 (a)和Diff-SCC (b)模型的分类预测与实际情况对比。矩阵颜色深浅反映对应位置的样本数量，颜色越深表示样本数越多，颜色越浅表示样本数越少。对角线区域颜色越集中、越深，说明模型对该类别的识别能力越强；非对角线区域颜色越明显，表明类别间混淆越严重。

Fig. 5　Comparison of predicted vs. actual classification for ResNet50 (a) and Diff-SCC (b) models on the ULB-12 Dataset. The color intensity in the confusion matrix reflects the number of samples at each position: Darker shades indicate a larger number of samples, whereas lighter shades indicate fewer samples. Therefore, a darker and more concentrated diagonal region suggests stronger recognition performance for the corresponding class, while more pronounced off-diagonal regions indicate more severe inter-class confusion.

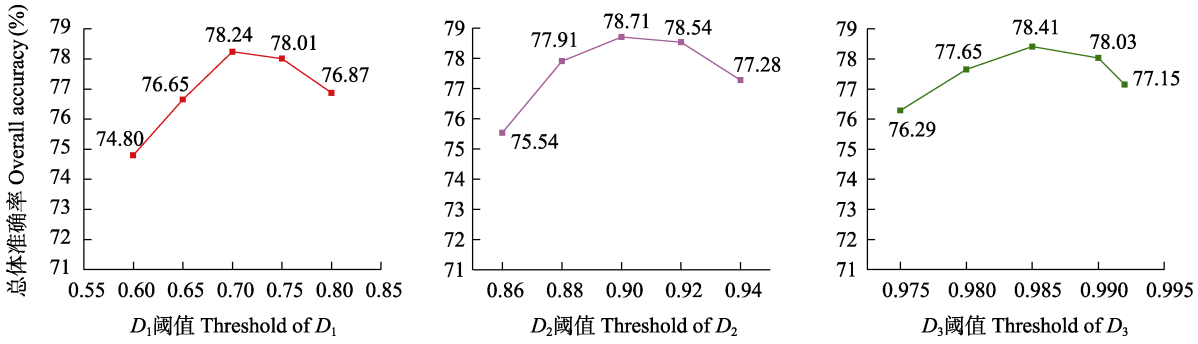


图6　D_1、D_2和D_3阈值敏感性曲线分析

Fig. 6　Threshold sensitivity curve analysis of D_1, D_2, and D_3

出其在处理偏态分布数据时的优势。

2.3　负样本筛选机制阈值敏感性实验结果与分析

为评估多尺度负样本筛选机制中各阈值设定对模型性能的影响，本文在ULB-12数据集上进行了两阶段阈值敏感性实验。首先，对3个阈值(D_1、D_2、D_3)进行初步联合探索，分别为每个阈值设置若干代表性取值(覆盖低、中、高3个区间)，并在每次实验中固定另外两个阈值，仅调整1个参数，观察模型准确率的变化趋势。通过这一过程，可大致确定各阈值对应的性能稳定区间，从而选取表现最优的“参考点”作为后续分析的基准。随后，采用单变量敏感性分析的方法，分别固定两项阈值，在前述稳定区间内调整另一项阈值的取值范围，绘制性能变化曲线，实验结果如图6所示。总体来看，3条曲线均呈“先升后降”的变化趋势：当阈值过小时，筛选标准过于宽松，低质量样本被过多保留，引入噪声干扰；当阈值过大时，筛选过于严格，生成样本数量显著减少，导致低频类别样本不足。三者均在中间区间取得最优结果，表明适度的样本筛选能够在样本数量与质量之间取得平衡，综合分析表明，该机制在合理阈值设定下能稳定提升模型的整体性能与鲁棒性，有效增强生成数据的代表性与一致性。

2.4　真实与生成样本混合比例分析

为评估生成样本在模型性能提升中的作用，本

文基于ULB-12偏态分布野生动物数据集进行了真实与生成样本混合实验。实验保持真实样本数量不变, 逐步增加低频类别的生成样本占比, 直至整体数据分布趋于均衡(此时生成样本约占训练集总量的70%)。实验结果如图7所示, 随着生成样本比例的增加, 模型在低频类别上的识别性能整体呈稳步上升趋势。适量的生成样本能够有效缓解低频类别样本稀缺问题, 增强模型对多样化特征的学习能力。当数据分布趋于平衡后, 性能曲线趋于稳定, 未出现明显的退化现象。这一结果表明, 本文提出的多尺度负样本筛选机制可在扩充过程中保持生成样本与真实样本间的语义一致性与分布合理性, 而加权训练策略保持了模型对真实样本的关注, 使生成样本在特征学习中形成有效补充, 从而增强低频类别的识别能力。

2.5 不同数据增强方法对比实验结果与分析

为系统评估不同数据增强方法在生成样本质量与识别性能方面的表现, 本文对比了Mixup、CycleGAN以及所提出的Diff-SCC模型, 实验在ULB-12数据集进行。从定性的角度来看(图8), Mixup与CycleGAN方法主要在像素或风格层面进行图像重构, 生成样本在细节纹理与语义一致性方面仍存在一定局限性。而Diff-SCC生成的图像在结构完整

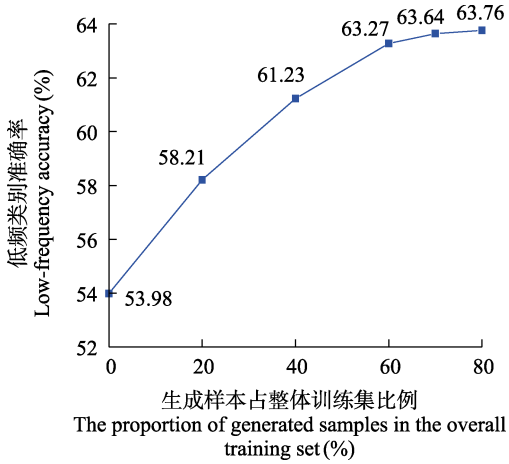


图7 真实与生成样本混合比例对低频类别识别准确率的影响
Fig. 7 Effect of the mixing ratio of real and generated samples on low-frequency accuracy

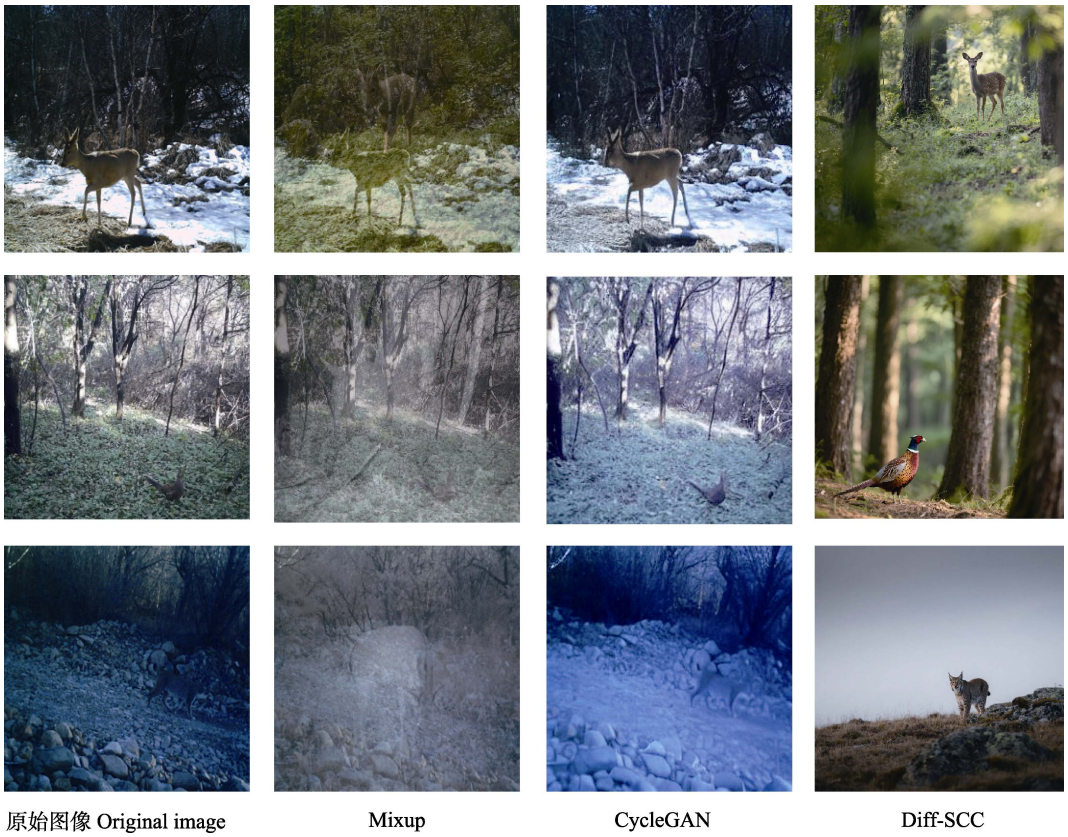


图8 不同模型方法对比图
Fig. 8 Comparison of different model methods

性、语义连贯性及视觉逼真度方面表现更优，能够生成具有丰富语义信息的低频类别样本，为模型提供更具代表性的训练数据。从定量角度来看(表5)，Diff-SCC生成的样本的FID和LPIPS指标均优于对比方法，说明其在特征分布一致性与视觉感知质量方面均优于对比方法，其在语义层次与感知层次均能生成更接近真实样本的图像，最终识别准确率提升至78.71%。综上，语义引导的扩散生成结合多尺度筛选机制，能够有效提升低频样本的可用性与判别性，从而增强模型在类别不均衡场景下的识别表现。

2.6 消融实验结果分析

为验证本文Diff-SCC模型中大语言模型引导扩散模型的图像生成模块和空间与通道重构卷积的特征提取模块在偏态分布野生动物识别中的有效性，本文进行了消融实验，实验结果如表6所示。实验结果表明：(1)引入空间与通道重构卷积的特征提取模块，比基线模型减少了33.70 MB的模型规模，同时浮点运算次数和单张图像推理时间相应减少了1.47×10^9 FLOPs和1.3 ms，但准确率提升了3.10%，说明嵌入空间与通道卷积重构单元的ResNet50不仅减少了冗余特征，而且提升了模型对图像的特征提取能力；(2)引入低频类别图像扩充策略，模型规模、浮点数运算次数和单张图像推理时间都未改变，但由于加强了原始数据集中低频类别的特征表示，丰富了低频类别图像的多样性，从而提升了网络的识别准确率；(3)当同时引入两个模块，不仅能够增强模型对低频类别表征的学习能力，同时减少了特征冗余，提高了特征提取效率，使得Diff-SCC模型最终达到了78.71%的准确率。

表5 不同数据增强方法生成图像质量对比

Table 5 Comparison of image quality generated by different data augmentation methods

方法 Method	弗雷歇距离 FID	方法学习感知图像块相似度 LPIPS	准确率 Accuracy (%)
Mixup	39.5	0.42	73.74
CycleGAN	17.6	0.28	74.53
Diff-SCC	12.4	0.21	78.71

FID, Fréchet inception distance; LPIPS, Learned perceptual image patch similarity.

3 讨论

本文研究了Diff-SCC模型在偏态分布下野生动物图像识别中的有效性，并在内蒙古乌兰坝国家级自然保护区自建数据集ULB-12上与多种主流模型进行性能对比，同时在公开野生动物数据集NACTI上验证其泛化性能。实验结果表明，Diff-SCC模型在自建数据集的整体识别准确率和低频类别识别性能方面均优于对比方法，具备良好的识别能力与类别均衡性。此外，Diff-SCC在公开数据集NACTI上同样表现出稳定的分类性能，验证了其在不同偏态分布数据集上的泛化能力。

传统野生动物识别方法在处理偏态分布数据时常出现识别偏向高频类别的现象，尤其在低频类别样本稀缺的情况下，模型识别准确率明显下降。从本文实验结果的混淆矩阵可见，基线模型在低频类别上存在显著误判，部分类别被错误识别为高频物种，表明其在类别均衡性方面存在明显不足(图6)。针对这一问题，已有研究主要从重采样与重加权两方面提出改进，以提升模型对低频类别的识别性能(Zhang YF et al., 2023; Deng et al., 2025; Zhang et al., 2025)。重采样策略通过对低频类别进行过采样或对高频类别进行欠采样，以实现类别分布的平

表6 消融实验结果

Table 6 Ablation experiment results

低频类别图像扩充策略 Low-frequency class image expansion strategy	空间和通道卷积重构单元 Spatial and channel convolution reconstruction unit	准确率 Accuracy (%)	模型规模 Model size (MB)	浮点运算次数 FLOPs ($\times 10^9$)	单张图像推理时间 Inference time per image (ms)
–	–	70.76	90.14	4.13	3.8
–	+	73.86	56.44	2.66	2.5
+	–	77.65	90.14	4.13	3.8
+	+	78.71	56.44	3.13	2.6

“–”表示未引入对应模块，“+”表示引入对应模块，“– / –”为基线模型，“+ / +”为本文提出的Diff-SCC模型。

“–” indicates that the corresponding module is not used; “+” indicates that the corresponding module is used; “– / –” represents the baseline model; “+ / +” represents the proposed Diff-SCC model. FLOPs, Floating point operations.

衡(Chen & Su, 2023; Shi et al., 2023); 重加权策略则通过改变损失函数权重增强低频类别关注度(Li et al., 2022; Jin et al., 2023)。然而, 这些方法难以从根本上解决低频类别样本稀缺的问题, 其在提升整体性能的同时, 对低频类别的识别效果依旧有限(表3, 表4)。

Diff-SCC模型在偏态分布下的野生动物图像识别任务中展现出显著优势, 这主要得益于其在数据增强与模型结构上的双重优化设计。首先, 本文提出的语义引导图像生成模块结合了大语言模型与扩散模型的能力。大语言模型针对低频类别生成包含场景、行为与时间等丰富语义的文本描述, 引导扩散模型合成语义一致、结构合理的低频类别图像, 从而有效扩充了低频类别的样本数量。同时, 为了保证生成样本的质量与分布一致性, 本文设计了多尺度负样本筛选机制, 从像素空间、特征空间与语义空间3个层面对生成图像与类别中心的差异进行度量, 剔除低质量样本, 保留高置信度样本, 提升训练数据的整体质量与语义可靠性。

在阈值敏感性分析中发现, 筛选阈值的变化对模型性能具有明显影响: 当筛选条件过于严格时, 保留下来的生成样本数量不足; 当筛选条件过于宽松时, 噪声样本被过多保留, 模型性能反而下降。适中的阈值区间能够在样本数量与质量之间取得平衡, 使生成样本既保持语义一致性, 又具备一定的视觉多样性。实验统计结果显示, 本文最终生成了48,536张图像样本, 经多尺度筛选机制剔除了12,547张低质量样本, 这些被剔除的样本主要表现为语义漂移或结构失真等特征。

在特征提取部分, Diff-SCC模型引入了SCConv结构以增强深层特征学习能力。该模块通过联合建模空间与通道维度, 有效强化了模型对动物前景区域的关注能力, 减少冗余特征干扰, 并显著提升了特征利用效率。相比传统堆叠卷积的方式, SCConv模块结构更为紧凑, 在保证表征能力的同时降低了计算成本, 使模型在识别精度与效率之间实现更优平衡。

尽管Diff-SCC模型在偏态分布的野生动物图像识别任务中表现出较好的效果, 但在实验中, 部分低频类别仍会被误识为高频类别。例如, 猞猁在雪地背景中部分样本被误识为野猪或豹猫(*Prionailurus bengalensis*), 主要是由于二者毛色与体型特征相近; 环颈雉因体态较小且羽色与环境对比度较低, 偶尔被误判为北松鼠(*Sciurus vulgaris*)或貉(*Nyctereutes procyonoides*); 中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)样本数量极少, 其生成样本在纹理细节上存在缺失, 也易被识别为马鹿等高频类物种。总体来看, 这些错误主要源于跨类形态相似与低频样本特征不足, 说明模型在细粒度区分和低频类别极度稀缺的情形下仍具有一定局限性。

此外, 本文在语义引导数据增强中采用了人工设计的提示模板, 以确保生成样本的语义一致性和可控性。然而, 不同提示模板可能对生成结果的多样性和识别准确率产生影响。未来研究可进一步评估不同提示策略对生成样本与下游识别性能的影响, 以更全面地提升模型的稳定性与泛化表现。

ORCID

王丽凤 https://orcid.org/0000-0001-9979-3183
王德港 https://orcid.org/0000-0001-7524-1392

参考文献

Aimar ES, Jonnarth A, Felsberg M, Kuhlmann M (2023) Balanced product of calibrated experts for long-tailed recognition. In: 2023 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 19967–19977. Vancouver, Canada.

Cao KD, Wei C, Gaidon A, Arechiga N, Ma TY (2019) Learning imbalanced datasets with label-distribution-aware margin loss. In: 2019 Annual Conference on Neural Information Processing Systems (NeurIPS), pp. 1565–1576. Vancouver, Canada.

Chen JH, Su B (2023) Transfer knowledge from head to tail: Uncertainty calibration under long-tailed distribution. In: 2023 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 19978–19987. Vancouver, Canada.

Chen XH, Zhou YC, Wu DY, Yang CL, Li B, Hu QH, Wang WP (2023) AREA: Adaptive reweighting via effective area for long-tailed classification. In: 2023 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 19277–19287. Vancouver, Canada.

Cui JQ, Liu S, Tian ZT, Zhong ZS, Jia JY (2023) ResLT: Residual learning for long-tailed recognition. IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence, 45, 3695–3706.

Cui JQ, Zhong ZS, Liu S, Yu B, Jia JY (2021) Parametric contrastive learning. In: 2021 IEEE/CVF International Conference on Computer Vision (ICCV), pp. 695–704.

Montreal, Canada.

Cunha F, dos Santos EM, Colonna JG (2023) Bag of tricks for long-tail visual recognition of animal species in camera-trap images. Ecological Informatics, 76, 102060.

Deng CX, Li DF, Ji L, Zhang CY, Li BC, Yan HY, Zheng JY, Wang LF, Zhang JG (2025) ChatDiff: A ChatGPT-based diffusion model for long-tailed classification. Neural Networks, 181, 106794.

Fabian Z, Miao ZQ, Li CY, Zhang YH, Liu ZW, Hernández A, Montes-Rojas A, Escucha R, Siabatto L, Link A, Arbeláez P, Dodhia R, Ferres LF (2023) Multimodal foundation models for zero-shot animal species recognition in camera trap images. arXiv, doi:10.48550/arXiv.2311.01064.

Gu JQ, Chen JP, Lai JS (2024) Application of large language models in biodiversity research. Biodiversity Science, 32, 24258. (in Chinese with English abstract) [谷际岐, 陈建平, 赖江山 (2024) 大语言模型在生物多样性研究中的应用. 生物多样性, 32, 24258.]

Guo YT, Li SC, Wang Z, Xie Y, Yang X, Zhou GJ, You CH, Zhu SN, Gao JX (2025) Coverage and distribution of national key protected wild species in China's nature reserves. Biodiversity Science, 33, 24423. (in Chinese with English abstract) [郭雨桐, 李素萃, 王智, 解焱, 杨雪, 周广金, 尤春赫, 朱萨宁, 高吉喜 (2025) 全国自然保护地对国家重点保护野生物种的覆盖度及其分布状况. 生物多样性, 33, 24423.]

He KM, Zhang XY, Ren SQ, Sun J (2016) Deep residual learning for image recognition. In: 2016 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 770–778. Las Vegas, USA.

Hernandez A, Miao ZQ, Vargas L, Beery S, Dodhia R, Arbelaez P (2024) Pytorch-Wildlife: A collaborative deep learning framework for conservation. arXiv, doi:10.48550/arXiv.2405.12930.

Ho J, Jain A, Abbeel P (2020) Denoising diffusion probabilistic models. Advances in Neural Information Processing Systems, 33, 6840–6851.

Jin Y, Li MK, Lu Y, Cheung YM, Wang HZ (2023) Long-tailed visual recognition via self-heterogeneous integration with knowledge excavation. In: 2023 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 23695–23704. Vancouver, Canada.

Kim J, Woo S, Park B, Kim C (2022) Temporal flow mask attention for open-set long-tailed recognition of wild animals in camera-trap images. In: 2022 IEEE International Conference on Image Processing (ICIP), pp. 2152–2156. Bordeaux, France.

Li JF, Wen Y, He LH (2023) SCConv: Spatial and channel reconstruction convolution for feature redundancy. In: 2023 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 6153–6162. Vancouver, Canada.

Li MK, Cheung YM, Lu Y (2022) Long-tailed visual recognition via Gaussian clouded logit adjustment. In: 2022 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 6929–6938. New Orleans, USA.

Li X, Wang WH, Hu XL, Yang J (2019) Selective kernel networks. In: 2019 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 510–519. Long Beach, USA.

Mangla P, Singh M, Sinha A, Kumari N, Balasubramanian VN, Krishnamurthy B (2020) Charting the right manifold: Manifold Mixup for few-shot learning. In: 2020 IEEE/CVF Winter Conference on Applications of Computer Vision (WACV), pp. 2207–2216. Snowmass Village, USA.

Miao ZQ, Gaynor KM, Wang JY, Liu ZW, Muellerklein O, Norouzzadeh MS, McInturff A, Bowie RCK, Nathan R, Yu SX, Getz WM (2019) Insights and approaches using deep learning to classify wildlife. Scientific Reports, 9, 8137.

Miao ZQ, Liu ZW, Gaynor KM, Palmer MS, Yu SX, Getz WM (2021) Iterative human and automated identification of wildlife images. Nature Machine Intelligence, 3, 885–895.

Mugerwa B, Niedballa J, Planillo A, Sheil D, Kramer-Schadt S, Wilting A (2024) Global disparity of camera trap research allocation and defaunation risk of terrestrial mammals. Remote Sensing in Ecology and Conservation, 10, 121–136.

Norman DL, Bischoff PH, Wearn OR, Ewers RM, Rowcliffe JM, Evans B, Sethi S, Chapman PM, Freeman R (2023) Can CNN-based species classification generalise across variation in habitat within a camera trap survey? Methods in Ecology and Evolution, 14, 242–251.

Qi JD, Zheng SZ, Chen ZY, Ma ZT (2024) Wildlife image recognition of infrared cameras in Beijing area based on an improvement ConvNeXt model. Scientia Silvae Sinicae, 60(8), 33–45. (in Chinese with English abstract) [齐建东, 郑尚姿, 陈子仪, 马鐘添 (2024) 基于ConvNeXt的北京地区红外相机野生动物图像识别改进模型构建. 林业科学, 60(8), 33–45.]

Radford A, Kim JW, Hallacy C, Ramesh A, Goh G, Agarwal S, Sastry G, Askell A, Mishkin P, Clark J, Krueger G, Sutskever I (2021) Learning transferable visual models from natural language supervision. In: 2021 Proceedings of Machine Learning Research (PMLR), pp. 8748–8763. Virtual meeting.

Rangwani H, Jaswani N, Karmali T, Jampani V, Babu RV (2022) Improving GANs for long-tailed data through group spectral regularization. In: 2022 European Conference on Computer Vision (ECCV), pp. 426–442. Tel Aviv, Israel.

Ren JW, Yu CJ, Sheng SN, Ma X (2020) Balanced meta-softmax for long-tailed visual recognition. In: 2020 Annual Conference on Neural Information Processing Systems (NeurIPS), pp. 4175–4186. Virtual meeting.

Rombach R, Blattmann A, Lorenz D, Esser P, Ommer B (2022) High-resolution image synthesis with latent diffusion models. In: 2022 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 10684–10695. New Orleans, USA.

Senior RA, Oliveira BF, Dale J, Scheffers BR (2022) Wildlife

trade targets colorful birds and threatens the aesthetic value of nature. Current Biology, 32, 4299–4305.

Shi JX, Wei T, Xiang Y, Li YF (2023) How re-sampling helps for long-tail learning? Advances in Neural Information Processing Systems, 36, 75669–75687.

Tabak MA, Norouzzadeh MS, Wolfson DW, Sweeney SJ, Vercauteren KC, Snow NP, Halseth JM, Di Salvo PA, Lewis JS, White MD, Teton B, Beasley JC, Schlichting PE, Bougthon RK, Wight B, Newkirk ES, Ivan JS, Odell EA, Brook RK, Lukcas PM, Moeller AK, Mandeville EG, Clune J, Miller RS (2019) Machine learning to classify animal species in camera trap images: Applications in ecology. Methods in Ecology and Evolution, 10, 585–590.

Tuia D, Kellenberger B, Beery S, Costelloe BR, Zuffi S, Risse B, Mathis A, Mathis MW, van Langevelde F, Burghardt T, Kays R, Klinck H, Wikelski M, Couzin ID, van Horn G, Crofoot MC, Stewart CV, Berger-Wolf T (2022) Perspectives in machine learning for wildlife conservation. Nature Communications, 13, 792.

Wang LF, Wang S, Deng CX, Zhu HW, Tian Y, Zhang JG (2025) DeLoCo: Decoupled location context-guided framework for wildlife species classification using camera trap images. Ecological Informatics, 85, 102949.

Wang XD, Yu SX (2021) Tied Block convolution: Leaner and better CNNs with shared thinner filters. In: 2021 Proceedings of the AAAI Conference on Artificial Intelligence (AAAI), pp. 10227–10235. Virtual meeting.

Wu YX, He KM (2018) Group normalization. In: 2018 European Conference on Computer Vision (ECCV), pp. 3–19. Munich, Germany.

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

Xu Q, Xie YH (2024) Automatic individual tracking method of Amur tiger based on attention mechanism fusion of multiple features. Biodiversity Science, 32, 23409. (in Chinese with English abstract) [许群, 谢永华 (2024) 基于注意力机制融合多特征的东北虎个体自动跟踪方法. 生物多样性, 32, 23409.]

Yang L, Jiang H, Song Q, Guo J (2022) A survey on long-tailed visual recognition. International Journal of Computer Vision, 130, 1837–1872.

Zhang CC, Li DF, Zhang JG (2024) Wildlife images recognition method based on Wasserstein distance and correlation alignment transfer learning. Scientia Silvae Sinicae, 60(8), 25–32. (in Chinese with English abstract) [张长春, 李大方, 张军国 (2024) 基于Wasserstein距离和相关对齐迁移学习的野生动物图像识别方法. 林业科学, 60(8), 25–32.]

Zhang CS, Almpanidis G, Fan GJ, Deng BQ, Zhang YB, Liu J, Kamel A, Soda P, Gama J (2025) A systematic review on long-tailed learning. IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems, 36, 13670–13690.

Zhang QY, Yi XL, Guo JL, Tang YD, Feng T, Liu R (2023) A few-shot rare wildlife image classification method based on style migration data augmentation. Ecological Informatics, 77, 102237.

Zhang XY, Zhang HL, Han YY, Weng Q, Yuan ZR, Yao Y (2022) Research progress of the wildlife monitoring and identification based on deep learning. Journal of Wildlife, 43, 251–258. (in Chinese with English abstract) [张雪莹, 张浩林, 韩莹莹, 翁强, 袁峥嵘, 姚远 (2022) 基于深度学习的野生动物监测与识别研究进展. 野生动物学报, 43, 251–258.]

Zhang YF, Hooi B, Hong LQ, Feng JS (2022) Self-supervised aggregation of diverse experts for test-agnostic long-tailed recognition. In: 2022 Annual Conference on Neural Information Processing Systems (NeurIPS), pp. 34077–34090. New Orleans, USA.

Zhang YF, Kang BY, Hooi B, Yan SC, Feng JS (2023) Deep long-tailed learning: A survey. IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence, 45, 10795–10816.

Zhao QH, Dai YL, Li H, Hu W, Zhang F, Liu J (2024) LTGC: Long-tail recognition via leveraging LLMs-driven generated content. In: 2024 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), pp. 19510–19520. Seattle, USA.

Zhu HW, Tian Y, Zhang JG (2022) Class incremental learning for wildlife biodiversity monitoring in camera trap images. Ecological Informatics, 71, 101760.

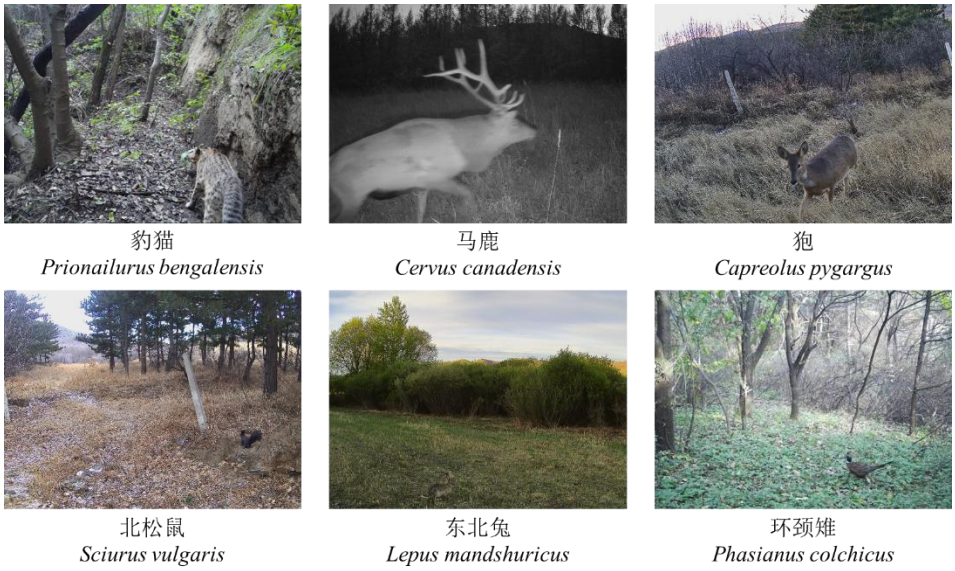
Zhu JY, Park T, Isola P, Efros AA (2017) Unpaired image-to-image translation using cycle-consistent adversarial networks. In: 2017 Proceedings of the IEEE International Conference on Computer Vision (ICCV), pp. 2242–2251. Venice, Italy.

(责任编委: 乔慧捷　责任编辑: 闫文杰)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025256

纪林, 邓宸迅, 王丽凤, 王德港, 王建涛, 于永永, 张军国 (2026) 基于 Diff-SCC 模型的偏态分布野生动物识别方法. 生物多样性, 34, 25256.
https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025256



附录1　内蒙古乌兰坝国家级自然保护区野生动物数据集部分样例

Appendix 1　Sample data from the Inner Mongolia Ulanba National Nature Reserve Wildlife Dataset

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (2): 25225, pages 1–15
doi: 10.17520/biods.2025225
cstr: 32101.14.biods.2025225

•生物编目•

浙江鱼类多样性：编目、分布与保护

章旭日[1], 罗标[2], 赵彤[2], 黄丹[1], 艾为明[1*]

1. 温州医科大学检验医学院(生命科学学院), 浙江温州 325035; 2. 国家林业和草原局华东调查规划院, 杭州 310019

摘要: 鱼类是水生生态系统的重要组成部分，也是人类赖以生存的重要生物资源。浙江水系复杂、海域辽阔，鱼类资源十分丰富，但目前尚缺乏对全省鱼类多样性的系统总结，汇编一份完善的名录资料对鱼类资源保护和利用具有重要意义。本文基于文献资料、调查记录及最新分类学成果，以《浙江省淡水鱼类名录概况与分析》和《浙江海洋鱼类志》为基础整理编制了《浙江鱼类分类与分布名录》，并对物种分布格局和保护现状进行了探讨。本文修订了原名录中118种鱼类的分类及分布情况，并在此基础上增补237种。截至2024年12月31日，浙江省共有鱼类3纲46目257科659属1,148种(含13种外来种)，物种组成以鲈形目(395种)、鲤形目(130种)、鲇形目(72种)、鲽形目(71种)和鲀形目(53种)为主，共占全省鱼类物种数的62.80%。全省共有土著内陆鱼类201种，钱塘江(含曹娥江)水系(155种)和瓯江水系(136种)分布最多；另有土著海洋鱼类934种。八大水系之间土著内陆鱼类的共有种较多，群落平均相似度指数均大于0.650。鱼类区系聚类分析结果显示，当相似距离为0.5水平时，苕溪、运河水系聚为一类，甬江、椒江(灵江)、瓯江、飞云江、鳌江水系聚为一类，钱塘江(含曹娥江)水系独为一类。全省共有121种土著鱼类受到国家级保护或处于受胁状态，其中列入《国家重点保护野生动物名录》的共14种，列入CITES附录的共32种，被《IUCN濒危物种红色名录》和《中国生物多样性红色名录》评估为易危(VU)及以上等级的物种分别有104种和16种。针对浙江省鱼类资源现状，建议加强物种研究、栖息地保护、科教宣传等。

关键词: 鱼类；物种名录；分类修订；分布格局；生物多样性；保护；浙江

章旭日，罗标，赵彤，黄丹，艾为明 (2026) 浙江鱼类多样性：编目、分布与保护. 生物多样性，34，25225. doi: 10.17520/biods.2025225; cstr: 32101.14.biods.2025225.
Zhang XR, Luo B, Zhao T, Huang D, Ai WM (2026) Fish diversity of Zhejiang Province: Inventory, distribution and conservation. Biodiversity Science, 34, 25225. doi: 10.17520/biods.2025225; cstr: 32101.14.biods.2025225.

Fish diversity of Zhejiang Province: Inventory, distribution and conservation

Xuri Zhang[1], Biao Luo[2], Tong Zhao[2], Dan Huang[1], Weiming Ai[1*]

1 *School of Laboratory Medicine and Life Sciences, Wenzhou Medical University, Wenzhou, Zhejiang 325035, China*
2 *East China Academy of Inventory and Planning of National Forestry and Grassland Administration, Hangzhou 310019, China*

ABSTRACT

Aims: Zhejiang Province features complex water systems and extensive sea area that support high fish diversity. However, comprehensive studies on fish diversity in this region remain insufficient. To update and refine the fish species checklist of Zhejiang Province, we summarize taxonomic revisions for each taxon, species geographical distribution patterns, and their conservation status.

Methods: Based on existing literature, survey records and updated taxonomic and systematic findings, we revised the fish species checklist and distribution information of Zhejiang Province since the publication of *Species checklist of freshwater fishes in Zhejiang Province* and *Marine Fishes of Zhejiang Province*. The average similarity index (*S*) and cluster analysis were employed to examine the relationships among native inland fish communities across eight major water systems.

Results: The classification and distribution of 118 fish species in the original checklist were revised, and 237 species

收稿日期 Received: 2025-06-17; 接受日期 Accepted: 2025-12-15
基金项目: 温州市科技局项目(S20170002)、温州市海洋预报台横向项目(KJHX2019)和杭州市创建国际湿地城市申报认证服务项目(ZJCT7-LSJ2022-01)
Supported by the Wenzhou Science and Technology Bureau Project (S20170002), Wenzhou Marine Forecast Station Horizontal Project (KJHX2019), and Hangzhou International Wetland City Accreditation Application Service Project (ZJCT7-LSJ2022-01)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: youmeawm@wmu.edu.cn

were added in our study. As of 31 December 2024, 1,148 fish species (including 13 alien species) were recorded in Zhejiang, belonging to 659 genera, 257 families, 46 orders, and 3 classes. The dominant orders are Perciformes (395 species), Cypriniformes (130 species), Scorpaeniformes (72 species), Pleuronectiformes (71 species), and Tetraodontiformes (53 species), collectively accounting for 62.80% of Zhejiang's total fish species. There are 201 native inland fish species in Zhejiang, with the highest species richness observed in the Qiantang River (including Cao'e River) (155 species) and the Oujiang River (136 species); additionally, 934 native marine fish species are distributed in the region. The average similarity index of native inland fish communities among eight water systems exceeds 0.650. Cluster analysis of fish fauna shows that at a similarity distance of 0.5, the Tiaoxi River and the Grand Canal form one cluster; the Yongjiang River, Jiaojiang River (Lingjiang River), Oujiang River, Feiyun River, and Aojiang River form another; while the Qiantang River (including Cao'e River) forms a distinct cluster. Among Zhejiang's fishes, 121 native species are under state protection or considered threatened. Of these, 14 species are listed in the List of State Key Protected Wild Animals, 32 species are included in the CITES Appendices, 104 species are assessed as Vulnerable (VU) or above on the *IUCN Red List of Threatened Species*, and 16 species are similarly classified on *China's Red List of Biodiversity*.

Conclusion: Zhejiang harbors abundant fish resources. Based on their current status, we suggest strengthening species research, habitat protection, and scientific publicity. This updated checklist will facilitate research and law enforcement, and provide foundational data for fish conservation and sustainable utilization.

Key words: fishes; species checklist; taxonomic revision; distribution pattern; biodiversity; conservation; Zhejiang

最早科学报道浙江鱼类的文献可追溯至1803年法国博物学家Bernard Germain Étienne de Lacépède出版的《鱼类自然史》(*Histoire Naturelle des Poissons*), 书中记述了浙江所产*Cyprinus carpio* (现中文名为鲤)和*Cyprinus auratus* (现名为鲫*Carassius auratus*) (Lacépède, 1803)。1842年, 丹麦医生和博物学家Theodore Edward Cantor发表《舟山概况及其动植物区系》(*General features of Chusan, with remarks on the flora and fauna of that island*), 记述了舟山鱼类14种, 内有9个新种, 其中*Cobitis anguillicaudata* (现名为泥鳅*Misgurnus anguillicaudatus*)、*Macropodus ocellatus* (现中文名为圆尾斗鱼)、*Channa argus* (现中文名为乌鳢)、*Periophthalmus modestus* (现中文名为弹涂鱼)、*Hemirhamphus intermedius* (现名为间下鱵*Hyporhamphus intermedius*)仍为有效种(Cantor, 1842)。1844年, 英国医生和博物学家John McClelland描述了由英国军医George Ranken Playfair采集于舟山和宁波的鱼类21种, 内有15个新种, 但目前仅有*Holocentrum maculatum* (现名为中国花鲈*Lateolabrax maculatus*)和*Trigla spinose* (现名为棘绿鳚鱼*Chelidonichthys spinosus*)为有效种(McClelland, 1844)。1845年, 英国鱼类学家John Richardson发表了在舟山和广州均有采集的2个鱼类新种: *Silurus xanthosteus* (现为鲇*Silurus asotus*的异名)和*Tetrodon bimaculatus* (现名为双斑东方鲀*Takifugu bimaculatus*) (Richardson, 1845)。

1868年, 英国动物学家Albert Charles Lewis Gotthilf Günther出版《大英博物馆鱼类名录》(*Catalogue of the Fishes in the British Museum*), 记述了浙江产的2个鱼类新种: *Aphyocypris chinensis* (现中文名为中华细鲫)和*Rhodeus sinensis* (现中文名为中华鳑鲏) (Günther, 1868)。1874年, 法国鱼类学家Henri Émile Sauvage和外交官Claude Philibert Dabry de Thiersant发表《中国淡水鱼类志》(*Notes sur les poissons des eaux douces de Chine*), 描述了采集于浙江的3个鱼类新种: *Rasbora blanchardi* (现为马口鱼*Opsariichthys bidens*的异名)、*Eleotris davidi* (现为河川沙塘鳢*Odontobutis potamophilus*的异名)、*Gobius davidi* (现名为戴氏吻虾虎鱼*Rhinogobius davidi*) (Sauvage & Dabry de Thiersant, 1874)。1881年, 德国博物学家Wilhelm Carl Hartwig Peters报道了来自宁波的鱼类标本, 共82种, 内有2个新种: *Otolithus fauvelii* (现为鮸*Miichthys miiuy*的异名)和*Distoechodon tumirostris* (现中文名为圆吻鲴) (Peters, 1881)。1901年, 英国动物学家George Albert Boulenger发表了由英国茶商和鸟类学家Frederick William Styan采集于宁波的4个鱼类新种: *Crossochilus styani* (现为光唇鱼*Acrossocheilus fasciatus*的异名)、*Opsariichthys acanthogenys* (现名为棘颊鱲*Zacco acanthogenys*)、*Gobio nummifer* (现名为似鳈*Belligobio nummifer*)、

Homalosoma stenosoma (现名为原缨口鳅*Vanmanenia stenosoma*) (Boulenger, 1901)。1925年, 英国鱼类学家John Richard Norman描述了采集于温州的鱼类新种*Pteroplatea bimaculata* (现名为双斑燕魟*Gymnura bimaculata*) (Norman, 1925)。

20世纪20年代, 我国学者开始从事浙江鱼类研究并发表论文。1927年, 美国鱼类学家Barton Warren Evermann和我国动物学家寿振黄合作发表《中国东部鱼类及新种描述》(*Fishes from Eastern China, with descriptions of new species*), 涉及杭州、诸暨、宁波、温州鱼类31种, 其中*Hemigaleus pingi* (现为皱唇鲨*Triakis scyllium*的异名)、*Kendallia goldsboroughi* (现为鳐*Hemiculter leucisculus*的异名)、*Squaliobarbus jordani* (现为赤眼鳟*Squaliobarbus curriculus*的异名)、*Ctenogobius clarki* (现名为喀氏吻虾虎鱼*Rhinogobius clarki*)作为新种描述(Evermann & Shaw, 1927)。1930年, 寿振黄发表嘉兴、新昌鱼类28种, 内有4个新种: 盎堂鱼*Pseudobagrus ondon* (现为条纹拟鲿*Tachysurus taeniatus*的异名)、浙江马口*Opsariichthys chekianensis* (现为马口鱼*Opsariichthys bidens*的异名)、嘉兴白鱼*Culter kashinensis* (分类地位不明, 现可能为杂交种)、沙壳鱼*Hemibarbus shingtsonensis* (现为长吻鮈*Hemibarbus longirostris*的异名) (Shaw, 1930)。1929–1932年, 伍献文在巴黎大学攻读博士期间发表了数个浙江产的鱼类新(变)种, 如《中国鱼类新种描述》(*Description de poissons nouveaux de Chine*)中采集于天台山的*Parasilurus asotus* var. *longus* (现为鲇*Silurus asotus*的异名)和*Botia tientainensis* (现名为天台薄鳅*Leptobotia tientainensis*) (Wu, 1930), 《中国浙江淡水鱼类名录》(*Liste des poissons d'eau douce du Tchékiang (Chine)*)中的*Paraleucogobio cheni* (现为长吻鮈*Hemibarbus longirostris*的异名)和*Barilius roulei* (现名为黑线鳌*Atrilinea roulei*) (Wu, 1931), 其博士论文中采集于温州的*Cynoglossus sinicus* (现中文名为中华舌鳎) (Wu, 1932)。1931年, 朱元鼎发表《中国鱼类索引》(*Index piscium sinensium*), 其中涉及不少浙江鱼类(Chu, 1931a); 同年又发表《中国鱼类学论丛》(*Contributions to the ichthyology of China*), 记述了采集于天目山的2个鱼类新种: *Barilius chenchiwei* (现为黑线鳌*Atrilinea roulei*的异名)和*Leucogobio tienmusanensis* (现为细纹颌须鮈*Gnathopogon taeniellus*的异名) (Chu, 1931b)。1932年, 朱元鼎出版《西湖鱼类志》(*Fishes of the West Lake*), 记述了杭州西湖鱼类32种, 内有1个新种, 为西湖戈鳘(*Gobio sihuensis*) (现为亮银鮈*Squalidus nitens*的异名) (朱元鼎, 1932); 后又发表了采集于舟山的鱼类新种*Lagocephalus pseudommus* (现名为假睛东方鲀*Takifugu pseudommus*) (Chu, 1935)。

1933年, 王以康发表《浙江鱼类初志(软骨鱼类)》(*Preliminary notes on the fishes of Chekiang (Elasmobranches)*), 详细记述了浙江软骨鱼类34种, 内有1个新种, 为*Rhynchobatus yentinensis* (分类地位不明, 现可能为平滑尖犁头鳐*Rhynchobatus laevis*) (Wang, 1933)。1935年, 王以康发表《浙江鱼类初志(等椎类, 无腹鳍类, 愈椎类)》(*Preliminary notes on the fishes of Chekiang (Isospondyli, Apodes & Plectospondyli)*), 详细记述了浙江硬骨鱼类85种, 内有5个新种, 分别为*Hemibarboides tientaiensis* (现为似鲿*Belligobio nummifer*的异名)、*Pseudogobio tafangensis* (现名为建德小鳔鮈*Microphysogobio tafangensis*)、*Nicholsiculter wui* (现名为伍氏半鳌*Hemiculterella wui*)、*Hemiculter kinghwaensis* (现名为金华拟鳌*Pseudohemiculter kinghwaensis*)、*Acrossocheilus wenchowensis* (现中文名为温州光唇鱼) (Wang, 1935)。1936年, 美国鱼类学家Albert William Christian Theodore Herre和我国鱼类学家林书颜合作发表《钱塘江鱼类志》(*Fishes of the Tsien Tang River system*), 报道了钱塘江鱼类86种, 内有3个新种, 分别为陈氏鳅(*Nemacheilus cheni*) (分类地位不明, 现可能为某种副沙鳅*Parabotia* sp.)、兰溪光片鱼(*Acanthorhodeus lanchiensis*) (现已修订为齐氏副田中鳔*Paratanakia chii*)、沙鳅(*Oreonectes sayu*) (现为北鳅*Lefua costata*的异名) (Herre & Lin, 1936)。1931–1938年, 方炳文发表了若干浙江产的新种, 如*Gobiobotia longibarba* (现中文名为长须鳅鮀)、董氏石虎鱼(*Gobiobotia tungi*) (现中文名为董氏鳅鮀)、*Leptobotia tchangi* (现中文名为张氏薄鳅)、嵊县胡氏鮈(*Huigobio chenhsienensis*) (现中文名为胡鮈)等(Fang & Wang, 1931; Fang, 1933, 1936,

1938)。1940年, Herre发表了采集于舟山定海的鱼类新种*Ctenogobius chusanensis* (现名为舟山缰虾虎鱼*Amoya chusanensis*) (Herre, 1940)。

1949–1966年, 亦有不少涉及浙江鱼类的著作和新种发表, 其中仍为有效种的有: 《中国软骨鱼类志》中记述的光魟(*Dasyatis laevigata*) (现名为光半魟*Hemitrygon laevigata*) (朱元鼎, 1960), 《东海鱼类志》中记述的四带缁鲤(*Upeneus quadrilineatus*)、小眼细棘虾虎鱼(*Acentrogobius microps*)、大鳞沟虾虎鱼(*Oxyurichthys macrolepis*)、大青弹涂鱼(*Scartelaos gigas*) (朱元鼎等, 1963), 《中国鲤科鱼类志(上卷)》中记述的多鳞刺鳑鲏(*Acanthorhodeus polylepis*) (现名为多鳞鱊*Acheilognathus polylepis*) (伍献文, 1964)。1976年至今, 浙江鱼类研究迎来繁荣时期, 期间有大量文献出版(如《浙江动物志: 淡水鱼类》《浙江海洋鱼类志》《浙江南部海洋鱼类图鉴(卷一)》《浙江省鱼类原色图集(上册)》等) (毛节荣等, 1991; 赵盛龙等, 2016; 陈伟峰等, 2023; 原居林等, 2023)及新物种报道, 如少耙鰁鲏(*Gobiobotia paucirastella*)、钱江鱎(*Hemibarbus qianjiangensis*)、乌岩岭吻虾虎鱼(*Rhinogobius wuyanlingensis*)、中国鳢(*Sillago sinica*)、苕溪鱵(*Zacco tiaoxiensis*)、东海乌塘鳢(*Bostrychus donghaiensis*)等(郑米良和严纪平, 1986; 陈马康等, 1990; Yang et al., 2008; Gao et al., 2011; 张琰等, 2023; Zhang et al., 2024)。

《浙江动物志: 淡水鱼类》和《浙江海洋鱼类志》为目前介绍浙江鱼类最为详细的著作, 前者共记述淡水鱼类1纲14目34科100属185种(含9种外来种), 后者共记述海洋鱼类3纲43目208科498属732种(毛节荣等, 1991; 赵盛龙等, 2016)。由于《浙江动物志: 淡水鱼类》出版时间较为久远, 期间不断有新记录种和新物种发现, 再者鱼类分类学研究进展迅速, 该著作已不能完全反映浙江省淡水鱼类资源状况, 由此章旭日等(2022)对其修订补充形成了《浙江省淡水鱼类名录概况与分析》, 文中共记录浙江淡水鱼类2纲17目44科133属277种(含20种外来种), 但未就水系分布情况进行整理和分析。目前, 有关浙江全域鱼类多样性和分布未见系统报道, 许多鱼类新记录散落在论文、著作和科考报告中, 再者部分鱼类的分类地位发生了变动, 物种受胁等级和保护级别亦有变化, 因此亟需对浙江省鱼类名录进行更新和完善。

本文在《浙江省淡水鱼类名录概况与分析》和《浙江海洋鱼类志》的基础上, 通过收集分析近十余年的研究资料, 吸收国内外研究新成果, 确定物种的有效性和分类地位, 同时结合本课题组的调查记录等, 对浙江鱼类名录进行系统整理和修订, 并在此基础上对物种的分布格局和保护现状进行探讨。本文旨在展现浙江省鱼类资源现状, 所汇编的名录以期方便科研、监测、执法人员使用, 为鱼类多样性保护、管理和利用提供本底资料和参考。

1 材料与方法

1.1 研究区水域概况

浙江地势由西南向东北呈阶梯状倾斜, 西南以山地为主, 中部以丘陵为主, 东北部是低平的冲积平原。浙江水系受山脉分布和地貌限制, 自成独立的体系。自北而南主要有八大水系, 包括注入太湖的苕溪水系(流经杭州青山湖), 与苕溪共同沟通杭嘉湖平原河网的京杭大运河水系(浙江段) (流经嘉兴南湖、杭州西湖), 横贯浙西至浙东经杭州湾注入东海的钱塘江(含曹娥江)水系(流经杭州千岛湖、绍兴鉴湖), 以及浙东甬江(流经宁波东钱湖)、浙南椒江(灵江)、瓯江、飞云江和鳌江入海水系; 除钱塘江支流新安江有较长一段源出皖南, 其余均分布在省内(毛节荣等, 1991; 符宁平和闫彦, 2009)。此外, 浙江还有舟山群岛河流、北仑水系、象山港沿海河流、三门湾沿海河流、洞港沿海水系、金清港水系、乐清湾沿海河流、瓯南沿海河流等独流入海水系, 闽江水系上游支流(丽水庆元和龙泉段)、交溪(赛江)水系上游支流(丽水庆元和温州泰顺段)、鄱阳湖水系饶河(衢州开化段)和信江(衢州常山和江山段)上游支流等流出省境之外水系(浙江省水利厅, 2016)。除陆域复杂多样的水系外, 浙江还拥有26万km^{2}东海海域, 在这些广阔的水域中孕育着丰富的鱼类资源(毛节荣等, 1991; 赵盛龙等, 2016)。

1.2 物种名录编制

以《浙江省淡水鱼类名录概况与分析》和《浙江海洋鱼类志》中的名录为基础, 收集近年来浙江省鱼类分类及多样性相关资料(论文论著、标本信

息、本课题组调查记录、科考报告、数据库、政府报告、媒体报道、专家意见等), 参考新近的分类系统及分类学成果对原名录进行修订补充, 最后汇编形成《浙江鱼类分类与分布名录》。所有数据截至2024年12月31日。

本文纲(亚纲)级和目(亚目)级分类系统主要参考*Fishes of the World, 4th edn.* (Nelson, 2006)、《拉汉世界鱼类系统名典》(伍汉霖等, 2017)和《中国生物物种名录(第二卷): 动物·脊椎动物(V)·鱼类》(张春光等, 2020)。科级分类系统主要参考Betancur-R等(2017)和*Fishes of the World, 5th edn.* (Nelson et al., 2016), 鲤形目下各科分类遵循Tan和Armbruster (2018)、拟长尾鳕科和花鳉科参考《中国海洋及河口鱼类系统检索》(伍汉霖和钟俊生, 2021)、石斑鱼科参考《中国海洋鱼类图鉴》(刘敏等, 2024)。物种(属级和种级)的有效性, 主要参考《中国动物志》(李思忠和王惠民, 1995; 陈宜瑜, 1998; 褚新洛等, 1999; 乐佩琦, 2000; 张世义, 2001; 朱元鼎和孟庆闻, 2001; 伍汉霖和钟俊生, 2008; 刘静, 2016; 曹文宣, 2024)、《中国生物物种名录(第二卷): 动物·脊椎动物(V)·鱼类》(张春光等, 2020)、《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)、《中国淡水鱼类图鉴》(李帆等, 2024)、《中国海洋鱼类图鉴》(刘敏等, 2024)等文献进行核实, 如存在较大分歧再结合国际权威数据库FishBase (Froese & Pauly, 2025)、Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References (van der Laan et al., 2025), 采纳普遍认可的分类学观点。物种中文名的确定主要依据《中国生物物种名录》《中国动物志》和《拉汉世界鱼类系统名典》, 优先采用广泛使用且稳定的中文名, 若有分类变动则采用符合拉丁文原意的名字, 另将其他中文名置于后面以供参考。

物种收录标准: (1)权威鱼类名录、文献和数据库中记录的物种; (2)根据标本或照片鉴定的物种; (3)在野外可自我繁衍并形成一定规模的外来种; (4)对文献中明确记载但未能溯及具体分布地的物种按分布不详处理; (5)对文献中长期未发现且当前分布区远离浙江的物种暂不收录; (6)对来源不明和难以鉴定的标本及照片中的物种不予收录。

鱼类保护级别参照《国家重点保护野生动物名录》, 国际贸易管制级别参照《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES) (http://www.cites.org.cn/)。鱼类受胁等级参照《IUCN濒危物种红色名录》(IUCN, 2025)和《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)。

1.3 群落相似性分析

鱼类类群按照其生活史所需水体环境划分为内陆鱼类和海洋鱼类(张春光等, 2016, 2020), 并以此进行统计分析。选用平均相似度指数(S)比较八大水系间土著内陆鱼类群落相似性(宋小晶等, 2017), 计算公式为: $S = C(N_1 + N_2)/2N_1N_2$, 其中, C为比较水系共有种数, N_1和N_2分别为比较水系各自拥有的种数。因不考虑物种多度, 以各水系土著内陆鱼类分布有/无为矩阵, 应用平均聚类法对其进行聚类分析。所有统计和制图在Excel 2016和Origin 2024中完成。

2 结果

2.1 名录变化

《浙江省淡水鱼类名录概况与分析》和《浙江海洋鱼类志》中的鱼类名录共重复2纲、12目、21科、67种, 因此2个名录中的鱼类合计3纲48目231科942种(含20种外来种)。本文因增加物种而较原名录新增15科, 因分类变动拆分出15个新科(同时减少2科), 因删除物种而减少2目、2科, 修订1科(表1)。厘定了原名录中118个物种的分类及分布情况, 涉及属级修订、物种拆分、重新鉴定为新种、亚种提升为种、恢复物种有效性、同物异名、误定或无分布、学名订正、删除野外建群不详的外来种(附录1); 基于上述修订, 原淡水鱼类名录、海洋鱼类名录分别总体减少30种和2种(重复1种) (外来种总体减少12种)。在上述基础上增补237种, 其中漏记(2015年及以前) 17种、新分布(2016年及以后) 205种、分类修订新增6种(其中4种为2010年以来的新种)、新种4种、外来种5种(附录2), 最终形成《浙江鱼类分类与分布名录》(附录3)。截至2024年12月底, 浙江省共记录鱼类3纲46目257科659属1,148种(含13种外来种)。

2.2 物种组成

在浙江鱼类中, 盲鳗纲1目1科1属2种, 软骨鱼纲13目37科69属113种, 辐鳍鱼纲32目219科589属

表1　浙江省鱼类目级和科级变动

Table 1　Order and family changes of fishes in Zhejiang Province. + New added families due to species addition; ♣ New families due to taxonomic splitting; △ Misidentification; × Removed orders or families due to species deletion.

原名录所属分类 Previous classification	本文目和科 Current order and family	变动原因 Cause of change	参考文献 Reference
脂鲤目 Characiformes	–	× 因删除物种而删除	徐海根等, 2018
鲑形目 Salmoniformes	–	× 因删除物种而删除	徐海根等, 2018
–	原鲨科 Proscylliidae	+ 因增加物种而新增	蔡厚才, 2021
–	大海鲢科 Megalopidae	+ 因增加物种而新增	陈志俭等, 2016
–	蚓鳗科 Moringuidae	+ 因增加物种而新增	张洪亮等, 2013
–	遮目鱼科 Chanidae	+ 因增加物种而新增	蔡厚才, 2021
花鳅科 Cobitidae	沙鳅科 Botiidae	♣ 因分类变动拆出	Tan & Armbruster, 2018
爬鳅科 Balitoridae	腹吸鳅科 Gastromyzontidae	♣ 因分类变动拆出	Tan & Armbruster, 2018
–	条鳅科 Nemacheilidae	+ 因增加物种而新增	李帆等, 2024
鲤科 Cyprinidae	鲴科 Xenocyprididae	♣ 因分类变动拆出	Tan & Armbruster, 2018
鲤科 Cyprinidae	鱊科 Acheilognathidae	♣ 因分类变动拆出	Tan & Armbruster, 2018
鲤科 Cyprinidae	鮈科 Gobionidae	♣ 因分类变动拆出	Tan & Armbruster, 2018
鲤科 Cyprinidae	雅罗鱼科 Leuciscidae	♣ 因分类变动拆出	Tan & Armbruster, 2018
脂鲤科 Characidae	–	× 因删除物种而删除	徐海根等, 2018
长臀鮠科 Cranoglanididae	鮰科 Ictaluridae	△ 误定	伍汉霖等, 2017
鲑科 Salmonidae	–	× 因删除物种而删除	徐海根等, 2018
–	巨口光灯鱼科 Phosichthyidae	+ 因增加物种而新增	蔡厚才, 2021
长尾鳕科 Macrouridae	底尾鳕科 Bathygadidae	♣ 因分类变动拆出	Betancur-R et al., 2017
长尾鳕科 Macrouridae	拟长尾鳕科 Macrouroididae	♣ 因分类变动拆出	伍汉霖和钟俊生, 2021
–	海蛾鱼科 Pegasidae	+ 因增加物种而新增	蔡厚才, 2021
鲉科 Scorpaenidae	真裸皮鲉科 Tetrarogidae	♣ 因分类变动拆出	Betancur-R et al., 2017
鲉科 Scorpaenidae	平鲉科 Sebastidae	♣ 因分类变动拆出	Betancur-R et al., 2017
–	须蓑鲉科 Apistidae	+ 因增加物种而新增	陈伟峰等, 2023
鲉科 Scorpaenidae	毒鲉科 Synanceiidae	♣ 因分类变动拆出	Betancur-R et al., 2017
–	双边鱼科 Ambassidae	+ 因增加物种而新增	黎海丽, 2023[①]
狼鲈科 Moronidae	花鲈科 Lateolabracidae	♣ 因分类变动拆出	Betancur-R et al., 2017
鮨科 Serranidae	石斑鱼科 Epinephelidae	♣ 因分类变动拆出	刘敏等, 2024
–	后颌鰾科 Opistognathidae	+ 因增加物种而新增	许成玉等, 1980
–	梅鲷科 Caesionidae	+ 因增加物种而新增	吴伟志等, 2019
–	汤鲤科 Kuhliidae	+ 因增加物种而新增	吴伟志等, 2019
–	海鲫科 Embiotocidae	+ 因增加物种而新增	叶健亨等, 2017
–	线鳚科 Stichaeidae	+ 因增加物种而新增	陈健和赵盛龙, 2012
–	鳎科 Psettodidae	+ 因增加物种而新增	李思忠和王惠民, 1995
牙鲆科 Paralichthyidae	花鲆科 Tephrinectidae	♣ 因分类变动拆出	伍汉霖和钟俊生, 2021
鲽科 Pleuronectidae	瓦鲽科 Poecilopsettidae	♣ 因分类变动拆出	Betancur-R et al., 2017

1,033种(含13种外来种)。科数≥ 10的目有: 鲈形目(79科)、鲉形目(17科)、鳗鲡目(10科)、鲤形目(10科)、鲛鳚目(10科)和鲽形目(10科), 共占全省科数的52.92%。物种数≥ 50的目有: 鲈形目(395种)、鲤形目(130种)、鲉形目(72种)、鲽形目(71种)和鲀形目(53种), 共占全省物种数的62.80%。物种数≥ 25的科有: 虾虎鱼科(69种)、鲴科(37种)、鮈科(33种)、鲹科(31种)和石首鱼科(26种), 共占全省物种数的17.07%

① 黎海丽 (2023) 浙江海域四个新纪录鱼种的形态学与DNA条形码研究. 硕士学位论文, 浙江海洋大学, 浙江舟山.

(附录3, 附录4)。

2.3 物种分布

浙江有土著内陆鱼类201种(不含12种外来种), 土著海洋鱼类934种(不含1种外来种)。在土著内陆鱼类中, 分布于八大水系的有186种, 钱塘江(含曹娥江)水系(155种)和瓯江水系(136种)分布的种类最多, 其次为苕溪水系(114种)、飞云江水系(109种)、椒江(灵江)水系(100种), 甬江水系(94种)、鳌江水系(91种)、运河水系(78种)分布的种类相对较少, 上述水系均有分布的有52种(图1a, 附录5); 此外, 有9种仅分布于丽水的闽江水系上游支流, 6种仅分布于衢州的鄱阳湖水系上游支流(附录5)。从八大水系土著内陆鱼类群落相似性看, 飞云江与椒江(灵江) (S = 0.882)、鳌江(S = 0.877)、瓯江水系(S = 0.876)的相似性最高, 运河与瓯江(S = 0.686)、鳌江水系(S = 0.679)的相似性最低(图1a)。将浙江省八大水系作为一个独立的自然地理单元, 进行土著内陆鱼类区系聚类分析, 结果显示在相似距离为0.6水平时, 可以将这些水系分为两大类: 钱塘江(含曹娥江)水系独为一类, 其他水系聚为一类。在相似距离为0.5水平时, 可以将这些水系分为三大类: 浙北的苕溪、运河水系聚为一类, 浙东的甬江和浙南的椒江(灵江)、瓯江、飞云江、鳌江水系聚为一类, 横贯浙西至浙东的钱塘江(含曹娥江)水系独为一类(图1b)。

2.4 特有和珍稀濒危物种

在浙江省鱼类中, 有中国特有种137种, 主要集中在鲤形目(83种)、鲈形目(32种)和鲇形目(17种)。在土著鱼类中, 受国家重点保护的有14种, 其中一级有4种: 中华鲟(*Acipenser sinensis*)、白鲟(*Psephurus gladius*)、鲥(*Tenualosa reevesii*)、黄唇鱼(*Bahaba taipingensis*), 二级有10种(其中5种仅限野外种群保护)。受CITES管制的鱼类有32种, 其中列入附录I的有1种: 钝锯鳐(*Anoxypristis cuspidata*), 列入附录II的有31种。被《IUCN濒危物种红色名录》评估为易危(VU)及以上等级的鱼类有104种, 其中灭绝(EX)物种1种(白鲟)、极危(CR)物种12种、濒危(EN)物种42种、易危(VU)物种49种。被《中国生物多样性红色名录》(仅限淡水鱼类)评估为易危(VU)及以上等级的鱼类有16种, 其中极危(CR)物种7种、濒危(EN)物种5种、易危(VU)物种4种。在上述保护和受胁土著鱼类中(共121种, 占全省土著鱼类物种数的10.66%), 软骨鱼类72种(占全省软骨鱼类物种数的63.72%), 辐鳍鱼类49种(占全省土著辐鳍鱼类物种数的4.80%) (附录6)。

3 讨论

3.1 分类及分布厘定

近年来, 随着鱼类标本的不断丰富以及分子生

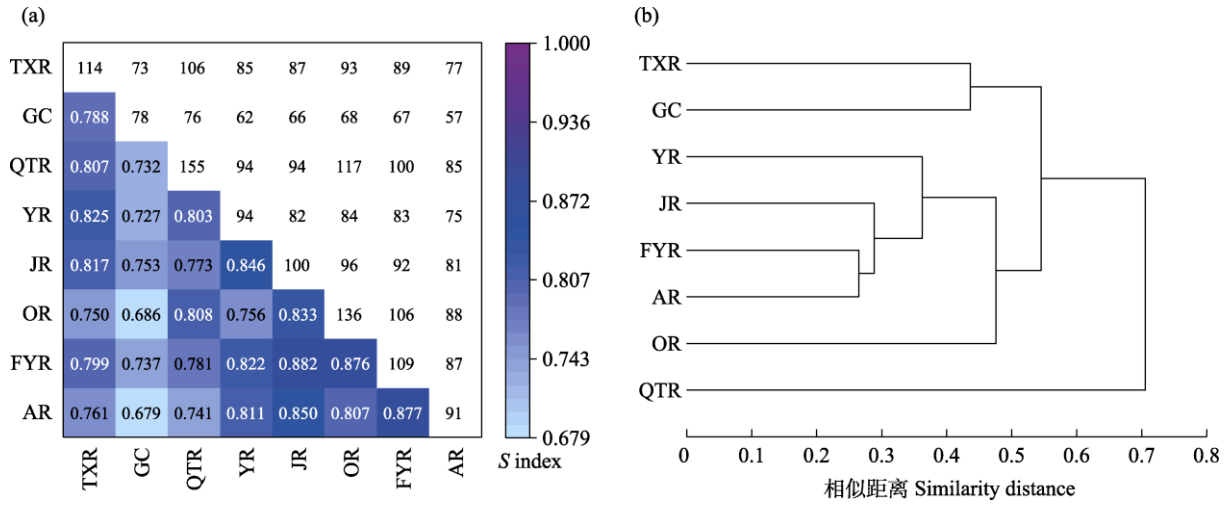


图1 浙江八大水系土著内陆鱼类群落相似性(a)及聚类分析(b)。(a)图中左下方数字为平均相似度指数(*S*), 右上方数字为共有种数。TXR: 苕溪; GC: 运河; QTR: 钱塘江(含曹娥江); YR: 甬江; JR: 椒江(灵江); OR: 瓯江; FYR: 飞云江; AR: 鳌江。

Fig. 1 Similarity (a) and cluster analysis (b) of native inland fish communities in eight major water systems of Zhejiang Province. In fig. (a), the value at the lower left represents the average similarity index (*S*), while the value at the upper right represents the number of shared species. TXR, Tiaoxi River; GC, Grand Canal; QTR, Qiantang River (including Cao'e River); YR, Yongjiang River; JR, Jiaojiang River (Lingjiang River); OR, Oujiang River; FYR, Feiyun River; AR, Aojiang River.

物学技术在分类学中的普遍应用, 部分物种通过综合形态学、分子学、地理学等手段得到了重新鉴定。浙江省鱼类分类及分布厘定主要涉及以下几个方面。

(1)由亚种提升为种。原记录拉氏大吻鱲(*Rhynchocypris lagowskii*)源自《钱塘江鱼类资源》(洛氏鱲*Phoxinus lagowskii*)和《浙江动物志: 淡水鱼类》(蓝氏鱲鱼*Rhynchocypris l. oxycephalus*) (陈马康等, 1990; 毛节荣等, 1991), 现已提升为尖头大吻鱲(*R. oxycephalus*) (Froese & Pauly, 2025), 拉氏大吻鱲在国内分布于黄河及以北水域(张春光等, 2020)。齐氏副田中鰟(*Paratanakia chii*) (= 齐氏田中鳑鲏 *Tanakia chii*) 曾被认为是革条副田中鰟(*Paratanakia himantegus*) (= 革条田中鳑鲏*Tanakia himantegus*)的亚种(*Paratanakia h. chii*) (Chang et al., 2009), 现一般认为其为独立种(邵广昭, 2025), 根据文献描述, 浙江此前记录的革条副田中鰟(毛节荣等, 1991; 章旭日等, 2022)应修订为齐氏副田中鰟, 革条副田中鰟(台湾石鮒)为中国台湾特有种(邵广昭, 2025)。

(2)被重新鉴定为新种。《浙江动物志: 淡水鱼类》中记载浙江有天台薄鳅(*Leptobotia tientainensis*)和扁尾薄鳅(*L. compressicauda*), 前者仅分布于灵江水系上游, 后者广布于钱塘江、灵江、瓯江水系上游(毛节荣等, 1991)。早期文献一般将扁尾薄鳅视为天台薄鳅的亚种(闽江扁尾薄鳅 *Leptobotia t. compressicauda*) (朱元鼎, 1984; 朱松泉, 1995), 曹文宣(2024)在《中国动物志》中将*L. compressicauda*视为*L. tientainensis*的异名并将其中文名定为扁尾薄鳅, 章旭日等(2022)、Froese和Pauly (2025)也如此认为。Guo和Zhang (2021)、Guo等(2024)通过形态和分子证据表明《浙江动物志: 淡水鱼类》中的扁尾薄鳅应鉴定为短头薄鳅(*L. brachycephala*)新种和圆尾薄鳅(*L. rotundilobus*)新种, 而真正的天台薄鳅(*L. tientainensis*)仅分布于灵江水系上游、扁尾薄鳅(*L. compressicauda*) (现中文名为闽江薄鳅)分布于闽江水系上游(李帆等, 2024; van der Laan et al., 2025)。原记录长脂拟鲿(*Tachysurus adiposalis*)一般被认为广布于瓯江、闽江、西江等流域和台湾省(褚新洛等, 1999), Zhou等(2024)应用形态和分子方法对采集于钱塘江水系的长脂拟鲿进行鉴定, 确认其有别于所有已发表物种, 将其定名为吴越拟鲿(*T. wuyueensis*), 而浙江其他水系(灵江、瓯江)的记录(毛节荣等, 1991)是否真为长脂拟鲿值得探讨。杨干荣和谢从新(1983)曾以采集于神农架阳日湾的虾虎鱼标本发表神农栉鰕虎(*Ctenogobius shennongensis*) (现名为神农吻虾虎鱼*Rhinogobius shennongensis*)新种, 《浙江动物志: 淡水鱼类》中记载曾在曹娥江水系、鳌江水系采集到该物种标本(毛节荣等, 1991), 《楠溪江鱼类图谱》记载曾在瓯江水系楠溪江采集到该物种标本(陈志俭等, 2016), 但上述文献中描述的神农吻虾虎鱼在大小和形态方面与模式标本存在一定差异, 张鹗和曹文宣(2021)认为神农吻虾虎鱼为汉江水系特有种, 结合目前调查资料本文认为浙江没有神农吻虾虎鱼分布, 而其可能是Huang等(2016)发表的黑吻虾虎鱼(*R. niger*)新种(周朝伟等, 2024)。

(3)物种有效性的恢复。《浙江动物志: 淡水鱼类》中记载浙江有金华拟鲿(*Pseudohemiculter kinghwaensis*)和伍氏白鱼(*Anabarilius wui*) (毛节荣等, 1991), 现多数文献认为金华拟鲿是海南拟鲿(*Pseudohemiculter hainanensis*)或伍氏半鲿(*Hemiculterella wui*) (= 伍氏白鱼*Anabarilius wui*)的次定同物异名(陈宜瑜, 1998; 张春光等, 2020; 章旭日等, 2022), 李帆等(2024)经比对钱塘江和海南的拟鲿标本, 支持《中国鲤科鱼类志(上卷)》(伍献文, 1964)认为金华拟鲿为一有效种, 本文采纳此观点。棘颊马口鱼(*Opsariichthys acanthogenys*)曾被认为是宽鳍鱲(*Zacco platypus*)的次定同物异名(陈宜瑜, 1998), 殷维(2015)重新核对了棘颊马口鱼的原始形态描述和标本插图, 同时基于线粒体基因和多位点核基因等分子证据, 支持棘颊马口鱼为一有效种, 并将其修订为棘颊鱲(*Z. acanthogenys*)。Suzuki等(2016)通过形态对比认为吻虾虎鱼属(*Rhinogobius*)的模式种真吻虾虎鱼(*R. similis*)为一有效种, 子陵吻虾虎鱼(*R. giurinus*)应为真吻虾虎鱼的次定同物异名, 据此本文将浙江地区记录的子陵吻虾虎鱼(毛节荣等, 1991; 章旭日等, 2022)修订为真吻虾虎鱼。Ho等(2014)重新检视了三棘拟鲶鲿(*Lophiodes triradiatus*)的正模标本及3个采自印度洋的标本, 认为其为一有效种, 隐棘拟鲶鲿(*L. abdituspinus*)和褐拟鲶鲿(*L. infrabrunneus*)应为次定

同物异名, 据此本文将《浙江海洋鱼类志》(赵盛龙等, 2016)中的这两个物种进行调整归并。

(4)作为其他物种的次定异名。大眼华鳊(*Sinibrama macrops*)和伍氏华鳊(*S. wui*)的物种有效性一直存在争议, 大眼华鳊不仅有中国大陆和中国台湾这两个完全隔离的种群, 而且它们之间相间隔的内陆水系被伍氏华鳊所占据。张鹗等(2004)应用形态学方法研究了安徽、福建、浙江、江西、贵州产的伍氏华鳊和台湾、广西产的大眼华鳊, 发现其在形态方面没有明显差异, 认为伍氏华鳊是大眼华鳊的次定同物异名, 据此本文将浙江此前记录的伍氏华鳊(张春光等, 2020; 章旭日等, 2022)修订为大眼华鳊。谢仲桂等(2001)应用形态学方法分析了采集于长江、珠江、九龙江、海南岛和闽江的福建纹胸鮡(*Glyptothorax fokiensis*)和中华纹胸鮡(*G. sinensis*)样本, 认为这2个物种在形态上没有明显区别, 福建纹胸鮡应为中华纹胸鮡的次定同物异名, 据此本文将浙江此前记录的福建纹胸鮡(毛节荣等, 1991; 章旭日等, 2022)修订为中华纹胸鮡。Shao等(2024)基于形态和分子证据认为, 模式产地在绍兴新昌的盆堂拟鲿(*Tachysurus ondon*) (= *Pseudobagrus ondon*) (Shaw, 1930)应为条纹拟鲿(*Tachysurus taeniatus*)的次定同物异名, 本文采纳此观点。

(5)误定或无分布的物种。《浙江动物志: 淡水鱼类》中记述三角鲂(*Megalobrama terminalis*)广布于浙江各水系(毛节荣等, 1991), 章旭日等(2022)认为浙江分布有三角鲂(引入)和鲂(*M. skolkovii*), 新近文献认为浙江一带的三角鲂和鲂应全部鉴定为鲂(*M. mantschuricus*), 而三角鲂分布于珠江水系及海南岛诸水系(李帆等, 2024; 赵彤等, 2024)。《浙江动物志: 淡水鱼类》中记载有薄鳅(白氏薄鳅) (*Leptobotia pellegrini*)和宽斑薄鳅(张氏薄鳅) (*L. tchangi*) (毛节荣等, 1991), 从前者描述的体型大小、身体斑块和尾部斑纹等特征, 再结合目前的调查资料, 可确认其为后者的误定, 两者体色差异可能为生存环境不同所致, 白氏薄鳅主要分布于长江上游、珠江、韩江、九龙江等流域(李帆等, 2024)。暗色鳑鲏(*Rhodeus atremius*)和方氏鳑鲏(*R. fangi*)极为相似, 一般认为前者仅分布于日本(Froese & Pauly, 2025), 目前没有证据表明中国宁波奉化此前记录的方氏鳑鲏(陈宜瑜, 1998)为暗色鳑鲏(张春光等, 2020), 张鹗和曹文宣(2021)亦未承认国内有暗色鳑鲏分布, 因此本文将原名录中的暗色鳑鲏(章旭日等, 2022)视为方氏鳑鲏有待进一步研究。原记录长吻棘鳅(*Macrognathus aculeatus*)源自《钱塘江水系常见鱼类原色图谱》(顾志敏等, 2020), 根据书中对该物种的形态和分布描述, 本文认为长吻棘鳅应为中华刺鳅(*Sinobdella sinensis*)的误定, 长吻棘鳅主要分布于东南亚一带(Froese & Pauly, 2025)。《浙江海洋鱼类志》中记载有达氏鲟(长江鲟) (*Acipenser dabryanus*) (赵盛龙等, 2016), 该记录源自《中国动物志》(张世义, 2001), 文中仅提及曾在东海有发现, 但未有具体采集地点, 该物种为江河定居鱼类, 目前仅分布于长江中上游(李帆等, 2024), 据此本文将该记录删除。早期记载浙江分布有斑鳠(斑半鲿) (*Hemibagrus guttatus*)的文献源自《钱塘江鱼类资源》(陈马康等, 1990), 书中提及该记录仅见于文献, 并未采集到标本, 其他文献(褚新洛等, 1999; 张春光等, 2020; 章旭日等, 2022)也多引自历史记录, 该物种目前分布于珠江、九龙江、韩江、南渡江、元江等水系(李帆等, 2024), 据此本文将该记录删除。

3.2 资源现状及分布

浙江省鱼类资源丰富, 现有土著鱼类物种数(1,135种)占全国土著鱼类物种数(5,032种) (张春光等, 2020)的22.56%, 高于华东沿海地区山东省(371种) (成庆泰和周才武, 1997)、江苏省(476种) (倪勇等, 2006)、上海市(250种) (中国水产科学研究院东海水产研究所和上海市水产研究所, 1990)、福建省(815种) (朱元鼎, 1984), 低于台湾省(3,500种) (邵广昭, 2025)。从土著内陆鱼类资源看(201种), 略高于华东内陆地区安徽省(189种) (姚闻卿, 2010)和江西省(197种) (陈文静等, 2024)。由于山东、江苏、上海、福建相关志书出版久远, 其记录的鱼类并不详尽, 因此不能完全反映鱼类资源现状。本文增补的232种土著鱼类中(不含5种外来种), 少部分为之前漏记的物种, 绝大多数为近年来发现的新分布种和新种, 这些物种的发现暗示着浙江省鱼类多样性可能被低估, 另或有隐存种尚待重新鉴定和发现, 因此要全面掌握浙江省鱼类资源现状, 需要对鱼类多样性进行广泛调查、长期监测和深入研究。

纵观全省八大水系内陆鱼类群落组成, 其平均相似度指数均达到了0.650以上, 说明省内山脉(天目山、天台山、括苍山、仙霞岭等)对内陆鱼类的形成没有明显的阻隔作用, 可认为全省内陆鱼类在华东地区归属同一动物地理群, 该结果支持宋小晶等(2017)和唐文乔等(2022)的观点(浙江水系属于东洋区–南东亚亚区–华东小区–浙苏皖分区)。其原因可能是: 更新世新构造运动和冰期气候引起地壳与海面升降、地表剥蚀与堆积、冰期与间冰期交替发生, 导致水系袭夺和重组(张鹗和陈宜瑜, 1997)。在此过程中, 我国很多沿海地区海平面进退可达数百公里, 浙江内陆鱼类或因水系源头的袭夺和重组而扩散, 或因海面下降河口下延并交汇而迁移, 导致各大水系之间的共有种较多, 区系之间差异不大。甬江、椒江(灵江)、瓯江、飞云江、鳌江水系整体近沿海, 冰期海面升降导致内陆鱼类相互扩散, 因此聚成一类。运河为人工水利工程所形成, 虽未经历冰期但其与苕溪共同沟通杭嘉湖平原河网湖群, 内陆鱼类交流频繁聚为一类。钱塘江(含曹娥江)为浙江最大水系, 纵深浙江内陆, 因此受冰期影响较其他水系小, 其内陆鱼类种类丰富并独成一类。

3.3 物种保护

鱼类是水生生态系统的重要组成部分, 其生存状况能够较好地反映水生生态系统的健康程度。目前, 浙江鱼类面临的问题主要有以下几个方面。

(1)科研和监测力度不足。从本文对浙江鱼类名录的整理和厘定可知, 现阶段鱼类分类和多样性研究较为有限, 部分水系鱼类监测力度不够, 物种资源现状评估仍显不足。

(2)受胁等级评估存在空缺。尽管《中国生物多样性红色名录》脊椎动物卷已经出版, 但其未对海洋鱼类的受胁等级进行评估, 虽然IUCN评估的鱼类类群较为全面, 但仍有较大一部分处于未评估(NE)或是数据缺乏(DD)状态, 未经充分评估的物种不利于其资源保护和利用以及相关政策的制定。

(3)政策保护范围有限。浙江现有国家重点保护和受胁鱼类主要集中在海洋种类, 在107种鲨类和鳐类中, 有66.36%的物种(71种)受到了不同程度的威胁, 说明这两类物种亟需更多的关注和保护。从受胁等级层面看, 尽管部分鱼类达到了全球性濒危(EN)或极危(CR)等级(如白斑星鲨*Mustelus manazo*、赤点石斑鱼*Epinephelus akaara*、许氏犁头鳐*Rhinobatos schlegelii*等) (IUCN, 2025), 但其未列入《国家重点保护野生动物名录》和CITES附录, 因此从法律层面看, 这些受胁物种无法得到有效的保护。

(4)渔业过度捕捞、栖息地污染和破坏。除正常渔业捕捞外, “三无”渔船违规作业、新型旅游业的开发、捕捞技术的发展、捕捞观念落后导致部分野生鱼类资源捕捞过度。农药化肥、工业废水、生活污水等点源和面源污染可导致水体环境恶化, 直接影响鱼类生存。水电开发、河道改造、砂石采挖、围填海、垃圾倾倒等可改变和挤压鱼类生存环境, 破坏鱼类栖息地和产卵场。浙江海域曾盛产大黄鱼(*Larimichthys crocea*), 由于捕捞观念落后、敲罟作业应用、机帆船发展, 其野生资源一度遭到过度开发和利用。再加上近海水体污染、围填海破坏产卵场等原因, 20世纪70年代后, 野生大黄鱼资源日趋枯竭, 最终于1983年不成渔汛(赵盛龙等, 2002)。鲥曾广布于浙江各大入海水系和海域, 由于对成鱼和幼鱼的过度捕捞、富春江和新安江水电站建设破坏繁殖环境、江海水体污染、近亲繁殖等原因, 1980年代后期已不成渔汛, 现野生种群已基本绝迹(庄平等, 2006)。鱤(*Elopichthys bambusa*)为凶猛的肉食性鱼类, 位于水生食物链的最顶端, 由于水利建设破坏洄游通道、河道改造、水体污染、食物资源短缺等原因, 导致其野生资源曾一度衰退。

(5)外来种入侵。在浙江省鱼类名录中收录了13种外来鱼类, 这些鱼类原本作为经济鱼类、观赏鱼类或功能鱼类从其他水系引入, 后因养殖逃逸、弃养或人为放生, 在本地自然水体中被发现。部分生态适应力和繁殖能力强的外来鱼类已成为入侵种, 并对当地生态系统造成严重威胁。如齐氏切非鲫(齐氏罗非鱼) (*Coptodon zillii*)已广泛入侵浙江南部水系、蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus*)已成功入侵千岛湖、食蚊鳉(食蚊鱼) (*Gambusia affinis*)已入侵浙江大部分水系、眼斑拟石首鱼(美国红鱼) (*Sciaenops ocellatus*)已成功入侵浙江海域等(薛利建等, 2008; 徐海根等, 2018; 李帆等, 2024)。

(6)区系和基因受扰。浙江有全国最大的溪流性鱼类产业, 光唇鱼、马口鱼、拟鲿等鱼类的种源常来自不同水系(沈小明等, 2024)。当下有部分人群热

衷采集和饲养各种观赏鱼类(如虾虎鱼、鳑鲏、光唇鱼、吸鳅等), 市场上和网络上观赏鱼交易盛行, 有些还培育出了杂交品种进行售卖, 这些鱼类的水系来源比较复杂。对于每条水系而言, 都有较为独特的鱼类区系, 任何被放生或逃逸的鱼类都属于“区域外来种”, 除了有入侵和传播病害风险外, 还可能扰乱土著鱼类区系, 某些近缘种还可能杂交造成基因污染。

针对浙江省鱼类资源现状, 建议: (1)加强鱼类科研监测, 掌握物种现状及威胁因子, 科学开展渔业增殖放流; (2)加快鱼类的受胁等级评估及更新, 适时调整重点保护鱼类名录, 健全法律法规, 严格执行禁渔制度, 严厉打击非法捕捞、非法放生、破坏鱼类栖息地等行为; (3)加强鱼类栖息地和产卵场保护和恢复, 解决水源短缺和污染问题, 合理评估涉水工程, 杜绝违规围填海和占用湿地; (4)科学引种, 规范市场交易, 严防外来种入侵; (5)加强科教宣传, 定期开展“世界海洋日” “世界湿地日” “国际生物多样性日” “水生野生动物保护科普宣传月”等活动, 提高公众对鱼类的保护意识。

致谢: 感谢两位审稿专家对本文提出的宝贵建议。

ORCID

章旭日 https://orcid.org/0000-0001-5883-4807
黄丹 https://orcid.org/0000-0002-3290-7614

参考文献

Betancur-R R, Wiley EO, Arratia G, Acero A, Bailly N, Miya M, Lecointre G, Ort íG (2017) Phylogenetic classification of bony fishes. BMC Evolutionary Biology, 17, 162.

Boulenger GA (1901) Descriptions of new freshwater fishes discovered by Mr. F. W. Styan at Ningpo, China. Proceedings of the Zoological Society of London, 1, 268–271.

Cai HC (2021) Overview of Nanji Islands National Marine Nature Reserve. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [蔡厚才 (2021) 南麂列岛国家级海洋自然保护区简志. 海洋出版社, 北京.]

Cantor TE (1842) General features of Chusan, with remarks on the flora and fauna of that island. Annals and Magazine of Natural History, 9, 481–493.

Cao WX (2024) Fauna Sinica·Osteichthyes·Cypriniformes (I). Science Press, Beijing. (in Chinese) [曹文宣 (2024) 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(上卷). 科学出版社, 北京.]

Chang CH, Lin WW, Shao YT, Arai R, Ishinabe T, Ueda T, Matsuda M, Kubota H, Wang FY, Jang-Liaw NH, Kao HW (2009) Molecular phylogeny and genetic differentiation of the *Tanakia himantegus* complex (Teleostei: Cyprinidae) in China. Zoological Studies, 48, 823–834.

Chen J, Zhao SL (2012) Three new records of marine fishes in Zhejiang Province. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 31, 379–383. (in Chinese with English abstract) [陈健, 赵盛龙 (2012) 浙江海域3种鱼类新记录. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 31, 379–383.]

Chen MK, Tong HY, Yu TJ, Diao ZS (1990) The Fish Resources of Qiantang River. Shanghai Scientific and Technological Literature Press, Shanghai. (in Chinese) [陈马康, 童合一, 俞泰济, 刁铸山 (1990) 钱塘江鱼类资源. 上海科学技术文献出版社, 上海.]

Chen WF, Peng X, Ye S, Liu P (2023) Illustrated Handbook of Marine Fishes in Southern Zhejiang, China (Vol. I). China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [陈伟峰, 彭欣, 叶深, 刘攀 (2023) 浙江南部海洋鱼类图鉴(卷一). 海洋出版社, 北京.]

Chen WJ, Fu HY, Zhang YP, Zhang HX, Fu YL (2024) The Fishes of Jiangxi Province. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈文静, 付辉云, 张燕萍, 章海鑫, 傅义龙 (2024) 江西鱼类志. 科学出版社, 北京.]

Chen YY (1998) Fauna Sinica·Osteichthyes·Cypriniformes (II). Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈宜瑜 (1998) 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(中卷). 科学出版社, 北京.]

Chen ZJ, Ai WM, Zhou ZM, Chen X (2016) Atlas of Fishes in Nanxi River. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [陈志俭, 艾为明, 周志明, 陈骁 (2016) 楠溪江鱼类图谱. 中国农业科学技术出版社, 北京.]

Cheng QT, Zhou CW (1997) The Fishes of Shandong Province. Shandong Science and Technology Press, Ji'nan. (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.]

Chu XL, Zheng BS, Dai DY (1999) Fauna Sinica·Osteichthyes·Siluriformes. Science Press, Beijing. (in Chinese) [褚新洛, 郑葆珊, 戴定远 (1999) 中国动物志·硬骨鱼纲·鲇形目. 科学出版社, 北京.]

Chu YT (1931a) Index piscium sinensium. Biological Bulletin of St. John's University, 1, 1–290.

Chu YT (1931b) Contributions to the ichthyology of China. The China Journal, 15, 32–40.

Chu YT (1932) Fishes of the West Lake. The West Lake Museum, Hangzhou. (in Chinese and in English) [朱元鼎 (1932) 西湖鱼类志. 浙江省立西湖博物馆印行, 杭州.]

Chu YT (1935) Description of a new species of *Lagocephalus* from Chusan, China. The China Journal, 22, 87.

Chu YT (1960) Chondrichthyes 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.]
Chu YT (1984) The Fishes of Fujian Province (Part I). Fujian Science and Technology Press, Fuzhou. (in Chinese) [朱元鼎 (1984) 福建鱼类志(上册). 福建科学技术出版社, 福州.]
Chu YT, Zhang CL, Cheng QT (1963) Fishes of East China Sea. Science Press, Beijing. (in Chinese) [朱元鼎, 张春霖, 成庆泰 (1963) 东海鱼类志. 科学出版社, 北京.]
East China Sea Fisheries Research Institute of Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai Fisheries Research Institute (1990) The Fishes of Shanghai Area. Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海市水产研究所 (1990) 上海鱼类志. 上海科学技术出版社, 上海.]
Evermann BW, Shaw TH (1927) Fishes from Eastern China, with descriptions of new species. Proceedings of the California Academy of Sciences (Series 4), 16(4), 97–122.
Fang PW (1933) Notes on *Gobiobotia tungi*, sp. nov. Sinensia, 3, 265–268.
Fang PW (1936) Study on the botoid fishes of China. Sinensia, 7, 1–49.
Fang PW (1938) On *Huigobio chenhsienensis*, gen. & sp. nov. Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology (Zoological Series), 8, 237–244.
Fang PW, Wang KF (1931) A review of the fishes of the genus *Gobiobotia*. Contributions from the Biological Laboratory of the Science Society of China (Zoological Series), 7, 289–305.
Froese R, Pauly D (2025) FishBase. https://fishbase.mnhn.fr/search.php. (accessed on 2025-05-28)
Fu NP, Yan Y (2009) The Eight Major Water Systems of Zhejiang Province. Zhejiang University Press, Hangzhou. (in Chinese) [符宁平, 闫彦 (2009) 浙江八大水系. 浙江大学出版社, 杭州.]
Gao TX, Ji DP, Xiao YS, Xue TQ, Yanagimoto T, Setoguma T (2011) Description and DNA barcoding of a new *Sillago* species, *Sillago sinica* (Perciformes: Sillaginidae), from coastal waters of China. Zoological Studies, 50, 254–263.
Gu ZM, Liu JD, Zhou ZM, Zhang AJ (2020) Atlas of Common Fishes in Qiantang River. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [顾志敏, 刘金殿, 周志明, 张爱菊 (2020) 钱塘江水系常见鱼类原色图谱. 中国农业出版社, 北京.]
Günther ACLG (1868) Catalogue of the Fishes in the British Museum (Vol. 7). Trustees of the British Museum, London.
Guo DM, Cao L, Zhang E (2024) Descriptions of two new species of the botiid genus *Leptobotia* Bleeker, 1870 (Teleostei: Cypriniformes) from South China. Journal of Fish Biology, 104, 433–449.
Guo DM, Zhang E (2021) Re-description of the loach species *Leptobotia citrauratea* (Teleostei, Botiidae), with the description of *L. brachycephala* from Southern Zhejiang Province, China. ZooKeys, 1017, 89–109.
Herre AWCT (1940) Notes on fishes in the Zoological Museum of Stanford University. VIII. A new genus and two new species of Chinese gobies with remarks on some other species. The Philippine Journal of Science, 73, 293–299.
Herre AWCT, Lin SY (1936) Fishes of the Tsien Tang River system. Bulletin of the Chekiang Provincial Fisheries Experiment Station, 2(7), 1–37.
Ho HC, Bineesh KK, Akhilesh KV (2014) Rediscovery of *Lophiodes triradiatus* (Lloyd, 1909), a senior synonym of *L. infrabrunneus* Smith and Radcliffe (Lophiiformes: Lophiidae). Zootaxa, 3786, 587–592.
Huang SP, Chen IS, Shao KT (2016) A new species of *Rhinogobius* (Teleostei: Gobiidae) from Zhejiang Province, China. Ichthyological Research, 63, 470–479.
IUCN (2025) The IUCN Red List of Threatened Species (Version 2025-1). https://www.iucnredlist.org. (accessed on 2025-05-28)
Lacépède BGÉ (1803) Histoire Naturelle des Poissons (Tome Cinquième). Chez Plassan, Paris.
Li F, Liu P, Zhou ZC, Zhou X, Li S, Huang JH, Zhang JL, Chen JC (2024) Fresh Water Fishes of China. Straits Publishing House, Fuzhou. (in Chinese) [李帆, 刘攀, 周卓诚, 周行, 郦珊, 黄俊豪, 张继灵, 陈敬琛 (2024) 中国淡水鱼类图鉴. 海峡书局, 福州.]
Li SZ, Wang HM (1995) Fauna Sinica·Osteichthyes·Tleuronectiformes. Science Press, Beijing. (in Chinese) [李思忠, 王惠民 (1995) 中国动物志·硬骨鱼纲·鲽形目. 科学出版社, 北京.]
Liu J (2016) Fauna Sinica·Osteichthyes·Perciformes (IV). Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘静 (2016) 中国动物志·硬骨鱼纲·鲈形目(四). 科学出版社, 北京.]
Liu M, Shao KT, Xue QW, Chen X (2024) Marine Fishes of China and Adjacent Waters. Straits Publishing House, Fuzhou. (in Chinese) [刘敏, 邵广昭, 薛绮雯, 陈骁 (2024) 中国海洋鱼类图鉴. 海峡书局, 福州.]
Mao JR, Xu SS, Jia GS, Zheng ML (1991) Fauna of Zhejiang: Fresh Water Fishes. Zhejiang Science and Technology Publishing House, Hangzhou. (in Chinese) [毛节荣, 徐寿山, 郑国生, 郑米良 (1991) 浙江动物志: 淡水鱼类. 浙江科学技术出版社, 杭州.]
McClelland J (1844) Description of a collection of fishes made at Chusan and Ningpo in China, by Dr. G. R. Playfair, surgeon of the Phlegethon, war steamer, during the late military operations in that country. Calcutta Journal of Natural History, 4, 390–413.
Nelson JS (2006) Fishes of the World, 4th edn. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
Nelson JS, Grande TC, Wilson MVH (2016) Fishes of the World, 5th edn. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
Ni Y, Wu HL, Zhu CD (2006) Fishes of Jiangsu Province. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [倪勇, 伍汉霖, 朱成德 (2006) 江苏鱼类志. 中国农业出版社, 北京.]
Norman JR (1925) Two new fishes from China. Annals and Magazine of Natural History (Series 9), 16, 270.

Peters WCH (1881) Über die von der chinesischen Regierung zu der internationalen Fischerei-Austellung gesandte Fischsammlung aus Ningpo. Monatsberichte der Königlichen Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 45, 921–927.

Richardson J (1845) Ichthyology (Part 3) of the Zoology of the Voyage of H. M. S. Sulphur. Smith, Elder & Co., London.

Sauvage HÉ, Dabry de Thiersant CP (1874) Notes sur les poissons des eaux douces de Chine. Annales des Sciences Naturelles, Paris (Zoologie et Paléontologie) (Sér. 6), 1, 1–18.

Shao KT (2025) The Fish Database of Taiwan. (in Chinese) [邵广昭 (2025) 台湾鱼类资料库.] http://fishdb.sinica.edu.tw. (accessed on 2025-05-28)

Shao WH, Cheng JL, Zhang E (2024) *Tachysurus taeniatus* (Günther, 1873), a senior synonym of the congeneric species *T. ondon* (Shaw, 1934) (Teleostei, Bagridae) from Eastern China. ZooKeys, 1218, 131–144.

Shaw TH (1930) Notes on some fishes from Ka-Shing and Shing-Tsong, Chekiang Province. Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology, 1, 109–124.

Shen XM, Xu XJ, Huang FY, Du JM (2024) Industry overview and development trend analysis of stream fish in Zhejiang Province. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 65, 3025–3030. (in Chinese with English abstract) [沈小明, 许晓军, 黄福勇, 杜建明 (2024) 浙江溪流性鱼类产业概况与发展趋势分析. 浙江农业科学, 65, 3025–3030.]

Song XJ, Tang WQ, Zhang Y (2017) Freshwater fish fauna and zoogeographical divisions in the Wuyi-Xianxialing Mountains of Eastern China. Biodiversity Science, 25, 1331–1338. (in Chinese with English abstract) [宋小晶, 唐文乔, 张亚 (2017) 华东武夷山-仙霞岭地区淡水鱼类区系特征及其动物地理区划. 生物多样性, 25, 1331–1338.]

Suzuki T, Shibukawa K, Senou H, Chen IS (2016) Redescription of *Rhinogobius similis* Gill 1859 (Gobiidae: Gobionellinae), the type species of the genus *Rhinogobius* Gill 1859, with designation of the neotype. Ichthyological Research, 63, 227–238.

Tan M, Armbruster JW (2018) Phylogenetic classification of extant genera of fishes of the order Cypriniformes (Teleostei: Ostariophysi). Zootaxa, 4476, 6–39.

Tang WQ, Song XJ, Zhang Y (2022) Species diversity and zoogeographical analysis of freshwater fishes in central and Southern mountainous area of East China. Acta Hydrobiologica Sinica, 46, 621–629. (in Chinese with English abstract) [唐文乔, 宋小晶, 张亚 (2022) 华东中南部山区淡水鱼类物种多样性及动物地理区划. 水生生物学报, 46, 621–629.]

van der Laan R, Fricke R, Eschmeyer WN (2025) Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References. https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp. (accessed on 2025-05-24)

Wang KF (1933) Preliminary notes on the fishes of Chekiang (Elasmobranches). Contributions from the Biological Laboratory of the Science Society of China (Zoological Series), 9, 87–117.

Wang KF (1935) Preliminary notes on the fishes of Chekiang (Isospondyli, Apodes & Plectospondyli). Contributions from the Biological Laboratory of the Science Society of China (Zoological Series), 11, 1–65.

Wu HL, Shao KT, Lai CF, Zhuang DH, Lin PL (2017) Latin-Chinese Dictionary of Fish Name by Classification System. China Ocean University Press, Qingdao, Shandong. (in Chinese) [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, 山东青岛.]

Wu HL, Zhong JS (2008) Fauna Sinica·Osteichthyes·Perciformes (V): Gobioidei. Science Press, Beijing. (in Chinese) [伍汉霖, 钟俊生 (2008) 中国动物志·硬骨鱼纲·鲈形目(五): 虾虎鱼亚目. 科学出版社, 北京.]

Wu HL, Zhong JS (2021) Key to Marine and Estuarial 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. 中国农业出版社, 北京.]

Wu HW (1930) Description de poissons nouveaux de Chine. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (Série 2), 2, 255–259.

Wu HW (1931) Liste des poissons d'eau douce du Tchékiang (Chine). Descriptions de deux espèces nouvelles de la famille des Cyprinidés. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (Série 2), 3, 433–439.

Wu HW (1932) Contribution à l'Étude Morphologique, Biologique et Systématique des Poissons Hétérosomes (Pisces Heterosomata) de la Chine. Thèse de Doctorat, Université de Paris, Paris.

Wu WZ, Tao JX, Xie WY, Jin W, Zhang XW (2019) Zhejiang's Forestry Ecological Resources: Wetland. Zhejiang Science and Technology Publishing House, Hangzhou. (in Chinese) [吴伟志, 陶吉兴, 谢文远, 金伟, 张小伟 (2019) 浙江林业生态资源: 湿地卷. 浙江科学技术出版社, 杭州.]

Wu XW (1964) The Cyprinid Fishes of China (Vol. I). Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [伍献文 (1964) 中国鲤科鱼类志(上卷). 上海科学技术出版社, 上海.]

Xie ZG, Zhang E, He SP (2001) Study on species validation for *Glyptothorax sinense* (Regan) and *G. fukiensis* (Rendahl) with the method of morphometrics. Journal of Huazhong Agricultural University, 20, 169–172. (in Chinese with English abstract) [谢仲桂, 张鹗, 何舜平 (2001) 应用形态度量学方法对中华纹胸鮡和福建纹胸鮡物种有效性的研究. 华中农业大学学报, 20, 169–172.]

Xu CY, Deng SM, Xiong GQ, Zhan HX (1980) Two new fishes from East China Sea. Oceanologia et Limnologia Sinica, 11, 179–182. (in Chinese with English abstract) [许成玉, 邓思明, 熊国强, 詹鸿禧 (1980) 东海鱼类两新种. 海洋与湖沼, 11, 179–182.]

Xu HG, Qiang S, Meng L, Miao JL, Hu BS, Guo JY, Le ZF, Ma FZ, Han ZM, Huang C, Sun HY (2018) China's Invasive Alien Species (Revised Edition). Science Press, Beijing. (in Chinese) [徐海根, 强胜, 孟玲, 缪锦来, 胡白石, 郭建英, 乐志芳, 马方舟, 韩正敏, 黄成, 孙红英 (2018) 中国外来入侵生物(修订版). 科学出版社, 北京.]

Xue LJ, Xu HX, Xu WJ (2008) Preliminary study on growth characteristics of escaped red drum *Sciaenops ocellatus* in Zhejiang sea area. Marine Fisheries Research, 29(2), 17–22. (in Chinese with English abstract) [薛利建, 徐汉祥, 许文军 (2008) 逃逸美国红鱼在浙江海域生长特性的初步研究. 海洋水产研究, 29(2), 17–22.]

Yang GR, Xie CX (1983) A new species of fishes from mount Shennong. Zoological Research, 4, 71–74. (in Chinese with English abstract) [杨干荣, 谢从新 (1983) 神农架鱼类一新种. 动物学研究, 4, 71–74.]

Yang JQ, Wu HL, Chen IS (2008) A new species of *Rhinogobius* (Teleostei: Gobiidae) from the Feiyunjiang Basin in Zhejiang Province, China. Ichthyological Research, 55, 379–385.

Yao WQ (2010) Systematic Synopsis of Fishes in Anhui Province. Anhui University Press, Hefei. (in Chinese) [姚闻卿 (2010) 安徽鱼类系统检索. 安徽大学出版社, 合肥.]

Ye JH, Chen X, Chen H, Chen SB, Zhou ZM, Ai WM (2017) Study of diversity of fish in the trunk stream and estuarine coastal of Aojiang River, Zhejiang Province. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 45(31), 109–114, 121. (in Chinese with English abstract) [叶健亨, 陈骁, 陈浩, 陈少波, 周志明, 艾为明 (2017) 浙南典型通海流域鳌江干流及河口近海鱼类多样性研究. 安徽农业科学, 45(31), 109–114, 121.]

Yin W (2015) Studies on Phylogeny and Biogeography of the Opsariichthine Fishes. PhD dissertation, Fudan University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [殷维 (2015) 马口鱼类的系统发育关系与生物地理研究. 博士学位论文, 复旦大学, 上海.]

Yuan JL, Lian QP, Chu TJ, Zhou JJ (2023) Atlas of Fishes in Zhejiang Province (Vol. I). China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [原居林, 练青平, 储忝江, 周佳俊 (2023) 浙江省鱼类原色图集(上册). 中国农业出版社, 北京.]

Yue PQ (2000) Fauna Sinica·Osteichthyes·Cypriniformes (III). Science Press, Beijing. (in Chinese) [乐佩琦 (2000) 中国动物志·硬骨鱼纲·鲤形目(下卷). 科学出版社, 北京.]

Zhang CG, Shao KT, Wu HL, Zhao YH (2020) Species Catalogue of China (Vol. 2): Animals·Vertebrates (V)·Fishes. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张春光, 邵广昭, 伍汉霖, 赵亚辉 (2020) 中国生物物种名录(第二卷): 动物·脊椎动物(V)·鱼类. 科学出版社, 北京.]

Zhang CG, Zhao YH, Xing YC, Zhou W, Tang WQ (2016) Species Diversity and Distribution of Inland Fishes in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张春光, 赵亚辉, 邢迎春, 周伟, 唐文乔 (2016) 中国内陆鱼类物种与分布. 科学出版社, 北京.]

Zhang E, Cao WX (2021) China's Red List of Biodiversity·Vertebrates (Vol. 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 E, Chen YY (1997) Fish fauna in Northeastern Jiangxi Province with a discussion on the zoogeographical division of East China. Acta Hydrobiologica Sinica, 21, 254–261. (in Chinese with English abstract) [张鹗, 陈宜瑜 (1997) 赣东北地区鱼类区系特征及我国东部地区动物地理区划. 水生生物学报, 21, 254–261.]

Zhang E, Xie ZG, Xie CX (2004) Morphological variation between *Sinibrama macrops* and *S. wui* with notes on their validities. Acta Hydrobiologica Sinica, 28, 511–518. (in Chinese with English abstract) [张鹗, 谢仲桂, 谢从新 (2004) 大眼华鳊和伍氏华鳊的形态差异及其物种有效性. 水生生物学报, 28, 511–518.]

Zhang HL, Song ZQ, Pan GL, Chen F, Zhou YD (2013) Diversity analysis of fish in the coastal area of Zhejiang during spring. Oceanologia et Limnologia Sinica, 44, 126–134. (in Chinese with English abstract) [张洪亮, 宋之琦, 潘国良, 陈峰, 周永东 (2013) 浙江南部近海春季鱼类多样性分析. 海洋与湖沼, 44, 126–134.]

Zhang RR, Yang K, Luo D, Ding SX (2024) A new species of *Bostrychus* (Gobiiformes: Eleotridae) from the East China Sea. Zoological Research: Diversity and Conservation, 1, 82–85.

Zhang SY (2001) Fauna Sinica·Osteichthyes: Acipenseriformes, Elopiformes, Clupeiformes, Gonorhynchiformes. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张世义 (2001) 中国动物志·硬骨鱼纲: 鲟形目, 海鲢目, 鲱形目, 鼠鳅目. 科学出版社, 北京.]

Zhang XR, Fei C, Ai WM (2022) Species checklist of freshwater fishes in Zhejiang Province. Wuyi Science Journal, 38, 48–68. (in Chinese with English abstract) [章旭日, 费超, 艾为明 (2022) 浙江省淡水鱼类名录概况与分析. 武夷科学, 38, 48–68.]

Zhang Y, Zhou JJ, Yang JQ (2023) A new species of genus *Zacco* from Southern China (Cypriniformes: Cyprinidae). Journal of Shanghai Ocean University, 32, 544–552. (in Chinese with English abstract) [张琰, 周佳俊, 杨金权 (2023) 中国南部鱲属鱼类一新种(鲤形目, 鲤科). 上海海洋大学学报, 32, 544–552.]

Zhao SL, Wang RX, Liu XS (2002) Reasons of exhaustion of resources of *Pseudosciaena crocea* in Zhoushan Fishing Ground and the measures of protection and proliferation. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 21, 160–165. (in Chinese with English abstract) [赵盛龙, 王日昕, 刘绪生 (2002) 舟山渔场大黄鱼资源枯竭原因及保护和增殖对策. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 21, 160–165.]

Zhao SL, Xu HX, Zhong JS, Chen J (2016) Marine Fishes of Zhejiang Province. Zhejiang Science and Technology

Publishing House, Hangzhou. (in Chinese) [赵盛龙, 徐汉祥, 钟俊生, 陈健 (2016) 浙江海洋鱼类志. 浙江科学技术出版社, 杭州.]

Zhao T, Xie YY, Luo B, Chen X, Ai WM, Zhang XR (2024) Diversity of aquatic vertebrate in Hangzhou. Journal of Hangzhou Normal University (Natural Science Edition), 23, 164–180. (in Chinese with English abstract) [赵彤, 谢颖盈, 罗标, 陈星, 艾为明, 章旭日 (2024) 杭州水生脊椎动物多样性. 杭州师范大学学报(自然科学版), 23, 164–180.]

Zhejiang Provincial Department of Water Resources (2016) Zhejiang Rivers Handbook. China Water & Power Press, Beijing. (in Chinese) [浙江省水利厅 (2016) 浙江省河流手册. 中国水利水电出版社, 北京.]

Zheng ML, Yan JP (1986) A new species of the genus *Gobiobotia*. Acta Zoologica Sinica, 32, 58–61. (in Chinese with English abstract) [郑米良, 严纪平 (1986) 鳅鮀属鱼类一新种. 动物学报, 32, 58–61.]

Zhou CW, Luo H, Li LZ, Li CG, Zhang ZG (2024) Gobiid Fishes in China. Intellectual Property Publishing House, Beijing. (in Chinese) [周朝伟, 罗昊, 李凌禛, 李晨光, 张志刚 (2024) 中国虾虎鱼. 知识产权出版社, 北京.]

Zhou JJ, Yuan LY, Shao WH (2024) *Tachysurus wuyueensis* (Teleostei, Bagridae), a new species of catfish from the Qiantang-Jiang basin, southeast China. Zoosystematics and Evolution, 100, 583–595.

Zhu SQ (1995) The Synopsis of Freshwater Fishes of China. Jiangsu Science and Technology Publishing House, Nanjing. (in Chinese) [朱松泉 (1995) 中国淡水鱼类检索. 江苏科学技术出版社, 南京.]

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.]

Zhuang P, Wang YH, Li SF, Deng SM, Li CS, Ni Y (2006) Fishes of the Yangtze Estuary. Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [庄平, 王幼槐, 李圣法, 邓思明, 李长松, 倪勇 (2006) 长江口鱼类. 上海科学技术出版社, 上海.]

(责任编委: 陈小勇　责任编辑: 闫文杰)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025225

(附录同时也上传到科学数据银行ScienceDB, https://doi.org/10.57760/sciencedb.31948)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (2): 25335, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2025335
cstr: 32101.14.biods.2025335

•生物编目•

福建东山海域新记录种揭示我国北缘造礁石珊瑚群落多样性

罗熙[1,2,3], 王启芳[1,2,3*], 王建佳[1,2,3], 杨倩曦[1,2,3], 方鸿飞[1,2,3], 洪淼[1,2,3], 张琦[1,2,3], 蔡灵[1,2,3], 周曦杰[1,2,3], 黄丁勇[1,2,3], 郑新庆[1,2,3]

1. 自然资源部第三海洋研究所海洋生态保护和修复重点实验室, 福建厦门 361005; 2. 自然资源部海峡西岸海岛海岸带生态系统野外科学观测研究站, 福建厦门 361005; 3. 漳州海岛海岸带福建省野外科学观测研究站, 福建厦门 361005

摘要: 造礁石珊瑚作为珊瑚礁生态系统的主要构建者, 不仅列属《濒危野生动植物种国际贸易公约》附录II, 亦是我国国家二级重点保护野生动物。高纬度海域因其较低的热胁迫风险, 被视为气候变化背景下热带造礁石珊瑚的潜在避难所。然而, 高浊度水体以及珊瑚的强表型可塑性导致这些区域的物种鉴定困难, 长期缺乏准确的名录, 制约了其科学保护与管理。为厘清我国北缘造礁石珊瑚群落的物种组成, 本研究结合生态影像数据、骨骼形态学分析, 以及核糖体内部转录间隔区(ITS)和线粒体细胞色素c氧化酶亚基I基因(*COI*)分子标记方法, 发现福建东山海域分布着至少8科12属13种造礁石珊瑚, 包括1个中国新记录种和5个福建省新记录种, 表明东山造礁石珊瑚的生物多样性可能被低估。此次发现的中国造礁石珊瑚新记录种——佩罗尼同星珊瑚(*Plesiastrea peroni*), 具有珊瑚杯间隔较大、珊瑚杯隔片数量较少以及隔片表面呈颗粒状等形态学特征。利用针对同星珊瑚的线粒体基因*COI*特异性引物Pv-COI扩增出的基因序列与已报道的多孔同星珊瑚(*P. versipora*)存在差异。此外, 本研究还对斯氏伯孔珊瑚(*Bernardpora stutchburyi*)、翘齿盘星珊瑚(*Dipsastraea matthaii*)、黑星珊瑚(*Oulastrea crispata*)、膨胀蔷薇珊瑚(*Montipora turgescens*)和毗邻沙珊瑚(*Psammocora contigua*) 5个福建省新记录种进行了形态描述。本研究丰富了我国北缘造礁石珊瑚群落的物种多样性信息, 可为东山及周边海域造礁石珊瑚群落的保护和管理提供基础数据支持。

关键词: 造礁石珊瑚; 物种多样性; 福建东山; 新记录种; 同星珊瑚属

罗熙, 王启芳, 王建佳, 杨倩曦, 方鸿飞, 洪淼, 张琦, 蔡灵, 周曦杰, 黄丁勇, 郑新庆 (2026) 福建东山海域新记录种揭示我国北缘造礁石珊瑚群落多样性. 生物多样性, 34, 25335. doi: 10.17520/biods.2025335; cstr: 32101.14.biods.2025335.

Luo X, Wang QF, Wang JJ, Yang QX, Fang HF, Hong M, Zhang Q, Cai L, Zhou XJ, Huang DY, Zheng XQ (2026) Newly recorded coral species near the region of Dongshan, Fujian Province expands the biodiversity of the northernmost scleractinian communities of China. Biodiversity Science, 34, 25335. doi: 10.17520/biods.2025335; cstr: 32101.14.biods.2025335.

Newly recorded coral species near the region of Dongshan, Fujian Province expands the biodiversity of the northernmost scleractinian communities of China

Xi Luo[1,2,3], Qifang Wang[1,2,3*], Jianjia Wang[1,2,3], Qianxi Yang[1,2,3], Hongfei Fang[1,2,3], Miao Hong[1,2,3], Qi Zhang[1,2,3], Ling Cai[1,2,3], Xijie Zhou[1,2,3], Dingyong Huang[1,2,3], Xinqing Zheng[1,2,3]

1 *Key Laboratory of Marine Ecological Conservation and Restoration, Third Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Xiamen, Fujian 361005, China*
2 *Observation and Research Station of Island and Coastal Ecosystem in the Western Taiwan Strait, Xiamen, Fujian 361005, China*
3 *Fujian Provincial Station for Field Observation and Research of Island and Coastal Zone in Zhangzhou, Xiamen, Fujian 361005, China*

ABSTRACT

Aims: Scleractinian corals, as the framework species of reef ecosystems, are listed in Appendix II of the Convention on

收稿日期 Received: 2025-08-21; 接受日期 Accepted: 2025-11-25
基金项目: 国家重点研发计划(2022YFF0802204)、自然资源部第三海洋研究所基本科研业务费项目(2025044; 2019017)、国家自然科学基金(42376110)和福建省自然科学基金(2023J06043) Supported by the National Key Research and Development Program of China (2022YFF0802204), Scientific Research Foundation of Third Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources (2025044; 2019017), National Natural Science Foundation of China (42376110), and Fujian Provincial Natural Science Foundation of China (2023J06043)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangqifang@tio.org.cn

International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES) and are designated as Class II National Key Protected Wildlife in China. High-latitude coral communities have been proposed as potential climate refugia for tropical corals due to lower thermal stress. However, the high turbidity of local seawater and strong coral phenotypic plasticity at high latitudes could complicate species identification in these areas.

Methods: To determine the species composition of scleractinian corals in China's northernmost coral communities (Dongshan, Fujian Province), we conducted systematic surveys in Dongshan waters through using integrated ecological imaging, skeletal morphology, and molecular genotyping, with the molecular identification targeted at the internal transcribed spacers (ITS) and the cytochrome coxidase I (*COI*) gene.

Results: Dongshan waters hosted at least 13 scleractinian coral species from 12 genera across 8 families. This included one newly recorded species in China (*Plesiastrea peroni*) and five newly recorded species in Fujian Province (*Bernardpora stutchburyi*, *Dipsastraea matthaii*, *Oulastrea crispata*, *Montipora turgescens*, and *Psammocora contigua*), indicating previously underestimated regional coral diversity. We reported *Plesiastrea peroni* for the first time in China. This species was morphologically distinct from *Plesiastrea versipora* having wider corallite spacing, fewer septa, and a granulated septal surface, which was confirmed via sequencing of the Pv-COI gene.

Conclusion: These findings expand our knowledge of the biodiversity of South China's coral communities, providing baseline data to strengthen the function of Dongshan as a northern refugium for the protection and management of pole ward-moving tropical corals.

Key words: scleractinian coral; biodiversity; Dongshan, Fujian Province; newly recorded species; *Plesiastrea*

珊瑚礁是海洋中生产力极高的生态系统。尽管其面积仅占全球海洋表层约0.5%, 却支撑了1/3以上已知海洋物种的生存与繁衍, 并为人类提供重要的生态系统服务(余克服, 2018; Xia et al., 2022)。作为珊瑚礁的关键框架生物, 造礁石珊瑚的物种多样性不仅决定了珊瑚礁生态系统的稳定性与韧性, 也影响着更大尺度的海洋生态系统功能与可持续性。在国际层面, 造礁石珊瑚被纳入《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II, 其区域物种构成亦是《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework)长期目标A的重要指标; 在我国, 造礁石珊瑚2021年被正式列入国家二级重点保护野生动物。黄林韬等(2020)汇编的造礁石珊瑚名录记录了我国造礁石珊瑚16科77属共445种, 为我国造礁石珊瑚生物多样性保护与研究提供了重要的基线资料。准确厘清造礁石珊瑚的物种构成与分布格局, 不仅是我国海洋生态保护的关键任务, 也是落实全球生物多样性保护目标的重要工作。

目前, 造礁石珊瑚的物种鉴定主要通过形态学和分子生物学方法完成。早期的分类鉴定主要依赖形态特征, 自Wells (1956)以来, 研究者根据珊瑚杯、隔片形状、无性生殖出芽方式等骨骼特征进行物种区分。Veron (1995)在此基础上进一步将珊瑚群体的生活形态和骨骼结构特征纳入比较, 使科属水平的快速鉴定成为可能。同时, 国内学者编著的《中国动物志·腔肠动物门·珊瑚虫纲·石珊瑚目·造礁石珊瑚》主要沿用传统形态学方法, 为区域性分类研究提供了重要参考(邹仁林, 2001)。然而, 造礁石珊瑚具有显著的表型可塑性、协同进化与种间杂交现象(Benzoni et al., 2007; Arrigoni et al., 2014), 这使得仅凭形态特征在物种水平上进行准确鉴定具有较高的经验门槛与固有不确定性。随着分子生物学方法的发展, 基于DNA的标记成为细化物种鉴定的关键工具, 其中, 线粒体细胞色素c氧化酶亚基I (cytochrome coxidase I, *COI*)与核糖体内部转录间隔区(internal transcribed spacer, ITS)是常用标记(Fukami et al., 2004; Huang et al., 2008; O'Cain et al., 2019)。《台湾石珊瑚志》结合分子生物学和形态学方法进行编撰, 为造礁石珊瑚分类系统的描述奠定了基础(Dai & Horng, 2009a, b)。然而, 环境胁迫、物种生活史特征和遗传变异均可能导致*COI*和ITS的进化产生差异, 进而影响在物种层面的准确鉴定(Ellegren & Galtier, 2016)。因此, 有必要采用多种分子标记相结合, 并综合考虑骨骼及其微结构形态学对造礁石珊瑚物种进行综合鉴定, 以提升准确性。

近年来, 气候变化和人类活动加剧使全球珊瑚礁面临严峻挑战, "边缘珊瑚群落"作为热带珊瑚的潜在避难所, 在全球范围内受到广泛关注(Beger et al., 2014; Schoepf et al., 2023; Wang et al., 2024)。所

谓“边缘珊瑚群落”, 通常指分布于亚热带或温带海域、环境条件偏离造礁石珊瑚生存的最适范围且季节性波动较强的造礁石珊瑚群落, 以胁迫耐受性强的物种为主, 珊瑚覆盖度和物种丰富度相对较低, 因此在群落组成与生态系统功能上不同于典型的热带珊瑚礁(Schoepf et al., 2023)。福建东山海域位于亚热带北回归线附近, 海表月均温14–30°C, 接近造礁石珊瑚生长的上下限阈值, 是我国大陆沿岸造礁石珊瑚群落分布的最北缘(李秀保等, 2010)。历史调查表明该海域记录过若干种造礁石珊瑚。最早的是1997年的调查, 共记录到6种(黄宗国等, 1999), 2005–2007年的调查记录到5种(李秀保等, 2010), 2011–2012年记录到6种(保护区5种、非保护区3种), 2019年的调查记录到6种(Zheng et al., 2021), 2020年的一项摸查中共记录5种[①]。尽管各次调查均采用随机样带的监测方法, 调查结果存在一定差异, 但该区域的造礁石珊瑚物种数一直被认为较少, 且以锯齿刺星珊瑚(*Cyphastrea serailia*)、标准盘星珊瑚(*Dipsastraea speciosa*)和盾形邓肯沙珊瑚(*Duncanopsammia peltate*; 原盾形陀螺珊瑚, *Turbinaria peltata*)这类环境耐受型珊瑚为主。这些珊瑚在保护区内可形成100%覆盖的连续礁体(姜峰等, 2011), 具有独特的生态价值。此外, 在最早的系统调查中曾记录到霜鹿角珊瑚(*Acropora pruinosa*)和澄黄滨珊瑚(*Porites lutea*) (黄宗国等, 1999), 但在后续多次监测中未再发现, 提示这些物种或已区域性灭绝。据此, 本研究拟通过长期、针对性的搜寻, 结合形态学鉴定与分子生物学方法, 系统厘清福建东山海域造礁石珊瑚群落的物种组成, 为我国北缘珊瑚群落的生物多样性保护、修复与管理提供坚实的科学支持。

1 材料与方法

1.1 研究区域与标本获取

东山岛位于福建省南部, 面积约240 km^2 (图1)。结合历史文献与课题组自2019年起的水下调查摸排, 本研究明确造礁石珊瑚的主要分布区域自北向南依次为古雷半岛沿岸、东山湾口东门屿、福建东山珊瑚省级自然保护区(以下简称保护区, 包含

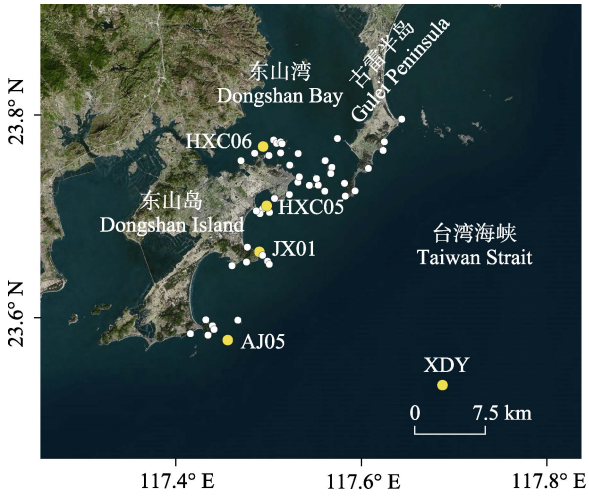


图1 福建东山海域研究区域地图。白点表示长期调查有造礁石珊瑚群落分布的站位, 黄点表示本研究样品采集站位。
Fig. 1 The research area map of Dongshan waters, Fujian Province. White dots indicate long-term monitoring stations for scleractinian corals, while yellow dots denote sampling sites in this study.

头屿片区、鸡心屿片区和最南端的澳角-狮屿-象屿片区)及兄弟屿片区。总海域约860 km^2, 其中保护区总面积36.8 km^2, 核心区面积15 km^2[②]。本研究于2022–2025年采用水肺潜水调查取样, 全面覆盖上述片区, 并对未见于历史记录、形态存疑或可能更名的造礁石珊瑚样本进行重点采集(闽水野捕字202201号), 并记录采样站位(HXC05、HXC06、JX01、AJ05、XDY; 附录1), 最大程度减少对珊瑚群落的干扰, 旨在建立福建东山海域造礁石珊瑚的有效名录。采样时, 先使用Olympus TG-5相机在原位拍摄其生态影像, 再凿取约4 cm × 4 cm的珊瑚碎块, 置入带编码的无菌样袋, 于船上立刻液氮速冻, 用于后续骨骼形态学鉴定和分子生物学分析。

1.2 造礁石珊瑚鉴定

1.2.1 形态学分析

在实验室内, 将采集的造礁石珊瑚块状样品先置于13%次氯酸钠溶液中浸泡48 h, 以去除珊瑚组织, 随后使用去离子水润洗干净, 并用锡纸将其包裹后置于60°C烘箱中干燥20 h。采用体式显微镜(Leica M205 FA)对干燥后的样品进行观察, 记录珊瑚骨骼的宏观结构, 同时对珊瑚杯的直径、隔片数量等关键

① 郭峰 (2022) 中国近岸造礁石珊瑚生态现状与脆弱性研究. 硕士学位论文, 自然资源部第三海洋研究所, 福建厦门.

② 福建省人民政府 (2015) 福建省人民政府关于同意东山珊瑚省级自然保护区范围和功能区调整的批复. https://www.fujian.gov.cn/zwgk/zxwj/szfwj/201508/t20150814_1469075.htm.

特征进行测量。参考WoRMS (World Register of Marine Species, https://www.marinespecies.org)、NMITA (Neogene Marine Biota of Tropical America, https://nmita.rsmas.miami.edu)、*Corals of the World* (Veron, 2000)、《中国动物志·腔肠动物门·珊瑚虫纲·石珊瑚目·造礁石珊瑚》(邹仁林, 2001)和《台湾珊瑚全图鉴》(戴昌凤和郑有容, 2020)进行物种鉴定。

1.2.2 分子生物学分析

每个样品剪取约30 mg组织, 使用海洋动物DNA提取试剂盒(MolPure® Marine Animls DNA Kit, Yeasen Biotechnology, Shanghai)提取基因组DNA (gDNA)。使用代表ITS和*COI*的3个分子标签探究物种间的系统发育关系: (1) ITS, 包括18S-1648F: 5′-GATYGAAYGGTTTAGTGAGG-3′和28S-ITS4R: 5′-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3′ (O'Cain et al., 2019); (2) MCOI, 包括MCOIF: 5′-TCTACAAATCATAAAGACATAGG-3′和MCOIR: 5′-GAGAAATTATACCAAAACCAGG-3′ (Fukami et al., 2004); (3) Pv-COI, 包括Pv-COIF: 5′-TGGCCATCCAGAAGTTTATATTTTAAT-3′和Pv-COIR: 5′-GTCAAGTAACATTCTCCATGTCC-3′ (同星珊瑚属(*Plesiastrea*)特异性片段) (Juszkiewicz et al., 2022)。PCR反应总体系为25 μL, 扩增程序为: 95°C预变性4 min, 95°C变性30 s, 退火30 s (温度为MCOI: 47°C, Pv-COI: 52°C, ITS: 51.5°C), 72°C延伸60 s, 共35个循环, 最后72°C延伸10 min (Fukami et al., 2004; O'Cain et al., 2019; Juszkiewicz et al., 2022)。所有PCR产物经1.2%琼脂糖凝胶电泳检测, 使用DNA胶回收试剂盒(TIANgelPurification Kit, TIANGEN, Beijing)回收目的条带。在包括目的基因0.15 pmol, pMD18-T载体0.015 pmol, Solution I 2 μL的10 μL体系中将胶回收产物与pMD18-T载体16°C连接1 h。重组载体转化至感受态大肠杆菌(*Escherichia coli* DH5α), 涂布在100 μg/mL含氨苄抗生素的LB (Luria-Bertani)固体培养基上, 37°C培养12 h后挑取单克隆菌体PCR确定阳性克隆(反应体系和程序同上), 将阳性菌液送至上海生工生物有限公司测序。

通过Sanger测序, 共获取了7条ITS通用序列、8条MCOI通用序列和1条针对同星珊瑚属的Pv-COI序列(附录1)。于NCBI数据库(National Center for Biotechnology Information, https://www.nlm.nih.gov)以最小期望值(E value)、最大总得分(total score)以及百分比一致度(percent identity, Per. Ident > 97%)筛选相似序列用于共同分析。MCOI和ITS的系统发育分析以鹿角杯形珊瑚(*Pocillopora damicornis*; NCBI基因序列登录号: ITS (AB214396), MCOI (ON970553))为外群构建系统发育树。Pv-COI以枝状刺星珊瑚(*Cyphastrea decadia*; NCBI基因序列登录号: MT949455)和小五边角蜂巢珊瑚(*Favites micropentagonus*; NCBI基因序列登录号: MT949454)为外群构建系统发育树。系统发育树的构建使用MEGA 12.0软件, 采用最大似然法, 以贝叶斯信息准则(Bayesian information criterion, BIC)和赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)选择合适的模型, 其中ITS选择K2 (Kimura 2-parameter) + G (Gamma distribution) + I (Invariable sites), Pv-COI选择HKY (Hasegawa-Kishino-Yano) + G, MCOI选择HKY + I。采用自助法(bootstrap)重抽样1,000次, 结果只显示自展值(bootstrap value) > 75%的值。

2 结果

2.1 形态学分析

(1)佩罗尼同星珊瑚(*Plesiastrea peroni*)。编号HXC05-C (图2A–C)。珊瑚群体呈团块状, 珊瑚杯圆形、直径约3 mm, 其触手于日间伸展, 整体颜色为褐绿色(图2A)。珊瑚杯鞘(theca)壁突出, 相邻珊瑚杯间距较宽(图2B), 隔片三轮排列, 共24–32枚(n = 25.5 ± 2.6), 其中第一轮(S1) 6–8枚、第二轮(S2) 6–8枚、第三轮(S3) 12–16枚, 且隔片表面具颗粒状突起(图2C)。S1隔片常延伸至杯轴柱, S2偶短于S1, S3长度仅为S1的1/4或更短。珊瑚群体共骨骨骼剖面存在网状结构, 珊瑚杯之间距离较宽。佩罗尼同星珊瑚为Juszkiewicz等(2022)所报道的同星珊瑚属新种, 区别于多孔同星珊瑚(*P. versipora*), 本研究是我国海域首次正式报道该物种, 其形态学特征与Juszkiewicz等(2022)的描述基本一致, 但东山海域的佩罗尼同星珊瑚隔片数量更少。

(2)锯齿刺星珊瑚(*Cyphastrea serailia*)。编号JX01-C (图2D–F)。珊瑚群体呈皮壳状, 整体褐色, 珊瑚杯口缘灰色, 日间可见触手伸展(图2D)。体视镜下, 骨骼共骨无孔, 但密布小刺, 珊瑚杯壁不规则突出(图2F)。珊瑚杯直径不一, 形状多样, 呈圆形

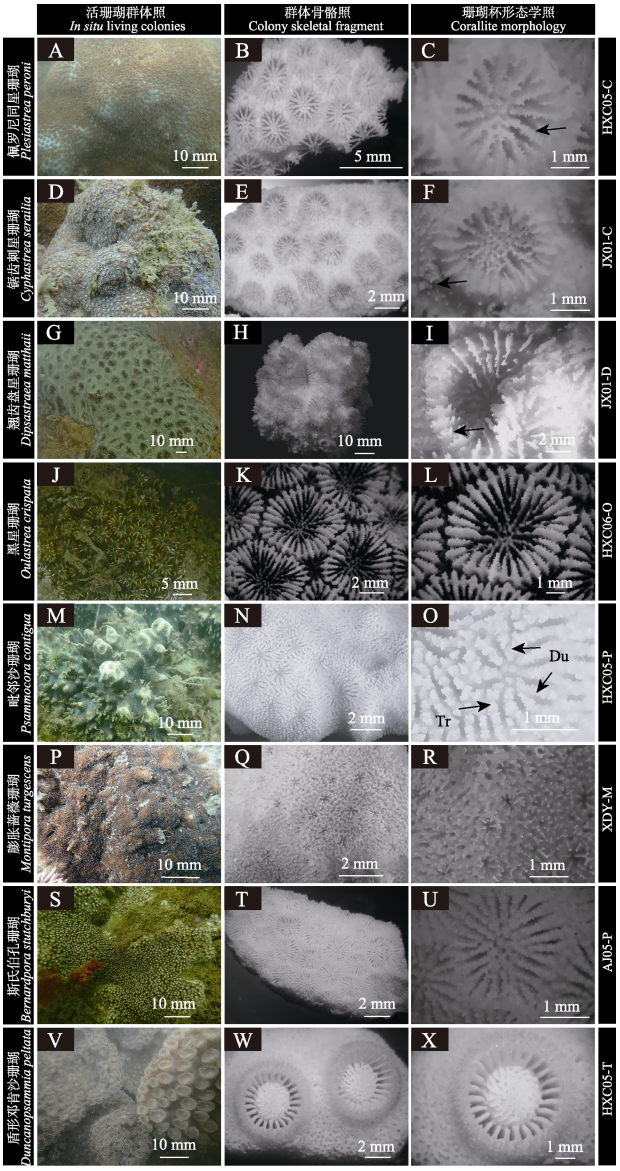


图2　珊瑚样品形态结构图。从左至右依次为原位活珊瑚群体、珊瑚骨骼和珊瑚杯形态学照片。A–C、D–F、G–I、J–L、M–O、P–R、S–U和V–X分别对应样品HXC05-C、JX01-C、JX01-D、HXC06-O、HXC05-P、XDY-M、AJ05-P和HXC05-T的照片。其中C中箭头指隔片的颗粒结构; F中箭头指珊瑚杯周围颗粒状不规则突起; I中箭头指珊瑚杯隔片边缘向上的翘齿; O是样品HXC05-P的珊瑚杯形态学照片: Du表示2个隔片融合到达轴柱, Tr表示3个隔片融合到达轴柱。

Fig. 2　Morphological structures of coral sample images. From left to right, the images sequentially show: *in situ* living colonies, colony skeletal fragment, and corallite morphology. A–C, D–F, G–I, J–L, M–O, P–R, S–U, and V–X are the pictures of samples HXC05-C, JX01-C, JX01-D, HXC06-O, HXC05-P, XDY-M, AJ05-P, and HXC05-T, respectively. In image C, the arrow indicates the granular septal surface. In image F, the arrow indicates granular, irregular protrusions around the corallite. In image I, the arrow points to the upward-projecting septal teeth along the margin of the corallite. Image O is the corallite morphology of HXC05-P: Du, two septa fusing to reach the columella, Tr, three septa fusing to reach the columella.

或椭圆形(图2E), 且其底部有海绵状轴柱。隔片分两轮, 共24枚, 表面带有颗粒或刺, 排列不均, 鞘很突出, S1隔片12枚能延伸到轴柱, 但S2隔片较短(图2F), 与戴昌凤和郑有容(2020)以及Chukaew等(2023)对锯齿刺星珊瑚的描述基本一致。

(3)翘齿盘星珊瑚(*Dipsastraea matthaii*)。编号JX01-D (图2G–I)。珊瑚群体呈团块状, 颜色为绿色(图2G); 珊瑚杯排列紧密, 形状多样, 既有直径8–11 mm的近圆形, 也有长轴可达16 mm、短轴约12 mm的椭圆形, 杯深4–7 mm, 杯间距2–5 mm (图2H)。珊瑚杯共3轮隔片, 约30枚, 隔片两侧有颗粒状凸起, 边缘有4–6个向上翘起的长齿(图2I); 珊瑚杯上缘的隔片鼓起变厚, 高出杯口1–1.5 mm。与戴昌凤和郑有容(2020)对翘齿盘星珊瑚的描述基本一致。

(4)黑星珊瑚(*Oulastrea crispata*)。编号HXC06-O (图2J–L)。珊瑚群体呈表覆状, 群体小, 颜色为棕色或墨绿色(图2J)。珊瑚杯排列致密(图2K)。珊瑚杯形似圆形或者椭圆形杯盏, 杯口扁平, 杯深2–3 mm, 杯直径3–8 mm; 隔片4轮, 长短交错分布, 有24–45枚(图2L), 与戴昌凤和郑有容(2020)对黑星珊瑚的描述基本一致。

(5)毗邻沙珊瑚(*Psammocora contigua*)。编号HXC05-P (图2M–O)。珊瑚群体上部为粗短紧密的分枝状, 基部呈表覆型, 整体呈灰褐色, 水螅体在日间伸展(图2M)。珊瑚杯小, 直径约1.5–2 mm, 珊瑚杯之间分界不明显(图2N), 杯较浅, 杯口稍下凹, 有6–8枚隔片能到达轴柱, 其中2–4枚呈花瓣状排列, 珊瑚杯中能观察到2–3枚隔片融合在一起到达轴柱的现象(图2O), 与Stefani等(2008a)和Chandran等(2021)对毗邻沙珊瑚的描述基本一致。

(6)膨胀蔷薇珊瑚(*Montipora turgescens*)。编号XDY-M (图2P–R)。珊瑚群体呈表覆形, 表面具有不规则隆起, 颜色为棕色(图2P), 珊瑚共骨呈海绵状, 表面有明显的刺(图2Q)。珊瑚杯直径约0.5–0.8 mm, 均匀分布在表明, 珊瑚杯壁明显(图2R)。隔片有两轮共12枚, 呈细刺状, S1和S2各6枚, S1隔片发达, S2隔片较短或不明显(图2R), 与戴昌凤和郑有容(2020)对膨胀蔷薇珊瑚的描述基本一致。

(7)斯氏伯孔珊瑚(*Bernardpora stutchburyi*)。编号AJ05-P (图2S–U)。珊瑚群体呈现块状, 水螅体在日间会伸出, 颜色为棕色(图2S)。珊瑚杯形状是多

边形, 直径2–3 mm, 杯浅且杯壁薄(图2T)。隔片3轮共24枚, 隔片狭窄, 边缘有刺, 两侧有颗粒状突起(图2U)。轴柱发育不全或由隔片末端相连的扭曲小梁组成, 这是斯氏伯孔珊瑚的典型特征。

(8)盾形邓肯沙珊瑚(*Duncanopsammia peltata*)。编号HXC05-T (图2V–X)。珊瑚群体呈厚板叶状, 颜色为棕色, 水螅体厚而肥大, 于日间伸展(图2V)。珊瑚骨骼表面凹凸不平, 共骨是孔刺状或片瘤状, 边缘有皱褶, 附着的柄较短且厚(图2W)。珊瑚杯表现出倾斜突出, 形状为卵形, 直径为2.5–4.5 mm, 隔片3轮约48枚, S1和S2能到达轴柱, S3不发达, 隔片上存在尖刺(图2X)。隔片两侧有颗粒, 轴柱为蛋形, 呈海绵状(图2X)。与Arrigoni等(2014)以及戴昌凤和郑有容(2020)对盾形邓肯沙珊瑚的描述基本一致。

2.2 系统发育分析

根据ITS基因序列构建的系统发育进化树(图3)可以确定HXC06-O为黑星珊瑚, HXC05-T为盾形邓肯沙珊瑚, AJ05-P为斯氏伯孔珊瑚。JX01-D、JX01-C、HXC05-C和HXC05-P均与属内其他珊瑚难以分开, 只能确定JX01-D为盘星珊瑚属一种(*Dipsastraea* sp.), JX01-C为刺星珊瑚属一种(*Cyphastrea* sp.), HXC05-C为同星珊瑚属一种, HXC05-P为沙珊瑚属一种(*Psammocora* sp.)。XDY-M由于ITS位点测序结果质量较差, 因此不进行系统发育分析。

根据MCOI基因序列构建的系统发育树(图4)可以确定AJ05-P为斯氏伯孔珊瑚, HXC05-T为盾形邓肯沙珊瑚, HXC06-O为黑星珊瑚, HXC05-C为佩罗尼同星珊瑚。XDY-M、HXC05-P、JX01-C和JX01-D均与属内其他珊瑚难以分开, 只能确定XDY-M为蔷薇珊瑚属一种(*Montipora* sp.), HXC05-P为沙珊瑚属一种, JX01-C为刺星珊瑚属一种, JX01-D为盘星珊瑚属一种。由于佩罗尼同星珊瑚为中国新记录种, 因此本文引用Juszkiewicz等(2022)所设计的特异性引物Pv-COI进行系统发育分析(图5), 其结果与

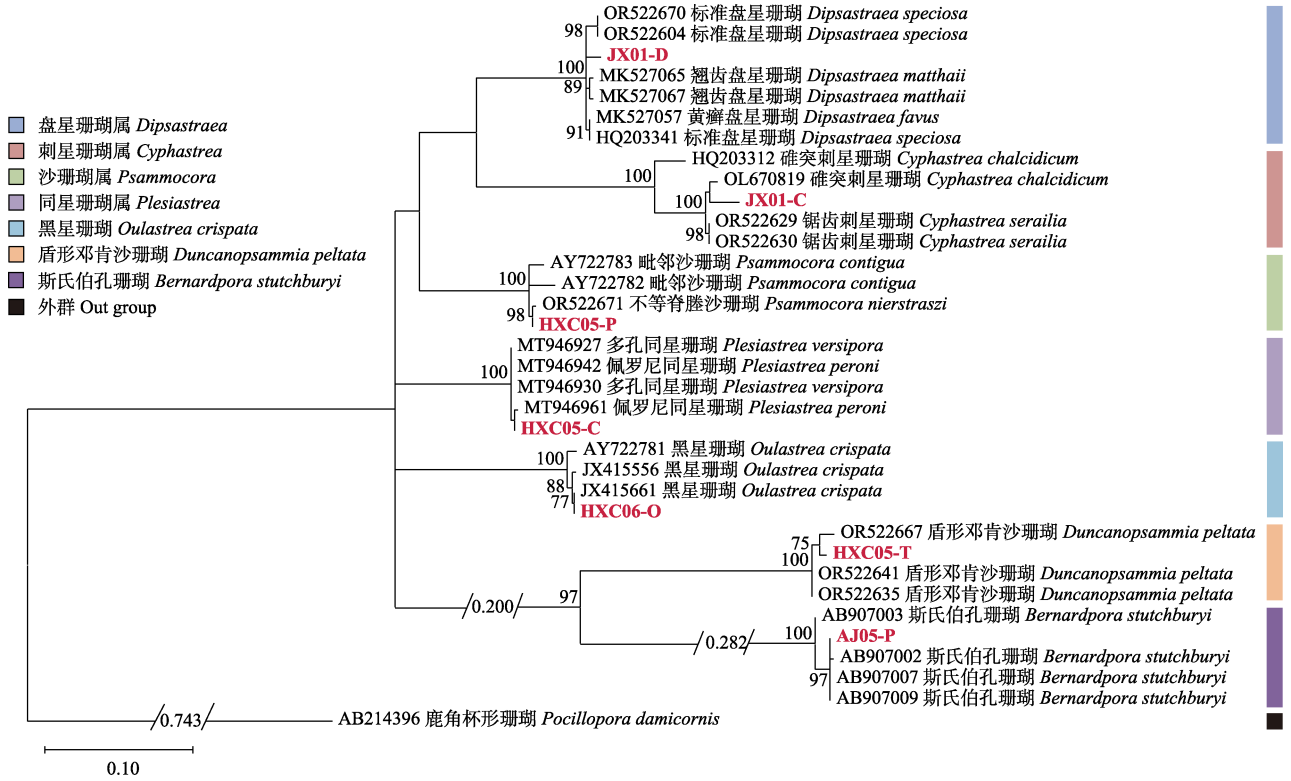


图3 基于ITS引物的最大似然法系统发育分析结果, 部分分枝长度已简化, 以数字表示。本研究新鉴定种以红色加粗字体表示, 节点处分支只显示自展值 > 75%的数值。

Fig. 3 Maximum likelihood phylogenetic analysis based on ITS sequences, partial branch lengths have been simplified and are represented numerically. Newly identified species in this study are marked in bold red. Branches at nodes only display values with bootstrap values > 75%.

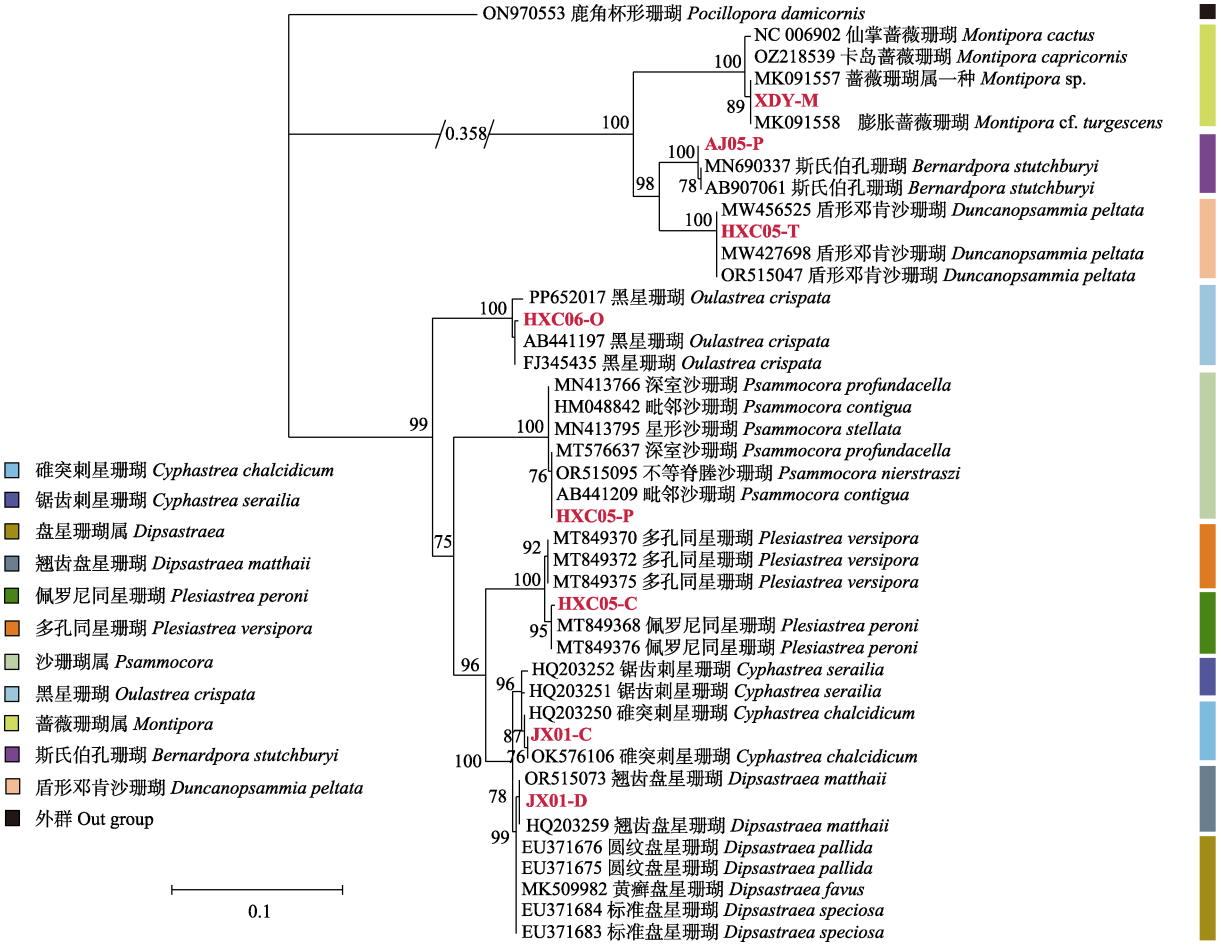


图4　基于MCOI引物的最大似然法系统发育分析结果，部分分枝长度已简化，以数字表示。本研究新鉴定种以红色加粗字体表示，节点处分支只显示自展值 > 75%的数值。

Fig. 4　Maximum likelihood phylogenetic analysis based on MCOI sequences, partial branch lengths have been simplified and are represented numerically. Newly identified species in this study are marked in bold red. Branches at nodes only display values with bootstrap values > 75%.

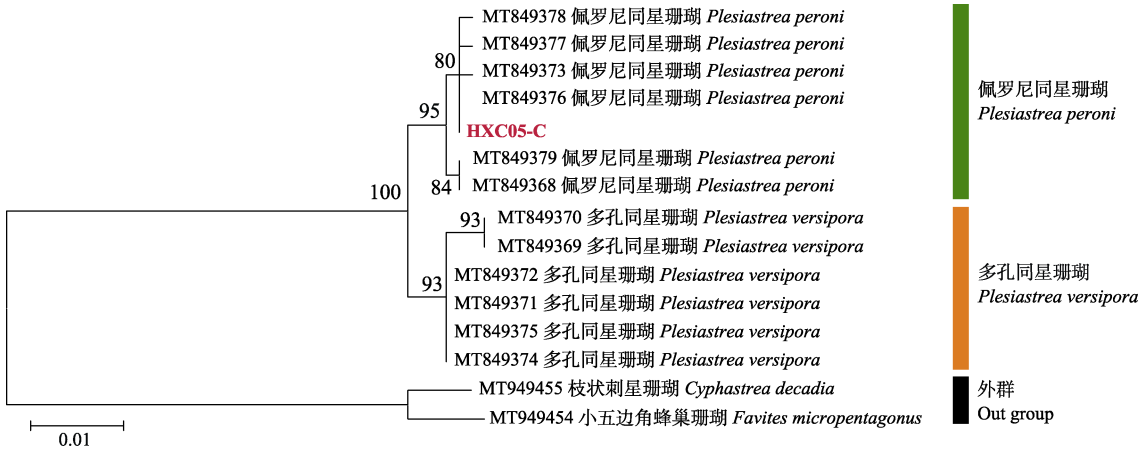


图5　同星珊瑚属基于Pv-COI引物的最大似然法系统发育分析结果。本研究新鉴定种以红色加粗字体表示，节点处分支只显示自展值 > 75%的数值。

Fig. 5　Maximum likelihood phylogenetic analysis of the genus *Plesiastrea* based on Pv-COI sequences. Newly identified species in this study is marked in bold red. Branches at nodes only display values with bootstrap values > 75%.

MCOI基因序列和形态学分析的结果一致，表明HXC05-C为佩罗尼同星珊瑚。

2.3 综合分类学方法的鉴定结果

结合ITS和MCOI基因序列构建的系统发育树可以确定AJ05-P为斯氏伯孔珊瑚，HXC05-T为盾形邓肯沙珊瑚，HXC06-O为黑星珊瑚，与形态学鉴定结果一致。MCOI和Pv-COI基因序列构建的系统发育树表明HXC05-C为佩罗尼同星珊瑚，与形态学鉴定结果一致。

样品XDY-M、JX01-C、JX01-D和HXC05-P主要依据形态学进行鉴定。XDY-M基于MCOI位点(图4)的系统发育分析可以将蔷薇珊瑚属的珊瑚与其他珊瑚区分开，但属内亲缘关系较近，因此根据形态学特征鉴定为膨胀蔷薇珊瑚。样本JX01-C在ITS和MCOI序列构建的分子谱系上与碓突刺星珊瑚(*Cyphastrea chalcidicum*)非常接近(图4)，但未与属内其他珊瑚物种分开。综合考虑形态学特征，尤其是S2隔片虽然较短但已发育完全，这一点与碓突刺星珊瑚具有差异。因此，本研究认为该样本为锯齿刺星珊瑚，其生长形态可能受到东山海域特殊环境条件影响，表现出更接近《中国动物志·腔肠动物门·珊瑚虫纲·石珊瑚目·造礁石珊瑚》(邹仁林, 2001)所述的“类型II”形态。样本JX01-D在ITS序列构建的分子谱系上与盘星珊瑚属内的其他物种难以分开(图3)，在MCOI序列构建的系统发育树上亲缘关系与翘齿盘星珊瑚接近(图4)，但同属内的其他物种未完全区分开来。综合考虑形态学特征，其隔片边缘有4–6个向上翘起的长齿，因此本研究认为该样本为翘齿盘星珊瑚。基于ITS位点(图3)和MCOI位点(图4)的系统发育分析结果可以确定HXC05-P为沙珊瑚属珊瑚，但属内亲缘关系较近，不能很好区分，因此主要根据形态学分析判定其为毗邻沙珊瑚。

3 讨论

3.1 中国新记录种佩罗尼同星珊瑚

Juszkiewicz等(2022)通过综合分类学方法对澳大利亚的同星珊瑚属进行重新划分，发现该属中存在隐种，并将其命名为佩罗尼同星珊瑚。在形态学特征上，佩罗尼同星珊瑚较多孔同星珊瑚而言具有更少的隔片数(30 vs. 36)、更粗糙的隔片表面以及更宽的珊瑚杯间距，并且其共骨截面具有明显的网状结构。分子标记上，基于ITS和线粒体(联合*COI*和*COIII-II*区域)基因的系统发育分析均显示，该物种与多孔同星珊瑚位于不同的演化分支。因此，结合形态学与分子证据，本研究鉴定HXC05-C样品为佩罗尼同星珊瑚，这是东山乃至我国海域首次报道该物种的存在。该结果不仅丰富了我国造礁石珊瑚的物种名录，也提示我国既有的多孔同星珊瑚可能为佩罗尼同星珊瑚。

在造礁石珊瑚的研究与保护过程中，准确辨析物种是基础且关键的一环，因为不同物种对于外界环境胁迫的耐受能力通常具有物种特异性。目前，同星珊瑚属下仅有佩罗尼同星珊瑚和多孔同星珊瑚两个有效种。Juszkiewicz等(2022)的研究表明，两者具有明显的地理分布差异，其中佩罗尼同星珊瑚主要分布于南回归线以北的热带区域，被界定为“热带种”，而多孔同星珊瑚主要分布在南回归线以南的温带区域，被界定为“温带种”。更重要的是，两种同星珊瑚的热白化阈值存在显著差异(Rodriguez-Lanetty et al., 2001; Goyen et al., 2019; Juszkiewicz et al., 2022)，多孔同星珊瑚的适宜生长温度约为10–21°C (Rodriguez-Lanetty et al., 2001)，当温度到达26°C时会出现白化现象(Goyen et al., 2019)；而佩罗尼同星珊瑚在30°C的高温条件下仍能保持健康状态。这种热耐受性的差异可能与珊瑚的共生微生物有关。研究表明，澳大利亚温带海域的多孔同星珊瑚主要与*Breviolum*的虫黄藻共生(Goyen et al., 2019)，而在南半球热带、亚热带海域以及本研究的东山海域，造礁石珊瑚则多与*Cladocopium*虫黄藻共生(Rodriguez-Lanetty et al., 2001; 董志军等, 2008)。事实上，不同虫黄藻属的虫黄藻在形态(LaJeunesse et al., 2018)、光合作用能力(Suggett et al., 2015)以及向宿主的碳、氮转运能力上都存在差异(Leal et al., 2015; Pernice et al., 2015)，从而影响了不同虫黄藻属珊瑚共生体的环境抗逆性。此外，珊瑚宿主与虫黄藻之间还存在着偏好共生的现象(LaJeunesse et al., 2004; Keshavmurthy et al., 2017; Kawamura et al., 2023)，这种偏好性在一定程度上也决定了造礁石珊瑚的生态位与地理分布。

值得注意的是，本研究记录的佩罗尼同星珊瑚形态特征与Juszkiewicz等(2022)的描述存在一定差异，例如东山海域的佩罗尼同星珊瑚的隔片数量约

为26枚, 少于后者所报道的30枚。这些形态差异一方面可能是东山海域长期高悬浮物造成的低光环境诱发的可塑的表型变化, 而未涉及遗传物质的改变(Todd et al., 2004)。另一方面, 也不能排除佩罗尼同星珊瑚可能在东山海域乃至北半球环境的选择下, 演化出更少隔片数量的适应性表型, 并在与南半球佩罗尼珊瑚种群长期地理隔离的背景下形成北半球特有的亚种。综上, 本研究认为有必要在我国及邻近海域开展针对同星珊瑚属的系统调查, 以明确该属珊瑚的实际物种多样性与地理分布格局, 并厘清其系统发育关系。相关研究对于解释不同群体的热耐受性差异, 预测它们在全球变暖下的分布动态, 并据此制定有针对性的保护与修复策略均具有重要意义。

3.2 综合分类学对造礁石珊瑚鉴定的必要性

造礁石珊瑚的鉴定历来具有挑战性。东山海域的历史物种调查以样带调查为主(黄宗国等, 1999; 李秀保等, 2010), 但单一的目视方法难以覆盖所有栖息地, 容易遗漏低丰度物种, 从而低估区域多样性(Gösser et al., 2023)。即便获得标本后进行形态学鉴定, 也高度依赖分类学家的专业判断。由于造礁石珊瑚的形态特征易受环境影响, 常表现出显著的表型可塑性, 因此仅凭若干形态性状很难在近缘物种间做出可靠区分(Stefani et al., 2008a; Humblet et al., 2015)。例如, 锯齿刺星珊瑚会因生境差异呈现不同表型(邹仁林, 2001), 毗邻沙珊瑚亦可出现片状或分支状变体(戴昌凤和郑有容, 2020), 这些变异进一步增加了仅凭宏观形态鉴定的难度。

为了解决这一问题, 近年来, 通过综合利用生态学、形态学和分子生物学特征对物种进行分类鉴定, 以尽可能全面的方式描述物种, 是提高造礁石珊瑚物种鉴定准确性的重要方法(Huang et al., 2014; Juszkiewicz et al., 2022)。其中分子标记在综合分类学中的应用日益普遍(Juszkiewicz et al., 2022; Chukaew et al., 2023; Fiesinger et al., 2023), 据此可以更准确地识别和分类物种。系统发育分析是识别造礁石珊瑚物种和推断它们之间亲缘关系的关键步骤之一, 选择合适的分子标记对系统发育分析至关重要。常用的分子标记包括线粒体和核糖体DNA序列, 然而核ITS区域在个体间的变异程度较高(Márquez et al., 2003; Chen et al., 2004), 并且造礁石珊瑚存在广泛的种间杂交现象(Stefani et al., 2008a, b), 这些因素均可能干扰系统发育分析的结果。相比之下, 线粒体基因的进化速率又较为缓慢(Huang et al., 2008), 导致该位点在蔷薇珊瑚属和沙珊瑚属的系统发育分析中也存在分辨率不足的问题。并且进行序列比对的数据库(如NCBI等)可能存在上传序列错误的情况, 这也可能导致不同物种之间难以区分(Gösser et al., 2023)。

尽管利用核基因与线粒体基因进行分析时各有局限, 但研究表明, 结合核ITS位点和线粒体位点的分子鉴定以及形态特征, 能有效应用于造礁石珊瑚分类(Arrigoni et al., 2014; Juszkiewicz et al., 2022)。例如Arrigoni等(2014)利用线粒体基因和核基因联合建树对于陀螺珊瑚属(*Turbinaria*)和邓肯沙珊瑚属(*Duncanopsammia*)进行系统进化分析, 发现盾形陀螺珊瑚(*Turbinaria peltata*)与邓肯沙珊瑚属的模式种*Duncanopsammia axifuga*进化关系更接近, 并结合形态学特征将盾形陀螺珊瑚归入邓肯沙珊瑚属并更名为盾形邓肯沙珊瑚(*D. peltata*)。

因此, 在现有的目视调查的基础上, 综合系统发育分析和形态学鉴定可以更准确地识别和鉴定造礁石珊瑚物种, 为海洋生物多样性研究提供重要支持。此外环境DNA (environmental DNA, eDNA)宏条形码技术快速发展, 相比于上述的视觉调查法, 该技术具有成本低、操作简便等优点, 能够快速大规模得到生物多样性信息和群落组成(王萌等, 2021; 纪莹璐等, 2025)。相关研究表明eDNA技术应用于造礁石珊瑚多样性调查能够取得较好的结果(Gösser et al., 2023), 可检测到传统目视法易遗漏的低丰度物种, 结合多方法的生态调查有助于获得更全面的结果。未来可以结合eDNA技术进一步厘清东山及周边海域造礁石珊瑚多样性。

3.3 气候变化背景下厘清东山造礁石珊瑚物种多样性的意义

本研究首次在东山海域记录的造礁石珊瑚有6种, 包括佩罗尼同星珊瑚、斯氏伯孔珊瑚、翘齿盘星珊瑚、黑星珊瑚、膨胀蔷薇珊瑚和毗邻沙珊瑚, 其中佩罗尼同星珊瑚为中国新记录种。结合最新分类体系(黄林韬等, 2020)并梳理历史调查资料, 本研究整合并形成了东山海域最新的造礁石珊瑚名录, 包含8科12属13种(表1)。这一结果表明, 我国最北缘的东山造礁石珊瑚群落的生物多样性此前可能被低估,

表1　福建东山海域造礁石珊瑚名录

Table 1　Checklist of scleractinian coral in Dongshan, Fujian Province

科 Family	属 Genus	种 Species	鉴定方法 Identification method	文献 Reference
鹿角珊瑚科 Acroporidae	鹿角珊瑚属 *Acropora*	霜鹿角珊瑚 *A. pruinosa*	形态学 Morphological	黄宗国等, 1999
	蔷薇珊瑚属 *Montipora*	膨胀蔷薇珊瑚 *M. turgescens*	综合分类方法 Integrative taxonomic	本研究 This study
滨珊瑚科 Poritidae	伯孔珊瑚属 *Bernardpora*	斯氏伯孔珊瑚 *B. stutchburyi*	综合分类方法 Integrative taxonomic	本研究 This study
	角孔珊瑚属 *Goniopora*	角孔珊瑚属一种 *Goniopora* sp.	形态学 Morphological	Zheng et al., 2021; 郭峰, 2022[①]
	滨珊瑚属 *Porites*	澄黄滨珊瑚 *P. lutea*	形态学 Morphological	黄宗国等, 1999
裸肋珊瑚科 Merulinidae	刺星珊瑚属 *Cyphastrea*	锯齿刺星珊瑚 *C. serailia*	综合分类方法 Integrative taxonomic	黄宗国等, 1999; 李秀保等, 2010; Zheng et al., 2021; 郭峰, 2022[①]; 本研究 This study
	盘星珊瑚属 *Dipsastraea*	标准盘星珊瑚 *D. speciosa*	综合分类方法 Integrative taxonomic	黄宗国等, 1999; 李秀保等, 2010; Zheng et al., 2021; 郭峰, 2022[①]; 本研究 This study
		翘齿盘星珊瑚 *D. matthaii*	综合分类方法 Integrative taxonomic	本研究 This study
木珊瑚科 Dendrophylliidae	邓肯沙珊瑚属 *Duncanopsammia*	盾形邓肯沙珊瑚 *D. peltata*	综合分类方法 Integrative taxonomic	黄宗国等, 1999; 李秀保等, 2010; Zheng et al., 2021; 郭峰, 2022[①]; 本研究 This study
沙珊瑚科 Psammocoridae	沙珊瑚属 *Psammocora*	毗邻沙珊瑚 *P. contigua*	综合分类方法 Integrative taxonomic	本研究 This study
同星珊瑚科 Plesiastreidae	同星珊瑚属 *Plesiastrea*	(多孔同星珊瑚) (*P. versipora*)*	形态学 Morphological	黄林韬等, 2020
		佩罗尼同星珊瑚 *P. peroni*	综合分类方法 Integrative taxonomic	本研究 This study
黑星珊瑚科 Oulastreidae	黑星珊瑚属 *Oulastrea*	黑星珊瑚 *O. crispata*	综合分类方法 Integrative taxonomic	本研究 This study
小星珊瑚科 Leptastreidae	小星珊瑚属 *Leptastrea*	紫小星珊瑚 *L. purpurea*	形态学 Morphological	黄宗国等, 1999; Zheng et al., 2021; 郭峰, 2022[①]

*表示原记录的多孔同星珊瑚可能为佩罗尼同星珊瑚。

* Indicates that the species was previously recorded in Dongshan waters as *Plesiastrea versipora* and is possibly *P. peroni*.

既有可能源于早期调查范围的不全面, 也可能反映了近年来造礁石珊瑚幼体通过洋流迁移的动态变化。

在全球变暖的背景下, 位于相对高纬度的边缘珊瑚群落日益受到关注(Beger et al., 2014)。作为中国大陆沿岸造礁石珊瑚分布的最北缘, 东山海域因其较低的夏季海表温度和丰富的营养外源输入, 被视为具有成为热带造礁石珊瑚避难所的潜力。尽管冬季的低温仍可能制约造礁石珊瑚的生长, 但全球变暖可能在一定程度上削弱了冬季极端低温的限制作用, 从而为热带造礁石珊瑚幼体借助洋流扩散并在相对高纬度海域生长与繁衍创造了适宜的生境条件(Yu et al., 2019; Huang et al., 2025)。例如, 距离东山约33 km的广东南澎列岛海域新记录有高多样性的造礁石珊瑚群落分布, 共9科18属34种(张晶晶等, 2025)。本研究发现的盾形邓肯沙珊瑚、黑星珊瑚、膨胀蔷薇珊瑚以及斯氏伯孔珊瑚也见于南澎列岛海域。南澎列岛以及东山海域受黑潮及其支流影响强烈, 造礁石珊瑚物种的连续分布也说明其可能依靠洋流扩散, 附着并生长在东山海域(杨顺良等, 2015)。随着海表温暖化, 来自南澎列岛的造礁石珊瑚物种有可能通过海流扩散并逐步在东山海域建立新的种群。鉴于东山珊瑚群落的复杂环境条件和栖息地格局的碎片化, 未来仍可能持续发现未被记录的造礁石珊瑚物种, 因此仍需进行持续的系统监测, 以了解珊瑚群落的变化。

然而, 受人类活动的影响, 东山海域的造礁石珊瑚群落正面临着威胁, 梁珊珊等(2021)的研究表明东山海域珊瑚群落的生态敏感性整体偏高, 东山湾口、东门屿一带的生态脆弱性较高。近年来的调查也表明一些造礁石珊瑚物种已经消失, 例如澄黄

① 郭峰 (2022) 中国近岸造礁石珊瑚生态现状与脆弱性研究. 硕士学位论文, 自然资源部第三海洋研究所, 福建厦门.

滨珊瑚以及霜鹿角珊瑚这类小水螅体珊瑚(表1)。由于养殖业、旅游业和工业等快速发展(姜峰等, 2011), 东山海域表现出富营养化、高浊度和低氧的特征, 这对于珊瑚共生功能体而言是不利的(Fabricius, 2005; Erftemeijer et al., 2012; Altieri et al., 2017), 此时珊瑚可能会将更多的能量用于抵抗不利的环境条件(Wang et al., 2024), 因此一些敏感型珊瑚在这种变化中逐渐衰退, 而环境胁迫耐受型珊瑚则始终为东山海域的优势物种(梁姗姗等, 2021)。未来随着全球气候变化, 东山海域可能会有更多造礁石珊瑚随海流迁移定殖, 但能够移入的物种可能局限于环境耐受型珊瑚类群。在东山海域, 占优势的造礁石珊瑚物种其营养策略更偏向于异养, 因为较强的异养过程可以缓解环境压力(Wang et al., 2024); 而敏感型珊瑚如鹿角珊瑚属(*Acropora*)更依赖于自养过程(Conti-Jerpe et al., 2020), 对水体透明度要求较高, 因此东山海域的水体环境可能较难满足其生存需求。总之, 东山海域的地理位置以及环境条件能够为造礁石珊瑚提供避难所, 其重要性在不断提升, 但作为边缘珊瑚群落也面临着诸多威胁, 需要更为规范的管理措施保护该地的海洋环境。

本研究对福建东山海域的造礁石珊瑚进行了分类鉴定。通过分子生物学和形态学结合的方法, 新记录4属6种, 其中, 佩罗尼同星珊瑚确认为中国新记录种, 斯氏伯孔珊瑚、翘齿盘星珊瑚、黑星珊瑚、膨胀蔷薇珊瑚和毗邻沙珊瑚为福建海域新记录种。本研究较为全面地厘清了东山造礁石珊瑚的物种组成, 不仅丰富了东山海域乃至中国的造礁石珊瑚生物多样性记录, 更重要的是, 通过确认新记录种, 为理解全球气候变化情景下造礁石珊瑚的分布格局、适应性演化以及东山海域作为高纬度潜在避难所的功能提供了关键科学依据, 同时也凸显了加强该区域环境保护的紧迫性。

致谢: 感谢福建东山县自然资源局的支持; 感谢上海大学白传烛师兄在样品采集和实验上的帮助; 感谢戴昌凤老师与高雄科技大学郑有容老师在造礁石珊瑚分类上提供的帮助!

ORCID

罗熙 https://orcid.org/0009-0001-3330-409X
王啟芳 https://orcid.org/0009-0002-2648-3453
王建佳 https://orcid.org/0000-0002-5432-943X
洪淼 https://orcid.org/0009-0000-6969-466X
郑新庆 https://orcid.org/0000-0002-9073-4520

参考文献

Altieri AH, Harrison SB, Seemann J, Collin R, Diaz RJ, Knowlton N (2017) Tropical dead zones and mass mortalities on coral reefs. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 114, 3660–3665.

Arrigoni R, Kitano YF, Stolarski J, Hoeksema BW, Fukami H, Stefani F, Galli P, Montano S, Castoldi E, Benzoni F (2014) A phylogeny reconstruction of the Dendrophylliidae (Cnidaria, Scleractinia) based on molecular and micromorphological criteria, and its ecological implications. Zoologica Scripta, 43, 661–688.

Beger M, Sommer B, Harrison PL, Smith SDA, Pandolfi JM (2014) Conserving potential coral reef refuges at high latitudes. Diversity and Distributions, 20, 245–257.

Benzoni F, Stefani F, Stolarski J, Pichon M, Mitta G, Galli P (2007) Debating phylogenetic relationships of the scleractinian *Psammocora*: Molecular and morphological evidences. Contributions to Zoology, 76, 35–54.

Chandran R, Kumaran RS, Vasavada DT, Joshi NN, Husen OG (2021) New distribution record of a true coral species, *Psammocora contigua* (Esper, 1794) from Gulf of Kachchh Marine National Park & Sanctuary, India. Journal of Threatened Taxa, 13, 20266–20271.

Chen CA, Chang CC, Wei NV, Chen CH, Lin HE, Dai CF, Wallace CC (2004) Secondary structure and phylogenetic utility of the ribosomal internal transcribed spacer 2 (ITS2) in scleractinian corals. Zoological Studies, 43, 759–771.

Chukaew T, Isomura N, Mezaki T, Matsumoto H, Kitano YF, Nozawa Y, Tachikawa H, Fukami H (2023) Molecular phylogeny and taxonomy of the coral genus *Cyphastrea* (Cnidaria, Scleractinia, Merulinidae) in Japan, with the first records of two species. Zoological Science, 40, 326–340.

Conti-Jerpe IE, Thompson PD, Wong CWM, Oliveira NL, Duprey NN, Moynihan MA, Baker DM (2020) Trophic strategy and bleaching resistance in reef-building corals. Science Advances, 6, eaaz5443.

Dai CF, Horng S (2009a) Scleractinia Tauna of Taiwan. I. The Complex Group. Taiwan University, Taipei.

Dai CF, Horng S (2009b) Scleractinia fauna of Taiwan. II. The Robust Group. Taiwan University, Taipei.

Dai CF, Zheng YR (2020) Corals of Taiwan, Vol. 1. Scleractinian Fauna. Owl Publishing House Co., LTD., Taipei. (in Chinese) [戴昌凤, 郑有容 (2020) 台湾珊瑚全图鉴(上): 石珊瑚. 猫头鹰出版社, 台北.]

Dong ZJ, Huang H, Huang LM, Li YC, Zhou GW (2008) Molecular taxonomy and diversity of symbiotic algae in reef-building corals in the sea near Dongshan Island in Fujian Province. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 27, 135–140. (in Chinese with English abstract) [董志军, 黄晖, 黄良民, 李元超, 周国伟 (2008) 福建东山岛附近海域造礁石珊瑚共生藻的分子系统分类和遗传多样性研究. 台湾海峡, 27, 135–140.]

Ellegren H, Galtier N (2016) Determinants of genetic diversity. Nature Reviews Genetics, 17, 422–433.

Erftemeijer PLA, Riegl B, Hoeksema BW, Todd PA (2012) Environmental impacts of dredging and other sediment disturbances on corals: A review. Marine Pollution Bulletin, 64, 1737–1765.

Fabricius KE (2005) Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: Review and synthesis. Marine Pollution Bulletin, 50, 125–146.

Fiesinger A, Held C, Schmidt AL, Putchim L, Melzner F, Wall M (2023) Dominance of the coral *Pocillopora acuta* around Phuket Island in the Andaman Sea, Thailand. Ecology and Evolution, 13, e10724.

Fukami H, Budd AF, Paulay G, Solé-Cava A, Allen Chen C, Iwao K, Knowlton N (2004) Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. Nature, 427, 832–835.

Gösser F, Schweinsberg M, Mittelbach P, Schoenig E, Tollrian R (2023) An environmental DNA metabarcoding approach versus a visual survey for reefs of Koh Phangan in Thailand. Environmental DNA, 5, 297–311.

Goyen S, Camp EF, Fujise L, Lloyd A, Nitschke MR, LaJeunensse T, Kahlke T, Ralph PJ, Suggett D (2019) Mass coral bleaching of *P. versipora* in Sydney Harbour driven by the 2015–2016 heatwave. Coral Reefs, 38, 815–830.

Huang DW, Benzoni F, Arrigoni R, Baird AH, Berumen ML, Bouwmeester J, Chou LM, Fukami H, Licuanan WY, Lovell ER, Meier R, Todd PA, Budd AF (2014) Towards a phylogenetic classification of reef corals: The Indo-Pacific genera *Merulina*, *Goniastrea* and *Scapophyllia* (Scleractinia, Merulinidae). Zoologica Scripta, 43, 531–548.

Huang DW, Meier R, Todd PA, Chou LM (2008) Slow mitochondrial *COI* sequence evolution at the base of the metazoan tree and its implications for DNA barcoding. Journal of Molecular Evolution, 66, 167–174.

Huang LT, Huang H, Jiang L (2020) A revised taxonomy for Chinese hermatypic corals. Biodiversity Science, 28, 515–523. (in Chinese with English abstract) [黄林韬, 黄晖, 江雷 (2020) 中国造礁石珊瑚分类厘定. 生物多样性, 28, 515–523.]

Huang W, Huang ZH, Yang EG, Meng LQ, Chen JL, Tan RH, Xiao ZY, Zhou YP, Xu MP, Yu KF (2025) High- and low-temperature stress responses of *Porites lutea* from the relatively high- latitude region of the South China Sea. Marine Environmental Research, 204, 106858.

Huang ZG, Zheng CX, Li CY, Wang JJ, Zou RL (1999) The diversity of scleractinian coral associated species in Dongshan, Fujian Province. Biodiversity Science, 7, 181–188. (in Chinese with English abstract) [黄宗国, 郑成兴, 李传燕, 王建军, 邹仁林 (1999) 福建东山石珊瑚伴生物种多样性. 生物多样性, 7, 181–188.]

Humblet M, Hongo C, Sugihara K (2015) An identification guide to some major Quaternary fossil reef-building coral genera (*Acropora*, *Isopora*, *Montipora*, and *Porites*). Island Arc, 24, 16–30.

Ji YL, Chen LL, Li Q, Qu FY, Gong YZ, Cao XY, Wang Z (2025) Diversity of macrobenthos in the waters of the Miaodao Archipelago based on environmental DNA metabarcoding technology. Advances in Marine Science, 43, 840–855. (in Chinese with English abstract) [纪莹璐, 陈琳琳, 李奇, 曲方圆, 宫英哲, 曹湘悦, 王智 (2025) 基于环境DNA宏条形码技术的庙岛群岛海域大型底栖动物多样性研究. 海洋科学进展, 43, 840–855.]

Jiang F, Chen MR, Yang SY (2011) Investigating the status quo of hermatypic corals resources and its protection in Dongshan water areas, Fujian Province. Resources Science 33, 364–371. (in Chinese with English abstract) [姜峰, 陈明茹, 杨圣云 (2011) 福建东山造礁石珊瑚资源现状及其保护. 资源科学, 33, 364–371.]

Juszkiewicz DJ, White NE, Stolarski J, Benzoni F, Arrigoni R, Hoeksema BW, Wilson NG, Bunce M, Richards ZT (2022) Phylogeography of recent *Plesiastrea* (Scleractinia: Plesiastreidae) based on an integrated taxonomic approach. Molecular Phylogenetics and Evolution, 172, 107469.

Kawamura K, Shoguchi E, Nishitsuji K, Sekida S, Narisoko H, Zhao HW, Shu Y, Fu PC, Yamashita H, Fujiwara S, Satoh N (2023) *In vitro* phagocytosis of different dinoflagellate species by coral cells. Zoological Science, 40, 444–454.

Keshavmurthy S, Tang KH, Hsu CM, Gan CH, Kuo CY, Soong K, Chou HN, Chen CA (2017) *Symbiodinium* spp. associated with scleractinian corals from Dongsha Atoll (Pratas), Taiwan, in the South China Sea. PeerJ, 5, e2871.

LaJeunesse TC, Bhagooli R, Hidaka M, de Vantier L, Done T, Schmidt GW, Fitt WK, Hoegh-Guldberg O (2004) Closely related *Symbiodinium* spp. differ in relative dominance in coral reef host communities across environmental, latitudinal and biogeographic gradients. Marine Ecology Progress Series, 284, 147–161.

LaJeunesse TC, Parkinson JE, Gabrielson PW, Jeong HJ, Reimer JD, Voolstra CR, Santos SR (2018) Systematic revision of Symbiodiniaceae highlights the antiquity and diversity of coral endosymbionts. Current Biology, 28, 2570–2580.e6.

Leal MC, Hoadley K, Pettay DT, Grajales A, Calado R, Warner ME (2015) Symbiont type influences trophic plasticity of a model cnidarian-dinoflagellate symbiosis. Journal of Experimental Biology, 218, 858–863.

Li XB, Lian JS, Huang H, Yang JH, Zhang CL, Zhou GW, You F (2010) Diversity and spatial distribution of scleractinia corals in Dongshan, Fujian. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 29, 5–11. (in Chinese with English abstract) [李秀保, 练健生, 黄晖, 杨剑辉, 张成龙, 周国伟, 尤丰 (2010) 福建东山海域石珊瑚种类多样性及其空间分布. 台湾海峡, 29, 5–11.]

Liang SS, Wang JJ, Huang JS, Chen B, Liu WH, Zheng XQ, Hu WJ (2021) Ecological vulnerability assessment of coral community under the impact of multiple environmental factors. Ecology and Environmental Sciences, 30, 2360–2369. (in Chinese with English abstract) [梁姗姗, 王建佳, 黄锦树, 陈彬, 刘文华, 郑新庆, 胡文佳 (2021) 近岸多源环境因素影响下珊瑚群落的生态脆弱性评价研究. 生态环境学报, 30, 2360–2369.]

Márquez LM, Miller DJ, MacKenzie JB, van Oppen MJH

(2003) Pseudogenes contribute to the extreme diversity of nuclear ribosomal DNA in the hard coral *Acropora*. Molecular Biology and Evolution, 20, 1077–1086.

O'Cain ED, Frischer ME, Harrison JS, Walters TL, Thompson ME, Fogarty ND, Ruzicka R, Gleason DF (2019) Identification of newly settled Caribbean coral recruits by ITS-targeted single-step nested multiplex PCR. Coral Reefs, 38, 79–92.

Pernice M, Dunn SR, Tonk L, Dove S, Domart-Coulon I, Hoppe P, Schintlmeister A, Wagner M, Meibom A (2015) A nanoscale secondary ion mass spectrometry study of dinoflagellate functional diversity in reef-building corals. Environmental Microbiology, 17, 3570–3580.

Rodriguez-Lanetty M, Loh W, Carter D, Hoegh-Guldberg O (2001) Latitudinal variability in symbiont specificity within the widespread scleractinian coral *Plesiastrea versipora*. Marine Biology, 138, 1175–1181.

Schoepf V, Baumann JH, Barshis DJ, Browne NK, Camp EF, Comeau S, Cornwall CE, Guzmán HM, Riegl B, Rodolfo-Metalpa R, Sommer B (2023) Corals at the edge of environmental limits: A new conceptual framework to re-define marginal and extreme coral communities. Science of the Total Environment, 884, 163688.

Stefani F, Benzoni F, Pichon M, Cancelliere C, Galli P (2008a) A multidisciplinary approach to the definition of species boundaries in branching species of the coral genus *Psammocora* (Cnidaria, Scleractinia). Zoologica Scripta, 37, 71–91.

Stefani F, Benzoni F, Pichon M, Mitta G, Galli P (2008b) Genetic and morphometric evidence for unresolved species boundaries in the coral genus *Psammocora* (Cnidaria; Scleractinia). Hydrobiologia, 596, 153–172.

Suggett DJ, Goyen S, Evenhuis C, Szabó M, Pettay DT, Warner ME, Ralph PJ (2015) Functional diversity of photobiological traits within the genus *Symbiodinium* appears to be governed by the interaction of cell size with cladal designation. New Phytologist, 208, 370–381.

Todd PA, Ladle RJ, Lewin-Koh NJI, Chou LM (2004) Genotype × environment interactions in transplanted clones of the massive corals *Favia speciosa* and *Diploastrea heliopora*. Marine Ecology Progress Series, 271, 167–182.

Veron JEN (1995) Corals in Space and Time: The Biogeography and Evolution of the Scleractinia. Cornell University Press, New York.

Veron JEN (2000) Corals of the World. Australian Institute of Marine Science, Townsville.

Wang M, Jin XW, Lin XL, Du LN, Cui YD, Wu XP, Sun HY, Xie ZC, Wang XH, Wang BX (2021) Advances in the macrozoobenthos biodiversity monitoring and ecosystem assessment using environmental DNA metabarcoding. Acta Ecologica Sinica, 41, 7440–7453. (in Chinese with English abstract) [王萌, 金小伟, 林晓龙, 杜丽娜, 崔永德, 吴小平, 孙红英, 谢志才, 王新华, 王备新 (2021) 基于环境DNA-宏条形码技术的底栖动物监测及水质评价研究进展. 生态学报, 41, 7440–7453.]

Wang QF, Zhou XJ, Wang JJ, Zhang H, Fang HF, Cai F, Huang LF, Zheng XQ (2024) Heterotrophy confers corals with resistance but limits their range expansion: A case of marginal coral communities. Ecosystem Health and Sustainability, 10, 0246.

Wells JW (1956) Scleractinia. In: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F: Coelenterata (ed. Moore RC), pp. F328–F444. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

Xia JQ, Zhu WT, Liu XB, Ren YX, Huang JZ, Zhu M, Wu ZQY, Wang AM, Li XB (2022) The effect of two types of grid transplantation on coral growth and the *in-situ* ecological restoration in a fragmented reef of the South China Sea. Ecological Engineering, 177, 106558.

Yang SL, Yang L, Zhao DB, Ren YS (2015) Species composition and distribution of neritic scleractinian and gorgonian corals in coastal waters of Fujian. Journal of Applied Oceanography, 34, 209–218. (in Chinese with English abstract) [杨顺良, 杨璐, 赵东波, 任岳森 (2015) 福建沿海浅水石珊瑚和柳珊瑚的种类及其分布. 应用海洋学学报, 34, 209–218.]

Yu KF (2018) Introduction to the Science of Coral Reefs. Science Press, Beijing. (in Chinese) [余克服 (2018) 珊瑚礁科学概论. 科学出版社, 北京.]

Yu WJ, Wang WH, Yu KF, Wang YH, Huang XY, Huang RY, Liao ZH, Xu SD, Chen XY (2019) Rapid decline of a relatively high latitude coral assemblage at Weizhou Island, northern South China Sea. Biodiversity and Conservation, 28, 3925–3949.

Zhang JJ, Huang WB, Chen YT, Yang ZP, Ke WY, Peng ZJ, Wei SC, Zhang ZW, Hu YS, Yu WH, Zhou WL (2025) Reef-building coral diversity and distribution characteristics in the National Nature Reserve for Marine Ecology of Guangdong Nanpeng Islands. Biodiversity Science, 33, 24424. (in Chinese with English abstract) [张晶晶, 黄文彬, 陈奕廷, 杨泽鹏, 柯伟业, 彭昭杰, 魏世超, 张志伟, 胡怡思, 余文华, 周文良 (2025) 广东南澎列岛海洋生态国家级自然保护区造礁石珊瑚多样性及分布特征. 生物多样性, 33, 24424.]

Zheng XQ, Wang QF, Dong X, Wang AJ, Wang JJ, Chen B (2021) A new perspective of nutrient management of subtropical coastal stress-tolerant scleractinian coral communities. Continental Shelf Research, 220, 104405.

Zou RL (2001) Fauna Sinica·Coelenterata·Anthozoa·Scleractinia·Hermatypic Coral. Science Press, Beijing. (in Chinese) [邹仁林 (2001) 中国动物志·腔肠动物门·珊瑚虫纲·石珊瑚目·造礁石珊瑚. 科学出版社, 北京.]

(责任编委: 董云伟　责任编辑: 闫文杰、黄祥忠)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025335

罗熙, 王啟芳, 王建佳, 杨倩曦, 方鸿飞, 洪淼, 张琦, 蔡灵, 周曦杰, 黄丁勇, 郑新庆 (2026) 福建东山海域新记录种揭示我国北缘造礁石珊瑚群落多样性. 生物多样性, 34, 25335. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025271

附录1　福建东山海域采样站位信息和DNA序列

Appendix 1　Sampling site information and DNA sequences from the Dongshan waters, Fujian Province

表1　采样站位信息

Table 1　Sampling site information

采样站位 Sampling site	经度 Longitude	纬度 Latitude
HXC-05	117.50° E	23.71° N
HXC-06	117.49° E	23.77° N
JX01	117.49° E	23.66° N
AJ05	117.46° E	23.58° N
XDY	117.69° E	23.53° N

表2　ITS位点扩增的DNA序列

Table 2　DNA sequence amplified with ITS marker

样品编号 Sample code	DNA 序列 DNA Sequence
AJ05-P	CCTCCTGACTGGCGCCGATACTCTGGCAACAGAGCGCCGGATGCCGGGAAGTTGGTCGAACTTG ATCATTTAGAGGAAGTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTAC CGATCGAAGTATCCAACAAAGGTTATCATCGACCTGTGTGAACTGTCAAACAACTCTTAGGGGTC GGCGCCGTACAACGCAGGCGCCGTTAAATGGCGGATTAGTTCCGCCAGCCCCGCCATTTTGTATC ACAACATCATTAACGTCAAAGACTGAGAAACGTGACAATCCAGCTCTGAGGAGCCGGATGTATGT GGCATTTAAAAAAAATGAGAGACAACTTTTGACGGTGGATCTCTTGGCTCACGTATCGATGAAGA ACGCAGCCAGCTGCGATAAGTAGTGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCAAATCTTTGAACGC AAATGGCGCTCTTGGGTTCTCCCAGGAGCATGTCTGTCTGAGTGTCGGATATTATCGAACGCACC GTACGGTGCGGCATTGAGGCGTCACGGCGAGCGATTTATCGCCGTGTCCCTTGAAGGACGGCAG CTACGGACTCGCATTCTCTACAAAGTGCGAAGGCTAAAGAGTGTCAAACTTCCTTCGTCCTAGAG GCCGCAGTCTCAGCTGGAAAAGCGGTGTGTAGAACAACTTTAACATCTTGACCTCAGATCAGGC AAGGCTACCCGCTGAATTTAA
JX01-D	CTTCCTGACTGGCGCCGATACTCTGGCAACAGAGCGTCGGATGCCGGAAAGTTGGTCAAACTTG ATCATTTAGAGGAAGTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTAC CGATACAACAAGCTAACAACTGTGTTGTCTGCTGTGTGAACCGTACCCAACCTTATTCAGGGGTC GGCCCGGGGGGCCGTTAAATGGCGATCGGACGCGAAGTCTCGCGGCCAGAACGCCTGCCCCGCC TTGGTTTTTTTCAAACATACGTGTCTTGTCTGATGTCTGTCGAGGCGTCCGCCTCGTCGAGTAGAA AAAAAAGCGAGAGACAACTTTTGACGGTGGATCTCTTGGCTCACGCATCGATGAAGAACGCAGC CAGCTGCGATAAGTAGTGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCAAATGGC GCTCTTGGGTTCTCCCAGGAGCATGTCTGTCTGAGTGTCGGATTGTCATCCATCGCGGGTGCGCG CTCCCGTGCGCGCGCCGGCGGCGTTGAGGCGTCACGGCCTTTCACAAACATCGGCCGTGTCCCT CGAAAGGCAGAGAGACTCGCTGTGGTTCGGGGCTCGTTCCCGCAGCGCAGCAGCGGAGGCCAA AAGTGTCAGCACTCCTTCGCGCGCTGCCGGGACCCCGCCGCGCCCGAGTCGTGTAGGCGAAAAA CCATGATTCATCCTCTTGACCTCAGATCAGGCAAGGCTACCCGCTGAATTTAA
JX01-C	CCTCCTGACAGGCGCCGATACTCTGGCAACAGAGCGCCGGATGCCGGGAAGTTAGTCAAACTTG ATCATTTAGAGGAAGTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTAC CGATAAAGTATCCAAGAACAACGACGACAACCGTTGTTTGCCTTGTGAACCGTACCAAACCTTTG AGGGGTCGGCAGCAGCCGTTAAAATGACGAGCGGACGTCCTAAACCGCGGCCGCCTCGTCTGCC CCGCCTGTGTGTTTTATTTCTGTTAGCCATTAGTCGTCTGATGTTTGTCGCCTGTGTGTGTGGCAAA AAAGTTATAATAGGATGACAACTTTTGACGGTGGATCTCTTGGCTCACGCATCGATGAAGAACGC AGCCAGCCGCGATAAGTAGTGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAATGCAAAT GGCGCTCTTGGCTTCTCCCAGGAGCATGTCTGTCTGAGTGTCGGATATCATCCAGCGCAGGCCCC GTGCTTGCGGCGTTGAGGCGTCACGGCCCCCTTTTGCGGGCGGCCGTGTCTCTTGAAAGGCAGA GAGACTCGCTGCAGTTGCCGGGTTTTTCCCTGGGCACACGAGCGGAGGCTAAAAGTTGGGCCAG TCCTTCGCGTGCCCTAGGGTCCCGGCCACTGGAGAGTCGCCGAGGCGAAAACGAGAGAACACG TACCTTCTTGACCTCAGATCAGGCAAGGCTACCCGCTGAATTTAA
HXC05-C	CCTTCTGACTGGCGCCGATACTCTGGTGACAGAGCGCCGGATGCCGGAAAGTTGGTCAAACTTG ATCATTTAGAGGAAGTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTAC CGATACAATCCAAACAACTCCGTTGTTACCGTGTGAACTGTACCAAACCATTAGGGGTCGGCCAG GCCGTTAAATGGCGGTCGGACGCGAGAGATCGCGGCCGTTCCGCCGGCCCCGCCTTTGTTTTTTT TCACAACGTACGTGTTACAGTCTGATTTGTGTGGCCCTCTTGTGGTCACGGAGAGCGAAAAACGA GAGACAACTTTTGACGGTGGATCTCTTGGCTCACGCATCGATGAAGAACGCAGCCAGCTGCGATA AGTAGTGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCAAATGGCGCTCTTGGGTT CTCCCAGGAGCATGTCTGTCTGAGTGTCGGATATCATCCATCGCATGCACCGTGCGTGTTTGCGGC GTTGAGGCGTCACGGCCGTCGGATGGGTGGCCGTGTCCCTTGAAAGACAGAGAGACTCGCTGTG GCGTGGGCTAGTTCCCTGCACACTCGCGGAGGCTAAAATACTATTTGCCCTTCGCGTGCCGGGAA TGCCCTCCGCAGGAGAGGCGAAGAGGCGATCGTGTTTAAATCTTGACCTCAGATCAGGCAAGGC TACCCGCTGAATTTAA
HXC05-T	CCTTCTGACTGGCGCCGATACTCTGGCAACAGAGCGCCGGATGCCGGGAAGTTGGTCAAACTTG ATCATTTAGAGGAAGTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTAC CGATTTCCAAACGTGGTCATCACGAACCCGTGTGAACCTGTCGCAACCATTTAGGGGTCGGCCCG GGTGCCGTTAAATGGTCGGGCGTCCGTCGATTCGGCGTGCGGCCAGCCCCGCCTTTGTCACATTT GACGCACTTGAATGTACCGGTCTGAAACGTTTCCCTGCCTGCCAGCAGGTTGGAGGGGAAA GAGAAAACAAAAAAGCGAGAGACAACTTTTAACGGTGGATCTCTTGGCTCACGTATCGATGAAG AACGCAGCCAGCTGCGATAAGTAGTGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACG CAAATGGCGCTCTTGGGTTCTCCCAGGAGCATGTCTGTCTGAGTGTCGGATAACATGGAACGCAC GCCGGGCGTGCGGAATTGGGGCGTCACGGCCCGGCCCGGCCGTGTCCCCCGAAGGAGAGCGTG CTGGAATCGCTCGGGGACCCACCTCCGTGCGAAGGCTAAAAGGAAGCTATCTTGAAGTCCTTCG CCGGGGTGCGGCTCCGCCGCGGCGGATCGGCCGAACGAAAGGTGACATTTTTGATCTTGACCTC AGATCAGGCAAGGCTACCCGCTGAATTTAA
HXC06-O	CCTTCTGACTGGCGCCGATGCTCTGGCAACAGAGCGCCGGATGCCGGAAAGTTGGTCAAACTTG ATCATTTAGAGGAAGTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTAC CGATGCAATCCAAGATCGCGTCTTTGACGTGGTTTACCGTGTGAACCGTACCAAACCTTTCAGGG GTCGGCGCGTCCGTTAAATGGCGGGCGGACGCTGTTCTGTCCAACAGACAGCGGCCGTTCCGCC AGCCCCGCCCGTGTGTTTTTTTATCATACCGTACGTCTGAAAGGTGACCACCTGAAATTCAGGTG GTCTATGCAAGACAAAAACAAGAGACAACTTTTGACGGTGGATCTCTTGGCTCACGCATCGATGA AGAACGCAGCCAGCTGCGATAAGTAGTGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAA CGCAAATGGCGCTCTTGGGTTCTCCCAGGAGCATGTCTGTCTGAGTGTCGGATATCATCCAACGC ACGGAATCGTGCGGCGTTGAGGCGTCACGGTCCACGCGGCCGTGTCCCTTGAAAGGTAGAGAGA CTCGCCGCGGCACGGGTACGTTCCCTGCACACGCGCGGAGGCTAAAATGTTTTTGTCCTTCGCGC GCAGGTACGGCCCGACCGTCGAGTCGCAGAGGCGAACTATTTACATTCTTGACCTCAGATCAGAC AAGGCTACCCGCTGAATTTAA

样品编号 Sample code	DNA 序列 DNA Sequence
HXC05-P	GCCGGAAGTTGGTCAAACTTGATCATTTAGAGGAAGTAAAAGTCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTG AACCTGCGGAAGGATCATTACCGATGTAATCCAAACGCACGACTCCGTCGTGATACCGTGTGAAC CGTACCAAACTATTCAGGGGTCGGCCGGTCCGTTAAATGGCGGTCGGACGCGTGCCTTGCGCGCG GCCGCTCCGCCAGCCCCGCCTGTGTTTTTTAACATACGTGTCTTGTCTGAAAAGGTGGCCACTGC CGGTGGTCGAGAGCAAAAAGAGAGAGACAACTTTTGACGGTGGATCTCTTGGCTCACGCATCGA TGAAGAACGCAGCCAGCTGCGATAAGTAGTGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTT GAACGCAAATGGCGCTCTTGGGTTCTCCCAGGAGCATGTCTGTCTGAGTGTCGGATATCATCCAA CGCACTTTACGGTGCGGCGTTGAGGCGTCACGGCCCATTTCGCGGCCGTGTCCCTTGAAAGTCAG TGAGACTCGCCGCGGCACGGGTTCGTTCCCTGCACACTCGCGGAGGCTAAAAATGCTTTTGCCCT TCGCGTGCACGGGATGCGGCCCGCCCGCCGAGTCGTGGAGGCGAA
XDY-M	CTGGCGTCGACTACTCGTTAGCCGCAGCGATGCGGTGTTGGAAGCTGGGCCAAGGGGGAAAGTT GGCCAAACTTGATCGTTTAAAGGAAGTAAAAGTCGTACCAAGGTTTCCGTAGGGGAACCTGCGG AAGGATCATTAACGATCGTGGAGTCCGTCTCCCGGGTGAATTGTACTAAAATAATCTTCTTGCGAT ACGTTTGGGGGGGTCGACCTAGGGGTCGTCAAATGCTGTGTGCGTAGCACTCACCCCCCCCCACGT TCGCATGTCTTTGTTTTCTATCCATTTTGTCAATAGTCAAAATGATCGAAAGATACAAAAAAATGA GAAAAACCACTCAAAAGGGGGGATCTCGTGGCTCCCGCCTCTGAGAAAAACGCCCCCCAGTGCT AAAAATAGTGGGAATTGGAAAAAACAGTGAATCCTCAAATCTTTGAACCCAAGTGGCTCTCTCG GGCCCTGGCCCCGGGAACGTGTGTGTCAGAGGGTCAAATACTCTATGCCTTTTTTCTTTTTTGCGA AGAAAGACGGTGGTGAGGTGTCACGGCCTCCCCCCCTCCTAAAAAGGGAAAGAGGGCGTGTCC CTTGATGTGTAAAGTGCCGGTAGACGACCGACACTCTCTCATCTCCCCCACCGACAGAGAGAGG AGAACACACTCTTACGTGCGATCTCATATCGTGCGACACTACCCTCTGTATTTATGCATCTCATAAG GGGGGAAAACC

表3　MCOI位点扩增的DNA序列

Table 3　DNA sequence amplified with MCOI marker

样品编号 Sample code	DNA 序列 DNA sequence
JX01-D	TACTTTATATTTAGTTTTTGGTATTGGAGCCAGTCTAATTGGGACTGCTTTTAGTATGCTTATACGATT GGAGCTTTCTGCGCCAGGCGCTATGTTAGGTGATGATCATCTTTATAATGTAATTGTAACAGCACAT GCTTTTATTATGATTTTTTTTTTTAGTAATGCCGGTTATGATTGGGGGGTTTGGAAACTGGTTAGTGCC ATTATATATTGGGGCACCGGATATGGCGTTCCCCCGATTAAATAATATTAGTTTTTGGTTATTACCAC CTGCTTTGTTTTTATTGTTAGGCTCTGCTTTTGTTGAACAAGGCGCAGGAACGGGATGAACGGTTT ATCCTCCTCTTTCTGATATTTATGCGCACTCTGGGGGTTCTGTTGACATGGTTATTTTTAGTCTTCAT TTGGCTGGGGTTTCTTCTATCTTAGGAGCAATAAACTTTATTACAACGATTTTCAACATGCGAGCCC CTGGTGTTTCTTTTAATAGAATGCCTTTGTTTGTTTGGTCTATTTTAATAACTGCTTTTTTATTACTTT TATCTTTGCCTGTGTTAGCGGGTGCAATTACTATGTTATTAACAGACCGAAATTTTAATACAACTTTT TTTGATCCTTCTGGAGGTGGTGATCCTATTTTGTTCCAACATTTATTTTGGTTTTTTGGGCATCCTGA AGTTTATATTTTAATTTTG
AJ05-P	TACGTTATATTTAGTATTTGGGATTGGGGCAGGTATGCTCGGTACAGCCTTCAGTATGTTAATAAGAT TAGAGCTCTCGGCTCCGGGGGCTATGTTAGGAGACGATCATCTTTATAATGTAATTGTTACGGCACA CGCTTTTATTATGATCTTTTTTTTGGTTATGCCAGTGATGATAGGGGGGTTTGGGAATTGGTTGGTTC CATTATATATTGGGGCACCTGATATGGCTTTCCCACGGCTTAATAACATTAGTTTTTGGCTGTTGCCT CCTGCTTTAATATTGTTATTAGGTTCTGCTTTTGTTGAACAAGGGGCGGGTACCGGATGAACGGTTT ATCCTCCTCTATCTAGCATTCAGGCCCATTCTGGCGGGGCGGTGGATATGGCTATTTTTAGTCTCCA CTTAGCTGGGGCGTCCTCGATTTTGGGTGCAATGAATTTTATAACAACTATATTTAATATGCGGGCT CCTGGGTTAACGTTGAATAGAATGCCCTTATTTGTGTGGTCTATCTTGATTACTGCTTTTTTATTATT ATTGTCTTTGCCCGTATTAGCGGGGGCCATAACCATGCTTTTAACGGACAGAAACTTTAATACTACT TTCTTTGATCCCGCAGGGGGGGGAGATCCGATTTTATTTCAACATTTGTTTTGGTTTTTTGGGCATC CTGAAGTTTATATTTTAATATTA
JX01-C	AACTTTATATTTAGTTTTTGGTGTTGGAGCAGGCCTAATTGGGACTGCTTTTAGTATGCTTATACGAT TGGAGCTTTCTGCGCCAGGCGCTATGTTAGGTGATGATCATCTTTATAATGTAATTGTGACAGCACA TGCTTTTATTATGATTTTTTTTTTTAGTAATGCCGGTTATGATTGGGGGGTTTGGAAACTGGTTAGTGC CATTATATATTGGGGCACCAGACATGGCGTTCCCCCGATTAAATAATATTAGTTTCTGGTTATTACCA CCTGCTTTGTTTTTATTGTTAGGCTCTGCTTTTGTTGAACAAGGCGCAGGAACGGGATGAACGGTT TATCCTCCTCTTTCTGATATTTATGCGCACTCTGGGGGTTCTGTTGACATGGTTATTTTTAGTCTTCA TTTGGCTGGGGTTTCTTCTATCTTAGGAGCAATAAACTTTATTACAACGATCTTCAACATGCGAGCC CCTGGTGTTTCTTTTAATAGAATGCCTTTGTTTGTTTGGTCTATTTTAATAACGGCTTTTTTATTACTT TTATCTTTGCCTGTGTTAGCGGGTGCAATTACTATGTTATTAACAGATCGAAATTTTAATACAACTTT TTTTGATCCTTCTGGAGGTGGTGATCCTATTTTATTCCAACATTTATTTTGGTTTTTTGGGCATCCTG AAGTTTATATTTTAATTTTG
HXC05-C	TACTTTATATTTAGTTTTTGGTGTTGGGGCCGGCCTAATTGGGACTGCTTTTAGTATGCTTATACGAC TGGAGCTTTCTGCGCCAGGCGCAATGTTAGGTGATGATCATCTTTATAATGTAATTGTAACAGCACA TGCTTTTATTATGATTTTTTTTTTTGGTTATGCCGGTTATGATTGGGGGATTTGGTAACTGGTTGGTGC CATTGTATATTGGAGCACCAGACATGGCGTTCCCTCGATTAAACAATATTAGTTTTTGGTTATTACCG CCGGCTTTGCTTTTATTGTTAGGCTCTGCTTTTGTTGAACAAGGCGCGGGTACAGGGTGAACGGTT TATCCTCCTCTTTCTGATATTTATGCGCATTCTGGGGGTTCTGTCGATATGGTTATTTTTAGTCTTCAT TTAGCTGGGGTTTCTTCTATCTTAGGAGCAATAAATTTTATTACAACGATTTTCAACATGCGAGCCC CTGGGGTTTCTTTTAATAGAATGCCTTTGTTTGTTTGGTCTATTTTAATAACTGCTTTTTTATTACTTT TATCTTTGCCTGTATTAGCGGGTGCAATTACTATGTTATTAACAGATCGAAATTTTAATACAACTTTT TTTGATCCTTCTGGGGGGTGGAGACCCTATTTTATTTCAACATTTATTTTGGTTTTTTGGGCCATCCAGA AGTTTATATTTTAATTTTG
HXC05-T	TACGTTATATTTAGTATTTGGGATTGGGGCAGGTATGCTCGGCACGGCCTTCAGTATGCTAATAAGA TTAGAGCTCTCGGCTCCGGGGGCTATGTTAGGAGACGATCATCTTTATAATGTAATTGTTACGGCAC ACGCTTTTATTATGATTTTTTTTTTGGTTATGCCAGTGATGATAGGGGGGTTTGGGAATTGGTTAGTT CCATTATATATTGGGGCACCTGATATGGCTTTCCCACGGCTTAATAATATTAGTTTTTGGTTATTGCCC CCTGCTTTAATATTATTATTAGGTTCCTCTTTCGTTGAACAAGGAGCTGGTACCGGATGAACGGTCT ATCCTCCTTTATCTAGCATTCAGGCCCACTCTGGCGGGTCGGTGGATATGGCTATTTTTAGTCTCCA CTTAGCTGGGGCGTCCTCGATTTTGGGAGCAATGAATTTTATAACAACTATATTTAACATGCGGGCT CCCGGGATAACGTTGAATAGAATGCCCTTATTTGTGTGGTCTATCTTGATTACTGCTTTTTTATTATT ATTGTCTTTACCTGTATTAGCGGGGGCAATAACTATGCTTTTAACGGATAGGAACTTTAACACTACT TTCTTCGACCCCGCAGGGGGGGGGGATCCGATTTTATTTCAACATTTGTTTTGGTTTTTTGGGCATC CAGAAGTTTATATTTTAATATTA
HXC06-O	AACTTTATATTTAATTTTTGGTGTTGGAACAGGTTTAATTGGGACTGCTTTTAGTATGCTTATACGAT TGGAGCTTTCTGCGCCAGGCGCGATGTTAGGTGATGATCATCTTTATAATGTTATTGTAACAGCACA TGCTTTTATTATGATTTTTTTTTTTAGTAATGCCGGTTATGATTGGGGGATTTGGAAATTGATTAGTGC CATTATATATTGGTGCGCCGGATATGGCATTCCCTCGATTAAATAATATTAGTTTTTGGTTGTTACCAC CTGCTTTATTTTTATTGTTAGGTTCTGCTTTTGTTGAACAAGGCGCAGGAACAGGATGAACGGTATA TCCTCCTCTCTCAGATATTTATACTCATTCTGGGGGTTCTGTTGATATGGCTATTTTTAGTCTTCATTT AGCTGGAGTTTCTTCTATTTTAGGTGCAATAAATTTTATTACAACTATTTTTAATATGCGAGCTCCTG GTGTTTCTTTTAATAGAATGCCTTTATTTGTTTGGTCTATTTTAATAACTGCTTTTTTATTACTTTTGT CTTTGCCTGTGTTAGCTGGTGCAATTACAATGTTGTTAACAGATCGAAATTTTAATACCACTTTTTT TGATCCTTCTGGAGGGGGGGAGATCCTATTTTATTCCAACATTTATTTTGGTTTTTTGGGCATCCTGA AGTTTATATTTTAATTTTG
HXC05-P	TTGGTACCGCTCTTAGCATGCTTTTACGATTGGAACTTTCTGGGCCTGGCGGTATGTTAGGCGACG ACCATCTTTATAATGTAATTGTAACAGCACATGCTTTTATCATGATTTTTTTTTTAGTAATGCCAGTC ATGATTGGGGGATTTGGAAATTGATTAGTACCATTGTATATTGGGGCGCCAGATATGGCTTTCCCTC GATTAAATAATATTAGTTTTTGGTTATTGCCACCTGCTTTATTTTTATTGTTAGGCTCGGCTTTTGTTG AACAAGGTGCAGGAACAGGATGAACGGTTTATCCTCCTCTTTCTGATATTTATGCTCATTCTGGGG

样品编号 Sample code	DNA 序列 DNA sequence
	GTTCTGTTGATATGGTTATTTTTAGTCTTCATTTAGCTGGGGTTTCTTCTATTTTAGGGGCAATAAAT TTTATTACAACGATTTTTAATATGCGAGCTCCTGGGGTTTCTTTTAATAGAATGCCTTTGTTTGTTTG GTCAATTTTAATAACTGCTTTTTTATTATTATTATCTTTGCCTGTATTAGCGGGTGCAATTACTATGTT ATTAACAGATCGAAATTTTAATACAACTTTTTTTGATCCTTCTGGGGGTGGAGATCCCATTTTATTCC AACATTTATTT
XDY-M	ATTTTTGTTCTTTTGGGATTGGGGCGGGTATGCTTGGCACGGCCTTCAGTATGTTAATAAGATTAGA GCTCTCGGCTCCGGGGGCTATGTTAGGAGACGATCATCTTTATAATGTAATTGTTACGGCACACGCT TTTATTATGATTTTTTTTTTGGTTATGCCAGTGATGATAGGGGGGTTTGGGAATTGGTTGGTTCCATT ATATATCGGTGCCCCCGATATGGCCTTTCCCCGGCTTAATAATATTAGTTTTTGGTTGTTGCCCCCTG CTTTAATATTATTATTGGGTTCCGCTTTTGTTGAACAAGGAGCGGGCACCGGGTGGACGGTGTACC CTCCTCTATCGAGCATCCAGGCCCACTCTGGGGGGGCGGTGGACATGGCTATTTTTAGCCTTCACT TAGCCGGGGTGTCTTCTATTTTGGGTGCAATGAATTTTATAACAACTATATTTAACATGCGGGCTCC TGGGATGACATTAAATAAAATGCCATTATTTGTGTGGTCTATCTTGATTACTGCTTTTTTATTATTACT ATCTTTGCCAGTATTAGCGGGAGCCATAACCATGCTTTTAACGGATAGAAATTTTAATACCACTTTT TTTGATCCCGCCGGAGGGGGCGACCCAATTTTATTTCAGCATTTGTTTTGGTTTTTTGGGCATCCAG AGGTTTATATTTTAATACTGCCTGGTTTTGGATAAAATTTTCTTCA

表4　Pv-COI位点扩增的DNA序列

Table 4　DNA sequence amplified with Pv-COI marker

样品编号 Sample code	DNA 序列 DNA Sequence
HXC05-C	TTTGCCTGGTTTTGGTATGATTTCTCAAATAATCCCGACTTTTGTTGCTAAAAAACAAGTTTTTGG GTATTTAGGAATGGTTTATGCGATGCTTTCAATTGGTCTTCTTGGGTTTATTGTTTGAGCTCATCAT ATGTTTACTGTTGGGATGGATGTAGATACAAGAGCCTATTTTACTGCTGCCACTATGATTATTGCTG TGCCAACTGGGATTAAAGTTTTTAGTTGGTTGGCAACTATTTATGGGGGTGTTCTTCGACTTGATA CTCCAATGCTTTGAGCTATGGGGTTTGTTTTTTTATTTACAATTGGCGGTTTAACAGGGGTTGTATT AGCAAATAGTTCTCTTGATGTTGTTCTACATGATACATATTATGTAGTTGCACATTTTCATTATGTTC TTTCTATGGGGGCTGTCTTTGCTATTTTTGGAGGGTTTTATTATTGAATTGGAAAAATTAGTGGATA TTGTTATAATGAACTTTATGGGAAAGTCCACTTTTGATTAATGTTTATTGGGGTTAATTTAACTTTTT TCCCACAACATTTTTTAGGCTTAGCCGGGTTTCCAAGACGATATTCGGATTTTGCAGATGCTTTTG CGGGTTGAAATTTAGTAAGTTCCTTAGGATCTGTTATTTCAATATTAGGCGTTATTTGGTTTTTATAT ATTGTATTTGATCTTTTTGTTAAAGAAGAAAAGTTCTTAGGTTGAACAGATGGGAGTTCTTTAGAG TGAGTGCATGTTTCTCCTCCTTTGTTTCATACTTATGAAGAATTACCTTTTGTTTATATCCTTCATAC TAAAGAGGATTAACATTTTATTGTTTGAAGCCCTACTTGAACTATAAGAGAATTACTTAGTAGTATT CTTTGTGCAAATGCTCTAGGTGTGACAGCGGCGTCAGTTCTTATTCGTCTAATTTAACTAAAGA

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (2): 25281, pages 1–10
doi: 10.17520/biods.2025281
cstr: 32101.14.biods.2025281

•生物编目•

中国西南喀斯特地区大型真菌物种编目

谭廷鸿[1,2#*], 高帆[1#], 杨雨[3], 肖群英[4], 吴春芳[1], 邱娜[1], 赵宁宁[1], 周敏[1], 康公平[2,5], 卢志宏[6], 高健强[1,2], 杨红[1,2], 杨传东[1,2], 邓春英[7*]

1. 铜仁学院农林工程与规划学院, 贵州铜仁 554300; 2. 铜仁学院贵州省梵净山地区生物多样性保护与利用重点实验室, 贵州铜仁 554300; 3. 贵州理工学院食品药品制造工程学院, 贵阳 550025; 4. 贵州工程应用技术学院生态工程学院, 贵州毕节 551700; 5. 湖南人文科技学院农业与生物技术学院, 湖南娄底 417000; 6. 广西农业职业技术大学农业工程学院, 南宁 530007; 7. 贵州科学院贵州省生物研究所, 贵阳 550009

摘要: 大型真菌在生态功能和社会经济效益上具有重大价值。为系统分析中国西南喀斯特地区大型真菌的区系组成与物种多样性特征, 探究特殊地貌对大型真菌生长分布的影响, 本研究通过样线法和随机踏查法, 历时7年采自贵州、广西、云南大型真菌样本12,451份, 结合形态学与ITS序列证据进行鉴定, 并通过查阅相关文献资料, 对该地区大型真菌的区系特征和资源价值进行分析。结果显示, 西南喀斯特地区大型真菌共1,505种(2门10纲27目118科418属), 其中包括已发表新种19个、中国新记录种1个、贵州省新记录种1个。优势科共41个(34.75%), 包括红菇科、多孔菌科、牛肝菌科等; 优势属73个(17.46%), 包括红菇属(*Russula*)、鹅膏属(*Amanita*)、乳菇属(*Lactarius*)等。对大型真菌资源价值的评价结果显示, 食用菌、药用菌和毒蘑菇分别为263种、176种和237种, 表明该区大型真菌资源十分丰富。科级区系地理成分以世界广布成分为主, 属级区系地理成分则表现出一定程度的多样性。研究结果可为西南喀斯特地区大型真菌多样性保护和资源合理利用提供可靠依据。

关键词: 大型真菌; 喀斯特地区; 资源类型; 生物编目; 生物多样性

谭廷鸿, 高帆, 杨雨, 肖群英, 吴春芳, 邱娜, 赵宁宁, 周敏, 康公平, 卢志宏, 高健强, 杨红, 杨传东, 邓春英 (2026) 中国西南喀斯特地区大型真菌物种编目. 生物多样性, 34, 25281. doi: 10.17520/biods.2025281; cstr: 32101.14.biods.2025281.
Tan TH, Gao F, Yang Y, Xiao QY, Wu CF, Qiu N, Zhao NN, Zhou M, Kang GP, Lu ZH, Gao JQ, Yang H, Yang CD, Deng CY (2026) Macrofungal species cataloging in karst areas of southwestern China. Biodiversity Science, 34, 25281. doi: 10.17520/biods.2025281; cstr: 32101.14.biods.2025281.

Macrofungal species cataloging in karst areas of southwestern China

Tinghong Tan[1,2#*], Fan Gao[1#], Yu Yang[3], Qunying Xiao[4], Chunfang Wu[1], Na Qiu[1], Ningning Zhao[1], Min Zhou[1], Gongping Kang[2,5], Zhihong Lu[6], Jianqiang Gao[1,2], Hong Yang[1,2], Chuandong Yang[1,2], Chunying Deng[7*]

1 *School of Agriculture and Forestry Engineering and Planning, Tongren University, Tongren, Guizhou 554300, China*
2 *Guizhou Provincial Key Laboratory for Biodiversity Conservation and Utilization in the Fanjing Mountain Region, Tongren University, Tongren, Guizhou 554300, China*
3 *School of Food and Pharmaceutical Engineering, Guizhou Institute of Technology, Guiyang 550025, China*
4 *School of Ecological Engineering, Guizhou University of Engineering Science, Bijie, Guizhou 551700, China*
5 *College of Agriculture and Biotechnology, Hunan University of Humanities, Science and Technology, Loudi, Hunan 417000, China*
6 *College of Agricultural Engineering, Guangxi Vocational University of Agriculture, Nanning 530007, China*
7 *Guizhou Institute of Biology, Guizhou Academy of Sciences, Guiyang 550009, China*

ABSTRACT

Aims: Macrofungi hold significant ecological and socioeconomic value. To analyze the floristic composition and species diversity of macrofungi in the karst areas of southwestern China and clarify the influence of distinctive geomorphological features on their distribution, a comprehensive survey was conducted. The results are expected to provide a scientific basis for biodiversity conservation and sustainable utilization of macrofungal resources in the areas.

收稿日期 Received: 2025-07-20; 接受日期 Accepted: 2025-11-19
基金项目: 国家自然科学基金(31900271; 32160086)、贵州省科技支撑计划项目(黔科合支撑[2020]1Y065号)和贵州省基层科普行动计划项目(黔科协普[2025]4号) Supported by the National Natural Science Foundation of China (31900271; 32160086), the Projects of Guizhou Provincial Science and Technology (QKHZC-[2020]1Y065), and the Guizhou Community-Level Science Popularization Initiative (Document No. QSKP [2025] 4)
共同第一作者 Co-first author
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: tinghongtan@163.com; 171934233@qq.com

Methods: Over a seven-year period, 12,451 macrofungal specimens were collected from Guizhou, Guangxi, and Yunnan using line transect and random survey methods. Species identification integrated morphological characterization and molecular phylogenetic analysis using ITS sequences. Taxonomic data were cross-referenced with literature to analyze floristic components and resource values.
Results: A total of 1,505 macrofungal species (2 phyla, 10 classes, 27 orders, 118 families, 418 genera) were identified in the karst areas of southwestern China. Among these, 19 new species, 1 new record species for China, and 1 new record species for Guizhou. Dominant families constituted 34.75% of total families (41/118), with Russulaceae, Polyporaceae, and Boletaceae exhibiting the highest species richness. At genus level, 17.46% of genera (73/418) demonstrated dominance, particularly *Russula*, *Amanita*, and *Lactarius*. The evaluation of macrofungal resource values identified 263 edible species, 176 medicinal species, and 237 toxic species, indicating considerable fungal diversity in this region. Floristic analysis revealed cosmopolitan distributions predominate at the family level (54.24%), while higher biogeographic diversity was observed at the genus level.
Key words: macrofungi; karst areas; resource type; species cataloging; biodiversity

大型真菌(macrofungi)指肉眼可见、徒手可摘的真菌类群, 是生态系统物质循环的关键参与者, 在维系生态平衡及物质能量循环中具有不可替代的生态功能, 其分解有机质促进碳氮等元素的化学循环, 同时作为重要的生物资源, 包含大量具有食药用价值的物种, 兼具显著的生态系统服务功能与社会经济效益(图力古尔和李玉, 2000; Niego et al., 2023)。大型真菌多样性指大型真菌与环境形成的生态复合体以及由此衍生的各种生态过程的总和, 涵盖生态系统、物种和遗传3个层次的多样性(张鹏, 2017), 本文聚焦于大型真菌物种多样性研究, 旨在揭示其在特殊生态系统中的分布规律及其与环境的相互作用。

尽管国内对大型真菌多样性的研究起步较晚, 但随着生物多样性保护战略地位的显著提升, 近年来多个内陆生物多样性保护优先区已陆续完成了对大型真菌资源的初步调查。例如, 张鹏(2017)报道大兴安岭地区大型真菌713种, 卢伯宇等(2024)表明祁连山大型真菌214种, 聂澄丰(2024)[①]调查武夷山国家公园福建片区鉴定出大型真菌458种, 这些研究为了解我国大型真菌的分布和多样性提供了重要基础。西南喀斯特地区拥有发育显著、形态独特的岩溶地貌, 地理位置上虽不完整连片, 但其生态环境的复杂性和特殊性为大型真菌的多样繁殖提供了独特的条件(Jiang et al., 2025a)。目前, 喀斯特条件下的生物资源被严重低估(Clements et al., 2006), 虽已有研究报道该地区的大型真菌资源, 但现有数据尚不足以全面反映西南喀斯特地区大型真菌资源现状和多样性特点(吴兴亮, 2004; 郭婷婷等, 2024; 闫妍等, 2024)。

基于此, 本文针对中国西南喀斯特地区展开大型真菌资源调查, 历时7年采集大量样本并对其进行鉴定, 旨在探明贵州、广西、云南喀斯特地区大型真菌的物种组成和资源类型, 分析其多样性特点及其与生态环境的复杂关联, 以期为我国喀斯特地区大型真菌多样性研究提供更为全面的理论依据和参考。

1 材料与方法

1.1 研究材料

1.1.1 研究区域概况

本研究以贵州、广西和云南三省区(97°31′–112°03′ E, 20°54′–29°15′ N)喀斯特地貌出露区域为研究范围, 系统开展大型真菌区系分析与物种多样性研究。作为中国喀斯特地貌的核心分布区之一, 西南喀斯特地区具有独特的地质构造, 峰林、峡谷、溶洞、天坑等为大型真菌的多样性研究提供了理想的场所。从气候条件来看, 三省区喀斯特连续带呈现出明显的空间分布规律, 降水量和温度整体从东南向西北递减, 年平均气温介于16℃–23℃之间, 年平均降水量在800–1,350 mm范围内波动, 常年相对湿度在60%左右, 呈现出显著的雨热同期特征。研究区域属于典型的亚热带季风气候, 在我国植被区划上属于亚热带常绿阔叶林和热带雨林季雨林带(唐霜等, 2024)。

1.1.2 样本采集与保存

研究样本为2017–2024年间, 在贵州、广西、云南采集。中国西南喀斯特区域海拔跨度为76–

① 聂澄丰 (2024) 武夷山国家公园福建片区大型真菌物种多样性研究. 硕士学位论文, 江西农业大学, 南昌.

3,074 m, 相对高差约3,000 m, 其中云南平均海拔最高(约2,000 m), 贵州次之(约1,100 m), 广西最低(约400 m)。受此地形与气候影响, 该区域发育着多样的植被与土壤类型: 植被以阔叶林、针叶林、灌丛、草甸和竹林为主; 土壤则包括黄壤、红壤、石灰岩土、棕壤和黄棕壤等, 具体而言, 贵州喀斯特地区以黄壤和石灰岩土为典型, 而云南和广西则主要以红壤为代表。采集过程中, 记录大型真菌子实体生长环境、生长方式、寄主信息以及形态特征等, 同时清理杂物并进行拍照, 以保留样本宏观信息(胡永强等, 2024; 王晶等, 2024)。子实体样本在低于40℃条件下烘干, 与干燥剂、标签纸等一同放入样本盒内, 并标注样本采集的基本信息(邓旺秋等, 2020; 梁香娜等, 2023), 凭证样本馆藏于铜仁学院菌物标本室。

1.1.3 样本鉴定方法

依据经典形态学分类方法与分子生物学手段, 对采集得到的大型真菌子实体进行分类学研究。经典形态学分类方法包括宏观形态和微观形态特征观察, 其中宏观形态主要观察子实体菌盖、菌褶、菌柄、菌环、菌托等结构, 微观形态观察包括对子实体担子、担孢子、囊状体、菌盖表皮和菌丝等微小结构的特征观察(任静等, 2024)。分子生物学方法采用试剂盒法(康维试剂盒, CW0531M-200 perps, 江苏), 选择ITS-4/ITS-5引物进行扩增; 反应程序为94℃预变性3–4 min; 94℃变性1 min、53℃退火40 s、72℃延伸1 min, 进行35个循环; 72℃最终延伸10 min, 于4℃下保存。将PCR产物交予生工生物工程股份有限公司进行测序(李敏奇等, 2023), 并将合格序列在NCBI数据库中进行BLAST比对, 结合形态学确定其分类地位。根据*Dictionary of the Fungi* (2018)和Index Fungorum在线数据库确定拉丁学名。

1.2 数据分析方法

1.2.1 数据整理

将采集到的样本数据, 在Excel中进行科、属、种的数量统计, 计算物种数目及其所占比例。将科内包含10种及以上的科定为优势科, 属内含5种及以上的属定为优势属, 分析该地区大型真菌的物种组成和优势科属的数量特征(徐维启等, 2023)。

1.2.2 资源评价及区系分析

参照资料(戴玉成等, 2010; Wu et al., 2019; Zhao, 2023; 图力古尔等, 2024, 2025)对食用菌、药用菌以及毒蘑菇进行鉴定。参考国内相关研究及报道(图力古尔和李玉, 2000; 曹槟等, 2019; 邓旺秋等, 2020; 王妍等, 2021; 杨苗等, 2021; 牟光福和图力古尔, 2023; 任静等, 2024), 并参阅GBIF网站(https://www.gbif.org)有关类群的分布情况开展科、属的区系地理成分划分。由于目前对各科、属、种的现代分布区系尚未完全了解, 所以区系地理成分分析的准确性是相对的。

1.2.3 物种受威胁程度评估

依据中华人民共和国生态环境部和中国科学院2018年共同发布的《中国生物多样性红色名录——大型真菌卷》和《中国生物多样性红色名录——大型真菌卷》评估报告, 以及采集样本所记录的信息, 对物种的受威胁状况进行评估。

所有数据已存储于科学数据银行(Science DB, https://doi.org/10.57760/sciencedb.31712)。

2 结果

2.1 物种组成

依据形态学特征和分子生物学手段, 共鉴定大型真菌1,505种(附录1), 隶属于真菌界的2门10纲27目118科418属(表1)。分析门、纲、目、科和属水平的分类分布图(附录2), 其中子囊菌门第一大纲为粪壳菌纲, 其次为盘菌纲, 所含种数分别占子囊菌门大型真菌物种总数的53.28%和35.25%。目级水平以盘菌目、肉座菌目为主, 所含种数分别占子囊菌门总种数的35.25%和27.87%。担子菌门包括伞菌纲、腹菌纲、花耳纲等, 其中伞菌纲占比最高, 含15目

表1 中国西南喀斯特地区(贵州、广西、云南)大型真菌分类单元统计
Table 1 Statistics of macrofungal taxa in karst areas of southwestern China (Guizhou, Guangxi, and Yunnan)

门 Phylum	纲 Class	目 Order	科 Family	属 Genus	种 Species
子囊菌门 Ascomycota	4	7	28	56	122
担子菌门 Basidiomycota	6	20	90	362	1,383
总计 Total	10	27	118	418	1,505

83科341属, 所含种数占担子菌门大型真菌物种总数的97.11%。目级水平以伞菌目、多孔菌目、红菇目为主, 所含种数分别占担子菌门大型真菌物种总数的45.41%、14.90%、12.58%。

2.2 优势科、属

2.2.1 优势科

调查发现, 西南喀斯特地区优势科41个(≥ 10种), 含1,284种大型真菌, 占该地区总科数的34.75%, 总种数的85.32%。其中, 红菇科、多孔菌科以及牛肝菌科各科所含种数均超过100种, 在西南喀斯特地区具有重要生态地位。所含种数在2–9间的科共44个, 含188种, 占该地区总科数的37.29%, 总种数的12.49%。本次调查发现仅含单属、单种的科共33个, 占该地区总科数的27.97%, 总种数的2.19%。因此, 区内优势科为三省区喀斯特地区大型真菌的主要组成, 大型真菌优势科的数量统计详见表2。

2.2.2 优势属

西南喀斯特地区大型真菌优势属共73个(≥ 5种), 含939种, 总属数占比为17.46%, 总种数占比为62.39%, 其中红菇属(*Russula*)和鹅膏属(*Amanita*)单属所含种数均超过70种, 是该地区的优势类群; 所含2–4个物种的属共143个, 含364种, 占该地区总属数的34.21%, 占总种数的24.19%; 在该地区采集到仅含单种的属202个, 占该地区总属数的48.33%。依据大型真菌生态习性, 可将其划分为共生(symbiotic)、腐生(saprophytic)、寄生(parasitic) 3种生态类型。优势属的数量统计及生态类型划分详见表3。

2.3 物种资源评价

我国西南喀斯特地区大型真菌资源十分丰富, 具有直接经济价值的共676种。其中可食用大型真

表2 中国西南喀斯特地区(贵州、广西、云南)大型真菌优势科的数量统计

Table 2 Dominant families of macrofungi in the karst areas of southwestern China (Guizhou, Guangxi, and Yunnan)

优势科 Dominant families	属数 No. of genus	种数 No. of species	占总种数百分比 Percentage of total species (%)	优势科 Dominant families	属数 No. of genus	种数 No. of species	占总种数百分比 Percentage of total species (%)
红菇科 Russulaceae	3	143	9.50	马勃科 Lycoperdaceae	6	20	1.33
多孔菌科 Polyporaceae	32	127	8.44	乳牛肝菌科 Suillaceae	2	20	1.33
牛肝菌科 Boletaceae	32	115	7.64	木耳科 Auriculariaceae	6	19	1.26
伞菌科 Agaricaceae	11	73	4.85	鬼笔科 Phallaceae	9	19	1.26
鹅膏菌科 Amanitaceae	2	73	4.85	拟层孔菌科 Fomitopsidaceae	6	15	1.00
锈革菌科 Hymenochaetaceae	14	39	2.59	轴腹菌科 Hydnangiaceae	1	15	1.00
口蘑科 Tricholomataceae	10	38	2.52	层腹菌科 Hymenogastraceae	6	15	1.00
类脐菇科 Omphalotaceae	7	34	2.26	珊瑚菌科 Clavariaceae	3	14	0.93
未定科 Incertae sedis[1]	18	33	2.19	侧耳科 Pleurotaceae	2	13	0.86
泡头菌科 Physalacriaceae	13	33	2.19	光柄菇科 Pluteaceae	3	13	0.86
小皮伞科 Marasmiaceae	5	32	2.13	韧革菌科 Stereaceae	5	13	0.86
小菇科 Mycenaceae	6	30	1.99	地星科 Geastraceae	2	12	0.80
钉菇科 Gomphaceae	5	29	1.93	离褶伞科 Lyophyllaceae	6	12	0.80
小脆柄菇科 Psathyrellaceae	8	28	1.86	干朽菌科 Meruliaceae	9	12	0.80
炭角菌科 Xylariaceae	4	28	1.86	线虫草科 Ophiocordycipitaceae	3	12	0.80
蜡伞科 Hygrophoraceae	8	27	1.79	肉杯菌科 Sarcoscyphaceae	6	12	0.80
球盖菇科 Strophariaceae	7	27	1.79	虫草科 Cordycipitaceae	3	11	0.73
丝膜菌科 Cortinariaceae	2	25	1.66	硬皮马勃科 Sclerodermataceae	2	11	0.73
齿菌科 Hydnaceae	5	25	1.66	齿耳菌科 Steccherinaceae	7	11	0.73
粉褶菌科 Entolomataceae	2	23	1.53	火丝菌科 Pyronemataceae	7	10	0.66
丝盖伞科 Inocybaceae	3	23	1.53	总计 Total	291	1,284	85.32

地位未定的科包含在计数范围内(表中未定科隶属伞菌纲、伞菌目)

Family with undetermined status (incertae sedis) are included in the counting range (the undetermined families in the table belong to the Agaricomycetes and Agaricales)

表3　中国西南喀斯特地区(贵州、广西、云南)大型真菌优势属及生态类型

Table 3　Dominant genera and ecological types of macrofungi in the karst areas of southwestern China (Guizhou, Guangxi, and Yunnan)

优势属 Dominant genera	种数 No. of species	占比 Proportion (%)	生态类型 Ecological form	优势属 Dominant genera	种数 No. of species	占比 Proportion (%)	生态类型 Ecological form
红菇属 *Russula*	88	5.85	共生 Symbiotic	小脆柄菇属 *Psathyrella*	9	0.60	腐生 Saprophytic
鹅膏属 *Amanita*	72	4.78	共生 Symbiotic	锁瑚菌属 *Clavulina*	8	0.53	腐生 Saprophytic
乳菇属 *Lactarius*	44	2.92	共生 Symbiotic	集毛孔菌属 *Coltricia*	8	0.53	共生 Symbiotic
蘑菇属 *Agaricus*	41	2.72	腐生 Saprophytic	拟层孔菌属 *Fomitopsis*	8	0.53	腐生 Saprophytic
小皮伞属 *Marasmius*	26	1.73	共生 Symbiotic	侧耳属 *Pleurotus*	8	0.53	腐生 Saprophytic
灵芝属 *Ganoderma*	24	1.59	腐生 Saprophytic	光柄菇属 *Pluteus*	8	0.53	共生 Symbiotic
炭角菌属 *Xylaria*	24	1.59	腐生 Saprophytic	硬皮马勃属 *Scleroderma*	8	0.53	共生 Symbiotic
牛肝菌属 *Boletus*	23	1.53	共生 Symbiotic	韧革菌属 *Stereum*	8	0.53	腐生 Saprophytic
丝膜菌属 *Cortinarius*	22	1.46	共生 Symbiotic	革菌属 *Thelephora*	8	0.53	共生 Symbiotic
粉褶蕈属 *Entoloma*	22	1.46	共生 Symbiotic	喇叭菌属 *Craterellus*	7	0.47	共生 Symbiotic
枝瑚菌属 *Ramaria*	21	1.40	腐生 Saprophytic	胶孔菌属 *Favolaschia*	7	0.47	腐生 Saprophytic
栓孔菌属 *Trametes*	21	1.40	腐生 Saprophytic	羊肚菌属 *Morchella*	7	0.47	腐生 Saprophytic
丝盖伞属 *Inocybe*	19	1.26	共生 Symbiotic	拟金钱菌属 *Collybiopsis*	6	0.40	腐生 Saprophytic
小菇属 *Mycena*	17	1.13	共生 Symbiotic	拟鬼伞属 *Coprinopsis*	6	0.40	腐生 Saprophytic
乳牛肝菌属 *Suillus*	17	1.13	共生 Symbiotic	盔孢伞属 *Galerina*	6	0.40	腐生 Saprophytic
口蘑属 *Tricholoma*	16	1.06	共生 Symbiotic	斑褶菇属 *Panaeolus*	6	0.40	腐生 Saprophytic
蜡蘑属 *Laccaria*	15	1.00	共生 Symbiotic	革耳属 *Panus*	6	0.40	腐生 Saprophytic
鳞伞属 *Pholiota*	12	0.80	腐生 Saprophytic	蚁巢伞属 *Termitomyces*	6	0.40	共生 Symbiotic
多孔菌属 *Polyporus*	12	0.80	腐生 Saprophytic	田头菇属 *Agrocybe*	5	0.33	腐生 Saprophytic
地星属 *Geastrum*	11	0.73	共生 Symbiotic	蜜环菌属 *Armillaria*	5	0.33	共生 Symbiotic
裸脚伞属 *Gymnopus*	11	0.73	腐生 Saprophytic	丽口包属 *Calostoma*	5	0.33	腐生 Saprophytic
湿伞属 *Hygrocybe*	11	0.73	共生 Symbiotic	鸡油菌属 *Cantharellus*	5	0.33	共生 Symbiotic
锈革菌属 *Hymenochaete*	11	0.73	腐生 Saprophytic	杯伞属 *Clitocybe*	5	0.33	腐生 Saprophytic
多汁乳菇属 *Lactifluus*	11	0.73	腐生 Saprophytic	锥盖伞属 *Conocybe*	5	0.33	腐生 Saprophytic
香菇属 *Lentinus*	11	0.73	腐生 Saprophytic	小鬼伞属 *Coprinellus*	5	0.33	腐生 Saprophytic
环柄菇属 *Lepiota*	11	0.73	共生 Symbiotic	鬼伞属 *Coprinus*	5	0.33	腐生 Saprophytic
松塔牛肝菌属 *Strobilomyces*	11	0.73	共生 Symbiotic	靴耳属 *Crepidotus*	5	0.33	腐生 Saprophytic
粉孢牛肝菌属 *Tylopilus*	11	0.73	共生 Symbiotic	老伞属 *Gerronema*	5	0.33	腐生 Saprophytic
木耳属 *Auricularia*	10	0.66	腐生 Saprophytic	亚侧耳属 *Hohenbuehelia*	5	0.33	腐生 Saprophytic
线虫草属 *Ophiocordyceps*	10	0.66	寄生 Parasitic	大环柄菇属 *Macrolepiota*	5	0.33	共生 Symbiotic
褶孔牛肝菌属 *Phylloporus*	10	0.66	共生 Symbiotic	小奥德蘑属 *Oudemansiella*	5	0.33	腐生 Saprophytic
拟锁瑚菌属 *Clavulinopsis*	9	0.60	腐生 Saprophytic	粉末牛肝菌属 *Pulveroboletus*	5	0.33	共生 Symbiotic
虫草菌属 *Cordyceps*	9	0.60	寄生 Parasitic	干皮菌属 *Skeletocutis*	5	0.33	腐生 Saprophytic
蜡伞属 *Hygrophorus*	9	0.60	共生 Symbiotic	银耳属 *Tremella*	5	0.33	腐生 Saprophytic
马勃属 *Lycoperdon*	9	0.60	共生 Symbiotic	绒盖牛肝菌属 *Xerocomus*	5	0.33	共生 Symbiotic
微皮伞属 *Marasmiellus*	9	0.60	腐生 Saprophytic	趋木齿菌属 *Xylodon*	5	0.33	腐生 Saprophytic
鬼笔属 *Phallus*	9	0.60	腐生 Saprophytic	总计 Total	939	62.39	

菌主要集中在红菇属(36种)、乳菇属(*Lactarius*, 15种)、枝瑚菌属(*Ramaria*, 13种)、蜡蘑属(*Laccaria*, 10种)、牛肝菌属(*Boletus*, 8种)等, 表明西南喀斯特地区食用菌资源开发前景广阔。药用大型真菌资源则以栓孔菌属(*Trametes*, 9种)、灵芝属(*Ganoderma*, 8种)、红菇属(8种)居多。毒蘑菇资源以鹅膏属(32种)、

红菇属(13种)、丝盖伞属(*Inocybe*, 8种)为主。

2.3.1 食用菌资源

西南喀斯特地区已知大型食用真菌共263种, 占西南喀斯特地区大型真菌总种数的17.48%, 其中子囊菌门4种, 担子菌门259种。该地区常见野生食用菌有肋脉羊肚菌(*Morchella costata*)、林地蘑菇(*Agaricus silvaticus*)、紫丝膜菌(*Thaxterogaster purpurascens*)、白秃马勃(*Calvatia candida*)、小果蚁巢伞(*Termitomyces microcarpus*)、田头菇(*Agrocybe praecox*)、褐乳牛肝菌(*Suillus collinitus*)、褐绒柄牛肝菌(*Neoboletus subvelutipes*)、网纹牛肝菌(*Boletus reticulatus*)、变黄喇叭菌(*Craterellus lutescens*)、棕黄枝瑚菌(*Ramaria flavobrunnescens*)等。近年已实现人工栽培的野生食用菌种类有红托竹荪(*Phallus rubrovolvatus*)、香荪(*P. fragrans*)、鸡㙍(*Termitomyces* sp.)等。尚未实现人工栽培但具有明显市场开发前景的种类有松乳菇(*Lactarius deliciosus*)、红汁乳菇(*L. hatsudake*)、多汁乳菇(*Lactifluus volemus*)、密褶红菇(*Russula densifolia*)、棕灰口蘑(*Tricholoma terreum*)等。

2.3.2 药用菌资源

已鉴定西南喀斯特地区大型药用真菌、食药兼用菌共176种, 占物种总数的11.69%, 其中子囊菌门12种, 担子菌门164种。按照医药功效的不同, 可划分为9种类型, 分别是抑制肿瘤类, 如高雄山虫草(*Cordyceps takaomontana*)、灵芝(*Ganoderma sichuanense*)、硫磺菌(*Laetiporus sulphureus*)等; 利尿渗湿的猪苓多孔菌(*Polyporus umbellatus*); 止血消炎的彩色豆马勃(*Pisolithus arhizus*)、梨形马勃(*Lycoperdon pyriforme*)、血红密孔菌(*Pycnoporus sanguineus*); 止咳化痰如锦带花桑黄孔菌(*Sanghuangporus weigelae*); 平肝息风如变绿红菇(*Russula pseudovirescens*); 降血压如猴头菌(*Hericium erinaceus*); 调节代谢如裂褶菌(*Schizophyllum commune*)等; 驱虫如雷丸(*Gerronema lapidescens*); 其他类型, 如长柄炭角菌(*Xylaria longipes*)、林地蘑菇(*Agaricus sylvaticus*)、小灰球菌(*Bovista pusilla*)、绒皮地星(*Geastrum velutinum*)、紫灵芝(*Ganoderma sinense*)等。

2.3.3 毒蘑菇资源

毒蘑菇指含有不同类型毒素, 被食后可对人体各器官或机能造成损害的生物类群, 该地区常见的毒蘑菇中毒症状有急性肝损害型、神经精神型、胃肠炎型等。西南喀斯特地区毒蘑菇共237种, 占物种总数的15.75%, 其中子囊菌门14种, 担子菌门223种。该类型中有23种不仅能引起中毒, 还可作为抗肿瘤的原料, 如黑轮层炭壳(*Daldinia concentrica*)、托柄鹅膏(*Amanita vaginata*)、波缘粉褶蕈(*Entoloma sinuatum*)、黄硬皮马勃(*Scleroderma flavidum*)、橘色硬皮马勃(*S. citrinum*)、卷边桩菇(*Paxillus involutus*)、深红鬼笔(*Phallus rubicundus*)等。西南喀斯特地区常见急性肝损害型毒蘑菇: 灰花纹鹅膏(*Amanita fuliginea*)、致命鹅膏(*A. exitialis*); 神经精神型: 暗蓝斑褶菇(*Panaeolus cyanescens*); 胃肠炎型: 大青褶伞(*Chlorophyllum molybdites*)、日本红菇(*Russula japonica*); 溶血型: 皱马鞍菌(*Helvella crispa*)、疣孢褐盘菌(*Legaliana badia*); 横纹肌溶解型: 亚黑红菇(*Russula subnigricans*); 光过敏性皮炎型: 污胶鼓菌(*Bulgaria inquinans*)。

2.4 区系地理成分分析

大型真菌区系地理成分一般在科、属或种级分类单元上进行划分。本研究对大型真菌科、属级别的区系地理成分进行分析, 由于目前对科级的区系地理成分划分并不完全统一, 因此本文着重对大型真菌属级的区系地理成分进行分析。各科、属的区系地理成分详见附录1。

2.4.1 科的地理成分分析

将科简单划分为世界广布成分、北温带成分以及泛热带成分。调查发现, 西南喀斯特地区以世界广布科为主, 共64个, 占该地区总科数的54.24%, 含274属, 1,066种, 世界广布科如地舌菌科、虫草科、炭团菌科、伞菌科、鹅膏菌科、硫磺菌科、多孔菌科等。北温带成分科指分布中心在北温带, 分布范围为欧亚大陆及北美的温带地区, 该区域分布的北温带成分科共26个, 占该地区总科数的22.03%, 含63属, 203种, 北温带成分科如耳盘菌科、锤舌菌科、丝膜菌科、蜡伞科、离褶伞科, 为该地区第二大成分来源。泛热带成分, 是指分布中心在热带的科, 该地区可划分为泛热带成分的科共15个, 占该地区总科数的12.71%, 含48属, 179种, 泛热带成分科如鬼笔科、小菇科、柔膜菌科、光柄菇科等。该地区仍有13个科的区系地理成分有待查明。

2.4.2 属的地理成分分析

西南喀斯特地区属级区系多样性可划分为世界广布成分、北温带成分、东亚成分、东亚–北美成分、泛热带成分、热带–亚热带成分、地中海区–西亚至中亚分布成分以及中国特有成分8种类型。为数据直观, 将古(旧)热带成分、热带亚洲–大洋洲成分、热带亚洲–热带非洲成分、热带亚洲–热带美洲成分归为泛热带成分。

(1)世界广布成分。西南喀斯特地区世界广布属共195个, 含944种, 占总属数的46.65%, 总种数的62.72%, 为西南喀斯特地区属级区系地理成分的主要类型。其中, 所含种数大于20种的属有, 红菇属、鹅膏属、蘑菇属(*Agaricus*)、小皮伞属(*Marasmius*)、炭角菌属(*Xylaria*)、牛肝菌属、栓孔菌属、枝瑚菌属。所含种数在5–20间的属共46个, 如小菇属(*Mycena*)、口蘑属(*Tricholoma*)、蜡蘑属、多孔菌属(*Polyporus*)等。所含种数在2–4间的属共75个, 含174种, 如金牛肝菌属(*Aureoboletus*, 4种)、秃马勃属(*Calvatia*, 4种)、珊瑚菌属(*Clavaria*, 4种)、金钱菌属(*Collybia*, 4种)等。调查发现仅含单种的属有66个, 包括残孔菌属(*Abortiporus*)、盘革菌属(*Aleurodiscus*)、小薄孔菌属(*Antrodiella*)、硬皮地星属(*Astraeus*)等。

(2)北温带成分。该地区可划为北温带成分的属共115个, 含329种, 占该地区总属数的27.51%, 总种数的21.86%。其中, 所含种数大于20种的属有, 乳菇属、丝膜菌属(*Cortinarius*)。所含种数在5–20间的属共9个, 包括丝盖伞属、乳牛肝菌属(*Suillus*)、鳞伞属(*Pholiota*)、粉孢牛肝菌属(*Tylopilus*)、多汁乳菇属(*Lactifluus*)、蜡伞属(*Hygrophorus*)、拟层孔菌属(*Fomitopsis*)、羊肚菌属(*Morchella*)、小鬼伞属(*Coprinellus*)。所含种数在2–4间的属共37个, 含97种, 如长根菇属(*Hymenopellis*, 4种)、新牛肝菌属(*Neoboletus*, 4种)、球果伞属(*Strobilurus*, 4种)、干蘑属(*Xerula*, 4种)等。北温带成分中仅含单种的属有67个, 如多孢孔菌属(*Abundisporus*)、*Albatrellopsis*、地花菌属(*Albatrellus*)、*Alloclavaria*等。

(3)东亚成分。该地区东亚成分属共4个, 分别为厚瓤牛肝菌属(*Hourangia*, 2种)、裘氏牛肝菌属(*Chiua*, 1种)、*Crocinoboletus* (1种)、拟多年卧孔菌属(*Perenniporiopsis*, 1种), 共含5种, 占该地区总属数的0.96%, 总种数的0.33%。

(4)东亚–北美成分。西南喀斯特地区大型真菌中, 可划分此类的属共2个, 分别为哈里牛肝菌属(*Harrya*, 2种)和*Lanmaoa* (1种), 含3种大型真菌, 占该地区总属数的0.48%, 总种数的0.20%。

(5)泛热带成分。调查发现该地区泛热带成分属共40个, 含138种, 占总属数的9.57%, 总种数的9.17%, 同样是该地区大型真菌属级区系地理成分的重要类型。其中, 采集到所含种数超过20种的属为灵芝属、粉褶蕈属(*Entoloma*)。所含种数在5–20间的属有5个, 分别为香菇属(*Lentinus*)、线虫草属(*Ophiocordyceps*)、褶孔牛肝菌属(*Phylloporus*)、小奥德蘑属(*Oudemansiella*)、丽口包属(*Calostoma*)。所含种数在2–4间的属共12个, 含30种, 如毛杯菌属(*Cookeina*, 4种)、棱孔菌属(*Favolus*, 4种)、歪盘菌属(*Phillipsia*, 3种)、辛格杯伞属(*Singerocybe*, 3种)等。仅含单种的属共21个, 如粉孢菌属(*Amylosporus*)、粪盘菌属(*Ascobolus*)、白僵菌属(*Beauveria*)、青褶伞属(*Chlorophyllum*)等。

(6)热带–亚热带成分。该地区仅10个属可划为该类型, 分别为粉蓝牛肝菌属(*Cyanoboletus*, 2种)、洞芝属(*Foraminispora*, 2种)、刺皮属(*Heterochaete*, 2种)、丝皮菌属(*Hyphoderma*, 2种)、垂齿菌属(*Lacrymaria*, 2种)、散尾鬼笔属(*Lysurus*, 2种)、小孔菌属(*Microporus*, 2种)、*Rhodofomitopsis* (2种)、扁枝瑚菌属(*Scytinopogon*, 1种)、炭褶菌属(*Anthracophyllum*, 1种), 共含18种, 占该地区总属数的2.39%, 总种数的1.20%。

(7)地中海区–西亚至中亚成分。西南喀斯特地区仅黏小奥德蘑属(*Mucidula*, 2种)、灰盖杯伞属(*Spodocybe*, 1种)可划分为此类型, 占该地区总属数的0.48%, 总种数的0.20%。

(8)中国特有成分。该地区可划为中国特有成分的属为假笼头菌属(*Pseudoclathrus*)和*Rhizocybe*, 各含1种大型真菌, 占该地区总属数的0.48%, 总种数的0.13%。

此外, 西南喀斯特地区大型真菌仍有41个属的区系成分尚未查明, 共含51种。以上8种属级区系地理成分占比情况, 详见表4所示。

2.5 物种受威胁状况

本次西南喀斯特地区采集并鉴定的1,505种大

型真菌, 共1,135种参与评估, 占总种数的75.42%。其中易危等级(VU) 8种, 占总种数的0.53%, 近危等级(NT) 22种, 占总种数的1.46%, 无危等级(LC) 758种, 占总种数的50.37%, 而数据不足(DD)共347种, 占总种数的23.06%, 暂未参与评估的物种370种, 占该地区物种总数的24.58%, 因此需要加强对未评估物种的关注。西南喀斯特地区大型真菌受威胁情况, 详见图1所示。

易危等级(VU)。属于易危等级的8种大型真菌隶属7目, 其中伞菌目含2种, 分别为冬小包脚菇(*Volvariella brumalis*)、松口蘑(*Tricholoma matsutake*), 地舌菌目共1种, 为粘地舌菌(*Geoglossum glutinosum*), 另有炭角菌目的中华肉球菌(*Engleromyces sinensis*)、鸡油菌目的云南鸡油菌(*Craterellus yunnanensis*)、红菇目的猴头菌、革菌目的干巴菌(*Thelephora ganbajun*)和银耳目的金耳(*Naematelia aurantialba*)。8种大型真菌中, 子囊菌门占25.00%, 担子菌门占75.00%。

近危等级(NT)。本次西南喀斯特地区调查发现属于近危等级的22种大型真菌隶属8目, 其中钉菇目8种, 伞菌目6种, 肉座菌目、多孔菌目各2种, 牛肝菌目、鸡油菌目、锈革菌目、红菇目各1种。22种大型真菌中, 子囊菌门占9.09%, 担子菌门占90.91%。

表4 中国西南喀斯特地区大型真菌属级的区系地理成分划分占比

Table 4 Proportion of geographical floristic components at genus level in the karst areas of southwestern China

区系地理成分 Geographical floristic components	占比 Proportion (%)
世界广布成分 Cosmopolitan	46.65
北温带成分 North temperate	27.51
泛热带成分 Pantropical	11.24
不详 Unknown	9.81
地中海区–西亚至中亚分布成分 Mediterranean–West Asia–Central Asia	0.48
东亚–北美成分 East Asia–North America	0.48
东亚成分 East Asia	0.96
热带–亚热带成分 Tropical subtropical	2.39
中国特有成分 Endemic to China	0.48

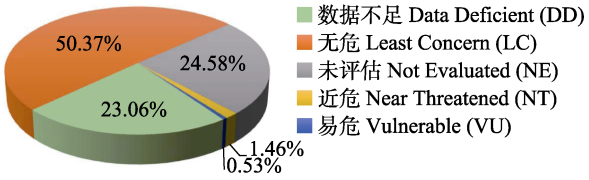


图1 中国西南喀斯特地区大型真菌受威胁程度占比

Fig. 1 Proportion of the threat level of macrofungi in the karst areas of southwestern China

无危等级(LC)。调查发现无危等级大型真菌758种, 隶属23目, 其中伞菌目305种、多孔菌目110种、红菇目103种、牛肝菌目91种、盘菌目24种、锈革菌目19种、炭角菌目16种、木耳目14种、钉菇目12种、鬼笔目12种、鸡油菌目10种、地星目8种、肉座菌目8种、花耳目6种、革菌目5种、银耳目4种、褐褶菌目3种, 地舌菌目及柔膜菌目各2种, 伏革菌目、Stereopsidales、斑痣盘菌目与糙孢孔菌目各1种。758种大型真菌中, 子囊菌门占6.99%, 担子菌门占93.01%。

3 讨论

本研究对西南喀斯特地区大型真菌的多样性及区系组成进行了初步分析, 结合形态学和分子生物学方法, 共鉴定大型真菌1,505种, 其中中国特有种120种, 一定程度上反映出喀斯特生境作为“生态岛”对真菌多样性的富集效应(Jiang et al., 2025b; Yang et al., 2025)。群落结构分析表明, 优势科以红菇科、多孔菌科、牛肝菌科、伞菌科、鹅膏菌科等世界广布成分为主, 且与该地区植被群落特征具有一定的协同性, 如红菇科红菇属、鹅膏菌科鹅膏属多分布在阔叶林及混交林下, 而红菇科乳菇属则多见于针叶林下(郭婷婷等, 2024)。在属级水平, 则是以红菇属、鹅膏属、乳菇属、蘑菇属、牛肝菌属等为主要类群, 优势属共73个, 体现了大型真菌作为生态系统的重要组成对极端生境的较强适应性(Coleine et al., 2022)。同时, 破碎化的溶蚀地貌形成多样化的微生境, 既为广布性科提供了基础生态位, 也为不同属级区系成分的共存创造了条件(李国华等, 2022; Jiang et al., 2025a)。

然而, 必须指出的是, 本研究结果仍存在多方面局限性。首先, 由于历史分类系统中大量东亚特有类群曾长期被误定为欧美种, 导致目前属级区系地理成分分析中北温带成分占比偏高(27.51%), 而本地特有种的统计则显著偏低。近年来, 随着分子系统学研究的深入, 大量新种及地域特有种被陆续发现, 原有区系分析结果亟待修正。本研究虽尽力

整合最新分类修订成果, 但仍难免沿用部分错误鉴定或存疑的种名, 多样性评估结果与实际物种组成之间仍可能存在偏差。

其次, 物种受威胁状况评估受现有数据量和鉴定水平所限, 代表性尚显不足。目前仍有大量物种处于“数据不足”或“未评估”状态(图1), 评估结果仅具阶段性参考价值。本研究认为, 喀斯特地区孕育着被严重低估的生物资源, 亟需更全面、规范的调查数据和分类修订支持。

综上所述, 本研究为西南喀斯特地区大型真菌资源研究提供了阶段性的基础资料, 较为准确地反映目前该地区大型真菌资源现状。然而, 喀斯特地区大型真菌资源的研究仍存在诸多不足(Chang et al., 2024; 袁稳玲等, 2024), 唯有通过持续的分类修订、多维度数据整合及深入机制探讨, 方可逐步完善对本地区真菌多样性形成与维持机制的科学认知。未来研究应进一步结合多学科手段, 从更广泛的时空尺度探讨大型真菌的多样性演化规律及其与环境的相互作用, 为生物多样性保护与可持续利用提供可靠依据。

ORCID

谭廷鸿 https://orcid.org/0000-0002-2933-2696
高帆 https://orcid.org/0009-0003-9887-9729
杨雨 https://orcid.org/0000-0001-8268-487X
肖群英 https://orcid.org/0000-0002-2486-5098
吴春芳 https://orcid.org/0009-0002-5166-0060
邱娜 https://orcid.org/0009-0002-1637-4720
赵宁宁 https://orcid.org/0009-0004-4407-755X
周敏 https://orcid.org/0009-0009-6871-8928
康公平 https://orcid.org/0000-0002-2912-1098
卢志宏 https://orcid.org/0009-0008-3807-2241
高健强 https://orcid.org/0009-0001-7123-3907
杨红 https://orcid.org/0009-0004-6518-2519
杨传东 https://orcid.org/0009-0006-4599-1161
邓春英 https://orcid.org/0000-0002-0960-0948

参考文献

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.]

Bau T, Yang ZL, Chen ZH, Li TH, Li HJ (2025) Poisonous Mushrooms of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [图力古尔, 杨祝良, 陈作红, 李泰辉, 李海蛟 (2025) 中国的毒蘑菇, 科学出版社, 北京.]

Cao B, Li GJ, Zhao RL (2019) Species diversity and geographic components of *Russula* from the Greater and Lesser Khinggan Mountains. Biodiversity Science, 27, 854–866. (in Chinese with English abstract) [曹槟, 李国杰, 赵瑞琳 (2019) 大小兴安岭地区红菇属物种多样性及其地理成分. 生物多样性, 27, 854–866.]

Chang JY, Li Q, Zhai L, Liao CJ, Qi XK, Zhang Y, Wang KL (2024) Comprehensive assessment of rocky desertification treatment in Southwest China karst. Land Degradation & Development, 35, 3461–3476.

Clements R, Sodhi NS, Schilthuizen M, Ng PKL (2006) Limestone karsts of Southeast Asia: Imperiled arks of biodiversity. BioScience, 56, 733–742.

Coleine C, Stajich JE, Selbmann L (2022) Fungi are key players in extreme ecosystems. Trends in Ecology & Evolution, 37, 517–528.

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.]

Deng WQ, Li TH, Song ZP, Zhang M, Xu JY, Huang H, Zhong XR, Wang CQ, He Y (2020) Floristic analysis and resource evaluation of macrofungi in the Luoxiao Mountains, China. Biodiversity Science, 28, 896–904. (in Chinese with English abstract) [邓旺秋, 李泰辉, 宋宗平, 张明, 徐隽彦, 黄浩, 钟祥荣, 王超群, 贺勇 (2020) 罗霄山脉大型真菌区系分析与资源评价. 生物多样性, 28, 896–904.]

Guo TT, Ding HW, Zhang H, Zeng ZX, Liu XL (2024) Research and prospects on ecosystem services and trade-offs/synergies relationships in the karst regions of southwestern China. Journal of Natural Resources, 39, 1384–1398. (in Chinese with English abstract) [郭婷婷, 丁洪伟, 张浩, 曾昭霞, 刘孝利 (2024) 中国西南喀斯特地区生态系统服务权衡/协同研究及展望. 自然资源学报, 39, 1384–1398.]

Hu YQ, Li LY, Liu XZ, Lang N, Qi LL, Li Y (2024) Diversity of macrofungi in the karst area of Sino-Vietnam border in Guangxi, South China. Mycosystema, 43, 240106. (in Chinese with English abstract) [胡永强, 李俐颖, 刘栩州, 郎宁, 祁亮亮, 李玉 (2024) 广西中越边境喀斯特地区大型真菌资源多样性. 菌物学报, 43, 240106.]

Jiang C, Qiu CC, Wu YQ, Zhu SF, Shui W (2025a) Karst Tiankeng is the refuge of microbial diversity in the degraded karst landscape. Land Degradation & Development, 36, 3516–3526.

Jiang C, Qiu CC, Wu YQ, Zhu SF, Shui W (2025b) Area influences microbial resource limitations in karst fragmented habitats. Applied Soil Ecology, 206, 105875.

Li GH, Guo XY, Li LM, Ren MX, Wan L, Ding Q, Li JL (2022) Macrofungal diversity in different vegetation types of Hainan Tropical Rainforest National Park. Biodiversity Science, 30, 22110. (in Chinese with English abstract) [李国华, 郭向阳, 李霖明, 任明迅, 万玲, 丁琼, 李娟玲 (2022) 海南热带雨林国家公园不同植被类型的大型真菌多样性. 生物多样性, 30, 22110.]

Li MQ, Yan XF, Ren YF, Zhou LB, Deng XJ (2023) Diversity

of macrofungi in Liupanshan National Nature Reserve, Ningxia. Mycosystema, 42, 1889–1905. (in Chinese with English abstract) [李敏奇, 闫兴富, 任玉锋, 周立彪, 邓晓娟 (2023) 六盘山国家级自然保护区大型真菌多样性. 菌物学报, 42, 1889–1905.]

Liang XN, Gao YJ, Zhang HY, Zhang Y (2023) Research on macrofungal diversity in southern section portion of Gaoligongshan. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 43, 97–105. (in Chinese with English abstract) [梁香娜, 高玉江, 张海洋, 张颖 (2023) 高黎贡山南段大型真菌多样性研究. 西南林业大学学报(自然科学), 43, 97–105.]

Lu BY, Wei SW, Li S, Song LR, Wang Q (2024) Resource survey for macrofungi in Qilian Mountain National Nature Reserve Area. Journal of Fungal Research, 22, 142–148. (in Chinese with English abstract) [卢伯宇, 魏书威, 李姝, 宋利茹, 王琦 (2024) 祁连山国家级自然保护区大型真菌资源. 菌物研究, 22, 142–148.]

Mou GF, Bau T (2023) Fungal composition and characteristics in three karst forests of Guangxi, Southern China. Mycosystema, 42, 1461–1484. (in Chinese with English abstract) [牟光福, 图力古尔 (2023) 广西喀斯特三主要林区大型真菌区系组成及其特点. 菌物学报, 42, 1461–1484.]

Niego AGT, Rapior S, Thongklang N, Raspé O, Hyde KD, Mortimer P (2023) Reviewing the contributions of macrofungi to forest ecosystem processes and services. Fungal Biology Reviews, 44, 100294.

Ren J, Wang K, Niu CY, Kang X, Li SM, Wang LA, Liu TZ, Wei TZ, Li GJ (2024) Species diversity and fungal diversity of macrofungi in Yanshan area, North China. Mycosystema, 43, 49–64. (in Chinese with English abstract) [任静, 王科, 牛彩云, 康霞, 李守勉, 王立安, 刘铁志, 魏铁铮, 李国杰 (2024) 燕山地区大型真菌物种多样性及区系组成. 菌物学报, 43, 49–64.]

Tang S, Zhu CJ, Gao J, Bian HY (2024) Spatial-temporal variations and influencing factors of water-related ecosystem services in Southwest China under complex terrain. Journal of Soil and Water Conservation, 38, 244–252. (in Chinese with English abstract) [唐霜, 朱崇京, 高洁, 卞鸿雁 (2024) 复杂地形下西南地区水生态系统服务时空变化与影响因素分析. 水土保持学报, 38, 244–252.]

Wang J, Liu DM, Zhang J, Wang M, Deng CY, Wen TC (2024) Macrofungal diversity and its characteristics in the western priority area of Wuling Mountains. Mycosystema, 43, 190–205. (in Chinese with English abstract) [王晶, 刘冬梅, 张菁, 王敏, 邓春英, 文庭池 (2024) 武陵山西部优先区大型真菌多样性及其特点. 菌物学报, 43, 190–205.]

Wang Y, Liu S, Ji X, Sun YF, Song CG, Liu DM, Cui BK (2021) Species diversity and floristic composition of polypores in the southern parts of Hengduan Mountains, Southwest China. Mycosystema, 40, 2599–2619. (in Chinese with English abstract) [王妍, 刘顺, 冀星, 孙一翡, 宋长阁, 刘冬梅, 崔宝凯 (2021) 横断山区南段多孔菌的多样性与区系成分分析. 菌物学报, 40, 2599–2619.]

Wu F, Zhou LW, Yang ZL, Bau T, Li TH, Dai YC (2019) Resource diversity of Chinese macrofungi: Edible, medicinal and poisonous species. Fungal Diversity, 98, 1–76.

Wu XL, Li TH, Song B (2004) Ecological distributions and resources review of mcrofungi from Maolan karst forest area in Guizhou Province. Guizhou Science, 22(1), 31–46, 61. (in Chinese with English abstract) [吴兴亮, 李泰辉, 宋斌 (2004) 贵州茂兰喀斯特林区大型真菌生态分布及资源评价. 贵州科学, 22(1), 31–46, 61.]

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.]

Yan Y, Mo JY, Jin J, Huang YQ, Hu BQ, Shi SN (2024) Spatio-temporal patterns of meteorological drought and impact on vegetation in karst region and non-karst region of Southwest China. Scientia Geographica Sinica, 44, 1275–1285. (in Chinese with English abstract) [闫妍, 莫金宇, 靳佳, 黄玉清, 胡宝清, 史莎娜 (2024) 西南喀斯特地区与非喀斯特地区气象干旱时空特征及其对植被的影响. 地理科学, 44, 1275–1285.]

Yang JB, Wang XH, Wang KY, Zeng DJ, Mo L, Li S, Fang BZ, Rekadwad B, Li WJ, Pu GZ (2025) Mature Tiankengs are biodiversity hotspots of soil microorganisms in the karst region. Ecological Indicators, 170, 113034.

Yang M, Zhang J, Bai JW, Guo JG, Qu YH, Li HP (2021) Species diversity of macrofungi in the Wuling Mountain National Nature Reserve. Biodiversity Science, 29, 1229–1235. (in Chinese with English abstract) [杨苗, 张杰, 白嘉伟, 郭建刚, 曲亚辉, 李会平 (2021) 雾灵山国家级自然保护区大型真菌物种多样性. 生物多样性, 29, 1229–1235.]

Yuan WL, Zhou X, Li HG, Zhang WB, Ran GY, Ren F (2024) Characteristics of natural ecosystem vulnerability changes in southwest karst region of China under context of ecological restoration. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 33, 2699–2712. (in Chinese with English abstract) [袁稳玲, 周旭, 李洪广, 张文彬, 冉光艳, 任芳 (2024) 生态恢复背景下西南喀斯特地区自然生态系统脆弱性变化特征. 长江流域资源与环境, 33, 2699–2712.]

Zhang P (2017) Diversity of Macrofungi in the Greater and Lesser Khinggan Mountains. PhD dissertation, Jilin Agricultural University, Changchun. (in Chinese with English abstract) [张鹏 (2017) 大小兴安岭地区大型真菌多样性研究. 博士学位论文, 吉林农业大学, 长春.]

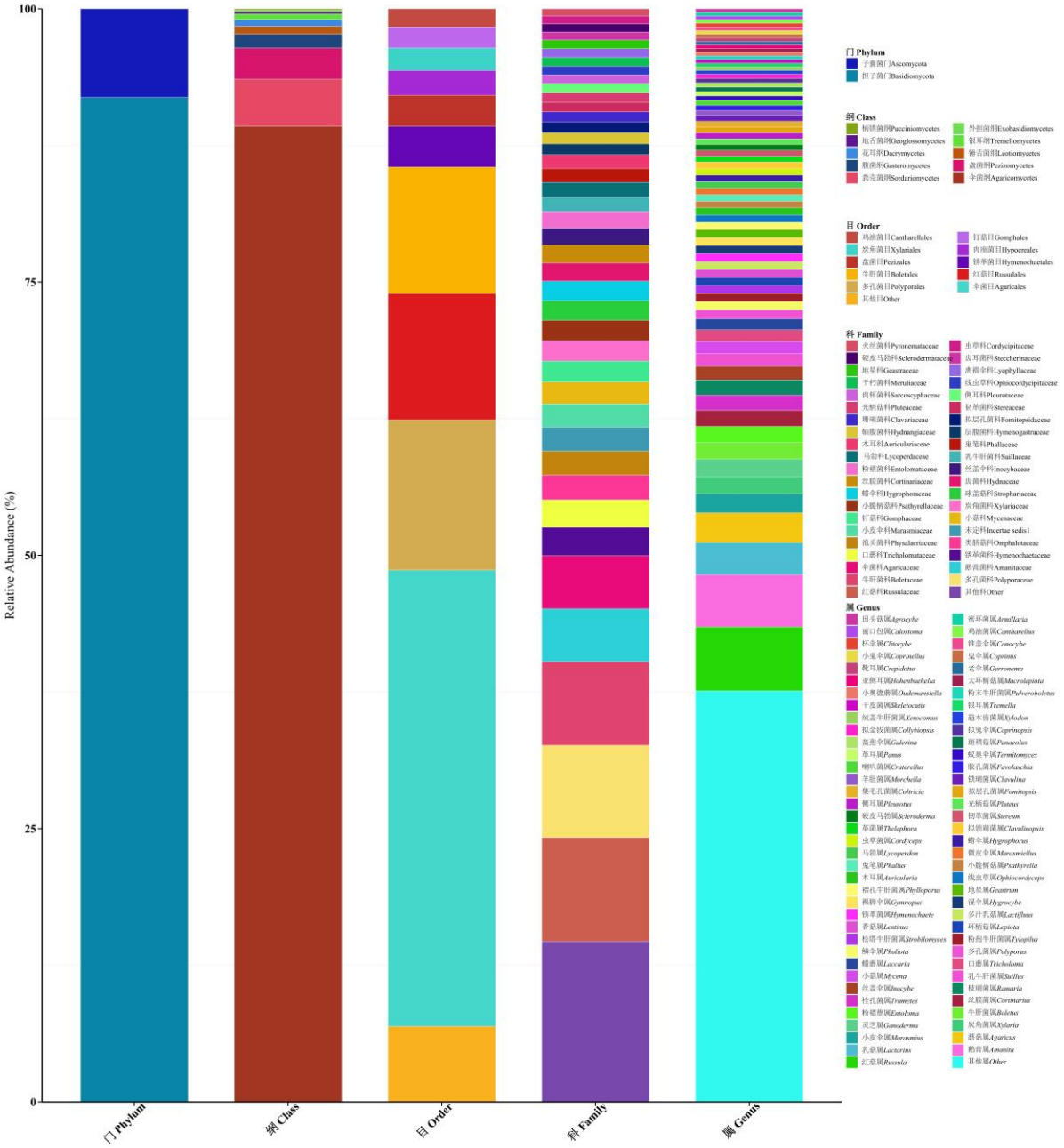
Zhao RL (2023) Edible and medicinal macrofungi. Journal of Fungi, 9, 908.

(责任编委: 杨祝良　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025281

谭廷鸿, 高帆, 杨雨, 肖群英, 吴春芳, 邱娜, 赵宁宁, 周敏, 康公平, 卢志宏, 高健强, 杨红, 杨传东, 邓春英 (2026) 中国西南喀斯特地区大型真菌物种编目. 生物多样性, 34, 25281. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025281.



附录2　中国西南喀斯特地区大型真菌门、纲、目、科和属水平的分类分布图。门、纲显示全部类群，目级分类级别显示前10个分类群，科和属显示优势类群，其余分类群归为“其他”。

Appendix 2　Taxonomic distribution map of macrofungi at phyla, class, order, family and genus levels in the karst areas of southwestern China. All phyla and classes are listed; at order level, only ten dominant ones are shown; at family and genus level, only dominant ones are shown. The rest taxa are classified as “others”.

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (2): 25321, pages 1–23
doi: 10.17520/biods.2025321
cstr: 32101.14.biods.2025321

•综述•

植物复合群的形成机制与分类学研究进展

曾文敏[1], 杨霞[1], 邹成玉[1], 李彦欣[1], 王贤楠[1], 魏依婷[1], 徐艳琴[1*], 周银[2*]

1. 江西中医药大学药学院, 南昌 330004; 2. 武汉商学院食品科技学院, 武汉 430056

摘要: 植物复合群(plant species complex)是分类学研究的关键挑战, 由形态高度相似但遗传上存在分化的近缘种、隐存种及多倍体种组成, 其分类困境将影响生物多样性评估与资源管理。本文通过系统梳理植物复合群的形成机制, 整理其形态分类研究进展, 阐明形态保守和遗传分化的冲突关系, 指出整合分类框架以摆脱分类困境, 并展望未来的研究方法与趋势, 以期为植物复合群的形成机制认知及隐存种界定、理解种间差异和进化关系奠定基础。研究发现, 植物复合群的形成受自然选择、基因流、多倍化及表观遗传调控协同驱动。形态证据在植物复合群分类中发挥着重要作用, 且在其辐射演化迅速和自然选择压力强劲时更具优势, 但易受表型可塑性、基因组杂交渗入及生态位保守性等因素影响。分子证据可弥补形态局限性, 但单一维度难以解析演化复杂性。分类问题的解决仍需以形态研究为重要基础, 当前植物复合群分类以形态、分子与生态多维互验的整合分类法为重要手段。为解决植物复合群分类困境, 多源数据整合是主要趋势。未来应构建“形态-分子-生态”三元校验体系, 通过智能形态技术量化表型变异、基因组系统发育分析揭示遗传分化、生态位模型验证环境适应性, 并结合地理区系背景构建动态分类系统。植物复合群的分类突破将深化对物种形成机制的认知, 为精准的生物多样性保护与资源可持续利用提供理论支撑。

关键词: 植物复合群; 形成机制; 形态分类; 基因流; 表型可塑性; 整合分类

曾文敏, 杨霞, 邹成玉, 李彦欣, 王贤楠, 魏依婷, 徐艳琴, 周银 (2026) 植物复合群的形成机制与分类学研究进展. 生物多样性, 34, 25321. doi: 10.17520/biods.2025321; cstr: 32101.14.biods.2025321.
Zeng WM, Yang X, Zou CY, Li YX, Wang XN, Wei YT, Xu YQ, Zhou Y (2026) Advances in formation mechanisms and taxonomy of plant species complex. Biodiversity Science, 34, 25321. doi: 10.17520/biods.2025321; cstr: 32101.14.biods.2025321.

Advances in formation mechanisms and taxonomy of plant species complex

Wenmin Zeng[1], Xia Yang[1], Chengyu Zou[1], Yanxin Li[1], Xiannan Wang[1], Yiting Wei[1], Yanqin Xu[1*], Yin Zhou[2*]

1 *School of Pharmacy, Jiangxi University of Chinese Medicine, Nanchang 330004, China*
2 *School of Food Science and Technology, Wuhan Business University, Wuhan 430056, China*

ABSTRACT

Background & Aim: The plant species complex, as a central and challenging issue in taxonomic research, comprises morphologically highly similar yet genetically divergent lineages, including cryptic species, hybrids, and polyploids. The taxonomic difficulties associated with these complexes would impact accurate biodiversity assessment and effective resource management. This review aims to systematically synthesize the formation mechanisms of plant species complexes and recent advances in their morphological taxonomy. It also seeks to elucidate the conflict between morphological conservatism and genetic divergence, propose an integrative classification framework, and outline future research directions and methodological trends. The ultimate goal is to establish a foundation for understanding the mechanisms of complex formation, delimiting cryptic species, interpreting interspecific differences and evolutionary relationships, and support germplasm utilization and species conservation.

收稿日期 Received: 2025-08-12; 接受日期 Accepted: 2026-01-28
基金项目: 国家自然科学基金(31100146; 31360036; 82060684)、国家中药特色技术传承人才项目(国中医药人教函〔2023〕96号)、刘勇全国老药工传承工作室(国中医药人教函〔2024〕255号)和江西中医药大学科技创新团队发展计划(CXTD22002) Supported by the National Science Foundation of China (31100146; 31360036; 82060684), National Traditional Chinese Medicine Characteristic Technology Inheritance Talent Project (Letter of the State Administration of Traditional Chinese Medicine〔2023〕No. 96), Liu Yong National Traditional Chinese Medicine Workers' Inheritance Studio (Letter of the State Administration of Traditional Chinese Medicine〔2024〕No. 255), and Development Plan for Science and Technology Innovation Team of Jiangxi University of Chinese Medicine (CXTD22002)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: 20081016@jxutcm.edu.cn; yinzhou@wbu.edu.cn

Progress: Research findings indicate that the formation of plant species complexes is collectively driven by natural selection, gene flow, polyploidization, and epigenetic regulation. Morphological evidence plays a crucial role in classifying plant species complexes and holds particular advantages during periods of rapid radiative evolution or under strong natural selection pressure. However, its utility is often limited by factors such as phenotypic plasticity, genomic introgression (hybridization), and niche conservatism. Although molecular evidence can compensate for some limitations of morphological data, relying solely on a single-dimensional approach remains insufficient for resolving the full complexity of evolutionary histories, including scenarios like incomplete lineage sorting or reticulate evolution. Addressing classification problems still requires taking morphological interpretation as an essential foundation. Contemporary taxonomy of plant species complexes increasingly relies on integrative methodologies that emphasize multidimensional validation combining morphological, molecular, and ecological evidence. The integration of multi-source data has become the main trend for solving the taxonomic predicament of plant species complexes.
Prospects: Future research on plant species complexes should prioritize the construction of a robust "morphology-molecular-ecology" tripartite corroboration system. This involves quantifying phenotypic variation using advanced morphometric techniques and intelligent morphological technologies, elucidating genetic differentiation through genomic phylogenomic and population genetic analyses, and assessing environmental adaptability through ecological niche models. Furthermore, developing more efficient algorithmic models and incorporating phytogeographic regional backgrounds are essential for building a dynamic classification system. Advances in the taxonomy of plant species complexes will enhance our understanding of speciation mechanisms and provide a solid theoretical foundation for precise biodiversity conservation and sustainable utilization of biological resources.
Key words: plant species complex; formation mechanisms; morphological taxonomy; gene flow; phenotypic plasticity; integrative classification

植物分类学旨在探究植物种类、分类体系、命名规范及地理分布特征, 为生物多样性研究和资源开发提供理论基础(汤彦承, 1975)。随着科技发展, 植物分类学研究范式发生了显著转变: 从传统形态学分析发展为整合分子标记技术的综合研究, 技术革新持续拓展学科视角和深度(Peruzzi, 2023)。植物分类的本质是依据形态或遗传特征的共性对植物进行归类划分, 并基于科学逻辑框架重新组织这些类别, 最终构建层级化的分类体系, 这一过程不仅为植物资源的识别、共享及可持续开发奠定了基础, 更促进了人类对自然规律的深入认知(Davis & Heywood, 1963; Jin et al., 2025)。

复合群(species complex)的分类问题是当前分类学的关键挑战之一, 其错误界定将威胁生态系统的功能维持和保护策略的有效性(Bisconti et al., 2018; Jones et al., 2018; Lorenzoni et al., 2019)。世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)红色名录评估(Red List assessment)中表明, 因缺乏对分类学不确定性的系统整合(IUCN Standards and Petitions Committee, 2022), 部分类群或复合群被列为"数据不足(Data Deficient, DD)"而引发保护状态误判(Scherz et al., 2019)。复合群常包含生态功能差异显著的亚种(subspecies)或隐存种(cryptic species), 若未能准确识别这些差异, 将会导致保护措施的不足或过度, 从而影响生态系统的整体健康和功能, 造成资源错配(Folt et al., 2019; Rabaud et al., 2020)。在生态层面, 错误的物种界定是导致生态管理实践出现方向性错误的重要根源, 该偏差可能误导后续的生态评估与保护决策, 从而破坏潜在的物种互作关系, 加剧生物多样性丧失与生态系统功能退化(Chase et al., 2020; 杜红, 2023)。复合群的分类错误还可能扭曲对授粉网络和营养循环等关键生态过程的理解, 造成生态系统功能失衡(Ojala, 2019)。在生态毒理学中, 忽视敏感度或耐受性不同的物种或隐存种对污染物的差异性响应, 将误导污染治理策略(Kabus et al., 2024)。

植物复合群的分类学困境源于各演化机制的协同作用, 既体现于表型可塑性引发的形态连续变异(Gupta & Salgotra, 2022), 亦涉及杂交-多倍化导致的遗传网络重构(Li et al., 2024), 并与地理-遗传分离现象密切相关(Rouhan & Gaudeul, 2021)。植物复合群形态特征的重叠以及表型可塑性显著削弱了传统分类标准的有效性, 如木蓝属(*Indigofera*)河北木蓝复合群(*I. bungeana* complex)的叶片形态随海拔和温湿度梯度发生连续变异, 导致与近缘种界限模糊(牛雪婧等, 2020)。杂交和多倍化事件进一步加剧了物种界限的模糊性, 如北美西部的水韭属复合群(*Isoëtes* complex)内包含同源四倍体、异源六倍

体及不育杂交体, 加剧了物种划分的难度(Suissa et al., 2022)。另外, 地理分布与遗传结构间的不匹配使分类愈加复杂, 如中华刺蕨复合群(*Bolbitis sinensis* complex)同域分布于云南省, 不同种群间存在显著遗传分化和低频基因流动, 未形成单系演化分支, 具有复杂的网状遗传结构(Nie et al., 2024)。箭叶淫羊藿(*Epimedium sagittatum*)的同质园实验(common garden experiment)揭示其形态、遗传和化学型多样性均与地理分布呈显著相关性(梁琼等, 2013; Chen et al., 2015; 李仁清, 2021[①]); 基于扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)标记的系统发育分析也显示其分支模式与地理分布高度关联(Zhang et al., 2014b)。

鉴于植物复合群在分类实践中所面临的诸多挑战, 深入探讨并解决其分类学问题尤为重要(徐艳琴等, 2014, 2020; He et al., 2022; Lu et al., 2024)。本文基于对植物复合群和近缘种等文献的广泛收集和整理, 归纳了复合群的概念, 梳理了植物复合群的形成机制及其协同作用, 总结了形态分类学(phenetics)研究方法在植物复合群上的应用, 聚焦于植物复合群中形态证据不可替代的优先场景和分子证据中不可或缺的关键辅助技术, 阐明其形态保守和遗传分化的冲突关系, 进而提出“形态-分子-生态”三元校验的整合分类框架, 并展望了三维技术等智能形态技术在植物复合群研究中的应用潜力, 讨论了当前整合分类学在实际应用中面临的挑战, 以期为植物复合群分类学研究提供新视角和新方法, 为植物资源的精准保护策略制定和合理开发利用提供科学基础。

1 复合群的概念

复合群的概念由Davis和Heywood于1963年在其著作*Principles of Angiosperm Taxonomy*中首次提出, 指分类关系尚未澄清的植物类群集合(Davis & Heywood, 1963)。分类学家一般基于居群(population)形态变异的间断性进行物种划分, 但复合群正是这种间断性不显著的特殊类群。陈家宽和王徽勤(1986)引入居群概念并采用统计分析手段, 强调需通过种内变异(含异常个体及杂交个体)解析复合群分类难题。随着研究的深入, 该概念已演化为分类关系尚未澄清的一群植物种或属, 是一组形态高度相似、分类界限模糊的近缘种集合群体, 主要包括一个种及与该种关系密切的近缘种, 其群内成员形态分化程度很低, 这些类群间的共同点多于其他类群, 在实际工作中难以区别(王中仁, 1998; 洪德元等, 2004; 杨亲二, 2010)。Dayrat (2005)指出, 近期分化的植物复合群多呈现难以分辨的形态连续特征, 变异式样复杂。而近缘种是指与已知或已鉴定物种有共同祖先的物种, 在分类学上具有密切亲缘关系, 通常属于同一属或科, 它们在形态、基因或生态上可能相似, 但彼此间存在一定的生殖隔离。近缘种间也可能发生杂交形成复合群, 部分近缘物种或群体因独立演化历程短暂, 其形态性状变化有限, 另一些即使经历了长期独立演化的类群, 也可能因形态保守性(morphostasis)或同塑(homoplasy)现象, 在外部特征上同样极难区分, 从而形成由含有多个种间形态相似的隐存种、杂交种(hybrids)或多倍体种(polyploid species)等构成的复合群(Liu et al., 2013; Zhang & Li, 2014)。其中, 隐存种是隐藏在复合群内部, 通过分子证据等揭示出被错误归并的独立物种。判断一个谱系是否为隐存种, 需要确凿的遗传分子证据以确定其真实性, 生殖隔离是验证隐存种的关键标准之一(Ericson & Forbes, 2020)。表型可塑性、不完全谱系分选、杂交、种间基因流或基因渐渗等因素常导致复合群的形态分化程度低, 阻碍物种的准确界定(Xu et al., 2012; Zhu et al., 2015)。无论是经典的形态分类学研究, 还是新兴的分子系统发育等手段, 都有难以解答的问题(洪德元, 2016)。

概而言之, 复合群描述的是一种分类学上的困境状态, 是指遗传近缘但形态界限不显著的物种集群, 其核心特征是形态上的连续性或相似性掩盖了真实的演化独立性。近缘种强调的是物种在演化树上的位置与亲缘关系, 反映其系统发育背景。而隐存种是复合群分类研究的结果之一。近缘种由于形态高度相似而难以区分被归类为复合群, 通过分子系统学、群体遗传学等多种技术手段对该复合群进行深入解析, 最终可能会发现其中包含多个之前未被识别出的且独立的“隐存种”, 其复杂的形态与遗传交错关系导致其分类学处理极具挑战性。

① 李仁清 (2021) 4种淫羊藿同质园栽培质量变化及淫羊藿多苷成分动态累积规律研究. 硕士学位论文, 江西中医药大学, 南昌.

2 植物复合群的形成机制

植物复合群的形成固然遵循物种形成的一般规律, 但其最显著的特征, 即形态上的高度相似性与遗传上的分化并存, 暗示了其背后独特的演化动力。植物复合群作为分类学的难点, 其形成可能源于一系列延缓、抑制或掩盖形态分化的特殊演化过程。这些过程使遗传上的分化未能及时或从未在宏观形态上得以充分体现, 从而造就了形态上高度相似但遗传上却已分化的近缘种集合(Ke XR et al., 2022; Liang et al., 2022; Liu et al., 2022)。这里主要探讨自然选择、基因流、多倍化及表观遗传调控这4大因素如何塑造植物复合群。

2.1 自然选择: 分化与保守的双面角色

物种通过光资源分配、水分梯度利用、土壤养分吸收的差异化与表型可塑性的适应性遗传变异积累实现了生态位的分割, 可有效降低种间竞争压力, 为生殖隔离的形成提供空间条件, 促使种群形成与微生境匹配的特征分化(Landis et al., 2024; Yang XW et al., 2024)。可表现为叶片形态、繁殖周期及根系结构等关键性状的显著特化, 反映了物种对生态位宽度和资源利用策略的精细调整(Chomicki et al., 2024), 最终形成驱动物种适应性辐射的歧化选择(disruptive selection)。

但另一方面, 植物复合群中的自然选择常表现为稳定选择(stable selection)。当其近缘种长期占据相似生态位时, 选择压力会淘汰偏离最优表型的突变, 即通过清除非适应性变异驱使种群表型向最优特征趋同(Zeng et al., 2024)。这使得在遗传分化已发生的背景下, 依然可能有效维持形态上的稳定性, 即系统发育上已分化的谱系在形态上高度相似。

自然选择是植物复合群得以形成和维系的重要机制(Wilkinson et al., 2021)。如自然选择通过清除卷柏复合群(*Selaginella tamariscina* complex)低温胁迫下的非适应性变异, 驱动高寒卷柏(*S. algida*)形成紧密莲座状叶片(叶面积减少42%), 而花岗岩卷柏(*S. graniticola*)通过多级分枝根系(根长增加55%)增强基质锚定能力(Yang et al., 2023)。但该复合群成员在茎干木质化程度、小枝排列方式和孢子叶穗形态结构等关键分类性状上仍保持高度相似性, 使其遗传分化被形态上的保守性所掩盖。匍地仙人掌复合群(*Opuntia humifusa* complex)在湿润区形成无刺表型(刺密度降低78%), 且红/黄花色分化(花色素差异2.3倍)与传粉者偏好协同演化, 基因组分析揭示了其与抗旱相关的基因型分化, 但分枝形状等性状仍高度相似(Yan et al., 2024)。在禾本科双叉细柄茅复合群(*Ptilagrostis dichotoma* complex)中, 不同物种的分枝角度和针叶密度均与海拔梯度显著相关(相关系数R^2 = 0.76), 其分化时间与秦岭隆起等地壳运动同步(Zhang & Chen, 2024)。

因此, 自然选择在植物复合群的形成中扮演着双面角色: 一方面通过局域适应性分化促使生态型的形成, 另一方面通过稳定选择维持主要形态特征的相似性。该机制促使种群在不同环境中形成系统发育连续但生态功能分化的复合群。

2.2 基因流: 形态界限的“消解剂”

植物复合群的形成体现了基因流“阻隔”和“促进”这一对矛盾的共同作用。地理隔离首先通过基因流阻断为种群间的遗传分化创造条件(彭春巧等, 2015; Liang et al., 2022); 而随后发生的二次接触和杂交, 则通过基因渗入模糊本已初步形成的遗传界限(Li et al., 2019; Vázquez-López et al., 2021)。在植物复合群中, 完全的生殖隔离往往尚未建立或非常脆弱。地理隔离后的二次接触、杂交带的形成、持续但低水平的基因渗入等, 可导致等位基因在不同遗传谱系间穿梭。这种基因流的“均质化”效应不断消解由遗传漂变和局部选择造成的形态分化, 使得物种界限始终处于模糊状态, 最终形成遗传上已分化但形态上尚连续的格局(Nie et al., 2024; Miao et al., 2025)。

对鹅耳枥属复合群(*Carpinus* complex)的系统演化研究发现, 37个居群因地理隔离和基因流受限, 导致形成了4个遗传簇, 而雷公鹅耳枥(*C. viminea*, 异名*C. fargesii*)与短尾鹅耳枥(*C. londoniana*)杂交产生的杂种个体与亲本雷公鹅耳枥形态上极相似, 其苞片形态趋同显著弱化了形态分类界限, 印证了基因渗入对种间形态模糊的影响(Lu et al., 2024)。耧斗菜复合群(*Aquilegia viridiflora* complex)在华北-东北、山东东部-辽宁南部接触区因高频基因流形成核基因组双亲嵌合特征, 如尖萼耧斗菜(*A. oxysepala*)与耧斗菜(*A. viridiflora*)杂交, 基因渗入导致了花冠管长度等形态的连续变异(Zhang W et

al., 2023b)。在植物复合群中, 脆弱的生殖隔离如不足以抵抗基因流对初步形成的物种界限的反复“侵蚀”, 则使其始终处于动态的模糊状态。

因此, 基因流并非单向促进分化或融合, 而是通过持续的基因交换维持遗传分化与形态保守之间的平衡, 这正是植物复合群成为分类学难题的主要原因。

2.3 多倍化: 生殖隔离的“快车道”和形态演化的“缓冲带”

多倍化成为植物复合群形成的关键演化驱动力之一, 是通过染色体组加倍(同源多倍化) (Bao et al., 2022; Ma et al., 2023)或种间杂交后染色体加倍(异源多倍化)打破了原有生殖隔离, 瞬时产生新谱系(Mason & Wendel, 2020)。多倍化虽能通过基因组加倍瞬间建立生殖隔离, 但新生的多倍体个体在形态上可能与其二倍体亲本仅有细微差别。基因组的冗余性提供了缓冲, 使得多倍体能够容纳较多的遗传变异而不表现出剧烈的表型改变(Comai, 2005; 张小兰等, 2006)。多倍体谱系可以“静默地”嵌入其亲本所在的复合群, 需通过倍性鉴定才能被识别。因此加剧了分类的复杂性。这种机制导致遗传上的隔离与表型上的保守并存, 塑造了植物复合群独特的演化现象。

同源多倍化通过未减数配子(2n配子)的自交融合实现基因组加倍。如石竹复合群(*Dianthus broteri* complex)通过同源多倍化(2×至12×)产生细胞型多样性, 通过剂量效应(如不同生境下的基因表达量)驱动表型可塑性, 形成形态连续但生态分化的复合群(López-Jurado et al., 2019)。异源多倍化则通过跨物种杂交和染色体加倍实现。如线裂铁角蕨复合群(*Asplenium coenobiale* complex)包含二倍体和四倍体物种, 异源四倍体线裂铁角蕨(*A. coenobiale*)和叶基宽铁角蕨(*A. pulcherrimum*)分别由两个亲本正反杂交形成, 该杂交事件显著促进了物种分化, 但其形态介于亲本之间, 模糊了物种界限(梁思琪等, 2019)。这种多倍化模式通过整合不同亲本的遗传资源, 显著增强了新物种的生态适应性, 也导致了类群内部分化关系错综复杂, 更易形成复合群(Zhang RG et al., 2023)。

2.4 表观遗传: 基因组与表型组的“稳定器”

表观遗传调控既能使相同遗传背景的个体产生不同表型, 也能使不同遗传背景的个体在相似环境下表现出相似表型(He et al., 2018)。这种环境诱导的非遗传性表型趋同, 使形态相似性可能并非源于共同祖先, 而是对环境的独立适应。这导致基于形态的分类有时并不可靠, 为植物复合群形成的关键机制。

表观遗传调控, 如DNA甲基化动态响应、转座子介导的基因组可塑性、多倍体表观基因组重构, 通过调控基因表达来影响植物复合群的生长发育和环境适应性(Gupta & Salgotra, 2022; 宋显伟等, 2022; Williams et al., 2023)。更重要的是, 这些机制共同构建了表观遗传调控网络, 通过基因组冗余性缓冲、环境响应性增强和生殖隔离突破, 为植物复合群的形成与稳定提供了分子基础(Jiang et al., 2021; Gupta & Salgotra, 2022; Xue Y et al., 2025)。

其中, DNA甲基化是基因组合成和生物遗传变异的关键机制之一, 通过动态调控转座子活性和基因表达参与物种形成, 在杂交与多倍化过程中, 全基因组甲基化水平发生显著改变(Jiang et al., 2021)。以婆罗门参属(*Tragopogon*)天然异源四倍体*Tragopogon miscellus*为例, 其全基因组甲基化水平介于双亲之间, 但转座子和生殖发育基因启动子区甲基化率与亲本长喙婆罗门参(*T. dubius*) (89.7%)和婆罗门参(*T. pratensis*) (85.2%)差异显著($P < 0.05$)。且Copia类反转座子激活转座, 导致花形态连续变异和新表型固定(Shan et al., 2024)。这表明即使是在多倍化后, 表观遗传调控也能缓冲剧烈的形态分化, 使得新生的多倍体谱系与亲本在形态上难以彻底割裂, 从而嵌入复杂的复合群分类体系之中。

2.5 形成机制的层级关系与互作路径

自然选择、基因流、多倍化和表观遗传调控并非孤立运作, 而是协同塑造了遗传上已有分化但形态上难以区分的植物复合群(图1)。

基因流与多倍化之间存在紧密的因果关系。杂交和基因渗入是诱导多倍化(同源或异源多倍体)形成的关键机制。反过来, 多倍化既能克服亲本间的生殖障碍, 又可作为遗传桥梁介导基因渗入, 形成网状进化(Song & Chen, 2015; 梁思琪等, 2019)。两种机制导致复合群内大量同源等位基因共享, 触发表观基因组重构, 形成具有连续形态特征变异的植物复合群(Goulet et al., 2017; Schnitzler et al., 2020)。

自然选择在与基因流和多倍化构成的协同进化网络中, 扮演关键的“筛选器”和“导向器”角色。基因流所引入的遗传变异和多倍化产生的新基因组, 为自然选择提供了关键的变异基础(Vleminckx et al., 2023), 而自然选择作为外部筛选压力, 对基因流和多倍化的产物进行筛选, 保留适应性强的嵌合基因型, 淘汰适应性差的杂交后代, 从而主导了基因流的方向和多倍体的存活(Doellman et al., 2019; Ke FS et al., 2022)。基因流与多倍化不断引入遗传分歧和生殖隔离, 而自然选择在相似环境压力下可能维持表型的稳定性(Liu et al., 2022)。

表观遗传调控与多倍化和基因流之间构成了重要的协同与稳定循环。基因流会引入亲本双方差异性的表观遗传标记, 从而影响杂交后代的基因表达和表型(Cao et al., 2022; Gao et al., 2024)。更重要的是, 多倍化事件造成的“基因组冲击”会迅速引发大规模的表观遗传重组, 以恢复基因组稳定性(Saraswat et al., 2017; Fan et al., 2020; Hoseini & Arzani, 2023)。反之, 表观遗传调控通过多种方式与多倍化紧密耦合, 如基因沉默(桂琴等, 2007)、基因组偏向性表达(聂利红等, 2012)、转录稳态维持(Ma et al., 2025), 实现多倍体或杂交后代中的基因表达重编程与剂量平衡, 维持杂交体或多倍体的发育稳定性与可育性。在多倍体稳定过程中, 亚基因组间的DNA甲基化水平会趋向一致, 这种表观遗传的趋同有助于基因组在新条件下稳定存在(Jiang et al., 2021)。有研究表明, 染色体加倍和重排会破坏原有的调控环路, 表观遗传变异可快速标记哪些基因应该在新环境下激活或沉默, 从而重构基因调控网络(Wang et al., 2021)。表观遗传调控既能缓冲多倍化的初始冲击, 又能稳定基因流的产物, 有效抑制了剧烈的表型分歧。

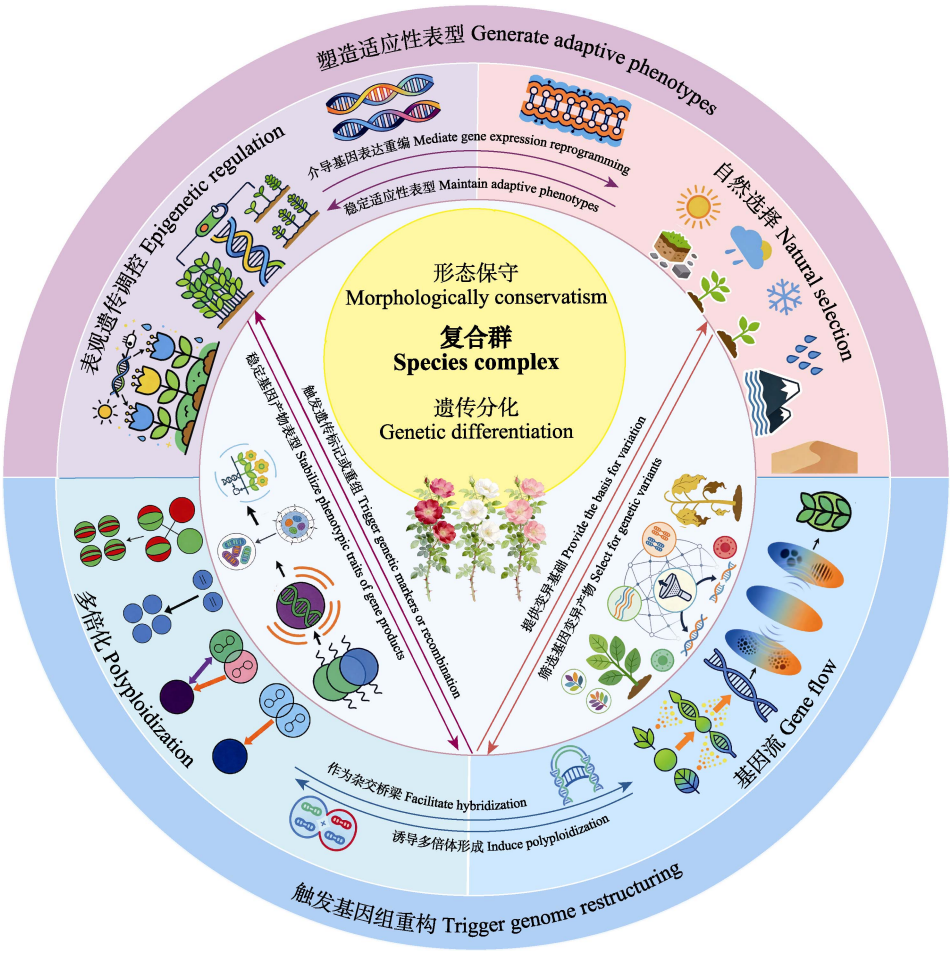


图1　植物复合群4种形成机制的层级关系与互作路径
Fig. 1　Hierarchical relationships and interaction pathways of the four formation mechanisms of plant species complex

表观遗传调控与自然选择共同塑造适应性表型, 是植物复合群演化的主要动力。表观遗传调控可快速介导基因表达重编程以适应环境(Zhang et al., 2018)。自然选择能稳定有益的表观遗传标记, 长期或重复的环境压力可固定那些能产生适应性表型的表观遗传变化, 从而实现对环境信号的“遗传同化” (Vogt et al., 2022)。

上述机制的互作路径阐明了植物复合群遗传分化与形态保守并存的格局, 其形态表现是表型、遗传和生态协同作用的结果。形态渐变模糊和演化路径的错综复杂是其分类学挑战的根源所在。

3 植物复合群的形态分类学研究

形态分类学是基于生物体外部形态特征(如形状、大小、颜色、质地、被毛等)的相似性和差异性构建分类体系。自19世纪以来, 形态分类学已广泛应用于植物分类研究并发挥着重要作用(Ni & Zhao, 2018; Xue et al., 2020)。形态计量学(morphometrics)则基于形态分类学, 通过量化生物体器官尺寸、比例和几何结构等特征, 解析形态变异的连续性和离散性, 辅助分类决策(MacLeod, 2017; Song YX et al., 2024), 为理解生物体的形态结构、功能和演化的复杂机制提供了极大便利(MacLeod, 2017; Klingenberg, 2021)。形态计量学可分为传统形态计量学和几何形态计量学(geometric morphometrics, GM)两大类。传统形态计量学以离散测量(如长度、宽度和高度等)为基础。而几何形态计量学则基于坐标数据的分析方法, 通过二维/三维坐标记录地标(landmarks)与半地标(semilandmarks), 分析形状变化的几何模式(Reyment, 1982; Bookstein, 1991)。

3.1 宏观形态分类研究

宏观形态分类通过系统比较花部、叶片及根茎等性状的变异幅度, 识别并区分不同物种, 为植物复合群界定提供了重要基础。如对四川木蓝复合群(*Indigofera szechuensis* complex)的宏观形态研究发现, 叶片相关性状(如大小、毛被)和花序长短等关键性状为区分该复合群的重要分类依据(杨晓慧等, 2015)。苞片长宽比、苞片与花序宽度之比及花冠长度花部特征可区分粗茎龙胆(*Gentiana crassicaulis*)、粗壮龙胆(*G. robusta*)和西藏龙胆(*G. tibetica*)这3个形态相似种(Ni & Zhao, 2018)。耧斗菜属(*Aquilegia*)无距耧斗菜复合群(*A. ecalcarata* complex)中, 华北耧斗菜(*A. yabeana*)和直距耧斗菜(*A. rockii*)可依据花冠筒长度(差异达12.7 mm)和花萼形态进行区分(Xue et al., 2020)。

淫羊藿属(*Epimedium*)为分类极为复杂和困难的属, 存在多个复合群(Stearn, 2002; Zhang et al., 2014a, 2015; Liu et al., 2017; Xu et al., 2019), 其研究更为典型。基于叶片形态与花部特征的系统比较发现, 巫山淫羊藿复合群(*E. wushanense* complex)包括巫山淫羊藿、金城山淫羊藿(*E. jinchengshanense*)、镇坪淫羊藿(*E. ilicifolium*)及拟巫山淫羊藿(*E. pseudowushanense*), 这4个物种可通过花冠特征(花序结构、距长、瓣片有无)及叶片微形态差异区分(Zhang et al., 2014a)。徐艳琴等(2014)系统梳理了箭叶淫羊藿复合群(*E. sagittatum* complex), 发现其至少存在10个形态相似类群, 其中天平山淫羊藿(*E. myrianthum*)与箭叶淫羊藿为核心类群, 其花部和叶片形态高度重叠, 需进一步结合居群水平更精细且广泛的性状分析探讨物种边界。刘少雄等(2016)基于木鱼坪淫羊藿复合群(*E. franchetii* complex)个体和居群的形态观测和比较研究发现, 竹山淫羊藿(*E. zhushanense*)所特有的紫红色花瓣能与复合群内的其他类群进行有效区别; 根据叶背被毛特征、根茎形态及其被毛情况等关键性状差异可鉴别其他类群, 建议将时珍淫羊藿(*E. lishihchenii*)处理为木鱼坪淫羊藿的变种, 保靖淫羊藿(*E. baojingense*)处理为木鱼坪淫羊藿亚种, 证实形态特征分析在植物复合群分类中具有关键价值。无距淫羊藿(*E. ecalcaratum*)、茂汶淫羊藿(*E. platypetalum*)和钟花淫羊藿(*E. campanulatum*)因叶小、黄花和无距等相似特征引起分类混淆, 而通过系统比较发现, 根据根茎类型、叶片数量及排列方式、花序类型、小花数量及花瓣形态可区分这3个物种(Liu et al., 2017)。

综上所述, 宏观形态特征的系统观测与变异幅度统计, 可有效解析植物复合群的形态边界, 为分类修订提供可靠依据。

3.2 微观形态分类研究

在某些类群中, 依靠宏观形态的鉴定存在局限, 导致物种鉴别精度不足, 需依靠表皮构造等精细特

征提升分类准确性。这推动了显微技术的应用, 通过显微形态学技术观察花粉外壁纹饰、种子表皮微结构、非腺毛等微观特征可显著提升近缘种鉴别精度(Arabi et al., 2017; Choi et al., 2022; Abdullah et al., 2025)。

利用扫描电子显微镜对箭叶淫羊藿与其近缘种天平山淫羊藿花粉外壁纹饰的分析表明, 这2个类群的花粉均呈近球形, 具三孔沟且大小相近。前者外壁纹饰涵盖3大类6亚类, 后者仅含3大类4亚类(黄华等, 2020)。根据孢子表面的脊类纹饰的有无和分布情况, 可将傅氏凤尾蕨复合群(*Pteris fauriei* complex)划分为4个不同的类群, 如线裂凤尾蕨(*P. angustipinnula*)为瘤刺状纹饰孢子, 而隆林凤尾蕨(*P. splendida*)具有连体孢子, 硕大凤尾蕨(*P. majestica*)同时具有远极脊和近极脊, 傅氏凤尾蕨(*P. fauriei*)远极面具清晰的拟网状脊状纹饰, 由此可将该复合群内成员进行有效区分(王佳玫等, 2016)。运用扫描电镜对藁本属(*Ligusticum*) 5个近缘种的花粉形态进行研究发现, 其虽均呈超长球形且具三孔沟, 但极面弧形弯曲率、外壁纹饰及萌发孔沟特征差异显著, 主成分分析(principal component analysis, PCA)显示赤道轴长与极赤比为关键分类指标。上述显微特征可区分各近缘种(徐皖菁等, 2024)。基于扫描电镜的少花薹草组(*Carex* sect. *Paniceae*)果囊微形态研究表明, 通过果囊长度与喙收缩特征可有效区分线柄薹草(*C. filipes*)与少囊薹草(*C. egena*)、浙江薹草(*C. zhejiangensis*)与显舌薹草(*C. macroglossa*) (鲁益飞等, 2022)。通过小坚果表皮细胞形态、硅质结构差异及中心体个数可有效鉴别白马薹草(*C. baimaensis*)与线柄薹草等近缘种(何芳等, 2023)。

叶的微性状和毛茸等表皮结构特征亦展现出强大的分类潜力。邹立思等(2024)利用显微和景深合成技术对叶柄被毛、叶缘刺角度、下表面乳突密度及上表皮细胞波状深度占比等微性状进行量化分析, 并结合非腺毛形态学特征, 可成功区分市售淫羊藿(*E. brevicornu*)、黔岭淫羊藿(*E. leptorrhizum*)、天平山淫羊藿、箭叶淫羊藿等9个物种, 证实表皮附属物多态性可作为稳定分类依据。叶背非腺毛特征对于中国淫羊藿属小花类群种间的正确处理具有重要参考价值, 可为小花类群中种间界限不清的近缘种类提供可靠的分类证据(王悦云等, 2008)。高敏(2011)[①]根据淫羊藿属40个物种不同地区的101份样品的非腺毛特征, 提出淫羊藿各复合群的修订意见: (1)星花淫羊藿(*E. stellulatum*)降为柔毛淫羊藿(*E. pubescens*)变种; (2)保靖淫羊藿和时珍淫羊藿归入木鱼坪淫羊藿; (3)单叶淫羊藿(*E. simplicifolium*)与绿药淫羊藿(*E. chlorandrum*)并入粗毛淫羊藿(*E. acuminatum*)。植汉成等(2018)进一步揭示柔毛淫羊藿及其近缘种的非腺毛可分为7大类19小类, 其中单细胞毛的首次发现及居群间非腺毛类型的地理演化关联, 可解析种内变异并界定近缘种的演化关系, 为星花淫羊藿归并至柔毛淫羊藿种下等级提供了重要证据。罗丹丹等(2021)利用扫描电镜和荧光显微镜对宽叶山蒿(*Artemisia stolonifera*)与艾(*A. argyi*)的四大品种, 即北艾、海艾、蕲艾和祁艾的叶表皮腺毛和非腺毛形态、大小进行观测, 发现宽叶山蒿与艾四大品种间的腺毛密度、非腺毛卷曲度等毛状体超微结构差异显著, 证实毛状体特征可有效区分该近缘种及品种。忍冬(*Lonicera japonica*)和金银忍冬(*L. maackii*)的腺毛柄部细胞组成、薄壁非腺毛长度及花粉粒外壁刺状雕纹密度等表皮结构差异显著, 金银忍冬厚壁非腺毛特有的弯钩状形态进一步证实了显微性状的分类价值(白上圆, 2020[②])。

显微形态学技术通过解析花粉外壁纹饰结构、种子表皮的微米级雕纹及表皮毛状体等微观形态性状的变异和分化, 有效弥补了宏观形态学在近缘种鉴别中的不足, 为植物复合群的分类提供了高分辨率的形态学证据。

3.3 形态计量学研究

3.3.1 传统形态计量学

形态特征的精细化比较分析可有效识别物种边界, 为植物复合群的系统分类提供了重要证据支持, 在植物系统学研究中具有不可替代性。Sneath和Sokal于1963年提出数值分类学(numerical taxonomy), 其著作《数值分类学原理》(*Principles of Numerical Taxonomy*)首次将多变量统计方法(如聚类分析)引入形态分类。对特征差异的量化标志着形态分类学从定性描述向定量分析的范式转变(Sokal

① 高敏 (2011) 中国地区淫羊藿属非腺毛特征及木兰花碱含量研究. 硕士学位论文, 北京协和医学院, 北京.
② 白上圆 (2020) 金银花及其近缘种金银忍冬的鉴别研究. 硕士学位论文, 河南大学, 河南开封.

& Sneath, 1963)。

多变量统计方法通过整合形态性状量化分析, 为植物复合群分类提供了客观依据(附录1)。Zhang和Chen (2024)以禾本科双叉细柄茅复合群为例, 对28个种群的19个形态性状进行多元统计分析, 通过主成分分析和聚类分析识别出5个表型类别, 解决了该复合群的分类学争议。Santos-Hernández等(2022)对棕榈科玛雅椰属(*Gaussia*)两个中美洲特有种马椰榈(*G. maya*)和戈麦斯玛雅椰(*G. gomez-pompae*)的成株开展形态变异研究, 发现种群间形态分化显著, 基于茎粗和花序长度等13个性状的主成分分析、线性判别分析(linear discriminant analysis, LDA)与非加权配对算术平均法聚类分析(unweighted pair group method with arithmetic mean, UPGMA), 成功识别出其中包含1个潜在新种, 凸显了形态计量学在隐存种鉴定中具重要价值。赵雪利等(2020)对河北木蓝复合群的叶、花、果实性状进行均值分析、非参数检验、主成分分析和多重比较, 发现4个种的形态差异主要集中于羽状复叶长、小叶长、小叶宽和叶柄长, 可作为该复合群物种划分的可靠依据。

形态计量学实现了形态分类的定量化, 可客观划分物种边界并揭示表型多样性模式(王钦等, 2023; Kamali et al., 2024), 为植物复合群的分类和种质鉴定提供客观依据(孙尚拱, 2011)。基于形态计量学的植物复合群研究不仅可解决分类争议, 还为遗传分化研究奠定了基础。

3.3.2 几何形态计量学

几何形态计量学是一套基于生物形态的坐标点数据, 结合几何变换与多元统计分析, 实现生物形态特征精准量化和可视化的技术方法体系。该技术源于1990年Rohlf和Slice提出的薄板样条(thin plate spline)和普氏叠加法(Procrustes) (Rohlf & Slice, 1990)。随后, Rohlf和Marcus (1993)进一步基于欧氏空间变换理论系统阐述了几何形态数据的多变量统计模型并将该方法命名, 以实现生物形态坐标数据的空间建模与量化分析。相较于传统方法, 几何形态计量学通过标准化规则对目标形态特征进行数字化表征与解析, 使不同水平(物种、种群及个体间)上多维度的复杂形态变异可视化, 提供了更丰富且更高精度的几何信息(白明和杨星科, 2007)。在植物表型分析中展现出高精度描述和分类能力, 为物种鉴定及表型关联提供了可靠工具(Hodač et al., 2024; Wang et al., 2024)。

近年来, 随着高精度成像技术与计算生物学的发展, 几何形态计量学在植物表型研究领域取得了突破性进展。如通过标点法、轮廓分析法、地标点法和半地标点法等对植物器官(如叶片)进行形态学建模, 可实现形态特征的数字化重构与可视化表达(Mitteroecker & Gunz, 2009; Hodač et al., 2024)。郑斯斯(2021[①])运用标点法采集叶片图像, 在叶片轮廓上设置同源地标点, 运用多种多元统计方法对标志点的坐标数据进行分析, 构建叶片形态数据集, 可实现锥连栎复合群(*Quercus franchetii* complex)的叶形变异量化分析, 厘清种间界限。De Giorgi等(2022)通过椭圆傅里叶分析提取轮廓形态特征, 并融合多源数据分析瘦果形态, 发现银香菊复合群(*Santolina chamaecyparissus* complex)中的*S. corsica*和*S. insularis*为同一物种, *S. chamaecyparissus*与科西嘉岛、撒丁岛的特有种群存在紧密关联, 主成分分析和线性判别分析明确撒丁岛西南种群为独立演化单元。Hodač等(2024)通过整合深度学习与地标分析方法, 使金冠毛茛复合群(*Ranunculus auricomus* complex)的分类鉴别准确率提升至93.2%, 均匀流形逼近与投影(uniform manifold approximation and projection, UMAP)降维分析显示叶片背侧形态变异为关键鉴别特征。Morales-Alonso等(2023)基于几何形态计量学的解析, 发现*Carex herteri*和*C. hypsipedos*果囊的长宽比与*C. phalaroides* complex差异显著, 利用几何形态计量学和传统形态学方法进行分析, 支持将这两个物种从*C. phalaroides* complex中排除。

4 形态与分子协同生态的整合解析

4.1 形态证据不可替代的经典优先场景

在经历近期快速辐射演化的植物复合群中, 不完全谱系分选是导致分子系统发育树(尤其是基于少数基因位点)分辨率低下或出现冲突的主要原因之一。在此场景下, 由于祖先基因多态性在子代谱系中的随机固定, 基于有限的分子标记构建的基因

① 郑斯斯 (2021) 锥连栎复合群(*Quercus franchetii* complex)的谱系地理学研究. 硕士学位论文, 上海应用技术大学, 上海.

树可能与物种树不一致, 从而模糊物种界限。此时, 若存在一组稳定、共衍的形态特征能支持一个单系群, 则其分类学权重应得到提升(刘翔等, 2017; Jiang et al., 2024)。山茶属茶组(*Camellia* sect. *Thea*) 10个近缘种形成的复合群虽分子进化速率差异显著, 但叶形和花器官结构等特征仍稳定支持物种划分(Jiang et al., 2024)。淫羊藿属演化复杂, 基于简化基因组测序(genotyping-by-sequencing, GBS)的系统学研究发现, 其中国组(*Epimedium* sect. *Diphyllon*)类群的分子变异位点少, 序列分辨率较低(张成, 2018[①]), 利用内转录间隔区(internal transcribed spacer, ITS)和质体DNA标记*atp*B-*rbc*L甚至不能有效区分形态差异较大的川西淫羊藿(*E. elongatum*)和无距淫羊藿等物种(Zhang et al., 2007)。基于淫羊藿属32个物种的质体基因组数据, 也未能将中国组类群进行有效区分(Guo et al., 2022)。而刘婷(2020[②])基于非腺毛形态发育特征, 可有效解析宝兴淫羊藿复合群(*E. davidii* complex)的演化关系及杂交事件。刘翔等(2017)针对柔毛淫羊藿复合群(*E. pubescens* complex)的简单重复序列间扩增(inter simple sequence repeat, ISSR)分子标记分析显示, 星花淫羊藿未形成独立分支, 但基于叶背非腺毛(长直毛/卷曲毛/伏卷毛等)的形态学证据可将其归为柔毛淫羊藿种下等级。张梦华和张宪春(2021)利用不同分子标记技术评估了薄叶卷柏复合群(*S. delicatula* complex)内物种的系统发生关系, 发现其结果存在冲突, 而物种在植株分枝方式和大孢子表面纹饰上的差异, 更能有效区分其分支关系。分子数据无法解释居群间微观特征的演化梯度及表型单元界限, 形态的保守性可能比存在噪音的分子信号更能反映真实的演化关系。

在植物复合群研究中, 当处于表型可塑性弱而自然选择压力强劲的特殊生境时, 适应性趋同往往主导形态演化, 此时形态证据在分类学判定中需赋予更高权重。这种由强环境压力筛选出的可遗传的稳定形态, 直接定义了物种的生态位, 对于界定生态种具有关键意义(Yang et al., 2023; Zhang & Chen, 2024)。如分布于喀斯特和丹霞等特殊土壤生境的遂川报春苣苔复合群(*Primulina suichuanensis* complex), 其土壤环境对植物生理和形态塑造产生了强烈且稳定的选择压力, 尽管存在基因流, 但与生境适应相关的形态特征是界定分类单元的关键依据(Ke FS et al., 2022)。在这种情况下, 形态证据对于界定生态种更具有优先性。

基于形态特征的传统分类方法为植物复合群的界定奠定了稳固基础, 但许多复合群成员因形态特征差异细微、生态适应性导致表型连续变异或基因流引发形态可塑性变化, 仅依靠形态指标难以准确划分物种边界并厘清演化关系(王小娇等, 2019; Nie et al., 2024)。在此背景下, 分子证据凭借能够反映物种遗传本质和不受表型可塑性干扰的优势, 成为形态证据的重要补充, 为解决植物复合群分类争议提供了关键支撑(Zhang & Zhang, 2022; Miao et al., 2025)。分子标记技术可揭示种群间的遗传分化程度、基因流动模式及演化谱系关系, 不仅能验证形态分类结果的合理性, 还能发现形态学未识别的隐存种, 减少形态分类中的主观偏差, 推动植物复合群分类从经验描述向进化过程研究和准确界定的转变(彭春巧等, 2015; Liu et al., 2022; Yang et al., 2023)。

4.2 分子证据是不可或缺的关键辅助技术

植物复合群研究的主要困境, 源于遗传分化与形态演化之间的失耦。如安徽羽叶报春复合群(*Primula merrilliana* complex)的遗传分化显著, 基于ITS、质体基因和微卫星标记的分子系统发育支持将其划分为4个分支, 但形态重叠且无生殖隔离。在此背景下, 若仅按分子信息划分物种, 将割裂实际生态连续体(He et al., 2022)。而单纯依赖形态学证据, 难以应对由趋同进化(Wang et al., 2023)、地理隔离(徐艳琴等, 2013; 刘少雄等, 2016)、基因流(Lu et al., 2024; Sakaguchi et al., 2025)、生殖隔离与形态分化在时间尺度上的不匹配性(Jiao et al., 2023; Li et al., 2025)、表型可塑性(Li et al., 2022)以及种内连续变异(Zhang et al., 2014a, b)等造成的分类难题。

现代分子技术在于提供一套可量化的工具集, 以穿透形态连续性的表象, 揭示隐存多样性, 有效地检测和量化历史上的基因流事件, 分析物种网状演化, 可弥补形态性状在演化进程中呈现连续变异而干扰分类鉴定的局限性(杜红, 2023)。其关键技术

① 张成 (2018) 中国淫羊藿属植物的系统演化关系研究. 硕士学位论文, 吉首大学, 湖南吉首.
② 刘婷 (2020) 淫羊藿属非腺毛发育及宝兴淫羊藿复合群的非腺毛特征研究. 硕士学位论文, 山西中医药大学, 太原.

路径遵循从初步筛查到深入验证的逻辑。分类学研究通常始于利用标准DNA条形码进行快速筛查(Wu YH et al., 2023)。对于植物复合群, 则进一步采用核基因组和质体基因组测序以获取更全面的遗传信息, 其中基于单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)和单倍型网络分析能有效解析近缘种差异。如对形态特征难以鉴定的管花马先蒿复合群(*Pedicularis siphonantha* complex), 利用质体基因组与nrITS联合分析可有效区分11个形态相似种(含2新种) (Liu et al., 2022)。利用质体基因组、单拷贝核基因及叶表皮微形态数据构建的淫羊藿属物种鉴定框架, 可有效鉴别疑难样本, 其多源数据协同分析显著提升了分类分辨率(范雅婧, 2025[①])。

当质体基因系统发育树与核基因系统发育树在特定类群节点上出现显著的不一致时, 常是历史上杂交与基因渐渗的有力证据(Liu et al., 2025)。但核基因组和质体基因组单亲遗传和缓慢进化的特性限制了其应用范围(Yu et al., 2022; Song BN et al., 2024), 需整合全基因组数据以解析杂交等复杂性。全基因组测序(whole genome sequencing, WGS)能提供海量的基因组范围单核苷酸多态性, 精确计算种群遗传距离。Zhang等(2025)通过全基因组测序揭示了海草日本鳗草复合群(*Nanozostera japonica* complex)内存在遗传分化时间远超其与近缘种分化时间的两个隐存谱系。同时全基因组测序能通过D统计(Patterson's D statistic, 即ABBA-BABA检验)等方法检测基因渗入事件。如针对云杉复合群(*Picea asperata* complex)的全基因组分析, 将14个群体划分为5个进化支, 其中红皮云杉(*P. koraiensis*)、白杆(*P. meyeri*)等物种间存在4次基因渗入事件(Liu et al., 2024)。高质量的全基因组序列为准确推断不完全谱系分选、杂交或基因渗入等导致的网状演化事件提供了坚实的数据基础。

当利用全基因组数据构建近期快速辐射演化的植物复合群系统发育关系时, 不同基因组区域构建的基因树之间可能存在广泛冲突, 导致其推断物种树的拓扑结构变得不稳定(Zhao et al., 2023)。而简化基因组测序是一种通过限制性内切酶对全基因组进行酶切, 仅对酶切产物中的特定DNA片段进行高通量测序, 从而快速获得大量遗传多态性位点的低成本基因分型技术。基于数万至数十万单核苷酸多态性位点进行的主成分分析和群体遗传结构分析, 可显著降低基因组的复杂度, 减少系统噪音, 有效区分隐存谱系, 尤其适用于植物复合群或近缘种大规模样本的遗传多样性分析(Poland & Rife, 2012; 贾磊等, 2020)。如 基于简化基因组技术突破了中华刺蕨复合群的形态分类局限, 解释了云南刺蕨(*B.* × *multipinna*)和长耳刺蕨(*B. longiaurita*)原本不清晰的系统发育关系, 并量化了种群间遗传分化梯度与地理隔离、基因流的关联性, 揭示5个种群间存在低至中等程度的遗传分化, 凸显出该技术对植物复合群物种界定和群体结构解析的高效性(Nie et al., 2024)。基于单核苷酸多态性数据, 可利用TreeMix等软件构建群体最大似然树, 并推断历史上的迁移事件(基因流)。如Luo等(2024)对岭南鳞盖蕨(*Microlepia matthewii*)的简化基因组研究结合了核基因组和质体基因组数据, 确凿地证明了其是华南鳞盖蕨(*M. hancei*)和光叶鳞盖蕨(*M. marginata* var. *calvescens*)的杂交后代, 并揭示了不对称的基因流方向。

在获得上述多层面基因组数据后, 研究核心转向利用这些数据, 通过计算遗传距离和检验物种边界等一系列量化分析方法来构建系统发育框架并界定物种。采用机器学习技术优选高变异区域组合可构建特异性条形码(Du et al., 2017)。如Jiao等(2019)基于豆科紫檀属(*Pterocarpus*) 3种植物完整质体基因组的比较分析, 鉴定出特异性条形码且物种判别准确率高达100%, 明显优于常规DNA条形码方法。而自动条形码间隙发现(automatic barcode gap discovery, ABGD)方法可用于识别种内与种间遗传距离的"条形码间隙", 如基于K2P模型计算遗传距离, 理想情况下, 种内最大值远小于种间最小值(Wu et al., 2025)。后续进一步通过构建高支持率的最大似然法或贝叶斯推断系统发育树, 如利用贝叶斯系统发育与谱系地理学分析软件(Bayesian phylogenetics and phylogeography, BPP)计算后验概率, 若结果 ≥ 0.95, 则可为隐存种独立性提供关键证据(Wang et al., 2025)。此外, 疑似隐存种的个体在主成分分析图上能形成明显独立且分离的簇, 可作为隐存种鉴定的重要证据(Yi et al., 2023)。

① 范雅婧 (2025) 整合分子和微形态数据的多层级物种鉴别方法开发: 以淫羊藿属(小檗科)为例. 硕士学位论文, 西北农林科技大学, 陕西杨凌.

但是在实际操作中, 尚无法依赖单一的阈值或分子方法解决由不完全谱系分选和基因渐渗造成的系统发育信号冲突, 并区分隐存种界限。分类问题的解决, 仍需回归形态解读以体现生态意义(Jacobs et al., 2019; Wu YT et al., 2023)。当上述多种分子技术和形态数据一致支持同一分类界限时, 结论较为稳健, 可为解析复合种和近缘种的物种形成机制、遗传分化阈值和分类标准确立等关键问题提供重要依据。

4.3 整合生态学的分类学应用

形态、分子与生态证据的冲突是植物复合群系统学研究中的常见挑战, 其本质源于演化历程的复杂性, 如不完全谱系分选、基因渗入、趋同进化及表型可塑性等。为解决此类冲突, 需基于整合系统学框架, 对“形态-分子-生态”进行三元校验, 将各部分数据作为通过假设-验证循环进行整合检验、相互关联且可能互补的分区证据(Huxman et al., 2022)。首先, 需获取高质量的形态测量数据(包括宏观和微观性状)、分子数据(如特定基因条码、全基因组单核苷酸多态性标记、简化基因组)以及生态数据(如气候变量、土壤参数、地理因子), 并对数据质量进行严格评估, 排除因鉴定错误、标记选择不当或模型偏差导致的假阳性冲突, 从而分别构建形态学系统树、分子系统树, 并进行生态位差异分析(Zhang MH et al., 2023; Zhang RG et al., 2023; Zhang W et al., 2023a)。针对不同数据源构建的冲突, 需采用特异性分析方法。当形态相似性与分子分化并存时, 提示可能存在隐存种, 应运用D统计等群体遗传学方法检测历史基因流, 如质体基因组、全基因组或简化基因组(Liu et al., 2024, 2025; Nie et al., 2024)。当形态保守与生态位分化同时出现时, 需通过同质园实验区分遗传同化与表型可塑性(Huxman et al., 2022; Liu et al., 2023; Sandamal et al., 2024)。同时, 可通过冗余分析等探讨形态特征与地理、环境、气候等因素之间的关系(Więcław, 2017; Alcántara-Ayala et al., 2020)。若分子数据检测到基因流, 而生态位模型显示显著分化, 则表明存在强烈的歧化选择, 可通过谱系地理学和景观遗传学等手段量化地理距离和生态距离对遗传分化的相对贡献, 验证选择压力对遗传结构的塑造作用(Gao et al., 2020; De Andrade Lima et al., 2025)。另外, 可借助生态位模型与Mantel检验比较不同谱系的生态位宽度和重叠度, 量化生态位差异及其与地理隔离的贡献度(Köhler et al., 2020; Sillero et al., 2021)。最后, 利用贝叶斯法则或随机森林等统计模型整合分析其系统发育关系, 量化物种边界(Ren et al., 2018; Wang et al., 2025)。“形态-分子-生态”三元校验体系构建的整合分析框架, 通过协调不同证据源之间的冲突, 可推断出兼容其观测数据的系统发育演化假设, 明确植物复合群内物种界限(图2)。

整合分类学研究通过融合分子、形态、生态方法, 结合表型适应性、遗传变异及生态位分化, 基于多维度证据互验来有效识别并界定植物复合群内的近缘种、隐存种与杂交事件, 可推动分类学从经验描述转向数据驱动的系统解析, 深化对植物复合群形成过程的理解(Zhang et al., 2021; Zhang & Zhang, 2022; Zhang W, 2023a)。如Miao等(2025)通过整合基因组(全基因组单核苷酸多态性)、形态(性状重叠)与生态(生态位模型)数据, 揭示了细梗蔷薇复合群(*Rosa graciliflora* complex)内低遗传分化、显著基因流及环境驱动的表型变异, 多维证据互验证实整合方法能有效解析环境变化下植物复合群的种间进化关系。Cano等(2024)结合核ITS、质体标记(*atp*B-*rbc*L、*trn*G、*trn*L-F)、形态测量与聚合物种划分算法, 揭示芦荟藓属*Aloina catillum*复合群实为3个独立物种。Liang和Zhang (2024)通过整合质体(*rbc*L、*rpl*32-*trn*P)和核基因(*pgi*C、*SQD1*、nrDNA)标记构建系统发育树, 并结合倍性、形态、地理及生态数据, 揭示铁线蕨复合群(*Asplenium exiguum* complex)包含6个分类单元。安徽羽叶报春复合群的分子-形态-生殖隔离证据, 有效识别了该复合群内的隐存种, 厘清了杂交事件的影响(He et al., 2022)。

5 小结与展望

5.1 未来智能形态技术的应用

在分子数据存在进化速率差异或信息缺失时, 形态特征在植物复合群分类中具关键价值, 形态证据, 尤其是微观功能性状, 在清晰界定表型适应性边界时可能具有独特优势。高精度形态特征可提供不可替代的系统发育信息, 物种隐存多样性需依赖高精度技术解析微观特征。几何形态计量学通过标定点法和轮廓分析等量化植物形态变异, 结合普氏

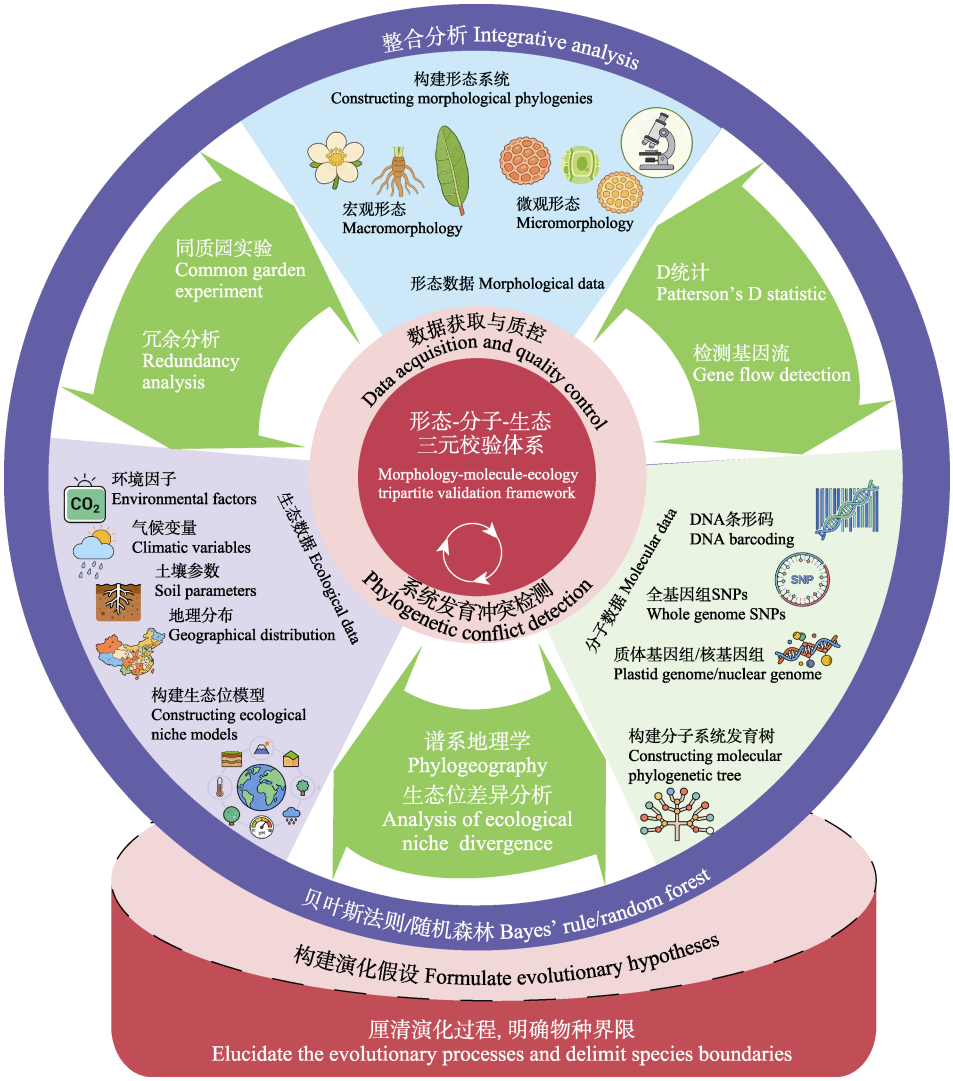


图2 "形态-分子-生态"三元校验体系框架图
Fig. 2 Framework diagram of the "morphology-molecule-ecology" tripartite corroboration system

叠加法和多元统计分析, 可有效衔接宏观与微观数据, 在植物复合群分类中实现高精度形态解析(苏蔚等, 2021; Wu YT et al., 2023)。而智能形态技术革新正推动植物分类学和形态学研究的深刻变革。近年来, 依据高精度成像技术, 如三维成像技术(Xue WL et al., 2025)、点云分割(Zhou et al., 2024)、光谱成像与无人机技术(Ccopi et al., 2024; Chen et al., 2025)、多源遥感数据整合与深度学习算法(Xie et al., 2024)、人工智能技术(Mengsuwan et al., 2024)、三维高斯飞溅与后缀自动机算法(Shen et al., 2025)等, 收录多尺度参数, 如宏观形态 + 扫描电镜微结构 + 几何坐标, 开发基于深度学习的自动化形态采集系统和叶片/花器官三维形态快速建模设备, 完成了多种作物的三维形态解析和特征指标监测, 实现了高通量表型组学分析, 其多尺度形态数据的整合突破了传统形态分类的维度局限。智能形态技术目前主要在动物界复合群及隐存种的分类学研究中成效显著(Moser et al., 2023; Verhaegen et al., 2023; Powley & Mikac, 2024), 但应用于植物复合群仍面临瓶颈: (1)数据获取与处理成本偏高。三维成像、高分辨率光谱传感等核心设备昂贵, 海量多尺度数据的存储与运算对硬件要求高, 限制其规模化推广(温维亮等, 2023; Yang X et al., 2024)。(2)算法普适性不足。现有深度学习模型面对野外复杂背景、光照多变和器官遮挡等自然场景时稳健性不足, 跨物种形态特征迁移解析能力弱(牛子昂和裘正军, 2025;

Du et al., 2026), 且部分技术难以兼顾检测灵敏度与检测范围(Sun et al., 2025)。当前相关研究正着力突破上述问题, 未来随着技术体系的完善, 智能形态技术有望为植物复合群的精准分类及生态适应机制研究提供重要技术支撑。

5.2 整合分类学的挑战和未来发展方向

整合分类学旨在通过融合形态、分子、生态等多源数据, 构建更自然的植物复合群分类系统。然而, 其发展要从理论走向实践, 面临以下核心挑战: (1)数据类型、结构与尺度的异质性。形态数据、分子数据和生态数据在演化特征以及响应模式上存在本质差异, 导致产生噪音与冲突, 面对冲突, 目前缺乏可靠的裁决标准(He et al., 2022; Jiao et al., 2023; Li et al., 2025)。其解决方案可能依托多模态兼容算法和集中式数据库实现科学整合, 而非简单的数据拼接或结果比较(Lapkovskis et al., 2025)。(2)不同的物种概念在实际应用中可能导向不同的结论。如系统发育物种概念可能将一个存在微弱基因流的连续种群划分为多个物种, 而生物学物种概念则可能将其视为一个种。尤其在植物复合群中, 缺乏一个普适且可量化的操作化物种概念来应对复杂演化场景(Liu et al., 2022; Zhang Q et al., 2023)。通过量化统计阈值方法, 如贝叶斯后验概率或多物种溯祖模型, 或可提供更客观的标准(Sun et al., 2020; Wang et al., 2025)。(3)数据挖掘和分析过程中的计算资源成本高昂。全基因组重测序产生的海量单核苷酸多态性对计算资源提出了极高要求, 贝叶斯系统发育与系统地理学分析虽能处理复杂模型, 但计算成本高昂且耗时漫长, 高通量测序及高性能计算需更高成本, 制约了研究的普及。未来可通过高效算法开发或云计算应用突破该瓶颈(Alser et al., 2022; Rivas & Chang, 2025)。

植物复合群的分类研究可服务于生态保护与种质资源优化的协同发展, 为维持生态系统稳定性与提升资源利用效率, 构建连接理论与实践的桥梁。植物复合群分类的核心路径在于构建“形态-分子-生态”三位一体整合框架, 形成形态-环境-遗传关联体系, 破解表型可塑性导致的形态连续性、种间基因流导致的谱系模糊性和生态位分化不确定性等难题。形态层面可通过几何形态计量学等智能形态技术验证鉴别性状有效性。分子层面可用系统发育物种界定等方法量化分类阈值。生态学层面则需生态位模型和谱系地理学等方法验证选择压力对遗传结构的塑造作用, 明确物种生态位分化特征。通过多维数据整合构建动态分类体系, 以保障植物复合群分类标准的客观性, 为揭示物种形成机制提供多维视角, 最终为建立适应生物多样性保护需求的植物复合群分类决策系统奠定基础。

致谢: 感谢责任编委和两位匿名审稿专家提出的宝贵修改意见。

ORCID

徐艳琴 https://orcid.org/0000-0001-9746-7827
周银 https://orcid.org/0000-0002-9495-7721

参考文献

Abdullah M, Ullah Z, Shah SMI, Ahmad M, Khan A, Shah H, Ullah A, Ahmad S, Albeshr MF, Emmanuel O, Ullah H, Khan RA (2025) Systematic implication of trichome morphology in alpine flora from Hindukush Mountain range. Genetic Resources and Crop Evolution, 72, 1391–1419.

Alcántara-Ayala O, Oyama K, Ríos-Muñoz CA, Rivas G, Ramirez-Barahona S, Luna-Vega I (2020) Morphological variation of leaf traits in the *Ternstroemia lineata* species complex (Ericales: Penthaphylacaceae) in response to geographic and climatic variation. PeerJ, 8, e8307.

Alser M, Lindegger J, Firtina C, Almadhoun N, Mao HY, Singh G, Gomez-Luna J, Mutlu O (2022) From molecules to genomic variations: Accelerating genome analysis via intelligent algorithms and architectures. Computational and Structural Biotechnology Journal, 20, 4579–4599.

Arabi Z, Ghahremaninejad F, Rabeler RK, Heubl G, Zarre S (2017) Seed micromorphology and its systematic significance in tribe Alsineae (Caryophyllaceae). Flora, 234, 41–59.

Bai M, Yang XK (2007) Application of geometric morphometrics in biological researches. Chinese Bulletin of Entomology, 44, 143–147. (in Chinese with English abstract) [白明, 杨星科 (2007) 几何形态测量法在生物形态学研究中的应用. 昆虫知识, 44, 143–147.]

Bao ZG, Li CH, Li GC, Wang P, Peng Z, Cheng L, Li HB, Zhang ZY, Li YY, Huang SW, Ye MW, Dong DF, Cheng ZK, VanderZaag P, Jacobsen E, Bachem CWB, Dong SM, Zhang CZ, Huang S, Zhou Q (2022) Genome architecture and tetrasomic inheritance of autotetraploid potato. Molecular Plant, 15, 1211–1226.

Bisconti R, Porretta D, Arduino P, Nascetti G, Canestrelli D (2018) Hybridization and extensive mitochondrial

introgression among fire salamanders in peninsular Italy. Scientific Reports, 8, 13187.

Bookstein FL (1991) Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology. Cambridge University Press, Cambridge.

Cano MJ, Jiménez JA, Martínez M, Hedenäs L, Gallego MT, Rodríguez O, Guerra J (2024) Integrative taxonomy reveals hidden diversity in the *Aloina catillum* complex (Pottiaceae, Bryophyta). Plants, 13, 445.

Cao S, Wang LF, Han TW, Ye WX, Liu Y, Sun Y, Moose SP, Song QX, Chen ZJ (2022) Small RNAs mediate transgenerational inheritance of genome-wide trans-acting epialleles in maize. Genome Biology, 23, 53.

Ccopi D, Ortega K, Castañeda I, Rios C, Enriquez L, Patricio S, Ore Z, Casanova D, Agurto A, Zuñiga N, Urquizo J (2024) Using UAV images and phenotypic traits to predict potato morphology and yield in Peru. Agriculture, 14, 1876.

Chase JM, Blowes SA, Knight TM, Gerstner K, May F (2020) Ecosystem decay exacerbates biodiversity loss with habitat loss. Nature, 584, 238–243.

Chen JJ, Xu YQ, Wei GY, Liao SH, Zhang YJ, Huang WJ, Yuan L, Wang Y (2015) Chemotypic and genetic diversity in *Epimedium sagittatum* from different geographical regions of China. Phytochemistry, 116, 180–187.

Chen JK, Wang HQ (1986) The application of the concept and method of population to plant taxonomy. Journal of Wuhan Botanical Research, 4, 377–383. (in Chinese with English abstract) [陈家宽, 王徽勤 (1986) 居群(population)概念和方法在植物分类学中的应用. 武汉植物学研究, 4, 377–383.]

Chen XS, Wen S, Zhang L, Lan YB, Ge YF, Hu YJ, Luo SY (2025) A calculation method for cotton phenotypic traits based on unmanned aerial vehicle LiDAR combined with a three-dimensional deep neural network. Computers and Electronics in Agriculture, 230, 109857.

Choi B, Ryu J, Jang TS (2022) Can pollen exine ornamentation contribute to species delimitation in Korean *Iris* L. taxa (Iridaceae)? Palynology, 46, 2061064.

Chomicki G, Burin G, Busta L, Gozdzik J, Jetter R, Mortimer B, Bauer U (2024) Convergence in carnivorous pitcher plants reveals a mechanism for composite trait evolution. Science, 383, 108–113.

Comai L (2005) The advantages and disadvantages of being polyploid. Nature Reviews Genetics, 6, 836–846.

Davis PH, Heywood VH (1963) Principles of Angiosperm Taxonomy. Oliver & Boyd, Edinburgh and London.

Dayrat B (2005) Towards integrative taxonomy. Biological Journal of the Linnean Society, 85, 407–415.

De Andrade Lima JH, Katzenberger M, Gehara M, Simões PI (2025) Landscape genetics highlights species-specific ecological influences on gene flow in highland frog populations from northeastern Brazil. Ecological Processes, 14, 57.

De Giorgi P, Giacò A, Astuti G, Minuto L, Varaldo L, De Luca D, De Rosa A, Bacchetta G, Sarigu M, Peruzzi L (2022) An integrated taxonomic approach points towards a single-species hypothesis for *Santolina* (Asteraceae) in Corsica and Sardinia. Biology, 11, 356.

Doellman MM, Schuler H, Saint JG, Hood GR, Egan SP, Powell THQ, Glover MM, Bruzzese DJ, Smith JJ, Yee WL, Goughnour RB, Rull J, Aluja M, Feder JL (2019) Geographic and ecological dimensions of host plant-associated genetic differentiation and speciation in the *Rhagoletis cingulata* (Diptera: Tephritidae) sibling species group. Insects, 10, 275.

Du AB, Wang YH, Shi XL, Cui CX, Tang Y, Xie K, Wang JS, Liu JB, Yang WN, Song P, Zhai RF (2026) Plant-to-camera enabled 3D morphological reconstruction: A high-fidelity approach for plant phenotyping. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing, 231, 35–52.

Du H (2023) “Species” versus “individuals”: Which is the right target for biodiversity conservation? Biodiversity Science, 31, 23140. (in Chinese with English abstract) [杜红 (2023) “物种”与“个体”: 究竟谁是生物多样性保护的恰当对象? 生物多样性, 31, 23140.]

Du YP, Bi Y, Yang FP, Zhang MF, Chen XQ, Xue J, Zhang XH (2017) Complete chloroplast genome sequences of *Lilium*: Insights into evolutionary dynamics and phylogenetic analyses. Scientific Reports, 7, 5751.

Ericson HC, Forbes AA (2020) Description of the new species *Coptera tonic* (Hymenoptera, Diapriidae), a pupal parasitoid of *Rhagoletis juniperina* Marcovitch (Diptera, Tephritidae), and revised partial keys to Nearctic Coptera Say. ZooKeys, 985, 49–60.

Fan SH, Liu HF, Liu J, Hua W, Xu SM, Li J (2020) Systematic analysis of the DNA methylase and demethylase gene families in rapeseed (*Brassica napus* L.) and their expression variations after salt and heat stresses. International Journal of Molecular Sciences, 21, 953.

Folt B, Bauder J, Spear S, Stevenson D, Hoffman M, Oaks JR, Wood PL Jr, Jenkins C, Steen DA, Guyer C (2019) Taxonomic and conservation implications of population genetic admixture, mito-nuclear discordance, and male-biased dispersal of a large endangered snake, *Drymarchon couperi*. PLoS ONE, 14, e0214439.

Gao YD, Harris AJ, Li HC, Gao XF (2020) Hybrid speciation and introgression both underlie the genetic structures and evolutionary relationships of three morphologically distinct species of *Lilium* (Liliaceae) forming a hybrid zone along an elevational gradient. Frontiers in Plant Science, 11, 576407.

Gao ZX, Su YN, Chang L, Jiao GZ, Ou Y, Yang M, Xu C, Liu PT, Wang ZJ, Qi ZW, Liu WW, Sun LH, He GM, Deng XW, He H (2024) Increased long-distance and homo-trans interactions related to H3K27me3 in *Arabidopsis* hybrids. Journal of Integrative Plant Biology, 66, 208–227.

Goulet BE, Roda F, Hopkins R (2017) Hybridization in plants:

Old ideas, new techniques. Plant Physiology, 173, 65–78.

Gui Q, Xu YH, Wang JB (2007) Changes of gene expression pattern in polyploid plants. Journal of Wuhan Botanical Research, 25, 198–202. (in Chinese with English abstract) [桂琴, 徐延浩, 王建波 (2007) 多倍体植物中基因表达模式的变化. 武汉植物学研究, 25, 198–202.]

Guo MY, Pang XH, Xu YQ, Jiang WJ, Liao BS, Yu JS, Xu J, Song JY, Chen SL (2022) Plastid genome data provide new insights into the phylogeny and evolution of the genus *Epimedium*. Journal of Advanced Research, 36, 175–185.

Gupta C, Salgotra RK (2022) Epigenetics and its role in effecting agronomical traits. Frontiers in Plant Science, 13, 925688.

He F, Lu YF, Liu YD, Chu WK, Jin XF (2023) Nutlet morphology and micromorphology of *Carex* sect. *Paniceae* (Cyperaceae) and its taxonomic significance. Bulletin of Botanical Research, 43, 1–8. (in Chinese with English abstract) [何芳, 鲁益飞, 刘永娣, 褚文珂, 金孝锋 (2023) 薹草属少花薹草组(莎草科)小坚果形态和微形态及其分类学意义. 植物研究, 43, 1–8.]

He L, Wu WW, Zinta G, Yang L, Wang D, Liu RY, Zhang HM, Zheng ZM, Huang H, Zhang QZ, Zhu JK (2018) A naturally occurring epiallele associates with leaf senescence and local climate adaptation in *Arabidopsis* accessions. Nature Communications, 9, 460.

He X, Cao JJ, Zhang W, Li YQ, Zhang C, Li XH, Xia GH, Shao JW (2022) Integrative taxonomy of herbaceous plants with narrow fragmented distributions: A case study on *Primula merrilliana* species complex. Journal of Systematics and Evolution, 60, 859–875.

Hodač L, Karbstein K, Kösters L, Rzanny M, Wittich HC, Boho D, Šubrt D, Mäder P, Wäldchen J (2024) Deep learning to capture leaf shape in plant images: Validation by geometric morphometrics. The Plant Journal, 120, 1343–1357.

Hong DY (2016) Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. Biodiversity Science, 24, 979–999. (in Chinese with English abstract) [洪德元 (2016) 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. 生物多样性, 24, 979–999.]

Hong DY, Pan KY, Zhou ZQ (2004) Circumscription of *Paeonia suffruticosa* Andrews and identification of cultivated tree peonies. Acta Phytotaxonomica Sinica, 42, 275–283. (in Chinese with English abstract) [洪德元, 潘开玉, 周志钦 (2004) *Paeonia suffruticosa* Andrews的界定, 兼论栽培牡丹的分类鉴定问题. 植物分类学报, 42, 275–283.]

Hoseini M, Arzani A (2023) Epigenetic adaptation to drought and salinity in crop plants. Journal of Plant Molecular Breeding, 11, 1–16.

Huang H, Lai HQ, Jiang Y, Li RQ, Li FQ, Liu Y, Xu YQ (2020) Comparative study on pollen morphology of *Epimedium sagittatum* and its sibling species *E. myrianthum*. Guihaia, 40, 1300–1314. (in Chinese with English abstract) [黄华, 赖华清, 蒋勇, 李仁清, 李风琴, 刘勇, 徐艳琴 (2020) 箭叶淫羊藿与近缘种天平山淫羊藿花粉形态对比研究. 广西植物, 40, 1300–1314.]

Huxman TE, Winkler DE, Mooney KA (2022) A common garden super-experiment: An impossible dream to inspire possible synthesis. Journal of Ecology, 110, 997–1004.

IUCN Standards and Petitions Committee (2022) Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria (Version 15.1). IUCN, Gland, Switzerland.

Jacobs SJ, Herzog S, Tank DC (2019) Quantifying morphological variation in the *Castilleja pilosa* species complex (Orobanchaceae). PeerJ, 7, e7090.

Jia L, Liu H, Zhang B, Chen CX, Dai YY, He XX, Wang QS (2020) Analysis of genetic diversity of wild and cultivated populations of *Cynoglossus semilaevis* based on genotyping-by-sequencing technology. Transactions of Oceanology and Limnology, 42, 107–114. (in Chinese with English abstract) [贾磊, 刘皓, 张博, 陈春秀, 戴媛媛, 何晓旭, 王群山 (2020) 基于GBS技术的半滑舌鳎野生与养殖群体遗传多样性分析. 海洋湖沼通报, 42, 107–114.]

Jiang XY, Song QX, Ye WX, Chen ZJ (2021) Concerted genomic and epigenomic changes accompany stabilization of *Arabidopsis* allopolyploids. Nature Ecology & Evolution, 5, 1382–1393.

Jiang YZ, Yang JB, Folk RA, Zhao JL, Liu J, He ZS, Peng H, Yang SX, Xiang CL, Yu XQ (2024) Species delimitation of tea plants (*Camellia* sect. *Thea*) based on super-barcodes. BMC Plant Biology, 24, 181.

Jiao BH, Chen C, Wei M, Niu GH, Zheng JY, Zhang GJ, Shen JH, Vitales D, Vallès J, Verloove F, Erst AS, Soejima A, Mehregan I, Kokubugata G, Chung GY, Ge XJ, Gao LM, Yuan Y, Joly C, Jabbour F, Wang W, Shultz LM, Gao TG (2023) Phylogenomics and morphological evolution of the mega-diverse genus *Artemisia* (Asteraceae: Anthemideae): Implications for its circumscription and infrageneric taxonomy. Annals of Botany, 131, 867–883.

Jiao LC, Lu Y, He T, Li JN, Yin YF (2019) A strategy for developing high-resolution DNA barcodes for species discrimination of wood specimens using the complete chloroplast genome of three *Pterocarpus* species. Planta, 250, 95–104.

Jin GZ, Sheludyakova M, Abduraimov O, Feng Y, Ge XJ (2025) A taxonomic revision of *Artemisia* subgenus *Seriphidium* (Asteraceae—Anthemideae) in China. Phytotaxa, 686, 1–103.

Jones K, Jensen M, Burgess G, Leonhardt J, van Herwerden L, Hazel J, Hamann M, Bell I, Ariel E (2018) Closing the gap: Mixed stock analysis of three foraging populations of green turtles (*Chelonia mydas*) on the Great Barrier Reef. PeerJ, 6, e5651.

Kabus J, Hartmann V, Cocchiararo B, Dombrowski A, Enns D, Karaouzas I, Lipkowski K, Pelikan L, Shumka S, Soose L,

Baker NJ, Jourdan J (2024) Cryptic species complex shows population-dependent, rather than lineage-dependent tolerance to a neonicotinoid. Environmental Pollution, 362, 124888.

Kamali K, Nazarizadeh M, Fatemizadeh F, Salmabadi S, Hung CM, Kaboli M (2024) Integrating phylogenetic, phylogeographic, and morphometric analyses to reveal cryptic lineages within the genus *Asaccus* (Reptilia: Squamata: Phyllodactylidae) in Iran. BMC Zoology, 9, 12.

Ke FS, Vasseur L, Yi HQ, Yang LH, Wei X, Wang BS, Kang M (2022) Gene flow, linked selection, and divergent sorting of ancient polymorphism shape genomic divergence landscape in a group of edaphic specialists. Molecular Ecology, 31, 104–118.

Ke XR, Morales-Briones DF, Wang HX, Yang Q, Chen YS, Lu AM, Chen ZD (2022) Nuclear and plastid phylogenomics of *Diabelia* (Caprifoliaceae). Journal of Systematics and Evolution, 60, 1331–1343.

Klingenberg CP (2021) How exactly did the nose get that long? A critical rethinking of the Pinocchio effect and how shape changes relate to landmarks. Evolutionary Biology, 48, 115–127.

Köhler M, Esser LF, Font F, Souza-Chies TT, Majure LC (2020) Beyond endemism, expanding conservation efforts: What can new distribution records reveal? Perspectives in Plant Ecology, Evolution, and Systematics, 45, 125543.

Landis JB, Guercio AM, Brown KE, Fiscus CJ, Morrell PL, Koenig D (2024) Natural selection drives emergent genetic homogeneity in a century-scale experiment with barley. Science, 385, eadl0038.

Lapkovskis A, Nefedova N, Beikmohammadi A (2025) Automatic fused multimodal deep learning for plant identification. Frontiers in Plant Science, 16, 1616020.

Li CH, Liu Y, Lin FR, Zheng YQ, Huang P (2022) Characterization of the complete chloroplast genome sequences of six *Dalbergia* species and its comparative analysis in the subfamily of Papilionoideae (Fabaceae). PeerJ, 10, e13570.

Li FP, Hou ZW, Xu SQ, Han DL, Li B, Hu HF, Liu JY, Cai SK, Gan ZP, Gu Y, Zhang XF, Zhou XF, Wang SK, Zhao JL, Mei Y, Zhang JS, Wang ZF, Wang JH (2024) Haplotype-resolved genomes of octoploid species in Phyllanthaceae family reveal a critical role for polyploidization and hybridization in speciation. The Plant Journal, 119, 348–363.

Li MR, Wang HY, Ding N, Lu TY, Huang YC, Xiao HX, Liu B, Li LF (2019) Rapid divergence followed by adaptation to contrasting ecological niches of two closely related columbine species *Aquilegia japonica* and *A. oxysepala*. Genome Biology and Evolution, 11, 919–930.

Li Y, Zhang B, Zhang SY, Wong CE, Liang QQ, Pang S, Wu YJ, Zhao M, Yu H (2025) Pangeneric genome analyses reveal the evolution and diversity of the orchid genus *Dendrobium*. Nature Plants, 11, 421–437.

Liang Q, Zhang YJ, Xu YQ, Huang HW, Wang Y (2013) Morphological variations and genetic diversity of *Epimedium sagittatum* populations. Plant Science Journal, 31, 422–427. (in Chinese with English abstract) [梁琼, 张燕君, 徐艳琴, 黄宏文, 王瑛 (2013) 箭叶淫羊藿居群形态及遗传多样性比较研究. 植物科学学报, 31, 422–427.]

Liang SQ, Zhang XC (2024) Evolutionary relationship and taxonomic revision of the *Asplenium exiguum* complex (Aspleniaceae) based on integrated evidence. Taxon, 73, 1140–1169.

Liang SQ, Zhang XC, Wei R (2019) Integrative taxonomy resolved species delimitation in a fern complex: A case study of the *Asplenium coenobiale* complex. Biodiversity Science, 27, 1205–1220. (in Chinese with English abstract) [梁思琪, 张宪春, 卫然 (2019) 利用整合分类学方法进行蕨类植物复合体的物种划分: 以线裂铁角蕨复合体为例. 生物多样性, 27, 1205–1220.]

Liang SQ, Zhang XC, Wei R (2022) Ecological adaptation shaped the genetic structure of homoploid ferns against strong dispersal capacity. Molecular Ecology, 31, 2679–2697.

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 R, Wang H, Yang JB, Corlett RT, Randle CP, Li DZ, Yu WB (2022) Cryptic species diversification of the *Pedicularis siphonantha* complex (Orobanchaceae) in the mountains of Southwest China since the Pliocene. Frontiers in Plant Science, 13, 811206.

Liu SX, Liu LJ, Huang XF, Zhu YY, Xu YQ (2017) A taxonomic revision of three Chinese spurless species of genus *Epimedium* L. (Berberidaceae). PhytoKeys, 78, 23–36.

Liu SX, Shi HJ, Xu YQ (2016) Morphological comparison of the *Epimedium franchetii* Stearn species complex based on population observation and implications for taxonomy. Plant Science Journal, 34, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘少雄, 石慧君, 徐艳琴 (2016) 基于居群观测的木鱼坪淫羊藿复合种形态比较和分类学启示. 植物科学学报, 34, 325–339.]

Liu SY, Yang YY, Tian Q, Yang ZY, Li SF, Valdes PJ, Farnsworth A, Kates HR, Siniscalchi CM, Guralnick RP, Soltis DE, Soltis PS, Stull GW, Folk RA, Yi TS (2025) An integrative framework reveals widespread gene flow during the early radiation of oaks and relatives in Quercoideae (Fagaceae). Journal of Integrative Plant Biology, 67, 1119–1141.

Liu X, Fu CZ, Gao M, Zhi HC, Yang XB, Guo BL (2017) Genetic relationship and population genetic diversity of *Epimedium pubescens* and its related species based on ISSR and non-glandular hair characteristic. China Journal of

Chinese Materia Medica, 42, 3090–3097. (in Chinese with English abstract) [刘翔, 付长珍, 高敏, 植汉成, 杨相波, 郭宝林 (2017) 基于ISSR技术和非腺毛特征研究柔毛淫羊藿和近缘种遗传关系和居群遗传多样性. 中国中药杂志, 42, 3090–3097.]

Liu YF, Xiao WF, Wang FD, Wang Y, Dong Y, Nie W, Tan CC, An SP, Chang EM, Jiang ZP, Wang JH, Jia ZR (2024) Species divergence and environmental adaptation of *Picea asperata* complex at the whole-genome level. Ecology and Evolution, 14, e70126.

Liu YL, Fan BJ, Gong ZQ, He LY, Chen L, Ren AZ, Zhao NX, Gao YB (2023) Intraspecific trait variation and adaptability of *Stipa krylovii:* Insight from a common garden experiment with two soil moisture treatments. Ecology and Evolution, 13, e10457.

López-Jurado J, Mateos-Naranjo E, Balao F (2019) Niche divergence and limits to expansion in the high polyploid *Dianthus broteri* complex. New Phytologist, 222, 1076–1087.

Lorenzoni M, Carosi A, Giovannotti M, La Porta G, Splendiani A, Caputo Barucchi V (2019) Ecology and conservation of the Mediterranean trout in the central Apennines (Italy). Journal of Limnology, 78, 1–13.

Lu YF, Liu YD, Zheng ZH, He F, Chu WK, Jin SH, Jin XF (2022) Utricle morphology of the species in *Carex* sect. *Paniceae* (Cyperaceae) and its systematic significance. Journal of Zhejiang University (Science Edition), 49, 760–766. (in Chinese with English abstract) [鲁益飞, 刘永娣, 郑子洪, 何芳, 褚文珂, 金水虎, 金孝锋 (2022) 薹草属少花薹草组(莎草科)的果囊形态及其系统学意义. 浙江大学学报(理学版), 49, 760–766.]

Lu ZQ, Yang YZ, Liu JQ (2024) An integrative delimitation of the species boundaries within one hornbeam species complex (Betulaceae: *Carpinus*). Journal of Systematics and Evolution, 62, 876–888.

Luo DD, Peng HS, Kang LP, Miao YH, Liu DH, Huang LQ (2021) Morphological comparison of glandular and non-glandular trichomes between *Artemisia stolonifera* and *A. argyi*. China Journal of Chinese Materia Medica, 46, 3319–3329. (in Chinese with English abstract) [罗丹丹, 彭华胜, 康利平, 苗玉焕, 刘大会, 黄璐琦 (2021) 宽叶山蒿与艾不同部位叶片腺毛和非腺毛形态特征比较研究. 中国中药杂志, 46, 3319–3329.]

Luo JJ, Shang H, Xue ZQ, Wang Y, Dai XL, Shen H, Yan YH (2024) Genome-wide data reveal bi-direction and asymmetrical hybridization origin of a fern species *Microlepia matthewii*. Frontiers in Plant Science, 15, 1392990.

Ma L, Liu KW, Li Z, Hsiao YY, Qi YY, Fu T, Tang GD, Zhang DY, Sun WH, Liu DK, Li YY, Chen GZ, Liu XD, Liao XY, Jiang YT, Yu X, Hao Y, Huang J, Zhao XW, Ke SJ, Chen YY, Wu WL, Hsu JL, Lin YF, Huang MD, Li CY, Huang LQ, Wang ZW, Zhao X, Zhong WY, Peng DH, Ahmad S, Lan SR, Zhang JS, Tsai WC, Van de Peer Y, Liu ZJ (2023) Diploid and tetraploid genomes of *Acorus* and the evolution of monocots. Nature Communications, 14, 3661.

Ma M, Wang YD, Sun ZF, Zhao RZ, Li HH, Li XX, Zhu HF, Yang XD, Zhang CW, Fang YD (2025) Regulation of transcriptional homeostasis by DNA methylation upon genome duplication in pak choi. Molecular Horticulture, 5, 22.

MacLeod N (2017) Morphometrics: History, development methods and prospects. Zoological Systematics, 42, 4–33.

Mason AS, Wendel JF (2020) Homoeologous exchanges, segmental allopolyploidy, and polyploid genome evolution. Frontiers in Genetics, 11, 1014.

Mengsuwan K, Rivera-Palacio JC, Ryo M (2024) ChatGPT and general-purpose AI count fruits in pictures surprisingly well without programming or training. Smart Agricultural Technology, 9, 100688.

Miao J, Li LY, Liang ZL, Feng Y, Zhang C, Li SQ, Deng HN, Ru J, Tang ZY, Gao XF (2025) Integrating morphology, ecology, and genomics: Unraveling the population genetic and evolution within the *Rosa graciliflora* complex. Molecular Phylogenetics and Evolution, 210, 108382.

Mitteroecker P, Gunz P (2009) Advances in geometric morphometrics. Evolutionary Biology, 36, 235–247.

Morales-Alonso A, Villaverde T, Jiménez-Mejías P (2023) Geometric morphometrics sheds light on the systematics affinities of two enigmatic dwarf Neotropical sedges (*Carex*, Cyperaceae). PhytoKeys, 232, 167–187.

Moser M, Ulmer JM, Van de Kamp T, Vasiliță C, Renninger M, Mikó I, Krogmann L (2023) Surprising morphological diversity in ceraphronid wasps revealed by a distinctive new species of *Aphanogmus* (Hymenoptera: Ceraphronoidea). European Journal of Taxonomy, 864, 146–166.

Ni LH, Zhao ZL (2018) A morphometric comparison of three closely related species of *Gentiana* (Gentianaceae), endemic to the region of the Qinghai-Tibet Plateau. Botany, 96, 209–215.

Nie LH, Wang YZ, Fang WP, Xie DY (2012) Progress on changes of genome structure and gene expression pattern in polyploid plants. Journal of Henan Agricultural Sciences, 41(2), 1–4. (in Chinese with English abstract) [聂利红, 王延召, 房卫平, 谢德意 (2012) 多倍体植物基因组结构和基因表达的变化研究进展. 河南农业科学, 41(2), 1–4.]

Nie LY, Fang YH, Xia ZQ, Wei XY, Wu ZQ, Yan YH, Wang FG (2024) Relationships within *Bolbitis sinensis* species complex using RAD sequencing. Plants, 13, 1987.

Niu XJ, Nie J, Zhao XL, Gao XF (2020) Leaf-level phenotypic plasticity of *Indigofera bungeana* Walp. Plant Science Journal, 38, 97–104. (in Chinese with English abstract) [牛雪婧, 聂靖, 赵雪利, 高信芬 (2020) 河北木蓝的叶表型可塑性研究. 植物科学学报, 38, 97–104.]

Niu ZA, Qiu ZJ (2025) Extraction method of maize plant skeleton and phenotypic parameters based on improved

YOLOv11-pose. Smart Agriculture, 7(2), 95–105. (in Chinese with English abstract) [牛子昂, 裘正军 (2025) 基于改进YOLOv11-Pose的玉米植株骨架及表型参数提取方法. 智慧农业(中英文), 7(2), 95–105.]

Ojala A (2019) Trade-offs or complements? Balancing diversified stakeholder expectations, institutional pressures, and functional demands in the strategic management of business schools. Nordic Journal of Business, 68, 23–53.

Peng CQ, Zhao XL, Gao XF (2015) Study on the population genetics of *Indigofera decora* complex based on cpDNA and nrDNA ITS sequences. Plant Science Journal, 33, 425–437. (in Chinese with English abstract) [彭春巧, 赵雪利, 高信芬 (2015) 基于cpDNA和ITS序列对庭藤复合群的居群遗传学研究. 植物科学学报, 33, 425–437.]

Peruzzi L (2023) Advances in plant taxonomy and systematics. Biology, 12, 570.

Poland JA, Rife TW (2012) Genotyping-by-sequencing for plant breeding and genetics. The Plant Genome, 5, 92–102.

Powley M, Mikac KM (2024) 3D geometric morphometrics of cryptic *Petaurus* species ('Sugar Glider') in Australia and New Guinea. Animals, 14, 3680.

Rabaud S, Coreau A, Mermet L (2020) Red lists of threatened species—Indicators with the potential to act as strategic circuit breakers between science and policy. Environmental Science & Policy, 113, 72–79.

Ren GP, Mateo RG, Guisan A, Conti E, Salamin N (2018) Species divergence and maintenance of species cohesion of three closely related *Primula* species in the Qinghai-Tibet Plateau. Journal of Biogeography, 45, 2495–2507.

Reyment RA (1982) Multivariate morphometrics. In: Handbook of Statistics (eds Krishnaiah PR, Kanal LN), pp. 721–745. Elsevier, Amsterdam.

Rivas MA, Chang C (2025) Efficient storage and regression computation for population-scale genome sequencing studies. Bioinformatics, 41, btaf067.

Rohlf FJ, Marcus LF (1993) A revolution morphometrics. Trends in Ecology & Evolution, 8, 129–132.

Rohlf FJ, Slice D (1990) Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Systematic Biology, 39, 40–59.

Rouhan G, Gaudeul M (2021) Plant taxonomy: A historical perspective, current challenges, and perspectives. Methods in Molecular Biology, 2222, 1–38.

Sakaguchi S, Choi HJ, Yoichi W, Takahashi D, Hirota SK, Maki M, Murakami S, Harada T, Kobayashi N, Kurashige Y, Song JH, Choi HJ, Kim SC (2025) Unraveling enigmatic disjunctions: Population genetic analysis points to independent origins of rare rhododendrons in the *Rhododendron keiskei* complex (Ericaceae). Taxon, 74, 117–132.

Sandamal S, Tennakoon A, Wijerathna P, Zhang HX, Yu WH, Qiang CG, Han JD, Zhang FM, Ratnasekera D, Ge S (2024) Phenological and morphological variations of *Oryza rufipogon* and *O. nivara* in Sri Lanka and their evolutionary implications. Scientific Reports, 14, 31126.

Santos-Hernández NG, Pérez-Farrera MÁ, Eguiarte LE, Vovides AP, Gutiérrez-Ortega JS (2022) Morphological variation between the two species of the palm genus *Gaussia* (Arecaceae) from Mesoamerica. Nordic Journal of Botany, 2022, e03770.

Saraswat S, Yadav AK, Sirohi P, Singh NK (2017) Role of epigenetics in crop improvement: Water and heat stress. Journal of Plant Biology, 60, 231–240.

Scherz MD, Glaw F, Hutter CR, Bletz MC, Rakotoarison A, Köhler J, Vences M (2019) Species complexes and the importance of Data Deficient classification in Red List assessments: The case of *Hylobatrachus* frogs. PLoS ONE, 14, e0219437.

Schnitzler CK, Turchetto C, Teixeira MC, Freitas LB (2020) What could be the fate of secondary contact zones between closely related plant species? Genetics and Molecular Biology, 43, e20190271.

Shan SC, Gitzendanner MA, Boatwright JL, Spoelhof JP, Ethridge CL, Ji LX, Liu XX, Soltis PS, Schmitz RJ, Soltis DE (2024) Genome-wide DNA methylation dynamics following recent polyploidy in the allotetraploid *Tragopogon miscellus* (Asteraceae). New Phytologist, 242, 1363–1376.

Shen P, Jing XY, Deng WZ, Jia HY, Wu TT (2025) PlantGaussian: Exploring 3D Gaussian splatting for cross-time, cross-scene, and realistic 3D plant visualization and beyond. The Crop Journal, 13, 607–618.

Sillero N, Arenas-Castro S, Enriquez-Urzelai U, Vale CG, Sousa-Guedes D, Martínez-Freiría F, Real R, Barbosa AM (2021) Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. Ecological Modelling, 456, 109671.

Sokal RR, Sneath PHA (1963) Principles of Numerical Taxonomy. W.H. Freeman and Company, San Francisco.

Song BN, Liu CK, Zhao AQ, Tian RM, Xie DF, Xiao YL, Chen H, Zhou SD, He XJ (2024) Phylogeny and diversification of genus *Sanicula* L. (Apiaceae): Novel insights from plastid phylogenomic analyses. BMC Plant Biology, 24, 70.

Song QX, Chen ZJ (2015) Epigenetic and developmental regulation in plant polyploids. Current Opinion in Plant Biology, 24, 101–109.

Song XW, Tang SJ, Cao XF (2022) Epigenetic regulation and crop breeding. Journal of Agricultural Science and Technology, 24(12), 33–38. (in Chinese with English abstract) [宋显伟, 唐善杰, 曹晓风 (2022) 表观遗传调控与作物育种. 中国农业科技导报, 24(12), 33–38.]

Song YX, Hu T, Peng S, Cong YY, Hu GW (2024) Palynological and macroscopic characters evidence infer the evolutionary history and insight into pollination adaptation in *Impatiens* (Balsaminaceae). Journal of Systematics and

Evolution, 62, 403–420.

Stearn WT (2002) The Genus *Epimedium* and Other herbaceous Berberidaceae. Timber Press, Portland.

Su W, Song YG, Qi M, Du F (2021) Leaf morphological characteristics of section *Quercus* based on geometric morphometric analysis. Chinese Journal of Applied Ecology, 32, 2309–2315. (in Chinese with English abstract) [苏蔚, 宋以刚, 祁敏, 杜芳 (2021) 基于几何形态分析的栎属白栎组叶片形态特征. 应用生态学报, 32, 2309–2315.]

Suissa JS, Kinosian SP, Schafran PW, Bolin JF, Taylor WC, Zimmer EA (2022) Homoploid hybrids, allopolyploids, and high ploidy levels characterize the evolutionary history of a western North American quillwort (*Isoëtes*) complex. Molecular Phylogenetics and Evolution, 166, 107332.

Sun SG (2011) Applied Multivariate Statistical Analysis. Science Press, Beijing. (in Chinese) [孙尚拱 (2011) 应用多变量统计分析. 科学出版社, 北京.]

Sun T, Lu CZ, Shi Z, Zou M, Bi P, Xu XD, Xie QG, Jiang RJ, Liu YX, Cheng R, Xu WZ, Wang HS, Zhang YY, Xu P (2025) PlantRing: A high-throughput wearable sensor system for decoding plant growth, water relations, and innovating irrigation. Plant Communications, 6, 101322.

Sun YS, Lu ZQ, Zhu XF, Ma H (2020) Genomic basis of homoploid hybrid speciation within chestnut trees. Nature Communications, 11, 3375.

Tang YC (1975) Discussion on the methodology of plant taxonomy. Acta Phytotaxonomica Sinica, 13, 137–139. (in Chinese) [汤彦承 (1975) 谈谈植物分类学的工作方法. 植物分类学报, 13, 137–139.]

Vázquez-López M, Córtes-Rodríguez N, Robles-Bello SM, Bueno-Hernández A, Zamudio-Beltrán LE, Ruegg K, Hernández-Baños BE (2021) Phylogeography and morphometric variation in the Cinnamon Hummingbird complex: *Amazilia rutila* (Aves: Trochilidae). Avian Research, 12, 61.

Verhaegen G, Sangekar MN, Bentlage B, Hoving HJ, Collins AG, Lindsay DJ (2023) Drivers behind the diversity and distribution of a widespread midwater narcomedusa. Limnology and Oceanography, 68, 2088–2107.

Vleminckx J, Barrantes OV, Fortunel C, Timothy Paine CE, Bauman D, Engel J, Petronelli P, Dávila N, Rios M, Valderrama Sandoval EH, Mesones I, Allié E, Goret JY, Draper FC, Guevara Andino JE, Béroujon S, Fine PVA, Baraloto C (2023) Niche breadth of Amazonian trees increases with niche optimum across broad edaphic gradients. Ecology, 104, e4053.

Vogt G (2022) Environmental adaptation of genetically uniform organisms with the help of epigenetic mechanisms—An insightful perspective on ecoepigenetics. Epigenomes, 7, 1.

Wang HL, Lei T, Wang XW, Cameron S, Navas-Castillo J, Liu YQ, Maruthi MN, Omongo CA, Delatte H, Lee KY, Krause-Sakate R, Ng J, Seal S, Fiallo-Olivé E, Bushley K, Colvin J, Liu SS (2025) A comprehensive framework for the delimitation of species within the *Bemisia tabaci* cryptic complex, a global pest-species group. Insect Science, 32, 321–342.

Wang JF, Shi PJ, Yao WH, Wang L, Li QY, Tan R, Niklas KJ (2024) The scaling relationship between perianth fresh mass and area: Proof of concept using *Magnolia* × *soulangeana* Soul.-Bod. Trees, 38, 241–249.

Wang JM, Yang DM, Wang AH, Wu YG, Wang FG (2016) Morphological observation of the spores from *Pteris fauriei* complex by SEM. Journal of Tropical Biology, 7, 387–394. (in Chinese with English abstract) [王佳玫, 杨东梅, 王爱华, 吴友根, 王发国 (2016) 傅氏凤尾蕨复合群孢子形态的扫描电镜观察. 热带生物学报, 7, 387–394.]

Wang LF, Jia GH, Jiang XY, Cao S, Chen ZJ, Song QX (2021) Altered chromatin architecture and gene expression during polyploidization and domestication of soybean. The Plant Cell, 33, 1430–1446.

Wang Q, Huang J, Tu S, Kang Y, Wang F, Chen XM, Peng DH (2023) Analysis of phenotypic genetic diversity of various *Phalaenopsis* varieties. Journal of Southwest Forestry University (Natural Science), 43(6), 8–18. (in Chinese with English abstract) [王钦, 黄捷, 涂松, 康阳, 王菲, 陈秀铭, 彭东辉 (2023) 蝴蝶兰不同品种表型性状遗传多样性分析. 西南林业大学学报(自然科学), 43(6), 8–18.]

Wang X, Lei DQ, Zhu M, Zhang HQ, Liao JH, Zhang JJ, Liu YF (2023) Phylogeny, genetics and ecological adaptation of the *Chrysanthemum indicum* complex. Medicinal Plant Biology, 2, 17.

Wang XJ, Wang JM, Yang DM, Wang FG, Chen HF, Lang YT (2019) Molecular systematics study on *Pteris fauriei* complex (Pteridaceae). Guihaia, 39, 581–589. (in Chinese with English abstract) [王小娇, 王佳玫, 杨东梅, 王发国, 陈红锋, 郎月婷 (2019) 傅氏凤尾蕨复合群的分子系统学研究. 广西植物, 39, 581–589.]

Wang YY, He SZ, Guo BL (2008) Non-glandular hairs of small-flowered taxa in *Epimedium* (Berberidaceae) from China and their taxonomic significance. Acta Botanica Yunnanica, 30, 423–429. (in Chinese with English abstract) [王悦云, 何顺志, 郭宝林 (2008) 中国淫羊藿属小花类群非腺毛形态. 云南植物研究, 30, 423–429.]

Wang ZR (1998) Concepts and Chinese translation of “biosystematics” and “complex”. Acta Phytotaxonomica Sinica, 36(6), 90–92. (in Chinese) [王中仁 (1998) 术语“biosystematics”和“complex”的概念和中文译法辩析. 植物分类学报, 36(6), 90–92.]

Wen WL, Guo XY, Zhang Y, Gu SH, Zhao CJ (2023) Technology and equipment of big data on crop phenomics. Strategic Study of CAE, 25(4), 227–238. (in Chinese) [温维亮, 郭新宇, 张颖, 顾生浩, 赵春江 (2023) 作物表型组大数据技术及装备发展研究. 中国工程科学, 25(4), 227–238.]

Więcław H (2017) Within-species variation among populations of the *Carex flava* complex as a function of habitat conditions. Plant Ecology & Diversity, 10, 443–451.

Wilkinson MJ, Roda F, Walter GM, James ME, Nipper R, Walsh J, Allen SL, North HL, Beveridge CA, Ortiz-Barrientos D (2021) Adaptive divergence in shoot gravitropism creates hybrid sterility in an Australian wildflower. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 118, e2004901118.

Williams CJ, Dai DW, Tran KA, Monroe JG, Williams BP (2023) Dynamic DNA methylation turnover in gene bodies is associated with enhanced gene expression plasticity in plants. Genome Biology, 24, 227.

Wu YH, Hou SB, Yuan ZY, Jiang K, Huang RY, Wang K, Liu Q, Yu ZB, Zhao HP, Zhang BL, Chen JM, Wang LJ, Stuart BL, Chambers EA, Wang YF, Gao W, Zou DH, Yan F, Zhao GG, Fu ZX, Wang SN, Jiang M, Zhang L, Ren JL, Wu YY, Zhang LY, Yang DC, Jin JQ, Yin TT, Li JT, Zhao WG, Murphy RW, Huang S, Guo P, Zhang YP, Che J (2023) DNA barcoding of Chinese snakes reveals hidden diversity and conservation needs. Molecular Ecology Resources, 23, 1124–1141.

Wu YT, Hipp AL, Fargo G, Stith N, Ricklefs RE (2023) Improving species delimitation for effective conservation: A case study in the endemic maple-leaf oak (*Quercus acerifolia*). New Phytologist, 238, 1278–1293.

Wu Y, Liu R, Wang WJ, Li DZ, Burgess KS, Yu WB, Wang H (2025) High species discrimination in *Pedicularis* (Orobanchaceae): Plastid genomes and traditional barcodes equally effective via parsimony-informative sites. Plant Diversity, 47, 920–930.

Xie QZ, Du HB, Yang Q, Liu Z, Jin X, Li CF, Wei Y, Tang FT, Tao PJ, Yan L (2024) Deep learning-based recognition of soybean pods and branches. Plant Breeding, 143, 1–12.

Xu B, Wu N, Gao XF, Zhang LB (2012) Analysis of DNA sequences of six chloroplast and nuclear genes suggests incongruence, introgression, and incomplete lineage sorting in the evolution of *Lespedeza* (Fabaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 62, 346–358.

Xu WJ, Zhang C, Wu Y, Tao S, Mao CQ, Zhong MZ, Xu ZJ, Peng F (2024) The pollen morphological characteristics from five closely related medicinal plants of the genus *Ligusticum*. Journal of Northeast Forestry University, 52(11), 56–63. (in Chinese with English abstract) [徐皖菁, 张超, 吴宇, 陶珊, 毛常清, 钟明志, 徐正君, 彭芳 (2024) 5种藁本属近缘药用植物花粉的形态特征. 东北林业大学学报, 52(11), 56–63.]

Xu YQ, Cai WZ, Hu SF, Huang XH, Ge F, Wang Y (2013) Morphological variation of non-glandular hairs in cultivated *Epimedium sagittatum* (Berberidaceae) populations and implications for taxonomy. Biodiversity Science, 21, 185–196. (in Chinese with English abstract) [徐艳琴, 蔡婉珍, 胡生福, 黄小虎, 葛菲, 王瑛 (2013) 箭叶淫羊藿同质园栽培居群非腺毛多样性及其分类学启示. 生物多样性, 21, 185–196.]

Xu YQ, Jiang Y, Huang H, Li RQ, Li FQ, Liu Y, Huang XF (2020) Taxonomic study of *Epimedium* L.: Status, issues and prospect. Guihaia, 40, 601–617. (in Chinese with English abstract) [徐艳琴, 蒋勇, 黄华, 李仁清, 李风琴, 刘勇, 黄小方 (2020) 淫羊藿属分类学研究: 进展、问题与展望. 广西植物, 40, 601–617.]

Xu YQ, Liu LJ, Liu SX, He YM, Li RQ, Ge F (2019) The taxonomic relevance of flower colour for *Epimedium* (Berberidaceae), with morphological and nomenclatural notes for five species from China. PhytoKeys, 118, 33–64.

Xu YQ, Xu Y, Shi HJ, Hu SF, Ge F (2014) Taxonomic research on *Epimedium sagittatum* species complex and discussion. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 45, 3343–3350. (in Chinese with English abstract) [徐艳琴, 许瑛, 石慧君, 胡生福, 葛菲 (2014) 箭叶淫羊藿复合体的分类问题及讨论. 中草药, 45, 3343–3350.]

Xue C, Geng FD, Zhang XY, Chang XP, Kang JQ, Huang L, Zhang JQ, Ren Y (2020) Morphological variation pattern of *Aquilegia ecalcarata* and its relatives. Journal of Systematics and Evolution, 58, 221–233.

Xue WL, Kissel E, Tóth A, Pilloni R, Vadez V (2025) Identifying phenotypic markers explaining positive sorghum response to sowing density using 3D-imaging. Smart Agricultural Technology, 10, 100756.

Xue Y, Cao XF, Chen XS, Deng X, Deng XW, Ding Y, Dong AW, Duan CG, Fang XF, Gong L, Gong ZZ, Gu XF, He CS, He H, He SB, He XJ, He Y, He YH, Jia GF, Jiang DH, Jiang JJ, Lai JS, Lang ZB, Li CL, Li Q, Li XW, Liu B, Liu B, Luo X, Qi YJ, Qian WQ, Ren GD, Song QX, Song XW, Tian ZX, Wang JW, Wang Y, Wu L, Wu Z, Xia R, Xiao J, Xu L, Xu ZY, Yan WH, Yang HC, Zhai JX, Zhang YJ, Zhao YS, Zhong XH, Zhou DX, Zhou M, Zhou Y, Zhu B, Zhu JK, Liu QK (2025) Epigenetics in the modern era of crop improvements. Science China Life Sciences, 68, 1–28.

Yan J, Han JZ, Chen C, Sun YJ, Xiang YN, Xu XY, Liu J, Li HR, Wang Q, Qi ZC, Yan XL (2024) Identification and invasive potential of *Opuntia humifusa* complex in China: Insights from morphology, plastid genomics, and niche modeling. Global Ecology and Conservation, 56, e03344.

Yang J, Xiang QP, Zhang XC (2023) Uncovering the hidden diversity of the rosette-forming *Selaginella tamariscina* group based on morphological and molecular data. Taxon, 72, 8–19.

Yang QE (2010) A brief analysis of the concept of “collective species” and a brief discussion on the textual research of botanical names in ancient Chinese documents. Acta Botanica Yunnanica, 32, 74–76. (in Chinese with English abstract) [杨亲二 (2010) 浅析“集合种”的概念并略论我国古代文献中植物学名的考订. 云南植物研究, 32, 74–76.]

Yang X, Miao T, Tian XY, Wang DB, Zhao JX, Lin LL, Zhu

C, Yang T, Xu TY (2024) Maize stem–leaf segmentation framework based on deformable point clouds. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing, 211, 49–66.

Yang XH, Zhao XL, Gao XF (2015) Morphological variation and ITS sequence analysis of the *Indigofera szechuensis* complex. Plant Science Journal, 33, 727–733. (in Chinese with English abstract) [杨晓慧, 赵雪利, 高信芬 (2015) 四川木蓝复合群的形态特征变异及其ITS序列分析. 植物科学学报, 33, 727–733.]

Yang XW, Su Y, Huang SY, Hou QD, Wei PC, Hao YN, Huang JQ, Xiao H, Ma ZY, Xu XD, Wang X, Cao S, Cao XJ, Zhang MY, Wen XP, Ma YH, Peng YL, Zhou YF, Cao K, Qiao G (2024) Comparative population genomics reveals convergent and divergent selection in the *Prunus* complex. Horticulture Research, 11, uhae109.

Yi HQ, Dong SY, Yang LH, Wang J, Kidner C, Kang M (2023) Genome-wide data reveal cryptic diversity and hybridization in a group of tree ferns. Molecular Phylogenetics and Evolution, 184, 107801.

Yu XQ, Jiang YZ, Folk RA, Zhao JL, Fu CN, Fang L, Peng H, Yang JB, Yang SX (2022) Species discrimination in *Schima* (Theaceae): Next-generation super-barcodes meet evolutionary complexity. Molecular Ecology Resources, 22, 3161–3175.

Zeng ZH, Zhong L, Sun HY, Wu ZK, Wang X, Wang H, Li DZ, Barrett SCH, Zhou W (2024) Parallel evolution of morphological and genomic selfing syndromes accompany the breakdown of heterostyly. New Phytologist, 242, 302–316.

Zhang MH, Wei R, Xiang QP, Ebihara A, Zhang XC (2021) Integrative taxonomy of the *Selaginella helvetica* group based on morphological, molecular and ecological data. Taxon, 70, 1163–1187.

Zhang MH, Zhang XC (2021) Species delimitation of the *Selaginella delicatula* group in China. Biodiversity Science, 29, 1607–1619. (in Chinese with English abstract) [张梦华, 张宪春 (2021) 中国薄叶卷柏复合群的物种划分. 生物多样性, 29, 1607–1619.]

Zhang MH, Zhang XC (2022) Integrative species delimitation of *Selaginella labordei* and closely related species: Uncovering the mysterious identity of *S. jugorum* and *S. tibetica*, and description of a new species. Taxon, 71, 1155–1169.

Zhang MH, Zhang XC, Shalimov AP, Shmakov AI, Xiang QP (2023) Integrative species delimitation of the *Selaginella sanguinolenta* (Selaginellaceae) group with description of a new species, *S. baodongii*. Taxon, 72, 1228–1243.

Zhang ML, Uhink CH, Kadereit JW (2007) Phylogeny and biogeography of *Epimedium*/*Vancouveria* (Berberidaceae): Western North American-East Asian disjunctions, the origin of European mountain plant taxa, and East Asian species diversity. Systematic Botany, 32, 81–92.

Zhang Q, Folk RA, Mo ZQ, Ye H, Zhang ZY, Peng H, Zhao JL, Yang SX, Yu XQ (2023) Phylotranscriptomic analyses reveal deep gene tree discordance in *Camellia* (Theaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 188, 107912.

Zhang RG, Lu CX, Li GY, Lv J, Wang LX, Wang ZX, Chen Z, Liu D, Zhao Y, Shi TL, Zhang W, Tang ZH, Mao JF, Ma YP, Jia KH, Zhao W (2023) Subgenome-aware analyses suggest a reticulate allopolyploidization origin in three *Papaver* genomes. Nature Communications, 14, 2204.

Zhang W, Hu YF, Zhang SY, Shao JW (2023a) Integrative taxonomy in a rapid speciation group associated with mating system transition: A case study in the *Primula cicutariifolia* complex. Molecular Phylogenetics and Evolution, 186, 107840.

Zhang W, Wang HY, Zhang TJ, Fang XX, Liu MY, Xiao HX (2023b) Geographic-genomic and geographic-phenotypic differentiation of the *Aquilegia viridiflora* complex. Horticulture Research, 10, uhad041.

Zhang XL, Ge XJ, Liu JQ, Yuan YM (2006) Morphological, karyological and molecular delimitation of two gentians: *Gentiana crassicaulis* versus *G. tibetica* (Gentianaceae). Acta Phytotaxonomica Sinica, 44, 627–640. (in Chinese with English abstract) [张小兰, 葛学军, 刘建全, 袁永明 (2006) 粗茎秦艽与西藏秦艽(龙胆科)种间的形态学、染色体与分子界定. 植物分类学报, 44, 627–640.]

Zhang XM, Yu L, Li YL, Suonan Z, Komatsu T, Qiu GL, Xu SC, Yue SD, Xu M, Wang F, Zhang Y, Lee KS, Liu JX, Zhou Y, Reusch TBH (2025) Uncovering the *Nanozostera japonica* species complex suggests cryptic speciation and underestimated seagrass diversity. New Phytologist, 247, 2086–2097.

Zhang XY, Chen WL (2024) Species delimitation and taxonomic revision of the *Ptilagrostis dichotoma* species complex (Poaceae) based on statistical morphological variations. Botanical Journal of the Linnean Society, 206, 69–82.

Zhang YJ, Dang HS, Li JQ, Wang Y (2014a) The *Epimedium wushanense* (Berberidaceae) species complex, with one new species from Sichuan, China. Phytotaxa, 172, 39–45.

Zhang YJ, Dang HS, Li JQ, Wang Y (2015) Taxonomic notes on three species of *Epimedium* (Berberidaceae) endemic to China. Phytotaxa, 204, 147–152.

Zhang YJ, Yang LL, Chen JJ, Sun W, Wang Y (2014b) Taxonomic and phylogenetic analysis of *Epimedium* L. based on amplified fragment length polymorphisms. Scientia Horticulturae, 170, 284–292.

Zhang YY, Latzel V, Fischer M, Bossdorf O (2018) Understanding the evolutionary potential of epigenetic variation: A comparison of heritable phenotypic variation in epiRILs, RILs, and natural ecotypes of *Arabidopsis thaliana*. Heredity, 121, 257–265.

Zhang YY, Li SQ (2014) A spider species complex revealed high cryptic diversity in South China caves. Molecular Phylogenetics and Evolution, 79, 353–358.

Zhao M, Kurtis SM, White ND, Moncrieff AE, Leite RN, Brumfield RT, Braun EL, Kimball RT (2023) Exploring conflicts in whole genome phylogenetics: A case study within manakins (Aves: Pipridae). Systematic Biology, 72, 161–178.

Zhao XL, Yang LN, Zhu ZM, Xu B, Gao XF (2020) Morphological variation of *Indigofera bungeana* complex. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 40(2), 63–70. (in Chinese with English abstract) [赵雪利, 杨丽娜, 朱章明, 徐波, 高信芬 (2020) 河北木蓝复合群的形态变异研究. 西南林业大学学报(自然科学), 40(2), 63–70.]

Zhi HC, Liu X, Guo BL, Feng XF, Ge F, Guo JQ, Wen CM (2018) Leaf non-glandular hair morphology and its taxonomic significance in *Epimedium pubescens* and related species. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 38, 2023–2035. (in Chinese with English abstract) [植汉成, 刘翔, 郭宝林, 冯学锋, 葛菲, 郭佳琪, 温春梅 (2018) 柔毛淫羊藿及其近缘种叶片非腺毛形态及其分类学意义. 西北植物学报, 38, 2023–2035.]

Zhou Y, Zhou HH, Chen Y (2024) An automated phenotyping method for Chinese *Cymbidium* seedlings based on 3D point cloud. Plant Methods, 20, 151.

Zhu ZM, Gao XF, Fougère-Danezan M (2015) Phylogeny of *Rosa* sections *Chinenses* and *Synstylae* (Rosaceae) based on chloroplast and nuclear markers. Molecular Phylogenetics and Evolution, 87, 50–64.

Zou LS, Yi DY, Pan YN, Lin LQ, Xiao CH, Pei GS, Xue J, Liu XH (2024) Micro-characteristics and microscopic identification of 9 kinds of *Epimedium* leaves. Chinese Pharmaceutical Journal, 59, 776–788. (in Chinese with English abstract) [邹立思, 易东阳, 潘雅楠, 林丽群, 肖承鸿, 裴高升, 薛佳, 刘训红 (2024) 9种淫羊藿叶的微性状与显微鉴别研究. 中国药学杂志, 59, 776–788.]

(责任编委: 郭亚龙　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025321

附录1　多变量统计方法在植物复合群形态学研究中的应用
Appendix 1　Application of multivariate statistical methods in the morphological study of plant species complex

物种 Species	主要分析方法 Main analytical methods	关键结果 Key findings	文献来源 References
线形厚皮香复合群 *Ternstroemia lineata* complex	主成分分析; 相关性分析	叶形态分化与降水、温度梯度显著相关, 该复合群内形成9大地理形态群。连续分布种群通过不同性状组合实现生态位分割, 反映该复合群分化过程的异质性。	Alcántara-Ayala et al., 2020
薹草属*Carex flava*复合群的4个物种	判别分析; 冗余分析	各物种生育性状和营养性状变异性接近, 环境因子和土壤因子驱动该复合群表型可塑性。	Więcław et al., 2017
双叉细柄茅 *Ptilagrostis dichotoma* complex	主成分分析; 聚类分析	对19个形态性状进行了全面评估, 将该复合群划分为5个物种, 其中2个为新描述的物种。其鉴别特征主要为叶片特征、外稃结构和芒的形态等。	Zhang & Chen., 2024
无距耧斗菜复合群 *Aquilegia ecalcarata* complex	变异分析; 相关性分析; 聚类分析; 主成分分析	对该复合群22个花部性状和19个营养性状的多变量分析显示, 物种差异主要在于花部性状。无距耧斗菜(*A. ecalcarata)*内部分为两簇, 其一与直距耧斗菜(*A. rockii*)花部特征相似; 其两种变型常同域共存。	Xue et al., 2020
诸葛菜复合群 *Orychophragmus violaceus* complex	方差分析; 主成分分析; 聚类分析	基于40个形态性状(包括叶片、花朵、果实、种子及花萼/花梗等特征)进行分析, 发现叶片形态(如裂片形状、叶缘齿数)、果实长度与喙部特征(长角果结构)、种子大小及花部细节(如花萼比例)是物种间的主要差异来源。	Hu et al., 2018
利氏针茅复合群 *Stipa lipskyi* complex	相关性分析; 主成分分析	基于芒柱特征(无毛/被毛)、外稃微形态(电镜观察)、叶片宽度等性状, 将样本分为利氏针茅组内12个物种, 并区分杂交种与亲本。	Nobis et al., 2013
土耳其针茅复合群 *Stipa turkestanica* complex	相关性分析; 主坐标分析; 主成分分析; 方差分析; 聚类分析	基于宏观形态特征的数值分析、颖片与叶片微形态的扫描电镜观察以及野外调查, 将样本分为5个显著分支, 验证了其形态学界限, 结合主坐标分析和主成分分析揭示了土耳其针茅组的形态分化格局, 有效解决了针茅属隐存种的鉴定难题。	Nobis et al., 2016
紫花针茅复合群 *Stipa purpurea* complex	主成分分析; 方差分析; 多重比较; 聚类分析	基于宏观与微观形态特征, 并结合分布区地图, 将样本分为3个显著分支, 分别为*S. tremula*、*S. purpurea*、*S. arenosa*, 聚类分组与样本的地理分布范围高度匹配。	Nobis et al., 2022

参考文献

Alcántara-Ayala O, Oyama K, Ríos-Muñoz CA, Rivas G, Ramirez-Barahona S, Luna-Vega I (2020) Morphological variation of leaf traits in the *Ternstroemia lineata* species complex (Ericales: Penthaphylacaceae) in response to geographic and climatic variation. PeerJ, 8, e8307.

Hu H, Zeng TT, Wang ZQ, Al-Shehbaz IA, Liu JQ (2018) Species delimitation in the *Orychophragmus violaceus* species complex (Brassicaceae) based on morphological distinction and reproductive isolation. Botanical Journal of the Linnean Society, 188, 257–268.

Nobis M (2013) Taxonomic revision of the *Stipa lipskyi* group (Poaceae: *Stipa* sect. *Smirnovia*) in the Pamir Alai and Tian-Shan Mountains. Plant Systematics and Evolution, 299, 1307–1354.

Nobis M, Klichowska E, Nowak A, Gudkova PD, Rola K (2016) Multivariate morphometric analysis of the *Stipa turkestanica* group (Poaceae: *Stipa* sect. *Stipa*). Plant Systematics and Evolution, 302, 137–153.

Nobis M, Krzempek M, Nowak A, Gudkova PD, Klichowska E (2022) Resurrection of *Stipa tremula* and taxonomy of the high-alpine species from the *Stipa purpurea* complex (Poaceae, Pooideae). PhytoKeys, 196, 21–47.

Więcław H (2017) Within-species variation among populations of the *Carex flava* complex as a function of habitat conditions. Plant Ecology & Diversity, 10, 443–451.

Xue C, Geng FD, Zhang XY, Chang XP, Kang JQ, Huang L, Zhang JQ, Ren Y (2020) Morphological variation pattern of *Aquilegia ecalcarata* and its relatives. Journal of Systematics and Evolution, 58, 221–233.

曾文敏, 杨霞, 邹成玉, 李彦欣, 王贤楠, 魏依婷, 徐艳琴, 周银 (2026) 植物复合群的形成机制与分类学研究进展. 生物多样性, 34, 25321. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025321

Zhang XY, Chen WL (2024) Species delimitation and taxonomic revision of the *Ptilagrostis dichotoma* species complex (Poaceae) based on statistical morphological variations. Botanical Journal of the Linnean Society, 206, 69–82.

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE

2026, 34 (2): 25368, pages 1–14
doi: 10.17520/biods.2025368
cstr: 32101.14.biods.2025368

•综述•

氮输入驱动的关键生态过程对生物多样性的影响及其管理启示

卢晓强[1], 芮丹[2], 张江峰[3], 尹冰鑫[1,4], 王雨露[1,4], 岑雨婷[1,5], 崔怡晨[1,5], 杨万霞[5*]

1. 生态环境部南京环境科学研究所, 南京 210042; 2. 安庆市潜山市生态环境分局, 安徽潜山 246300; 3. 磐安县自然生态保护中心, 浙江磐安 322300; 4. 河海大学地球科学与工程学院, 南京 210024; 5. 南京林业大学林草学院, 南京 210037

摘要: 氮输入及其驱动的关键生态过程(如氮沉降、氮转化与氮有效性变化)是影响生态系统结构与功能的核心生物地球化学基础, 其长期扰动已成为全球生物多样性丧失与生态系统退化的重要驱动因素。大气氮沉降与农业面源氮输入引发的土壤酸化、水体富营养化、生境退化及外来物种入侵等效应, 正加剧对生态系统稳定性的破坏。近年来, 借助分子生物学、遥感监测与人工智能等技术手段, 对氮输入及其关键生态过程与生物多样性交互关系的认识不断深化。研究表明, 适度氮输入可促进生物多样性提升, 而长期或过量氮输入则导致物种多样性下降、群落结构趋同和生态系统功能下降。目前, 以氮输入及其关键生态过程为核心的研究已广泛应用于生物多样性监测、生态风险评估与生态修复实践等。本文系统梳理近年来国内外研究进展, 归纳氮输入及其关键动态影响生物多样性的核心过程与典型实践案例, 剖析制约研究成果转化的关键障碍, 并提出构建多源数据平台、推动监测体系标准化、强化政策协同等未来发展方向, 旨在推动氮输入及其关键生态过程研究成果在生物多样性保护中的深度应用, 服务生态文明建设与“昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架”的落地实施。

关键词: 生物多样性保护; 氮输入; 关键生态过程; 功能多样性; 生态系统稳定性; 生态恢复

卢晓强, 芮丹, 张江峰, 尹冰鑫, 王雨露, 岑雨婷, 崔怡晨, 杨万霞 (2026) 氮输入驱动的关键生态过程对生物多样性的影响及其管理启示. 生物多样性, 34, 25368. doi: 10.17520/biods.2025368; cstr: 32101.14.biods.2025368.
Lu XQ, Rui D, Zhang JF, Yin BX, Wang YL, Cen YT, Cui YC, Yang WX (2026) Impacts of nitrogen inputs-driven key ecological processes on biodiversity and their management implications. Biodiversity Science, 34, 25368. doi: 10.17520/biods.2025368; cstr: 32101.14.biods.2025368.

Impacts of nitrogen inputs-driven key ecological processes on biodiversity and their management implications

Xiaoqiang Lu[1], Dan Rui[2], Jiangfeng Zhang[3], Bingxin Yin[1,4], Yulu Wang[1,4], Yuting Cen[1,5], Yichen Cui[1,5], Wanxia Yang[5*]

1 *Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042, China*
2 *Qianshan Branch of Anqing Municipal Ecology and Environment Bureau, Qianshan, Anhui 246300, China*
3 *Pan'an County Natural Ecology Conservation Center, Pan'an, Zhejiang 322300, China*
4 *School of Earth Sciences and Engineering, Hehai University, Nanjing 210024, China*
5 *College of Forestry and Grassland, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China*

ABSTRACT

Background & Aim: Human activities have substantially altered natural nitrogen (N) regimes, resulting in a marked increase in reactive nitrogen entering terrestrial and aquatic ecosystems. Nitrogen inputs, together with the key ecological processes they drive—such as atmospheric deposition, nitrogen transformation, and changes in nitrogen availability—play a central role in shaping ecosystem structure and functioning. Excess nitrogen inputs disrupt ecological balance through soil acidification, aquatic eutrophication, habitat degradation, and the spread of invasive species, thereby exerting persistent pressure on biodiversity. As biodiversity loss has become a global environmental concern, increasing attention has been directed toward understanding how externally driven nitrogen inputs influence

收稿日期 Received: 2025-09-14; 接受日期 Accepted: 2026-01-07
基金项目: 国家自然科学基金委员会国际(地区)合作与交流项目(41961144022) Supported by the National Natural Science Foundation of China International (Regional) Cooperation and Exchange Program (Grant No. 41961144022)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yangwanxia@njfu.edu.cn

ecological processes most closely linked to species coexistence, community assembly, and ecosystem stability. Rather than treating N inputs driven processes as a closed biogeochemical system, recent studies have emphasized nitrogen inputs as a dominant external driver with direct ecological relevance. At the same time, advances in molecular techniques, remote sensing, and large-scale ecological monitoring have provided new opportunities to examine nitrogen–biodiversity relationships across spatial and organizational scales.

Progresses: A growing body of evidence demonstrates that the ecological consequences of nitrogen inputs are strongly context dependent. In ecosystems characterized by low background nitrogen availability, moderate nitrogen enrichment may temporarily enhance primary productivity and, in some cases, support short-term increases in local biodiversity. In contrast, sustained or excessive nitrogen inputs are consistently associated with negative biodiversity outcomes, including species loss, community homogenization, and functional simplification. These effects are mediated by multiple interacting processes, such as shifts in soil physicochemical conditions, altered nitrogen availability and stoichiometric balance, and changes in microbially regulated nitrogen transformation pathways. Nitrogen enrichment often favors fast-growing, resource-acquisitive species, intensifying competitive exclusion and reducing niche differentiation, while simultaneously restructuring microbial communities and their functional capacities. Importantly, biodiversity itself can influence nitrogen dynamics. Functional diversity among plants, microorganisms, and soil fauna contributes to more efficient nitrogen use, reduced nitrogen losses, and greater ecosystem resistance to external nitrogen stress. Building on these insights, research on nitrogen inputs and associated ecological processes has increasingly informed biodiversity monitoring, ecological risk assessment, and ecosystem restoration, highlighting the practical relevance of process-oriented nitrogen research.

Perspectives: Despite substantial progress, significant challenges remain in translating scientific understanding of nitrogen–biodiversity interactions into effective management and policy actions. Data relevant to nitrogen inputs and biodiversity responses are often fragmented across ecosystems, spatial scales, and disciplinary domains, limiting integrative analysis. In addition, monitoring approaches and indicators remain insufficiently standardized, constraining comparisons among regions and long-term assessments. Nitrogen management policies are frequently developed in isolation from biodiversity objectives, reducing the potential for synergistic outcomes. Future research should therefore focus on integrating multi-source datasets, including field observations, molecular information, and remote sensing products, to better capture the dynamics of nitrogen-driven biodiversity change. Developing standardized, process-based monitoring frameworks will be essential for linking nitrogen inputs to biodiversity responses in a policy-relevant manner. Strengthening coordination across sectors—particularly agriculture, environmental management, and biodiversity conservation—will further support the incorporation of nitrogen considerations into governance and decision-making. By adopting a process-informed perspective that explicitly connects nitrogen inputs, key ecological processes, and biodiversity outcomes, research in this field can provide more robust support for ecosystem restoration, adaptive management, and the implementation of the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework.

Key words: biodiversity conservation; nitrogen inputs; key ecological processes; functional diversity; ecosystem stability; ecological restoration

氮输入及其驱动的关键生态过程是维系生态系统结构与功能的关键生物地球化学过程，其扰动已成为全球生物多样性衰退与生态系统服务退化的重要驱动因素(Díaz et al., 2019)。人类活动，特别是农业施肥与化石燃料燃烧，显著改变了自然氮输入格局，使全球活性氮输入量由工业化前的约 7–8 kg N·ha^{-1}·yr^{-1} 增加至超过 16 kg N·ha^{-1}·yr^{-1} (Fowler et al., 2013; Fowler et al., 2015)。过量氮通过大气沉降、地表径流和城市排放等途径进入生态系统，引发土壤酸化、水体富营养化、生境退化与外来入侵物种扩散等一系列连锁反应，并与气候变化叠加，加剧了物种丧失和生态系统稳定性下降(Galloway et al., 2008; Díaz et al., 2019; Reich et al., 2024)。已有研究表明，长期人为氮输入使陆地生态系统物种丰富度平均下降约20%，部分区域群落结构显著简化，生态系统功能下降(Galloway et al., 2008; Díaz et al., 2019)。作为农业生产大国，中国氮肥使用量占全球总量的1/3以上，外源氮输入压力尤为突出(Liu et al., 2013; Hautier et al., 2014; Yu et al., 2022)。1980–2000年间，我国平均氮沉降速率由13.22 kg N·ha^{-1}·yr^{-1}升至21.1 kg N·ha^{-1}·yr^{-1}。华北平原、长江流域与三峡库区等地已出现植物群落多样性下降、水生生物减少和外来入侵物种扩张等典型案例(Liu et al., 2013; Zhang et al., 2020)。此外，快速城市化也显著提高了氮氧化物排放水平，进一步加大区域氮输入负荷，并影响区域生态安全。尽管全

国范围内活性氮输入总体呈上升趋势, 但在气候变暖和土地利用变化的共同作用下, 中国高原和北方地区的土壤氮矿化速率和氮可利用性反而出现下降, 这种区域尺度上氮输入与关键生态过程响应的不一致性反映了空间异质性增强, 导致高寒与高纬地区植物多样性恢复潜力受限(Xiang et al., 2025), 这些变化不仅削弱了生态系统的韧性, 还威胁到粮食安全与人类健康。

尽管氮输入及其关键生态过程与生物多样性之间存在密切联系, 但二者的实践结合仍显不足。一方面, 氮相关生物地球化学过程研究多集中于微观过程, 如土壤微生物功能基因在固氮、硝化与反硝化关键过程中的作用机制(Wang et al., 2025), 而生物多样性保护则更强调宏观层面的物种丰富度、群落结构与生态系统功能(Isbell et al., 2017)。这种差异导致机制研究成果尚未被充分纳入保护与管理策略(Liu et al., 2013)。另一方面, 氮输入与气候变化、生物多样性及社会经济因素之间的耦合关系尚缺乏统一的分析框架, 制约对复杂反馈机制的整体认识(Reich et al., 2006; Bobbink et al., 2010)。此外, 氮输入及其关键生态过程研究成果向政策和管理方面的转化不足, 生态环境治理中对氮输入–生态过程–生物多样性交互作用的综合考量仍有待加强(高群和余成, 2015; Painter et al., 2023)。

基于此, 本文在系统梳理国内外近年研究进展的基础上, 从氮输入驱动的关键生态过程视角综述相关研究成果在生物多样性保护中的应用与挑战。重点包括: (1)阐释氮输入通过关键生态过程影响生物多样性的作用机制; (2)总结相关研究在监测评估、政策转化和生态干预中的应用实践; (3)诊断当前存在的主要问题; (4)提出未来发展方向。通过上述框架, 旨在为氮输入及其关键生态过程研究成果更好地服务于生物多样性保护和可持续管理提供方法与政策参考。

1 氮输入驱动的关键生态过程与生物多样性的关系

氮输入及其驱动的关键生态过程是生态系统物质循环的核心环节, 通过固氮、硝化和反硝化等过程调控养分的供给与利用, 并深刻影响生物多样性的维持(付伟等, 2020; Mason et al., 2022; Wang et al., 2025)。生物多样性反过来也通过物种组成与功能多样性, 调节氮相关生态过程的运行效率与稳定性(Isbell et al., 2017), 二者在多尺度上形成相互作用的反馈机制, 体现了氮输入、关键生态过程与生物多样性之间的动态耦合关系(图1)。阐明这种相互影响机制, 对揭示生态系统功能维持机制、优化生物多样性保护与管理策略具有重要意义。

1.1 生物多样性功能群对氮输入驱动的关键生态过程的调控

生物类群通过生态位分化和功能互补, 作用于氮素的输入、转化与保持全过程。在植物多样性层面, 群落的物种组成与功能性状决定了氮的获取与利用方式, 根系分泌物、凋落物等通过调节土壤有机氮的输入与矿化效率而发挥作用。例如, 豆科植物通过共生固氮作用每年可固定50–150 kg N·ha^{-1}·yr^{-1}, 为所在生态系统提供额外氮源(Temperton et al., 2007)。长期野外实验如Cedar Creek草地实验表明, 物种丰富度的增加可提升氮素的保持能力与植物利用效率(Tilman et al., 2001)。欧洲BIODEPTH项目(Bio-Diversity and Ecological Processes in Terrestrial Herbaceous ecosystems)研究发现, 不同功能群组合显著增强氮输入的稳定性(Hector et al., 1999)。在青藏高原高寒草甸, 功能群多样性影响土壤无机氮的季节动态, 从而增强系统对气候波动的缓冲能力(Yang et al., 2022)。华北农田生态系统的研究亦发现, 多样化作物轮作体系优化了根际氮转化过程, 减少了氮素损失并提升系统生产力(Isbell et al., 2017)。这些证据共同表明, 植物多样性不仅增加了氮输入, 还通过多样化功能促进关键生态过程运行效率与生态系统韧性的提升。

微生物多样性是氮转化过程的直接驱动力。固氮菌、硝化菌和反硝化菌等功能类群共同决定了氮转化的速率与稳定性。多项研究表明, 微生物多样性可显著提升氮相关生态过程的协同维持能力, 从而增强生态系统的氮稳定性(Bender et al., 2016)。Philippot等(2013)在瑞士草地中发现, 微生物功能基因多样性与土壤净氮矿化速率呈正相关。近年来宏基因组与宏转录组技术的发展揭示, 功能基因(如*nifH*、*amoA*、*nirK*等)多样性是氮转化潜力及路径的重要指标(Wang et al., 2025)。在福建亚热带米槠(*Castanopsis carlesii*)林, 研究发现氨氧化微生物

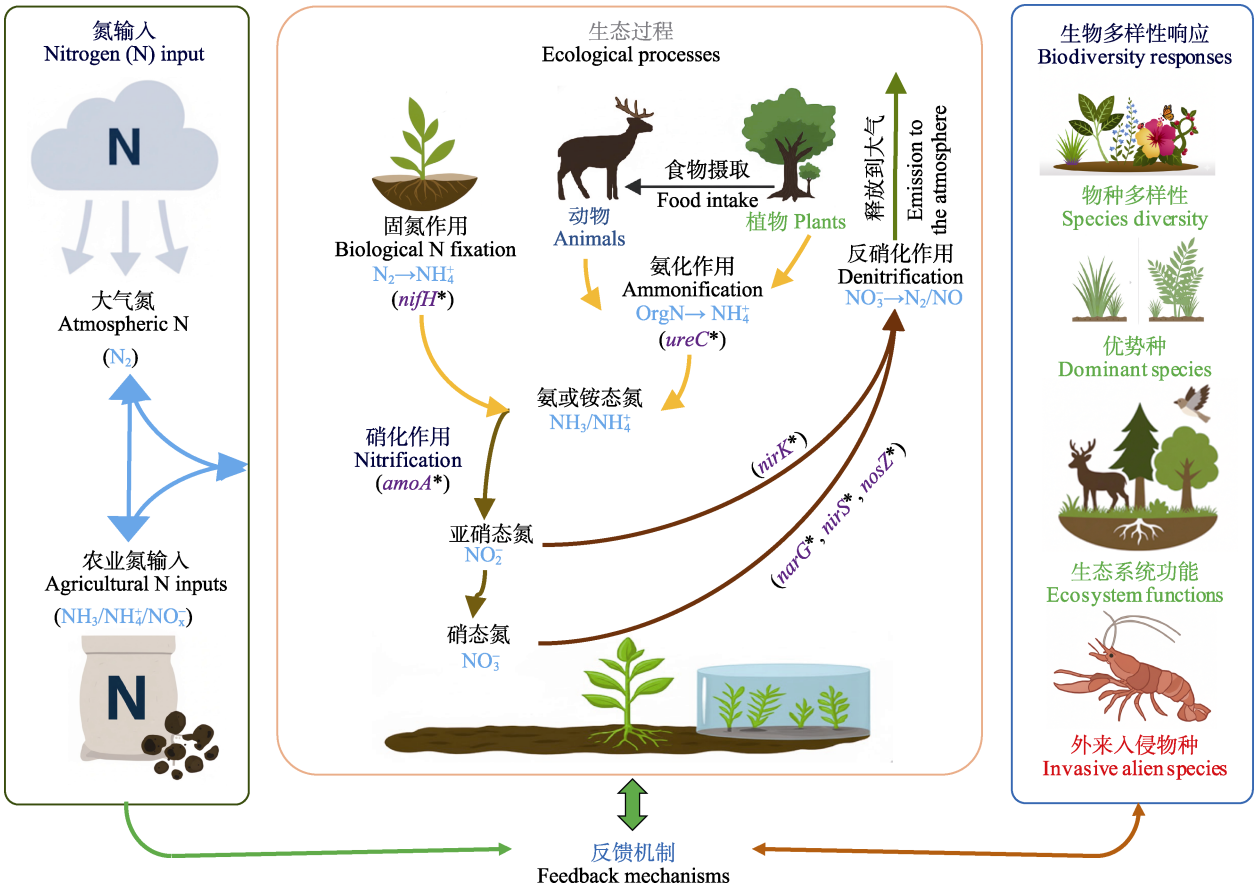


图1　氮输入及其相关氮过程与生物多样性交互的概念框架。*代表参与相应氮转化途径的主要微生物功能基因。
Fig. 1　Conceptual framework illustrating the interactions between nitrogen inputs, nitrogen-related processes, and biodiversity. * indicates the key microbial functional genes that drive the respective nitrogen transformation processes.

的群落组成与*amoA*基因表达受氮沉降显著影响, 进而调节硝化过程效率(冯蒙蒙等, 2022)。同时, 在典型湿地关键带, 氮输入的跨界迁移驱动微生物群落结构变异, 揭示了磷–氮耦合对氮微生物的调控路径(周念清等, 2022)。在东北黑土区, 作物轮作维持了土壤微生物群落多样性, 改善硝化–反硝化平衡, 并降低氮流失(Feng et al., 2022)。动物群落亦通过取食、排泄与遗体分解作用间接参与氮的再循环。在非洲稀树草原, 大型食草动物放牧形成“养分斑块”, 提升土壤氮空间异质性与植物群落多样性(Western & Mose, 2021)。

1.2　氮输入对生物多样性的影响

氮输入及其驱动的关键生态过程变化对生物多样性格局造成显著影响(付伟等, 2020)。适度氮沉降(< 10–15 kg N·ha^{-1}·yr^{-1}, 约为自然背景值的1–2倍)通常能够刺激植物生长和群落覆盖度增加, 部分研究甚至观察到植物α多样性上升的趋势(Clark & Tilman, 2008)。在退化草地或湿地中, 适度氮输入有助于植被恢复并提升土壤微生物活性, 从而间接促进物种共存与生态系统功能恢复(Suding et al., 2005)。然而, 当氮输入超过临界负荷时, 关键氮相关生态过程发生系统性偏移, 并带来显著的负面效应。全球氮沉降水平已由自然状态的约7–8 kg N·ha^{-1}·yr^{-1}上升至14–16 kg N·ha^{-1}·yr^{-1}, 其中超过60%来源于农业施肥和化石燃料燃烧(Fowler et al., 2015)。过量氮输入改变了土壤的C/N比、pH值等理化特性, 引发微生物群落结构和代谢功能的剧烈波动(苏梦迪等, 2022)。大量的氮添加实验和生态调查研究显示, 高氮输入会促进少数优势物种的快速生长, 造成资源竞争压力上升, 进而导致耐贫瘠的珍稀物种和固氮植物被排挤, 群落的物种丰富度和均匀度下降, 生态位趋同化现象增强(Clark & Tilman, 2008; Furukawa, 2013; Zhang et al., 2014; Midolo et al., 2019)。氮沉降通过改变养分供给平衡、土壤酸

碱度及物种间竞争关系, 深刻影响植物群落结构与多样性(Bobbink et al., 2010; Stevens et al., 2010)。持续的高氮输入促进少数优势种扩张并抑制固氮或耐贫氮植物, 导致群落结构趋同。与此同时, 氮沉降对土壤微生物多样性及功能群组成的影响更为显著, 过量氮输入可降低真菌/细菌比例并改变主要功能群结构(Zhou et al., 2016; Frey et al., 2023)。全球草地长期氮添加实验结果亦表明, 植物α多样性平均下降约20%–30%, 反映出氮输入通过关键生态过程驱动群落简化与生态功能退化(Borer et al., 2014)。在中国华北平原的氮沉降量超过30 kg N·ha^{-1}·yr^{-1}时, 草本植物多样性下降20%–25%, 禾本科类外来入侵物种扩张并挤占本土物种生态位(Li et al., 2022; Shen et al., 2022)。在森林生态系统中, 长期氮沉降可通过叶片–根系–土壤酸化链条削弱乔木层健康以及昆虫和土壤动物多样性。过量氮输入导致土壤pH下降、铝离子活化及碳氮比C/N比失衡, 从而抑制腐食动物取食与繁殖, 并改变微生物群落代谢底物。欧洲温带生态系统与中国南方亚热带林分的实验与监测显示, 高氮往往降低土壤动物(如弹尾目、马陆)多样性或密度, 并改变真菌/细菌生物量比与菌群组成, 对凋落物分解与氮矿化等关键过程形成连锁影响(鲁显楷等, 2008)。

在水生生态系统中, 氮输入过量是富营养化和藻华暴发的关键驱动因素, 进而导致浮游动物和鱼类多样性下降(Zhang et al., 2020)。在欧洲部分湖泊, 氮磷输入比例失衡导致水生植物群落消失, 底栖生物多样性显著下降(王玉冰等, 2020; 唐海滨等, 2024)。在功能层面, 氮沉降可能在短期内提高净初级生产力(10%–20%), 但长期则削弱功能多样性与生态系统稳定性(Hautier et al., 2014; van der Plas et al., 2024)。此外, 氮过量会抑制固氮基因(*nifH*)表达, 使固氮效率下降约15%–20%, 进而削弱植物的生长潜力(Yang et al., 2022; Dong et al., 2024)。氮沉降与气候变化的叠加效应进一步加剧碳–氮不平衡, 导致土壤有机碳储存减少(5–100 Pg C), 从而间接限制了生态系统碳汇功能和生物多样性恢复潜力(Tilman et al., 2001; Reich et al., 2006)。例如, 脱氮功能基因(如*nirS*、*nosZ*)及氨氧化微生物(如氨氧化细菌、氨氧化古菌)的丰度常因氮源富集而上升, 但同时系统功能冗余度降低, 群落中一些对环境敏感的关键类群被淘汰, 造成整体系统恢复力下降(龚骏等, 2013)。研究发现, 在一定氮阈值之上, 物种丧失与群落结构变化会呈现加速趋势, 并可能触发不可逆的生态退化过程, 例如湿地植被退化、森林凋落物输入减少、土壤碳库分解加剧等(周念清等, 2022)。

1.3 多尺度交互与反馈机制

氮输入变化及其驱动的关键生态过程改变与生物多样性之间形成多尺度反馈网络, 不仅涵盖微生物、植物与动物群落的互作, 也嵌套在局地生态系统与区域–全球过程之间, 展现出显著的非线性与时空异质性。

在微观尺度, 氮输入显著影响微生物群落结构与关键功能基因表达, 从而调节氮转化过程的效率与稳定性。宏基因组研究表明, 固氮(*nifH*)、氨氧化(*amoA*)、反硝化(*nirK/nirS*)等功能基因的多样性与氮相关生态过程的多功能性密切相关(Philippot et al., 2013)。例如, 在亚热带米槠林土壤中, 模拟氮沉降导致氨氧化细菌群落数量下降约30%, 并显著抑制了硝化潜势(冯蒙蒙等, 2022)。此外, 大气氮沉降还可改变土壤酸碱度与C/N比, 进而引发功能类群(如氨氧化细菌、氨氧化古菌)之间的竞争格局变化, 导致微生物功能的冗余度下降、系统恢复能力减弱(袁吉有, 2023)。

在群落尺度, 物种多样性与功能群的丧失往往削弱氮利用的互补效应, 形成“多样性丧失—氮利用效率下降—更多物种丧失”的恶性循环。植被与微生物的协同丧失加剧了氮素在土壤中的滞留与流失, 进一步简化了群落结构与能量路径。同时, 氮输入引起的土壤酸化通过降低养分有效性、促进铝等毒性离子积累以及削弱丛枝菌根真菌(AMF)共生关系等途径, 加剧了植物生理胁迫和群落功能退化, 从而间接导致植物功能多样性的进一步丧失(史加勉等, 2023)。

此外, 不同形态的氮沉降在生态系统中的作用存在显著差异。研究表明, 铵态氮(NH_4^+)通常引起较强的土壤酸化效应, 改变阳离子平衡并抑制非耐酸性植物的生长。硝态氮(NO_3^-)易随水迁移, 对根际微生物群落和地下水系统产生深层影响(Li et al., 2016; Gurmesa et al., 2022)。而尿素及其他有机氮形态在分解过程中虽可短期促进微生物活性, 但长期输入

可能导致C/N比失衡和功能群结构变化(Ren et al., 2021)。这些差异性效应共同影响植物群落组成、土壤理化性质及微生物功能分化, 对生态系统稳定性和生物多样性维持具有重要作用。在区域与全球尺度, 氮沉降与土地利用变化、气候变化等因素交织, 形成复合胁迫, 放大生态系统脆弱性。一项基于GIS集成机器学习模型的研究指出, 青藏高原与华北平原是中国氮沉降与生物多样性丧失高度耦合的热点区域(Li et al., 2022)。

2 氮输入驱动的生态过程研究在生物多样性保护中的应用

围绕氮输入及其迁移、转化等关键生态过程的研究成果正逐步转化为支撑生物多样性保护的重要工具。通过揭示氮输入驱动的关键生态过程与生物多样性的交互机制、提供多尺度监测与评估数据、并优化管理与干预策略(表1), 相关研究不仅加深了对生态系统功能的理解, 也为政策制定和保护实践提供了坚实的科学支撑(Isbell et al., 2017)。

2.1 生物多样性监测与风险评估

氮输入及其驱动的关键生态过程研究为生物多样性监测和风险评估提供了新的可量化指标与空间化方法, 显著提升了保护管理的科学决策能力。随着遥感技术、空间统计模型与全球尺度元分析(meta-analysis)的发展, 氮扰动对生态系统结构与功能的影响得以在多尺度、多维度上被识别与预测。全球尺度元分析整合了超过100项实地试验数据, 发现氮添加对植物α多样性的负效应在高氮沉降地区尤为显著, 平均效应量达–0.40, 且呈现出随氮添加量升高而增强的趋势(Reich et al., 2024)。在中国, 结合GIS和氮沉降模拟的空间预测结果显示, 华北平原和青藏高原等地为生物多样性丧失的高风险区域, 部分草本植物群落的物种丰富度下降率达到20%–25% (Li et al., 2022)。遥感与建模手段为基于氮输入的生态风险评估提供了高效工具。例如, Zhang等(2021)利用MODIS植被指数与地面样点监测数据, 构建随机森林模型, 绘制了青藏高原地区氮输入强度与物种丰富度的空间相关性图谱, 揭示

表1 氮输入驱动的关键生态过程在生物多样性保护中的应用类型、成效及管理启示

Table 1 Application types, outcomes and management implications of nitrogen input-driven key ecological processes in biodiversity conservation

类别 Category	关键措施 Key measures	应用成效 Practical achievements	管理启示 Management implications
监测与风险评估 Monitoring and risk assessment	基于氮沉降、农业氮输入及其驱动的氮富集、氮转化和土壤酸化过程, 构建多尺度监测与空间评估体系。 Establishing multi-scale monitoring and spatial assessment frameworks based on atmospheric deposition, agricultural nitrogen inputs, and nitrogen cycling and soil acidification processes.	明确高氮负荷区域生物多样性丧失风险, 提升保护优先区识别与预警能力。 Identifying biodiversity loss risk hotspots in high nitrogen load areas, and improving the capacity for prioritizing conservation areas and early warning.	可将氮负荷及其生态响应作为生物多样性风险评估的重要指标, 支撑保护地布局优化与精细化管理。 Nitrogen loads and their ecological responses can be used as key indicators for biodiversity risk assessment, supporting refined conservation zoning and management.
政策转化与区域治理 Policy transformation and regional governance	氮输入调控纳入农业、流域和区域生态治理政策, 协同推进污染控制与生态保护。 Incorporating nitrogen input regulation into agricultural, watershed, and regional ecological management policies, and promoting pollution control and ecological protection through coordinated cross-sectoral governance.	农业氮流失和水体富营养化压力降低, 湿地与农田生态系统生物多样性得到恢复或维持。 Reducing agricultural nitrogen losses and eutrophication pressure in aquatic ecosystems, and enhancing biodiversity stability in wetlands and agro-ecosystems.	推动氮管理与生物多样性保护目标协同纳入区域治理框架, 提升政策实施的生态综合效益。 Promoting the integration of nitrogen management objectives into biodiversity conservation targets within regional governance frameworks, thereby improving the overall effectiveness of policy implementation.
生态干预与恢复措施 Ecological intervention and restoration	通过精准施肥、引入固氮植物、人工湿地和植被缓冲带等措施调控氮输入与转化过程。 Reducing nitrogen inputs and transformation processes through precision fertilization, introduction of nitrogen-tolerant plant species, constructed wetlands, and vegetated buffer zones.	植物和动物群落多样性提升, 生态系统稳定性和恢复力增强。 Enhancing plant and animal community diversity, and strengthening ecosystem stability and recovery capacity.	生态修复和绿色基础设施建设中实施“氮–多样性协同治理”, 实现污染控制与生物多样性恢复的协同增效。 Implementing “nitrogen–biodiversity co-management” in ecological restoration and green infrastructure development, achieving synergistic benefits for pollution control and biodiversity recovery.

了高氮区域物种丰富度显著下降的斑块分布特征, 为保护区优化选址与布局提供了实证支撑(Zhang et al., 2021)。在流域尺度, 时间序列分析揭示了氮输入变化与生物群落动态响应之间的耦合关系。Liu等(2025)通过分析长江流域农业氮输入与湿地鸟类监测数据, 发现二者间的相关系数高达–0.60, 表明氮负荷水平可作为鸟类群落变化的早期预警因子(Liu et al., 2025)。类似研究在恒河流域也得到了验证, 基于遥感估算的氮指数与水鸟多样性之间存在显著负相关, 强调了农业扩张导致的氮溢出风险对湿地生态系统构成的潜在威胁(Chakraborty et al., 2023)。长期观测平台的数据进一步佐证了氮输入压力作为全球生物多样性威胁因子的普遍性。在欧洲长期生态系统研究网络(Long-Term Ecosystem Research in Europe, LTER-Europe)的森林样地中, 氮沉降被确认为林下草本群落多样性下降的主导驱动因子(Dirnböck et al., 2014)。在北美国家大气沉降计划(National Atmospheric Deposition Program, NADP)监测网络中, 低至5–10 kg N·ha^{-1}·yr^{-1}的氮输入水平便对地衣和菌根植物造成结构性影响, 地衣群落因其临界负荷低而表现出最早的多样性衰退信号(Gilliam et al., 2019)。当前, 大数据平台与人工智能算法的引入拓宽了基于氮输入及其关键生态过程的生态风险评估方法体系。深度学习模型可融合遥感、气象与生物调查数据, 预测生态系统对氮输入的敏感性区域, 并利用模型解释工具(SHapley Additive exPlanations, SHAP)量化关键因子的贡献率(Lundberg & Lee, 2017)。该方法在中国东部丘陵区和印度西孟加拉邦农区–湿地过渡带中, 均成功识别了氮–多样性关系的“拐点区域”, 为区域尺度的保护规划与干预措施制定提供了高分辨率支持。

2.2 政策转化与区域治理路径

随着氮输入及其驱动的关键生态过程的研究不断深入, 其成果正逐步转化为政策工具和区域治理路径, 推动全球与区域生物多样性保护迈入“基于科学证据的治理阶段”。在国际层面, 以氮输入管控为核心的治理理念已被纳入多个国家和区域的环境政策与农业改革议程。例如, 欧盟的《硝酸盐指令》(Nitrates Directive)通过限制农业施肥的时间与用量, 有效降低了地下水中硝酸盐浓度, 并间接保护了周边湿地与农田生态系统的生物多样性(Grizzetti et al., 2012)。根据Török等(2021)的综述研究, 草地生态系统的长期恢复效果依赖于控制养分富集与氮沉积等人为干扰。实施低氮农业管理和轮作制度被证明有助于缓解富营养化压力, 促进草地植物与昆虫多样性的恢复与维持(Török et al., 2021)。此外, 湿地恢复逐渐成为区域氮输入调控的关键措施, 不仅能够有效吸收迁移性氮素, 还提升了区域植物多样性, 为欧盟共同农业政策(Common Agricultural Policy, CAP)改革提供了生态学基础支撑(Mahmud et al., 2021)。湿地恢复也被证实可提高植物多样性, 并减缓氮向生态系统外的迁移, 为CAP的改革提供了重要依据。此类案例表明, 氮输入及其关键生态过程研究在国家环境政策中的地位日益提升, 正成为环境治理的关键抓手之一。

在中国, 氮输入及其关键生态过程研究也逐步融入区域治理与生态文明建设实践, 形成多种可复制、可推广的治理路径。在三峡库区, 人为氮输入长期处于较高水平, 其中农业化肥施用是主要来源, 被认为对区域水环境安全构成持续压力(Wang et al., 2022)。研究表明, 森林覆盖率提高、农业结构优化有助于降低人为氮输入, 为氮污染防控提供了管理方向(袁晓蕾等, 2023; Duan et al., 2024)。在内蒙古草原, 引入固氮植物显著提高了土壤氮含量(10%–15%), 推动本土动植物群落恢复, 并使外来入侵物种扩散率降低约25%, 表现出通过氮过程调控抑制外来物种扩散的积极效果(Zhou et al., 2019)。基于GIS建模与氮沉降空间预测, 研究者提出优先划定“氮敏感区”作为生态保护重点区域, 有效支撑了长江流域自然保护地布局优化(袁晓蕾等, 2023)。

在政策制度层面, 生态环境部等五部委印发《农业农村污染治理攻坚战行动方案(2021–2025年)》, 推进测土配方施肥和精准施肥, 在长江中下游流域, 这一策略显著减少了农业氮流失负荷, 并促进了稻田边缘植物多样性的恢复(Xue et al., 2020)。与此同时, 以生物固氮为代表的低输入替代技术正逐渐成为关键的绿色替代方案。研究显示, 根瘤菌等固氮微生物不仅可降低对合成氮肥的依赖, 还可减少N_2O排放, 兼具生态保护与气候减缓效应, 有助于落实联合国可持续发展目标15 (SDG 15) (Volkogon et al., 2021)。在城市生态系统中, 氮

输入过程研究亦为绿色基础设施建设提供了理论与技术支持。例如, 上海多个湿地公园在规划建设中引入人工湿地系统, 通过植物–微生物协同作用, 有效降低水体氮浓度, 同时鱼类种群多样性恢复率提升8%–10%, 推动城市生态系统服务功能提升(Wang et al., 2022)。

2.3 生态干预与恢复措施

围绕氮输入及其驱动的关键生态过程的研究进展, 为不同生态系统中的恢复与管理实践提供了科学依据。特别是在农业、草地、湿地及城市生态系统中, 以氮输入调控为核心的生态干预措施, 已被证实可有效提升生态系统功能、促进生物多样性恢复, 并实现污染控制与气候协同效益的多重目标。农业系统是氮素输入强度最大的生态子系统之一。近年来, 以精准施肥和固氮作物轮作为代表的干预措施, 已广泛应用于农业生态恢复中。在黄淮海平原, 融合无人机监测与土壤传感器技术的氮肥调控方案, 使氮施用量降低约20%–25%, 同时豆科植物丰富度提高10%–15%, 土壤微生物多样性及生态恢复力显著增强(Duan et al., 2024)。结合卫星遥感与农田传感器的精准农业技术, 实现氮肥使用量减少约30%, 在维持农作物产量的同时, 提高田间边缘群落植物多样性(赵柄婷等, 2025)。在草原与退化草地生态系统中, 通过调控氮输入路径和关键氮过程实施生态干预已成为重要恢复策略。在内蒙古草原, 引种紫花苜蓿(*Medicago sativa*)可使土壤氮含量提升10%–15%, 促进本土植物和动物群落恢复, 入侵物种扩散率降低约25% (Zhou et al., 2019)。在美国大平原, 重建固氮植物群落后, 土壤氮库增加25%, 草原鸟类群落多样性明显提升, 体现出“氮输入–植物–动物”多层次协同效应(Baer et al., 2020)。湿地作为重要的氮汇系统, 其生态修复与氮输入控制具有重要协同效益。欧洲多个湿地恢复项目表明, 氮输入减少20%–40%后, 植物物种数量增加10%–18%, 水质显著改善(Mahmud et al., 2021)。在芬兰, 人工湿地建设有效削减氮负荷, 使水鸟物种数恢复至接近治理前水平(Alsila et al., 2021)。中国上海的城市湿地系统通过建设人工湿地削减城市径流中氮污染, 使鱼类种群恢复率达8%–10%, 显著提升水体多样性(Wang et al., 2022)。在城市和滨海区域, 基于氮输入调控的生态干预措施正促进绿色基础设施的创新应用。在日本东京湾滨海湿地通过引入人工浮岛系统, 有效吸收水体氮素, 恢复了鱼类和无脊椎动物群落结构(Yuan et al., 2021)。相关研究发现, 氮转化相关功能基因(如*amoA*)的丰度下降与水生栖息地退化密切相关(Wang et al., 2022)。

3 氮输入驱动的生态过程研究与生物多样性保护应用中的挑战

尽管氮输入及其驱动的关键生态过程研究在揭示人类活动对生态系统的干扰机制方面取得了重要进展, 并为生物多样性保护提供了新视角与技术工具, 但在实际推进跨学科融合、数据整合与政策转化的过程中, 仍存在显著瓶颈(图2)。

3.1 数据整合与方法学的复杂性

氮输入及其相关生态过程研究与生物多样性保护分别源于土壤生物地球化学与宏观生态学两个研究体系, 在尺度、变量与研究范式上存在显著差异, 这种差异构成了研究整合的首要障碍。相关研究往往聚焦于微观尺度, 如土壤化学特征、微生物功能基因、营养盐转化率等。而生物多样性研究则多聚焦于种群、群落乃至景观尺度, 如物种丰富度、群落均匀度或栖息地破碎化指标等。这种尺度差异使得不同数据难以在空间、时间和生物学层面实现一致性整合(Grossart et al., 2020)。例如, 尽管宏基因组学技术已使土壤中氮转化相关功能基因(如*amoA*, *nirK*)的识别成为可能, 但这些基因丰度的变化与区域尺度物种丰富度的对应关系尚未建立稳定模型, 导致生态过程的“微观驱动–宏观响应”路径缺乏系统解析(Philippot et al., 2013)。此外, 有效模型与预测高度依赖高质量、高时空分辨率的数据集。然而在现实研究中, 尤其是中国西南、青藏高原等生态脆弱区, 氮沉降长期监测站点密度严重不足。例如, 研究表明某些区域模型误差可高达20%–25%, 极大影响了空间推断的可信度与政策推荐的准确性(Yu et al., 2019; Zhang et al., 2021; Zhou et al., 2023)。即使采用遥感和地面联合建模, 受限于地面样点分布与监测频次, 仍难以捕捉氮输入扰动的精细动态变化, 特别是在边远山区或人为干扰剧烈的区域。当前流行的元分析、机器学习(如随机森林、支持向量机)等方法在解析氮输入–生物多样性关系中表现出较强建模能力, 但其有效性高度依

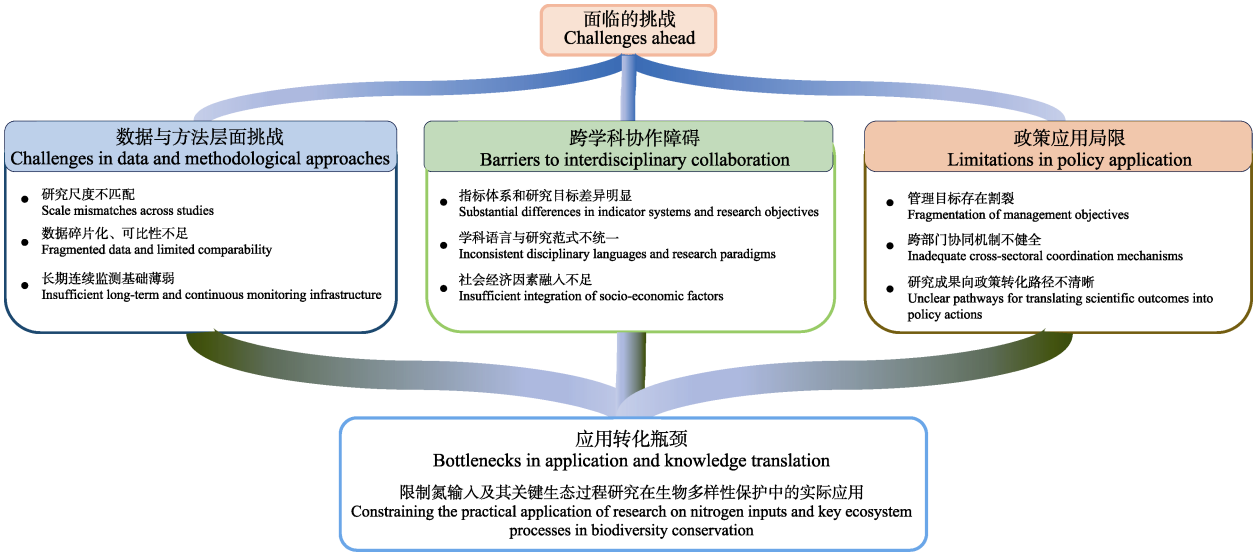


图2　氮输入驱动的关键生态过程研究在生物多样性保护应用中面临的主要挑战
Fig. 2　Major challenges in applying research on nitrogen input-driven key ecological processes to biodiversity conservation

赖大样本、均衡分布、变量完整性高的数据支持。以青藏高原为例, 因区域样点分布稀疏且缺乏长期连续观测, 导致随机森林模型预测精度下降约8%–10%, 部分模型甚至难以显著拟合局地变化趋势(Zhang et al., 2021)。这表明, 方法“先进”不代表“可用”, 核心在于数据基础是否完备(Yu et al., 2019; Zhou et al., 2023)。

3.2　跨学科协作的障碍

氮输入驱动生态过程与生物多样性保护的交叉研究涉及生态学、微生物学、气候科学与社会科学等多个领域, 然而, 目前跨学科协作仍面临结构性障碍, 制约了基础研究成果向实践管理路径的系统转化。不同学科在概念体系、评价标准与研究目标方面存在显著差异。例如, 农业科学中“氮利用效率”通常作为施肥管理的重要绩效指标, 而在生态学研究中, 更关注氮输入对群落结构、功能多样性及生态系统稳定性的综合影响。这种指标体系的错位使得协同研究与成果对接效率较低, 尤其在多部门联合开展生态恢复或绿色农业项目中尤为明显(Sanborn & Jung, 2021)。当前多数氮输入–生物多样性研究仍集中于自然科学视角, 社会科学特别是制度设计、行为机制、政策传播等研究融入程度有限。例如, 氮治理中土地使用者的行为响应、政策采纳意愿、技术可接受性等社会变量并未系统纳入评估框架, 从而影响了干预措施的实施效果与可持续性。以中国农业氮管理为例, 长期聚焦“稳产高效”的目标导向, 已在施肥优化、减排控制等方面形成相对成熟的技术体系, 但生物多样性保护目标尚未系统嵌入绩效评价机制。这导致相关政策与生态保护诉求之间存在脱节, 典型案例如黄淮海地区的农业项目, 虽然显著降低了氮排放, 却未能同步提升田间生物多样性指标(Ju et al., 2009)。当前交叉研究中, 缺乏统一的问题导向框架与协作机制是制约实质协同的关键。近年来, “社会–生态系统(Social–Ecological Systems, SES)框架”逐渐被视为构建跨学科合作平台的可行工具, 其强调将生态过程与人类决策耦合起来, 为系统识别氮输入–关键生态过程–生物多样性交互机制提供了方法学基础(Bennett et al., 2017)。但在实际应用中仍需推动学术共同体与管理部门共同推进制度化协作机制。

3.3　政策应用的局限性

尽管氮输入及其驱动的关键生态过程研究在理论上已揭示了氮输入对生态系统稳定性与多样性构成的系统性影响, 但其在政策层面的转化应用仍面临诸多挑战, 削弱了研究对生物多样性保护实践的支持力度。全球范围内, 氮管理政策与生物多样性保护目标的整合度普遍偏低。一项对40多个国家政策文本的分析发现, 仅约20%的文件明确考虑了氮输入–生物多样性交互, 多数仍将氮作为污染控制对象, 而非生态系统功能调控因素(Mahmud et al., 2021)。例如, 内蒙古草原恢复项目因氮输入调控与生境管理协同不足, 导致植物多样性恢复率不

足50%, 且部分恢复地出现外来植物扩散加剧的现象(Zhou et al., 2019)。此外, 资源与资金分配的不均衡严重制约了交叉研究的落地与推广。全球生物多样性相关资金中, 仅有10%–15%投向氮输入–多样性交互研究或实践干预项目(Díaz et al., 2019)。在中国, 多数“绿色农业”项目仍以节肥增效为首要目标, 生态绩效尚未纳入资金评估体系(Ju et al., 2009)。国际层面, 氮治理政策普遍存在“按受体介质分割” (如水体、土壤、大气)的特点, 缺乏跨介质、跨部门的统筹机制。例如, 农业、环保与生态部门在氮治理职责中存在管理真空, 制约了氮输入调控在生物多样性保护政策中的系统体现(Kanter & Brownlie, 2019; Kanter et al., 2020)。尽管近年来联合国欧洲经济委员会(United Nations Economic Commission for Europe, UNECE)制定了综合可持续氮管理指导文件(Guidance Document on Integrated Sustainable Nitrogen Management, ISNM), 提出了跨部门整合与生态目标融合的治理框架, 但在各国实际执行中仍存在执行体系不健全、资金机制缺失、生态指标难以量化评估等问题(Sutton et al., 2022)。

4 未来研究方向与建议

针对氮输入及其驱动的关键生态过程与生物多样性研究中存在的数据整合、跨学科协作和政策应用等挑战, 未来研究应通过多学科整合、技术创新与政策响应的协同推进, 推动理论研究成果向可操作性强、场景适应性高的保护实践转化。

4.1 开发大数据平台与标准化框架

围绕氮输入驱动生态过程的研究与生物多样性研究在数据维度、研究尺度和方法体系上存在显著差异, 这种差异不仅构成技术层面的挑战, 也反映出学科机制解析仍不充分。数据整合的复杂性是氮输入与生物多样性交互研究的核心障碍。未来研究需优先建立面向多尺度、多类型数据的综合平台, 打通“天空地”一体化监测链条, 并制定统一的数据标准、元数据结构与共享机制, 提升数据整合效率与可比性。建议结合中国生物多样性监测与研究网络(Sino BON)与国家氮输入及其关键生态过程数据库, 构建涵盖氮输入强度、迁移路径、生态响应过程与物种多样性变化的综合数据平台。利用人工智能(AI)与机器学习模型提升氮输入–多样性交互关系的可解释性、预测精度和解释力。例如, AI模型能够融合宏基因组学、遥感和地面监测数据, 构建跨尺度的氮输入驱动生态过程–生物多样性反馈模型, 为保护优先区识别提供量化依据。建议加大对西南山地、高原草甸等生态敏感区的监测投入, 部署自动采样设备与高频遥感获取能力, 提升区域数据密度与时效性, 为模型输出提供基础支撑。因此, 数据整合问题实质上是氮输入–多样性交互机理研究碎片化的表现, 两者共同限制了系统性机制解析的深化。

4.2 建立跨学科研究与协作机制

氮输入驱动生态过程–生物多样性交叉研究亟需突破学科分割与研究孤岛问题, 构建基于共同目标驱动的协作机制与研究范式。可借鉴欧盟地平线2020 (Horizon 2020)中提出的SES框架, 推动生态过程、社会行为与政策响应的系统建模。SES框架强调将氮输入调控、生态系统响应与人类决策行为纳入统一分析框架, 为氮治理与生物多样性保护的协同推进提供方法学支撑。建议构建“生态+农业+政策+社会”协作网络, 推动多方共建研究议题、共享平台资源、联合发表成果, 破除部门间信息壁垒。同时, 加强跨学科人才培养, 通过交叉课程设置、国际联合培养与实地综合演练, 提升科研人员解决复合生态问题的能力。学科协同、机制解析和数据与方法整合实质是同一系统性问题的不同层面, 二者的协同突破是实现氮输入驱动生态过程研究成果运用于生物多样性保护的关键。

4.3 加强政策整合与区域实践推广

氮输入–生物多样性交互机制的复杂性与跨学科融合的不足, 影响了氮输入及其关键生态过程研究成果的政策转化与管理应用, 表现为转化滞后、政策耦合度不足的问题。未来应以提升政策协同性与实践导向性为核心, 推进研究成果向治理工具的转化。推动氮管理纳入生物多样性主流化政策框架, 与“昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架”目标协同推进。建立氮负荷与生态响应耦合的考核指标体系, 将其纳入生态文明绩效评价与自然保护地评估内容中。建议在国家生态环境保护专项中增设氮输入–多样性交叉研究资助类别, 鼓励高风险高价值项目, 支持地方差异化探索。在农业面源污染控制与

退化生态系统恢复中推广“氮输入–多样性协同治理”实践模式。例如, 黄淮海平原可通过建设植被缓冲带与轮作制度降低氮流失, 同时提升农田景观多样性; 长江上游则可在湿地恢复中嵌入精准氮负荷控制策略, 通过关键生态过程调控提升生态系统稳定性与生物多样性恢复潜力。

ORCID

卢晓强 https://orcid.org/ 0000-0001-9239-100X
杨万霞 https://orcid.org/0000-0002-5610-8956

参考文献

Alsila T, Elo M, Hakkari T, Kotiaho JS (2021) Effects of habitat restoration on peatland bird communities. Restoration Ecology, 29, e13304.

Baer SG, Adams T, Scott DA, Blair JM, Collins SL (2020) Soil heterogeneity increases plant diversity after 20 years of manipulation during grassland restoration. Ecological Applications, 30, e02014.

Bender SF, Wagg C, van der Heijden MGA (2016) An underground revolution: Biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. Trends in Ecology & Evolution, 31, 440–452.

Bennett NJ, Roth R, Klain SC, Chan K, Christie P, Clark DA, Cullman G, Curran D, Durbin TJ, Epstein G, Greenberg A, Nelson MP, Sandlos J, Stedman R, Teel TL, Thomas R, Veríssimo D, Wyborn C (2017) Conservation social science: Understanding and integrating human dimensions to improve conservation. Biological Conservation, 205, 93–108.

Bobbink R, Hicks K, Galloway J, Spranger T, Alkemade R, Ashmore M, Bustamante M, Cinderby S, Davidson E, Dentener F, Emmett B, Erisman JW, Fenn M, Gilliam F, Nordin A, Pardo L, de Vries W (2010) Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. Ecological Applications, 20, 30–59.

Borer ET, Seabloom EW, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Lind EM, Adler PB, Alberti J, Anderson TM, Bakker JD, Biederman L, Blumenthal D, Brown CS, Brudvig LA, Buckley YM, Cadotte M, Chu CJ, Cleland EE, Crawley MJ, Daleo P, Damschen EI, Davies KF, DeCrappeo NM, Du GZ, Firn J, Hautier Y, Heckman RW, Hector A, HilleRisLambers J, Iribarne O, Klein JA, Knops JMH, La Pierre KJ, Leakey ADB, Li W, MacDougall AS, McCulley RL, Melbourne BA, Mitchell CE, Moore JL, Mortensen B, O'Halloran LR, Orrock JL, Pascual J, Prober SM, Pyke DA, Risch AC, Schuetz M, Smith MD, Stevens CJ, Sullivan LL, Williams RJ, Wragg PD, Wright JP, Yang LH (2014) Herbivores and nutrients control grassland plant diversity *via* light limitation. Nature, 508, 517–520.

Chakraborty SK, Sanyal P, Ray R (2023) Introductory and basic eco-biological aspects of wetlands. In: Wetlands Ecology: Eco-biological Uniqueness of a Ramsar Site (East Kolkata Wetlands, India) (eds Chakraborty SK, Sanyal P, Ray R), pp. 1–38. Springer International Publishing, Cham.

Clark CM, Tilman D (2008) Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. Nature, 451, 712–715.

Díaz S, Settele J, Brondízio ES, Ngo HT, Agard J, Arneth A, Balvanera P, Brauman KA, Butchart SHM, Chan KMA, Garibaldi LA, Ichii K, Liu JG, Subramanian SM, Midgley GF, Miloslavich P, Molnár Z, Obura D, Pfaff A, Polasky S, Purvis A, Razzaque J, Reyers B, Chowdhury RR, Shin YJ, Visseren-Hamakers I, Willis KJ, Zayas CN (2019) Summary for Policymakers of the Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES Secretariat, Bonn, Germany.

Dirnböck T, Grandin U, Bernhardt-Römermann M, Beudert B, Canullo R, Forsius M, Grabner MT, Holmberg M, Kleemola S, Lundin L, Mirtl M, Neumann M, Pompei E, Salemaa M, Starlinger F, Staszewski T, Uziębło AK (2014) Forest floor vegetation response to nitrogen deposition in Europe. Global Change Biology, 20, 429–440.

Dong LZ, Yao XD, Zhang HJ, Deng YY, Hu T, Baquerizo MD, Wang W (2024) Microbial diversity is especially important for supporting soil function in low nitrogen ecosystems. Soil Biology and Biochemistry, 194, 109442.

Duan JK, Liu HB, Zhang XM, Ren CC, Wang C, Cheng LX, Xu JM, Gu BJ (2024) Agricultural management practices in China enhance nitrogen sustainability and benefit human health. Nature Food, 5, 378–389.

Feng MM, Lin YX, He ZY, Liu XF, Chen SD, Wan S, Duan CJ, Ye GP, He JZ (2022) Responses of soil ammonia-oxidizing microorganisms to simulated nitrogen deposition in a natural *Castanopsis carlesii* forest. Chinese Journal of Applied Ecology, 33, 1622–1628. (in Chinese with English abstract) [冯蒙蒙, 林永新, 贺子洋, 刘小飞, 陈仕东, 宛颂, 段春健, 叶桂萍, 贺纪正 (2022) 亚热带米槠天然林土壤氨氧化微生物对模拟氮沉降的响应. 应用生态学报, 33, 1622–1628.]

Fowler D, Pyle JA, Raven JA, Sutton MA (2013) The global nitrogen cycle in the twenty-first century: Introduction. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 368, 20130165.

Fowler D, Steadman CE, Stevenson D, Coyle M, Rees RM, Skiba UM, Sutton MA, Cape JN, Dore AJ, Vieno M, Simpson D, Zaehle S, Stocker BD, Rinaldi M, Facchini MC, Flechard CR, Nemitz E, Twigg M, Erisman JW, Butterbach-Bahl K, Galloway JN (2015) Effects of global change during the 21st century on the nitrogen cycle. Atmospheric Chemistry and Physics, 15, 13849–13893.

Frey B, Moser B, Tytgat B, Zimmermann S, Alberti J, Biederman LA, Borer ET, Broadbent AAD, Caldeira MC, Davies KF, Eisenhauer N, Eskelinen A, Fay PA, Hagedorn F, Hautier Y, MacDougall AS, McCulley RL, Moore JL,

Nepel M, Power SA, Seabloom EW, Vázquez E, Virtanen R, Yahdjian L, Risch AC (2023) Long-term N-addition alters the community structure of functionally important N-cycling soil microorganisms across global grasslands. Soil Biology and Biochemistry, 176, 108887.

Fu W, Wu H, Zhao AH, Hao ZP, Chen BD (2020) Ecological impacts of nitrogen deposition on terrestrial ecosystems: Research progresses and prospects. Chinese Journal of Plant Ecology, 44, 475–493. (in Chinese with English abstract) [付伟, 武慧, 赵爱花, 郝志鹏, 陈保冬 (2020) 陆地生态系统氮沉降的生态效应: 研究进展与展望. 植物生态学报, 44, 475–493.]

Furukawa K (2013) Case studies for urban wetlands restoration and management in Japan. Ocean & Coastal Management, 81, 97–102.

Galloway JN, Townsend AR, Erisman JW, Bekunda M, Cai ZC, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008) Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. Science, 320, 889–892.

Gao Q, Yu C (2015) A review of urbanization impact on nitrogen cycle. Progress in Geography, 34, 726–738. (in Chinese with English abstract) [高群, 余成 (2015) 城市化进程对氮循环格局及动态的影响研究进展. 地理科学进展, 34, 726–738.]

Gilliam FS, Burns DA, Driscoll CT, Frey SD, Lovett GM, Watmough SA (2019) Decreased atmospheric nitrogen deposition in eastern North America: Predicted responses of forest ecosystems. Environmental Pollution, 244, 560–574.

Gong J, Song YJ, Zhang XL (2013) Phylogenetic and functional diversity of nitrogen cycling microbes in coastal sediments. Biodiversity Science, 21, 433–444. (in Chinese with English abstract) [龚骏, 宋延静, 张晓黎 (2013) 海岸带沉积物中氮循环功能微生物多样性. 生物多样性, 21, 433–444.]

Grizzetti B, Bouraoui F, Aloe A (2012) Changes of nitrogen and phosphorus loads to European seas. Global Change Biology, 18, 769–782.

Grossart HP, Massana R, McMahon KD, Walsh DA (2020) Linking metagenomics to aquatic microbial ecology and biogeochemical cycles. Limnology and Oceanography, 65(S1), S2–S20.

Gurmesa GA, Wang A, Li SL, Peng SS, de Vries W, Gundersen P, Ciais P, Phillips OL, Hobbie EA, Zhu WX, Nadelhoffer K, Xi Y, Bai E, Sun T, Chen DX, Zhou WJ, Zhang YP, Guo YR, Zhu JJ, Duan L, Li DJ, Koba K, Du EZ, Zhou GY, Han XG, Han SJ, Fang YT (2022) Retention of deposited ammonium and nitrate and its impact on the global forest carbon sink. Nature Communications, 13, 880.

Hautier Y, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hillebrand H, Lind EM, MacDougall AS, Stevens CJ, Bakker JD, Buckley YM, Chu CJ, Collins SL, Daleo P, Damschen EI, Davies KF, Fay PA, Firn J, Gruner DS, Jin VL, Klein JA, Knops JMH, La Pierre KJ, Li W, McCulley RL, Melbourne BA, Moore JL, O'Halloran LR, Prober SM, Risch AC, Sankaran M, Schuetz M, Hector A (2014) Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. Nature, 508, 521–525.

Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Högberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CP, O'Donovan G, Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read DJ, Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Siamantziouras ASD, Spehn EM, Terry AC, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S, Lawton JH (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. Science, 286, 1123–1127.

Isbell F, Gonzalez A, Loreau M, Cowles J, Díaz S, Hector A, Mace GM, Wardle DA, O'Connor MI, Duffy JE, Turnbull LA, Thompson PL, Larigauderie A (2017) Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. Nature, 546, 65–72.

Ju XT, Xing GX, Chen XP, Zhang SL, Zhang LJ, Liu XJ, Cui ZL, Yin B, Christie P, Zhu ZL, Zhang FS (2009) Reducing environmental risk by improving N management in intensive Chinese agricultural systems. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 106, 3041–3046.

Kanter DR, Brownlie WJ (2019) Joint nitrogen and phosphorus management for sustainable development and climate goals. Environmental Science & Policy, 92, 1–8.

Kanter DR, Chodos O, Nordland O, Rutigliano M, Winiwarter W (2020) Gaps and opportunities in nitrogen pollution policies around the world. Nature Sustainability, 3, 956–963.

Li T, Cui LZ, Liu LL, Wang H, Dong JF, Wang F, Song XF, Che RX, Li CJ, Tang L, Xu ZH, Wang YF, Du JQ, Hao YB, Cui XY (2022) Characteristics of nitrogen deposition research within grassland ecosystems globally and its insight from grassland microbial community changes in China. Frontiers in Plant Science, 13, 947279.

Li Y, Schichtel BA, Walker JT, Schwede DB, Chen X, Lehmann CMB, Puchalski MA, Gay DA, Collett Jr JL (2016) Increasing importance of deposition of reduced nitrogen in the United States. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 113, 5874–5879.

Liu W, Mu T, Yuan SJ, Yi JF, Yu DD, Li JQ, Ma FZ, Wan YQ, Chen J, Zhang RQ, Wilcove DS, Xu HG (2025) Multidimensional patterns of bird diversity and its driving forces in the Yangtze River Basin of China. Eco-Environment & Health, 4, 100124.

Liu XJ, Zhang Y, Han WX, Tang AH, Shen JL, Cui ZL, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang FS (2013) Enhanced nitrogen deposition over China. Nature, 494, 459–462.

Lu XK, Mo JM, Dong SF (2008) Effects of nitrogen deposition on forest biodiversity: A review. Acta Ecologica Sinica, 28, 5532–5548. (in Chinese with English abstract) [鲁显楷, 莫江明, 董少峰 (2008) 氮沉降对森林生物多样性的影响. 生态学报, 28, 5532–5548.]

Lundberg S, Lee SI (2017) A unified approach to interpreting

model predictions. In: Proceedings of the 31st International Conference on Neural Information Processing Systems (NIPS 2017), pp. 4768–4777. Long Beach, CA. https://papers.nips.cc/paper_files/paper/2017/file/8a20a8621978632d76c43dfd28b67767-Paper.pdf. (accessed on 2025-09-10)

Mahmud K, Panday D, Mergoum A, Missaoui A, Mahmud K, Panday D, Mergoum A, Missaoui A (2021) Nitrogen losses and potential mitigation strategies for a sustainable agroecosystem. Sustainability, 13, 2400.

Mason RE, Craine JM, Lany NK, Jonard M, Ollinger SV, Groffman PM, Fulweiler RW, Angerer J, Read QD, Reich PB, Templer PH, Elmore AJ (2022) Evidence, causes, and consequences of declining nitrogen availability in terrestrial ecosystems. Science, 376, eabh3767.

Midolo G, Alkemade R, Schipper AM, Benítez-López A, Perring MP, De Vries W (2019) Impacts of nitrogen addition on plant species richness and abundance: A global meta-analysis. Global Ecology and Biogeography, 28, 398–413.

Painter SC, Artioli Y, Amir FH, Arnull J, Ganeshram RS, Ibrahim N, Samuel VD, Robin RS, Raghuraman R, Purvaja R, Ramesh R, Rajasuriya A, Rendon OR, Shazly A, Wilson AMW, Tudhope AW (2023) Anthropogenic nitrogen pollution threats and challenges to the health of South Asian coral reefs. Frontiers in Marine Science, 10, 1187804.

Philippot L, Raaijmakers JM, Lemanceau P, van der Putten WH (2013) Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere. Nature Reviews Microbiology, 11, 789–799.

Reich PB, Hobbie SE, Lee T, Ellsworth DS, West JB, Tilman D, Knops JMH, Naeem S, Trost J (2006) Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO_2. Nature, 440, 922–925.

Reich PB, Mohanbabu N, Isbell F, Hobbie SE, Butler EE (2024) High CO_2 dampens then amplifies N-induced diversity loss over 24 years. Nature, 635, 370–375.

Ren ZR, Zhang YQ, Zhang YH (2021) Nitrogen deposition magnifies the positive response of plant community production to precipitation: Ammonium to nitrate ratio matters. Environmental Pollution, 276, 116659.

Sanborn T, Jung J (2021) Intersecting social science and conservation. Frontiers in Marine Science, 8, 676394.

Shen H, Dong SK, DiTommaso A, Xiao JN, Lu W, Zhi YL (2022) Nitrogen deposition shifts grassland communities through directly increasing dominance of graminoids: A 3-year case study from the Qinghai-Tibetan Plateau. Frontiers in Plant Science, 13, 811970.

Shi JM, Wang C, Zheng Y, Gao C (2023) Research progress on the responses of morphological structure, species diversity and community composition of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen deposition. Mycosystema, 42, 118–129. (in Chinese with English abstract) [史加勉, 王聪, 郑勇, 高程 (2023) 丛枝菌根真菌形态结构、物种多样性和群落组成对氮沉降响应研究进展. 菌物学报, 42, 118–129.]

Stevens CJ, Duprè C, Dorland E, Gaudnik C, Gowing DJG, Bleeker A, Diekmann M, Alard D, Bobbink R, Fowler D, Corcket E, Mountford JO, Vandvik V, Aarrestad PA, Muller S, Dise NB (2010) Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. Environmental Pollution, 158, 2940–2945.

Su MD, Ma X, Hu LT, Zhao LJ, Peng J, Wang HH, Zhang ST (2022) Effects of high-carbon basal fertilizers combined with nitrogen reduction on soil fertility and bacterial diversity. Journal of Agricultural Biotechnology, 30, 1174–1185. (in Chinese with English abstract) [苏梦迪, 马啸, 胡丽涛, 赵龙杰, 彭军, 王欢欢, 张松涛 (2022) 高碳基肥减氮施用对土壤肥力和细菌多样性的影响. 农业生物技术学报, 30, 1174–1185.]

Suding KN, Collins SL, Gough L, Clark C, Cleland EE, Gross KL, Milchunas DG, Pennings S (2005) Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 102, 4387–4392.

Sutton MA, Howard CM, Mason KE, Brownlie WJ, Cordovil CMS (2022) Nitrogen Opportunities for Agriculture, Food & Environment. UNECE Guidance Document on Integrated Sustainable Nitrogen Management, UK Centre for Ecology & Hydrology, Edinburgh, UK. https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/534033/1/N534033CR.pdf. (accessed on 2025-09-10)

Tang HB, Zhang SF, Zhu LM, Zou X, Shi F, Yang Q, Hu L, Zhu W, Shi YL, Li B (2024) Nitrogen and phosphorus excretion of fishes with different feeding habits and their role in nutrient cycling in Xiaojiang River. Journal of Hydroecology, 45(5), 76–84. (in Chinese with English abstract) [唐海滨, 张三峰, 朱利明, 邹曦, 史方, 杨晴, 胡莲, 朱稳, 时玉龙, 李博 (2024) 小江不同食性鱼类氮磷排泄及其对养分循环的影响. 水生态学杂志, 45(5), 76–84.]

Temperton VM, Mwangi PN, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Buchmann N (2007) Positive interactions between nitrogen-fixing legumes and four different neighbouring species in a biodiversity experiment. Oecologia, 151, 190–205.

Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. Science, 294, 843–845.

Török P, Brudvig LA, Kollmann J, Price JN, Tóthmérész B (2021) The present and future of grassland restoration. Restoration Ecology, 29, e13378.

van der Plas F, Hautier Y, Ceulemans T, Alard D, Bobbink R, Diekmann M, Dise NB, Dorland E, Dupré C, Gowing D, Stevens C (2024) Atmospheric nitrogen deposition is related to plant biodiversity loss at multiple spatial scales. Global Change Biology, 30, e17445.

Volkogon VV, Dimova SB, Volkogon KI, Sidorenko VP, Volkogon MV (2021) Biological nitrogen fixation and denitrification in rhizosphere of potato plants in response to the fertilization and inoculation. Frontiers in Sustainable Food Systems, 5, 606379.

Wang WW, Li MZ, Chen P, Yuan SW, Wang K, Wang SH,

Jiang X (2025) Role of nitrogen cycling functional genes and their key influencing factors in eutrophic aquatic ecosystems. Environmental Reviews, 33, 1–10.

Wang YB, Sun YH, Ding W, Zhang ET, Li WH, Chi YG, Zheng SX (2020) Effects and pathways of long-term nitrogen addition on plant diversity and primary productivity in a typical steppe. Chinese Journal of Plant Ecology, 44, 22–32. (in Chinese with English abstract) [王玉冰, 孙毅寒, 丁威, 张恩涛, 李文怀, 迟永刚, 郑淑霞 (2020) 长期氮添加对典型草原植物多样性与初级生产力的影响及途径. 植物生态学报, 44, 22–32.]

Wang Z, Wang YQ, Ding XK, Wang YJ, Yan ZY, Wang SH (2022) Evaluation of net anthropogenic nitrogen inputs in the Three Gorges Reservoir Area. Ecological Indicators, 139, 108922.

Western D, Mose VN (2021) The changing role of natural and human agencies shaping the ecology of an African savanna ecosystem. Ecosphere, 12, e03536.

Xiang XM, De KJ, Lin WS, Feng TX, Li F, Wei XJ (2025) Effects of warming and nitrogen deposition on species and functional diversity of plant communities in the Alpine meadow of Qinghai-Tibet Plateau. PLoS ONE, 20, e0319581.

Xue LH, Hou PF, Zhang ZY, Shen MX, Liu FX, Yang LZ (2020) Application of systematic strategy for agricultural non-point source pollution control in Yangtze River basin, China. Agriculture, Ecosystems & Environment, 304, 107148.

Yang Y, Chen XL, Liu LX, Li T, Dou YX, Qiao JB, Wang YQ, An SS, Chang SX (2022) Nitrogen fertilization weakens the linkage between soil carbon and microbial diversity: A global meta-analysis. Global Change Biology, 28, 6446–6461.

Yu GR, Jia YL, He NP, Zhu JX, Chen Z, Wang QF, Piao SL, Liu XJ, He HL, Guo XB, Wen Z, Li P, Ding GA, Goulding K (2019) Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade. Nature Geoscience, 12, 424–429.

Yu Z, Liu J, Kattel G (2022) Historical nitrogen fertilizer use in China from 1952 to 2018. Earth System Science Data, 14, 5179–5194.

Yuan JY (2023) Advances in the effects of atmospheric nitrogen deposition on soil microorganism of forest ecosystem. Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition), 45(1), 199–210. (in Chinese) [袁吉有 (2023) 大气氮沉降对森林土壤微生物影响的研究进展. 云南大学学报(自然科学版), 45(1), 199–210.]

Yuan XL, Wang C, Li BY, Wang W, Chen NC (2023) Review of the driving forces and impacts of land use/cover change in the Yangtze River Basin. Geomatics and Information Science of Wuhan University, 48, 1241–1255. (in Chinese with English abstract) [袁晓蕾, 王超, 李柏延, 王伟, 陈能成 (2023) 长江流域土地利用/盖变化驱动力及影响综述. 武汉大学学报(信息科学版), 48, 1241–1255.]

Yuan ZA, Liu XX, Du HR, Zhang MH (2021) Can artificial ecological islands alter the biodiversity of macroinvertebrate? A case study in Fujin National Wetland Park, the Sanjiang Plain, China. Ecology and Evolution, 11, 14988–15003.

Zhang C, Fujiwara M, Pawluk M, Liu HZ, Cao WX, Gao X (2020) Changes in taxonomic and functional diversity of fish communities after catastrophic habitat alteration caused by construction of Three Gorges Dam. Ecology and Evolution, 10, 5829–5839.

Zhang XM, Ren CC, Gu BJ, Chen DL (2021) Uncertainty of nitrogen budget in China. Environmental Pollution, 286, 117216.

Zhang YH, Lü XT, Isbell F, Stevens C, Han X, He NP, Zhang GM, Yu Q, Huang JH, Han XG (2014) Rapid plant species loss at high rates and at low frequency of N addition in temperate steppe. Global Change Biology, 20, 3520–3529.

Zhao BT, Hua CH, Ye CY, Xiong YC, Qian T, Cheng T, Yao X, Zheng HB, Zhu Y, Cao WX, Jiang CY (2025) Research progress on remote sensing monitoring and intelligent decision-making algorithms for rice production. Smart Agriculture, 7(2), 57–72. (in Chinese with English abstract) [赵柄婷, 华传海, 叶晨洋, 熊育春, 钱涛, 程涛, 姚霞, 郑恒彪, 朱艳, 曹卫星, 江冲亚 (2025) 水稻生产遥感监测与智慧决策研究进展. 智慧农业(中英文), 7(2), 57–72.]

Zhou JQ, Wilson GWT, Cobb AB, Yang GW, Zhang YJ (2019) Phosphorus and mowing improve native alfalfa establishment, facilitating restoration of grassland productivity and diversity. Land Degradation & Development, 30, 647–657.

Zhou JZ, Deng Y, Shen LN, Wen CQ, Yan QY, Ning DL, Qin YJ, Xue K, Wu LY, He ZL, Voordeckers JW, Van Nostrand JD, Buzzard V, Michaletz ST, Enquist BJ, Weiser MD, Kaspari M, Waide R, Yang YF, Brown JH (2016) Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. Nature Communications, 7, 12083.

Zhou KY, Xu W, Zhang L, Ma MR, Liu XJ, Zhao Y (2023) Estimating nitrogen and sulfur deposition across China during 2005 to 2020 based on multiple statistical models. Atmospheric Chemistry and Physics, 23, 8531–8551.

Zhou NQ, Wu YH, Cai Y, Min SX (2022) Coupling mechanism of phosphorus and nitrogen, carbon cycles in critical zone of wetland. Journal of Earth Sciences and Environment, 44(1), 91–101. (in Chinese with English abstract) [周念清, 吴延浩, 蔡奕, 闵思贤 (2022) 湿地关键带中磷与氮、碳循环联动耦合机制. 地球科学与环境学报, 44(1), 91–101.]

(责任编委: 张丽梅　责任编辑: 周玉荣)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (2): 25286, pages 1–13
doi: 10.17520/biods.2025286
cstr: 32101.14.biods.2025286

•综述•

城市街区建成环境对生物多样性的影响

陈璐露[1,2], 汤皓婷[1,2], 冷红[1,2*], 袁青[1,2], 杨昕悦[1,2]

1. 哈尔滨工业大学建筑与设计学院, 哈尔滨 150001; 2. 自然资源部寒地国土空间规划与生态保护修复重点实验室, 哈尔滨 150001

摘要: 城市街区作为城市更新的基本单元, 其建成环境对城市生物多样性水平影响显著。近年来, 街区尺度建成环境对城市生物多样性的影响研究逐步增多, 但系统性综述仍显不足。本文通过计量分析, 系统地梳理了2000年1月1日至2025年8月31日中英文文献中城市街区建成环境对城市生物多样性影响的研究趋势与内容特征, 将相关文献中影响城市生物多样性的街区建成环境要素归纳为街区绿地、植被特征、土地利用、三维形态和中介因子5类, 总结了既有研究中的各类影响要素及其影响关系。最后, 结合当前研究的特征及不足, 提出揭示街区三维形态对城市生物多样性的影响机制、探索人类活动对二者影响的中介效应、探讨气候因子对二者关系的调节作用及分类制定城市街区的精细化更新导则与标准等研究展望, 旨在为面向城市生物多样性提升的城市街区空间规划与更新提供理论基础。

关键词: 城市街区; 建成环境; 城市生物多样性; 影响要素; 研究展望

陈璐露, 汤皓婷, 冷红, 袁青, 杨昕悦 (2026) 城市街区建成环境对生物多样性的影响. 生物多样性, 34, 25286. doi: 10.17520/biods.2025286; cstr: 32101.14.biods.2025286.

Chen LL, Tang HT, Leng H, Yuan Q, Yang XY (2026) Impacts of urban block built environments on biodiversity—A review and outlook. Biodiversity Science, 34, 25286. doi: 10.17520/biods.2025286; cstr: 32101.14.biods.2025286.

Impacts of urban block built environments on biodiversity—A review and outlook

Lulu Chen[1,2], Haoting Tang[1,2], Hong Leng[1,2*], Qing Yuan[1,2], Xinyue Yang[1,2]

1 *School of Architecture and Design, Harbin Institute of Technology, Harbin 150001, China*

2 *Key Laboratory of National Territory Spatial Planning and Ecological Restoration in Cold Regions, Ministry of Natural Resources, Harbin 150001, China*

ABSTRACT

Background: With the accelerating pace of global urbanization, urban biodiversity is facing increasingly severe challenges, including habitat loss, ecological fragmentation, and the decline of native species. As the fundamental spatial and functional unit of urban spatial structure and ecological system, urban blocks not only support residential, commercial, and social functions, but also serve as critical interfaces where the built environment interacts with ecological systems. They play a vital role in maintaining ecosystem services, supporting habitat provision, and shaping local biodiversity patterns. In recent years, as urban regeneration progresses, how to effectively embed biodiversity enhancement goals into spatial planning at the scale of urban block has become a pressing and central issue in the field of urban ecological planning and sustainable design.

Aims & Methods: While studies examining the impacts of urban block built environments on urban biodiversity have increased in recent years, systematic reviews and integrative theoretical frameworks remain insufficient, that constraining theoretical development. To address this gap, this study conducts a bibliometric and content-based review of relevant domestic and international research, and categorizes built environment factors affecting urban biodiversity at the block scale into five categories: block green space, vegetation characteristics, land use, 3D morphology, and mediating factors (human activity and climatic factors). Based on this framework, the study comprehensively

收稿日期 Received: 2025-07-20; 接受日期 Accepted: 2025-11-03

基金项目: 国家自然科学基金(52308059; 52278056)、中国博士后科学基金面上项目(2023M730861)、黑龙江省哲学社会科学研究规划项目(22GLC275)、黑龙江省自然科学基金(LH2023E050)和黑龙江省博士后面上项目(LBH-Z22158) Supported by the National Natural Science Foundation of China (52308059; 52278056), the General Program of China Postdoctoral Science Foundation (2023M730861), the Heilongjiang Provincial Philosophy and Social Sciences Research Planning Project (Grant No. 22GLC275), the Natural Science Foundation of Heilongjiang Province (LH2023E050), and the Heilongjiang Provincial Postdoctoral General Program (Grant No. LBH-Z22158)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hitlaura@126.com

summarizes various impact factors and their relationships identified in existing research.
Review Results: Findings reveal three key discoveries: (1) the urban block scale is critically important for biodiversity research, exhibiting distinct characteristics that differentiate it from other spatial scales; (2) the urban block built environment influences biodiversity through both direct and indirect pathways, creating complex impact mechanisms; (3) human activity in urban blocks demonstrates significant mediating effects, while climate factors play important moderating roles in shaping biodiversity patterns, suggesting these interactive effects warrant in-depth future investigation.
Perspectives: Based on this, the study proposes four major directions for future research: (1) deepening research on the impacts of block 3D morphology on urban biodiversity; (2) revealing mediating effects of human activities at block scale; (3) exploring regulatory mechanisms of climate factors on biodiversity patterns; (4) developing differentiated guidelines and standards for refined urban block regeneration. This review aims to provide a systematic theoretical foundation for urban block spatial planning oriented toward biodiversity enhancement, and to promote the construction of urban spatial systems characterized by ecological resilience and integration with nature.
Key words: urban block; built environment; urban biodiversity; impact factors; research outlooks

城市生物多样性水平是衡量城市“人与自然和谐共生”的标志性指标(姜雪原等, 2025)。然而, 城市建设改变了城市生物的栖息环境, 削弱了生物群落对环境变化的适应能力, 导致了城市生物多样性水平下降(干靓, 2018)。城市街区既是介于城市和建筑之间的中观尺度, 也是城市生物的基本生境单元, 其建成环境特征显著影响城市生物多样性水平(王晓俊和王建国, 2025)。在美丽城市建设和城市更新背景下, 城市街区更新行动是将城市生物多样性提升目标落实于空间规划实施中的重要契机(苏荣菲等, 2023)。因此, 探究城市街区建成环境对生物多样性的影响, 对于城市生物多样性保护与提升具有重要的科学价值与实践意义。

当前城市建成环境与城市生物多样性的研究综述多集中在生物学和生态学领域, 主要关注城市尺度的生物多样性评价、空间分布格局以及区域性保护策略(王海洋等, 2023; 罗聘杰等, 2024; 干靓等, 2025)等。近年来, 规划领域中针对城市街区建成环境对生物多样性影响的研究逐步增加, 但研究对象多集中于生态要素(干靓等, 2019), 对街区人工结构及空间形态要素的研究相对不足。尽管相关研究数量有所增长, 但仍缺少对既有研究成果的系统综述, 导致对城市街区区别于其他尺度的关键影响要素及其作用机制的认知存在不足。街区尺度与其他尺度空间对城市生物多样性影响的最大差异, 在于街区尺度受到更为直接的人类活动与人工结构的影响(曹朔等, 2024), 使得仅考虑宏观生态要素的研究, 难以充分揭示城市街区建成环境对生物多样性的影响机制(李梦芸, 2025)。因此, 亟需以城市街区建成环境影响的独特性为线索, 对城市街区建成环境对生物多样性的影响研究脉络、演进趋势及关键问题进行深入梳理与展望。

鉴于此, 本文总结了城市街区建成环境影响生物多样性研究的必要性, 包括街区尺度在城市生物多样性研究与实践的作用与价值, 以及城市街区建成环境对生物多样性的独特影响; 进而对2000年起城市街区建成环境对生物多样性影响的中英文文献进行计量分析, 归纳研究其发展阶段及内容特征并分类总结既有研究中影响城市生物多样性的街区建成环境要素及其影响关系; 在此基础上, 探讨城市街区建成环境对生物多样性影响研究的未来展望, 以期从理论角度助推城市生物多样性提升目标落实到城市更新实践。

1 城市街区建成环境影响生物多样性的研究必要性

1.1 城市街区对城市生物多样性的研究起到承上启下的作用

本文所指的城市街区, 即“urban block”, 是由城市道路、河流、绿化带、围墙等边界要素划分形成的城市基本空间单元, 中文语境中亦可称为“街坊”[①]。地域、功能或年代等多种因素均会影响街区的尺度, 综合相关研究发现现有城市街区尺度一般为150–1,000 m (刘晖等, 2021)。

城市街区的尺度与城市中留鸟、小型哺乳动物和昆虫等常见城市生物的扩散距离相近(曹朔等,

① 李炬 (2014) 西安市明城区街区形态的类型化基础研究. 硕士学位论文, 西安建筑科技大学, 西安.

表1　常见城市生物多样性指示物种扩散距离
Table 1　Dispersal distances of common urban biodiversity indicator species

指示类群 Indicator species	适宜扩散距离 Suitable dispersal distance	注释 Description	参考文献 Reference
城市留鸟 Urban resident birds	≈ 400–900 m	生境斑块间适宜扩散距离，多用于连通性阈值 Characteristic inter-patch dispersal distance; commonly adopted as a threshold in connectivity analyses	Korsten et al., 2013; 杨天翔等, 2013; 胡灿实, 2016
小型哺乳动物 Small mammals	≈ 200 m	作为步石、廊道间距的重要参考 Key design parameter for determining the spacing of ecological stepping-stones and corridors	Van Rossum et al., 2011
节肢动物 Arthropods	50–150 m	传粉服务半径与步石间距设计依据 Empirical basis for delineating pollination service radius and the spacing of habitat stepping-stones	Van Rossum & Triest, 2010
植物繁殖体 Plant propagules	通常数百米 Typically several hundred meters	风力或动物携带扩散的一般尺度 Typical dispersal scale via anemochory or zoochory	刘明宇和唐毅, 2018

2023)，见表1。此外，研究表明城市生物多样性具有明显的尺度依赖性和空间分异特征(Villaseñor et al., 2021)，街区具有承载建筑和组团绿地等微生境，以及向外辐射城市生态网络的功能，是衔接各个尺度栖息地的关键(游巍斌等, 2023)。

1.2　街区尺度城市生物多样性研究的政策引导与实践价值

城市街区是将城市生物多样性保护与提升落实到规划实践中的基本空间单元。第一，通过开展各类街区尺度空间的“美丽细胞”建设实现生物多样性保护，是美丽城市建设实施方案①的任务之一。第二，城市更新行动②通过对城市街区的土地利用变更、空间形态与蓝绿基础设施优化建设，提升城市生物栖息地质量，为城市街区的生物多样性保护目标落实于空间规划实践提供了重要契机(卢晓强等, 2025)。

1.3　城市街区建成环境对生物多样性存在独特影响

街区尺度建成环境对城市生物多样性的影响要素及关系与其他尺度截然不同(Fritze et al., 2025)。城市街区空间是最能够直接反映城市建成环境、生物多样性与人的相互关系的研究尺度(尹杰等, 2023)。相比于宏观尺度的城市建设行为，街区人类活动对城市生物多样性的干扰最为直接且便于研究(Keck et al., 2025)。街区建成环境可以影响城市生物的栖息地、生活习性和物种组成，进而影响城市生物多样性(张梦等, 2025)。同时，城市街区的三维形态为城市生物多样性提供了特殊的贡献。多数研究认为街区建筑高度及建筑立面特征显著影响生物多样性水平，其影响程度可能远超宏观城市景观与土地利用格局(Strohbach et al., 2013; Amaya-Espinel et al., 2019)。而城市街区的周边道路及相邻街区均对其产生了一定的外围边界影响，具有一定的特殊性(Kroeger et al., 2022)。此外，街区建成环境的差异可以通过改变局部微气候(邓寄豫和郑炘, 2017; 曹朔等, 2024)，从而影响街区植物群落的构成与动物的栖息适应性(Muniz-Gäal et al., 2020; 胡凤宁和周亮, 2023)。

2　研究发展阶段

2.1　检索信息与过程

本文首先对2000年1月1日至2025年8月31日收录于Web of Science数据库的英文文献和中国知网数据库的中文文献，对标题、摘要和关键词进行检索，检索了城市生物多样性和城市街区建成环境2个研究方向，其中特别纳入了“生境”“栖息地”“habitat”3个与生物多样性密切相关的检索词。其次去除重复文献，保留相关性较高的1,094篇文献，采用Citespace软件分析研究趋势与现状，总结这些研究的发展阶段与内容特征。再次筛选文献，保留高质量文献，精读摘要与关键词，选择具有明确城市生物多样性和街区建成环境指标，且分析了二者之间的影响关系的非综述文献，最终保留146篇。最后，精读146篇文献，按照影响要素的类型进行分类与量化(附录1)。

① 生态环境部、中共中央宣传部、国家发展和改革委员会、工业和信息化部、财政部、自然资源部、住房城乡建设部、交通运输部、文化和旅游部、中国人民银行、国家数据局制定的《美丽城市建设实施方案》的通知. https://www.mee.gov.cn/xxgk2018/xxgk/xxgk03/202501/W020250117579921453515.pdf.
② 中共中央办公厅 国务院办公厅发布的《关于持续推进城市更新行动的意见》. https://www.gov.cn/zhengce/202505/content_7023880.htm.

2.2 研究发展阶段

2.2.1 英文文献研究发展阶段

城市街区建成环境与生物多样性的相关研究起步于21世纪初, 研究进展与国际政策和各国城市化进程密切相关, 可分为以下3个阶段(图1)。(1)萌芽期(2000–2008年): 受1992年签订的《生物多样性公约》(United Nations, 1992)及后续各国政策的影响, 学界开始了城市街区与生物多样性的相关研究。(2)缓慢发展期(2008–2013年): 2008年《生物多样性公约》第九次缔约方大会将城市生物多样性保护列入全球战略中, 并强调私人绿地及住宅花园等街区空间对城市生物多样性的支持作用(https://www.cbd.int/decision/cop/?id=11671)。学界也开始对二者的关联进行研究(Emilsson et al., 2013), 英国、北欧等发文热点地区制定了多项城市街区的生物多样性保护政策(TCPA, 2004; CPDH, 2010)。(3)多元探索期(2014年至今): 2014年起, 欧洲、新加坡等地区出台了大量以生物多样性保护为目标的街区绿地、建筑设计导则等(UNI, 2015; Carley et al., 2016), 学界开始从街区绿地、植被结构、建筑立面等多方面探究其与生物多样性的影响关系(Chang et al., 2017; Yang et al., 2019)。

2.2.2 中文文献研究发展阶段

2012年起, 中文研究开始关注城市建成环境对生物多样性的影响, 但多集中于生态网络和海绵城市建设等宏观议题(陈晓菲, 2015), 只是将城市街区生物多样性保护作为具体举措之一。2016年《全国城市生态保护与建设规划(2015–2020)》首次提出将城市生物多样性保护纳入我国城市生态建设的工作目标, 推动了城市生物多样性相关研究的稳步发展, 更多的学者开始关注街区尺度的生物多样性研究。2023年, 我国住房城乡建设部进一步推进精细化城市设计, 探索建筑、住区及其他类型街区与城市生物多样性关联的研究大幅增长。

总体上, 中英文文献发文趋势均逐步增多(图1)。值得注意的是, 中英文相关研究发文量均在2020年出现低谷, 其原因并非相关研究减少, 而是“生物多样性”一词逐步被“亲生物” “生物友好”等关

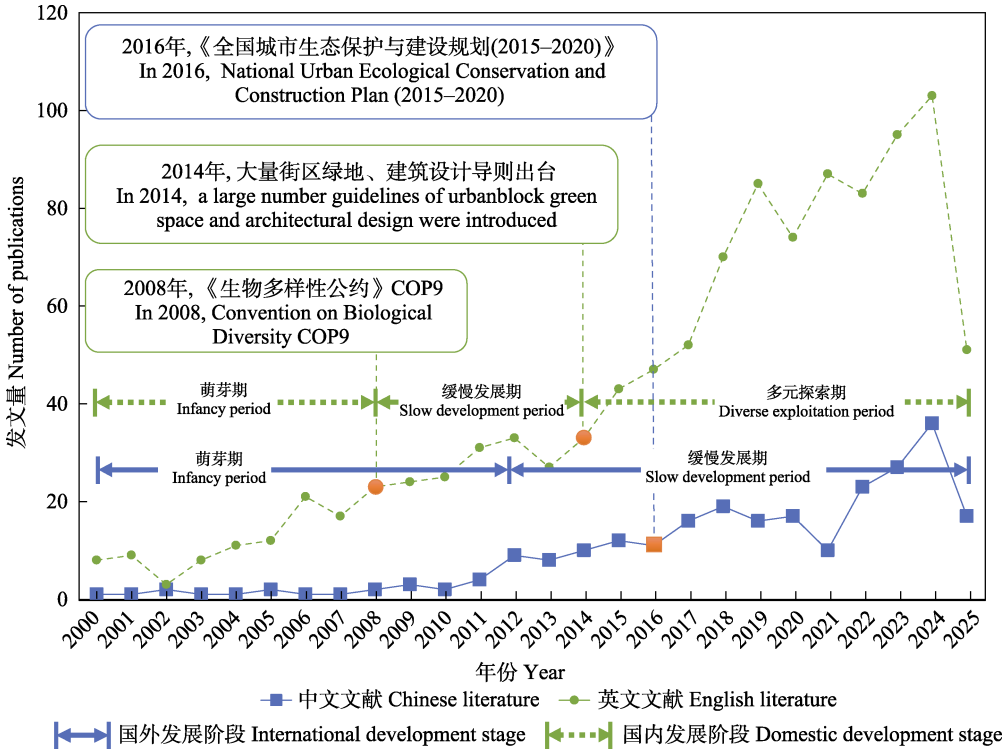


图1 文献时间分布与城市街区建成环境对生物多样性影响研究的发展阶段

Fig. 1 Temporal distribution of relevant literature and development phases of research on the impacts of urban block built environment on biodiversity

① 2016年12月6日《全国城市生态保护与建设规划(2015–2020年)》. http://www.caep.org.cn/yclm/sewhbgh/sywwrjp_22031/2018 12/W020181227588849790425.pdf.
② 2023年7月5日《住房城乡建设部关于扎实有序推进城市更新工作的通知》. https://www.mohurd.gov.cn/gongkai/zc/wjk/art/2023/art_17339_772985.html.

键词替代(Panlasigui et al., 2021)。

2.3 关键词及研究内容特征

从中英文文献的关键词聚类及时间分布可以看出(附录2, 附录3), 中英文的研究内容与发展趋势相近。高频关键词从“生态廊道” “景观格局” “海绵城市” “生态城市”等宏观要素, 演变为“建筑密度” “城市街区” “垂直绿化”等街区尺度要素, 这表明研究已从探究城市空间结构与生物群落的关系, 逐步聚焦于街区建成环境要素与城市生物多样性的关联研究, 但研究内容多集中于个别街区建成环境特征与城市植物的关系探索。值得注意的是, “城市更新” “街区规划”等关键词的出现, 表明了学界开始探索以城市生物多样性保护与提升为导向的城市街区更新方法与路径。

此外, “气候” “气候变化” “微气候” “人类干扰”等关键词的出现, 标志着学界开始注意到气候与人类活动等非空间要素对城市街区建成环境与生物多样性关系的间接影响。

3 城市街区建成环境影响城市生物多样性的研究进展

本文以筛选出的146篇文献为基础数据, 首先归纳街区绿地、植被特征、土地利用、三维形态4类城市街区建成环境影响要素及其对城市生物多样性的影响关系(表2), 其次综述了人类活动和气候两类中介因子于二者影响关系中产生的作用(表3)。

3.1 街区绿地

街区绿地是城市生物的重要栖息地, 其规模、形状指数、空间连通性和立体绿化等表征指标对城市生物多样性水平影响较大。其中, 绿地破碎度与城市生物多样性呈负相关, 其他指标为正相关(表2)。

一些研究表明, 部分指标对城市生物多样性的影响存在一定的阈值, 表明了其影响关系的复杂

表2 城市街区建成环境对生物多样性的影响要素及其影响关系

Table 2 Impact factors of urban block built environment on biodiversity and their relationships

影响要素 Impact factors	影响指标 Indicators	影响关系 Impact relationships	代表文献 Representative literature
街区绿地 Block green space	绿地规模 Green space area	正向 Positive	Strohbach et al., 2013
	形状指数 Shape index	正向 Positive	Wong et al., 2023
	连通性 Connectivity	正向 Positive	Beninde et al., 2015
	屋顶绿化面积 Green roof area	正向 Positive	Lee & Lin, 2015
	垂直绿化面积 Vertical greening area	正向 Positive	卢晓强等, 2025
	破碎度 Fragmentation	负向/非线性 Negative/nonlinear	Saeki et al., 2020
植被特征 Vegetation characteristics	种植密度 Planting density	正向 Positive	da Silva et al., 2021
	植物物种丰富度 Plant species richness	正向 Positive	da Silva et al., 2021
	冠层覆盖度 Canopy coverage	双向/非线性 Bidirectional/nonlinear	Scherber et al., 2014; Muvengwi et al., 2022
	层次结构复杂度 Hierarchical complexity	复杂影响, 因物种而异 Complex effects, varying by species	干靓等, 2018; Buron et al., 2022
土地利用 Land use	建筑密度 Building density	负向/非线性 Negative/nonlinear	Liu et al., 2023
	道路密度 Road density	负向 Negative	Norton et al., 2023
	容积率 Plot ratio	负向 Negative	Curzel et al., 2021
	土地利用类型多样性 Land-use diversity	正向/非线性 Positive/nonlinear	Chang et al., 2022; Muvengwi et al., 2022
三维形态 3D morphology	街道宽度 Street width	负向 Negative	Tian et al., 2024
	街区高宽比 Block height-to-width ratio	负向 Negative	林定等, 2023
	玻璃幕墙面积 Glass curtain wall area	负向 Negative	Marzluff & Ewing, 2008
	平均建筑高度 Average building height	负向 Negative	Curzel et al., 2021
	屋顶面积 Roof area	正向 Positive	Williams et al., 2014
	阳台面积 Balcony area	正向 Positive	Williams et al., 2014
	立面凹凸度 Facade protrusion	正向 Positive	毕凌岚等, 2023
	材质粗糙度 Material roughness	正向 Positive	毕凌岚等, 2023

表3 城市街区建成环境影响生物多样性的人类活动要素及其影响关系
Table 3 Human activity factors of urban block built environment on biodiversity and their relationships

人类活动要素 Human activity factors	影响关系 Impact relationships	代表文献 Representative literature
绿地管理强度 Green space management intensity	非线性 Nonlinear	Li et al., 2019; 刘昌等, 2024
绿化施药行为 Landscape maintenance spraying	负向 Negative	Guo et al., 2024
绿化修剪频率 Landscape pruning frequency	负向 Negative	Guo et al., 2024
养宠行为 Pet owning	负向 Negative	Kristancic et al., 2022
弃养宠物行为 Pet abandoning	负向 Negative	Trouwborst et al., 2020
行人流量 Pedestrian traffic	复杂影响, 因物种而异 Complex effects, varying by species	Villegas & Garitano-Zavala, 2010; Tian et al., 2024
噪音水平 Noise level	负向/非线性 Negative/nonlinear	Francis, 2015; Barbosa et al., 2020
夜间照明强度 Night illumination intensity	负向 Negative	张梦等, 2025

性。例如, 一项德国的研究表明, 每新增150 m^2以上的具有良好植被状况的街区绿地, 就能支持至少1种新增鸟类物种的出现, 反映了城市街区绿地的生物多样性支持作用(Strohbach et al., 2013); 也有研究表明, 当城市街区的绿地破碎化程度过高时, 地面蜗牛种群数量反而可能因为缺少捕食者而增加(Saeki et al., 2020); 还有研究认为在屋顶设置蜜源植物面积不小于25 m^2时, 能够显著增加蝴蝶的数量(Lee & Lin, 2015)。

目前, 提升和保护城市生物多样性的街区设计导则日益增多, 并对街区绿地的各项指标进行了细化要求, 促进规划实施(董菁等, 2024)。有研究建议, 应建设生境花园, 以补充街区绿地, 并作为生物多样性保护策略纳入城市更新实践(苏荣菲等, 2023)。

3.2 植被特征

街区的植被特征被认为是影响城市生物多样性的关键要素。研究表明植物物种丰富度、种植密度、与城市生物多样性水平呈正相关, 层次结构复杂度与城市生物多样性呈现复杂影响, 而冠层覆盖度则与城市生物多样性水平呈现出非线性影响, 存在一定的阈值(表2)。一项研究显示乔木冠层覆盖度达到70%时, 访花类昆虫多样性随冠层覆盖度的提升而降低(Scherber et al., 2014); 而另一项研究则认为过高的植被覆盖度会导致街区通风与日照受限, 对部分物种多样性造成不利影响(Muvengwi et al., 2022)。

此外, 不同功能群的物种对城市街区的植被层次结构的响应也不尽相同, 例如密林性鸟类则对城市街区的乔木层及地被层反应强烈(干靓等, 2018); 猛禽、杂食和洞穴筑巢类动物则对植被层次结构复杂的城市街区空间更为敏感(Buron et al., 2022)。

3.3 土地利用

3.3.1 开发强度

部分研究证明了街区开发强度中的容积率、建筑密度和道路密度指标对城市生物多样性产生负影响(表2)。街区建筑密度和道路密度的上升易导致生境破碎与生态连通性降低, 从而压制局域物种多样性。有研究表明, 建筑密度大于17%时, 其对本地植物丰富度呈负相关, 然而对非本地物种丰富度有正面影响(Liu et al., 2023)。

值得注意的是, 街区开发强度对城市生物多样性的影响存在阈值效应, 中等开发强度的城市街区可以一定程度上促进城市生物多样性(Chang et al., 2022), 而小型城市肉食动物通常表现出适应中等程度, 而回避高度开发的城市街区(Bouyer et al., 2015)。

3.3.2 土地利用类型

街区的土地利用类型对城市生物多样性呈现出复杂影响(表2)。第一, 多数研究认为土地利用类型的多样性能够促进城市生物多样性(Muvengwi et al., 2022), 有研究进一步指出混合度适中的街区支持更高的植物多样性, 呈现出阈值效应(Chang et al., 2022)。第二, 土地利用类型的变化会改变物种构成及作用关系, 进而抑制城市生物多样性(林龙晖等, 2025)。第三, 研究表明不同土地利用类型街区的生物多样性水平呈现明显的功能梯度: 由城市绿地、低密度居住区、高密度居住区、商业区到工业区逐级递减(Afrifa et al., 2023)。有研究指出当高密度居住街区绿地比例达20%时, 适度增加街区建筑数量能够提升生物多样性(Fidino et al., 2021), 商业街区

的高建筑面积比例显著抑制郊区适应性鸟类多样性(McNair, 2023), 而工业街区虽生物多样性较差, 但其大面积空地具有潜在的生态潜力(Yasin et al., 2025)。此外, 混合型街区内, 不同的用地对城市生物多样性呈现差异化影响, 例如单一街区内的居住用地比例越高、裸土面积越大, 更有利于鸟类物种丰富度(Ortega-Álvarez & MacGregor-Fors, 2009); 相反, 单一街区内的商业用地比例越高则抑制城市生物多样性(马尚飞等, 2025)。

3.4 三维形态

3.4.1 街谷形态

街谷形态可能通过改变光照、通风和生存空间, 对城市生物多样性产生潜在影响。其中, 街道宽度、街区高宽比和平均建筑高度与城市生物多样性呈负向影响(表2)。同时, 在不同的空间开放程度下, 城市物种对街区其他影响要素的响应存在显著差异, 例如在建筑密度高、空间局促的街区中, 绿地的空间配置更为重要(王晶等, 2009), 而在空间开放程度较差时, 植被覆盖度的增加不会促进城市生物多样性, 甚至起抑制作用(Muvengwi et al., 2022)。

3.4.2 建筑立面特征

单体建筑的立面和屋顶的凹凸结构以及材质粗糙度对城市生物多样性的影响呈正相关, 而玻璃幕墙面积则呈负向影响(表2)。建筑立面的凹凸结构, 如建筑功能构件与设备构件的挑出与内陷(附录4, 附录5), 以及粗糙的建筑立面材质可为小型城市生物搭建垂直食物链与庇护所(Williams et al., 2014)。高密度街区常用的大面积玻璃幕墙具有强反射特征, 大幅提高了鸟撞风险, 是城市生物多样性的关键负面因子(Marzluff & Ewing, 2008)。2022年新加坡出台的《鸟类安全建筑指南》(NPBS, 2022)规定, 对街区40英尺内的玻璃幕墙进行更新, 确保其至少95%的面积进行了鸟类防撞安全处理。

3.5 中介因子

3.5.1 人类活动

146项研究中有20项探究了街区人类活动对城市生物多样性的影响, 其中有9项研究明确指出人类活动在二者影响中起到了中介作用(Keck et al., 2025), 其中绿化施药行为和修剪频率、养宠行为、弃养宠物行为和夜间照明强度与城市生物多样性呈负相关。而绿化管理强度和噪音水平与街区物种丰富度存在非线性影响(表3)。例如, 当环境噪声超过40分贝时, 物种数量显著下降(Barbosa et al., 2020)。此外, 动物更倾向于在行人流量较小的街区停留(Tian et al., 2024), 但有研究发现高度依赖人类的动物物种, 其多样性与街区行人及机动车交通流量呈正相关, 尤其是城市鸟类(Villegas & Garitano-Zavala, 2010)。

3.5.2 气候因子

146项研究中有23项考虑了气候因子在二者影响中的中介与调节作用, 涉及地域气候的12项, 微气候8项, 气候变化与极端气候灾害3项。

不同的气候区中, 同一街区建成环境要素对城市生物多样性的影响存在一定差异。例如, 寒冷地区城市街区的乔木冠层覆盖度越低, 阳光暴露度越高, 城市生物多样性越高(Thompson et al., 2022); 而在热带地区, 街区乔木冠层覆盖度越高, 庇荫面积越大, 热敏感物种的多样性越高(Zheng et al., 2023)。

不同季节与物候期中, 同一街区建成环境要素对城市生物多样性的影响依旧存在差异(殷鲁秦等, 2025)。例如低速街道空间的留鸟多样性高于高速街道空间, 且秋冬季差异尤为显著(Leveau & Leveau, 2020)。同一物候期, 候鸟多集中于植被覆盖度较高的街区(Amaya-Espinel & Hostetler, 2019), 受建筑密度的影响远高于留鸟(Zúñiga-Vega et al., 2019)。

不同的街区建成环境导致日照水平、平均温度、相对湿度、平均风速指标的垂直分区差异, 改变动物活动模式和栖息习惯, 对不同物种的多样性影响各不相同(干靓, 2018)。此外, 多项研究认为长期气候变化与极端气候灾害会改变城市动物的繁殖时间或植物的生长周期, 与城市生物多样性呈显著负相关(Burley et al., 2019; Mi et al., 2023)。已有研究开始探索制定面向植物多样性保护的气候适应性城市规划与更新框架(Shen et al., 2024)。

4 城市街区建成环境影响生物多样性的研究展望

基于既有研究的综述, 可以发现城市街区建成环境对生物多样性的影响是多因素交互影响的过程(图2)。未来需开展更具深度的研究, 以揭示二者之间的复杂影响机制。

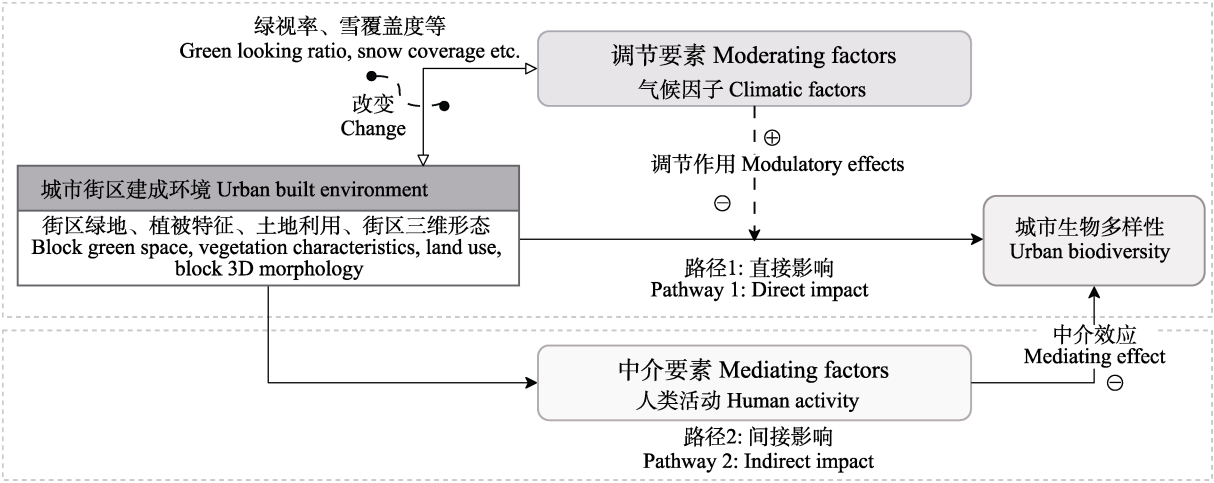


图2　城市街区建成环境对生物多样性的影响框架。⊕表示正向影响; ⊖表示负向影响。

Fig. 2　Conceptual framework of the impact of urban block built environment on biodiversity. ⊕ indicates a positive impact; ⊖ indicates a negative impact

4.1　揭示街区三维形态对城市生物多样性的影响机制

由于城市街区三维形态的更新与改造具有较强的规划实施性(王晓俊和王建国, 2025), 因此, 街区三维形态是探索城市建成环境与生物多样性关系的重要对象。通过文献梳理发现既有研究还存在以下不足: 第一, 尽管针对街区三维形态的相关研究已经从平面空间结构特征深化至三维形态特征, 但对街区建筑格局指标关注较少。第二, 三维形态数据受到精度与量化难度的限制, 现有研究多关注通过微气候调控影响植物多样性的间接作用(Tian et al., 2024), 对动物多样性研究较少。第三, 多项研究指出街区三维形态对城市生物多样性的影响存在阈值, 但缺乏更为精准的阈值计算。

因此, 未来研究应利用Segment Anything Model (SAM)等图像大模型、激光雷达、无人机航拍与街景图像识别等技术拓宽三维形态数据的来源, 结合Fragstats软件、计算机视觉与机器学习模型精细提取并量化建筑立面特征和建筑格局等精细化指标, 并拓展至其与动物多样性的关系研究。

4.2　探索人类活动对二者影响的中介效应

已有研究证实城市街区建成环境不仅对城市生物多样性产生直接影响, 还通过影响人类活动等多种中介要素产生间接影响(图2)。但已发现的中介要素较为有限, 其效应特征尚未厘清。如噪声、光污染、行人流量和管理水平等中介要素在不同情境下可能对生物多样性产生正负不一的影响(Li et al., 2019)。因此, 未来应该深入探索街区建成环境与生物多样性之间的多种影响路径, 可以采用基于Cox回归的中介效应检验模型等, 挖掘潜在中介变量, 量化其作用方式、边界效应与影响阈值等, 深入揭示中介效应。

4.3　探讨气候因子对二者关系的调节作用

既有研究表明地域气候与街区微气候作为调节因素, 作用在城市街区建成环境对生物多样性的影响之上。此外, 气候变化和极端天气影响街区微气候, 导致如高温热环境、频繁内涝等现象, 对城市生物多样性水平产生较大影响, 均证明了从气候视角开展街区建成环境对生物多样性的影响研究的必要性。然而, 由于跨气候区的调研难度较大、三者的调节关系复杂程度大, 因此相关研究的数量和深度均显不足。当前研究中对于城市街区建成环境、气候因子与生物多样性三者间的作用机制尚不清晰, 其调节路径仍不明确(图2)。

未来研究应结合长时期的生物多样性监测数据, 量化分析地域气候与街区微气候、长期气候变化对城市街区建成环境与生物多样性影响关系的调节强度和阈值范围, 建立街区空间形态指标与微气候参数的定量关系模型(Gong et al., 2023), 并进一步制定面向城市生物多样性提升的城市街区规划与设计框架, 同时探索如何应对气候变化与极端气候灾害对城市生物多样性带来的影响。

4.4 分类制定城市街区的精细化更新导则与标准

不同土地利用类型街区的城市生物多样性水平与潜力差异较大, 其侧重的关键建成环境要素、城市生物多样性提升目标与具体提升途径均有显著差异。然而, 相关研究对不同类型街区影响城市生物多样性的关键建成环境指标及其阈值效应探索尚浅, 缺少能够直接指导导则标准制定的量化研究。此外, 既有研究中缺少针对不同类型街区的城市生物多样性保护与提升的空间规划实施的途径探索。

未来研究首先应该通过模拟研究, 为不同类型街区制定针对性的生物多样性保护和提升目标, 例如居住用地、绿地与广场用地应以生物多样性提升为主, 而工业用地则应以修复为主(甘文泉等, 2025)。其次可结合机器学习、遗传算法和生成式人工智能等模型, 量化不同类型街区建成环境要素对生物多样性的影响阈值, 并构建多目标优化的城市街区建成环境组合模式及配置方案。同时揭示街区建成环境要素对城市生物多样性的影响机制, 探讨街区周边用地的不同类型、街区边缘与核心干扰强度是否对城市生物多样性水平产生差异化影响。最后应选取生物多样性友好型城市的典型街区单元, 例如居住街区、商业街区、绿地与广场、混合街区等, 结合不同类型街区的城市生物多样性保护和提升目标与量化研究成果, 分类制定面向城市生物多样性保护与提升的城市街区规划设计导则与标准, 助推美好城市建设。

5 结语

我国生物多样性保护行动和法规政策日趋完善, 但对城市生物多样性在城市街区空间规划领域的研究尚浅。城市街区是生物多样性友好型城市的关键单元, 其研究应成为未来城市生态学与城乡规划学融合的前沿方向。

尽管本文较全面地总结了中英文文献中城市街区建成环境对城市生物多样性影响的研究, 但不同的检索词可能导致文献检索结果存在差异, 后续可以深化有关城市街区建成环境要素的检索词。此外, 本文仅初步介绍该领域的研究进展, 未来可以探讨国内外与城市生物多样性保护提升相关的城市街区规划实践措施和政策、导则等的研究进展, 更加全面地支撑空间规划和城市更新的实施。

致谢: 审稿专家和责任编委老师对本文提出了建设性意见, 这些宝贵意见对于提升本文质量有重要作用, 谨此表示衷心感谢。

ORCID

陈璐露 https://orcid.org/0000-0003-3198-3444
汤皓婷 https://orcid.org/0009-0004-6335-7012
冷红 https://orcid.org/0000-0002-2869-3940
袁青 https://orcid.org/0009-0002-4151-7228
杨昕悦 https://orcid.org/0009-0003-5661-1257

参考文献

Afrifa JK, Monney KA, Deikumah JP (2023) Effects of urban land-use types on avifauna assemblage in a rapidly developing urban settlement in Ghana. Urban Ecosystems, 26, 67–79.

Amaya-Espinel JD, Hostetler ME (2019) The value of small forest fragments and urban tree canopy for Neotropical migrant birds during winter and migration seasons in Latin American countries: A systematic review. Landscape and Urban Planning, 190, 103592.

Amaya-Espinel JD, Hostetler ME, Henríquez C, Bonacic C (2019) The influence of building density on Neotropical bird communities found in small urban parks. Landscape and Urban Planning, 190, 103578.

Barbosa KVC, Rodewald AD, Ribeiro MC, Jahn AE (2020) Noise level and water distance drive resident and migratory bird species richness within a Neotropical megacity. Landscape and Urban Planning, 197, 103769.

Beninde J, Veith M, Hochkirch A (2015) Biodiversity in cities needs space: A meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. Ecology Letters, 18, 581–592.

Bi LL, Wu YJ, Zhou HN (2023) Guided research on bio-friendly planning and construction based on symbiotic city theory—Taking Chengdu as an example. Urban Environment Design, (1), 334–340. (in Chinese with English abstract) [毕凌岚, 吴莹婕, 周和宁 (2023) 基于共生城市理论的生物友好规划建设导引研究——以成都为例. 城市环境设计, (1), 334–340.]

Bouyer Y, Gervasi V, Poncin P, Beudels-Jamar RC, Odden J, Linnell JDC (2015) Tolerance to anthropogenic disturbance by a large carnivore: The case of Eurasian *Lynx* in south-eastern Norway. Animal Conservation, 18, 271–278.

Burley H, Beaumont LJ, Ossola A, Baumgartner JB, Gallagher R, Laffan S, Esperon-Rodriguez M, Manea A, Leishman MR (2019) Substantial declines in urban tree habitat predicted under climate change. Science of the Total Environment, 685, 451–462.

Buron R, Hostetler ME, Andreu M (2022) Urban forest fragments vs residential neighborhoods: Urban habitat preference of migratory birds. Landscape and Urban Planning, 227, 104538.

Cao S, Chen Y, Xu BW, Qiu XW, Liu H (2024) Case and corollaries on the construction of block-scale habitat network in Xi'an. Chinese Landscape Architecture, 40(5), 104–110. (in Chinese with English abstract) [曹朔, 陈宇, 许博文, 邱雪玮, 刘晖 (2024) 西安市街区尺度生境网络构建的案例与思考. 中国园林, 40(5), 104–110.]

Cao S, Liu H, Chen Y, Xu BW (2023) The gradient analysis of distance threshold of green space landscape connectivity at block scale in Xi'an. Chinese Landscape Architecture, 39(9), 61–66. (in Chinese) [曹朔, 刘晖, 陈宇, 许博文 (2023) 西安市街区尺度绿色空间景观连接度距离阈值的梯度分析. 中国园林, 39(9), 61–66.]

Carley JR, Klem D Jr, Lapp A, Bradshaw B, Rosario HD, Hong J (2016) Bird-Friendly Best Practices Glass. https://www.toronto.ca/wp-content/uploads/2017/08/8d1c-Bird-Friendly-Best-Practices-Glass.pdf. (accessed on 2025-05-20)

Chang CR, Chien HF, Shiu HJ, Ko CJ, Lee PF (2017) Multiscale heterogeneity within and beyond Taipei city greenspaces and their relationship with avian biodiversity. Landscape and Urban Planning, 157, 138–150.

Chang MY, Luo XY, Zhang YR, Pang YL, Li MH, Liu JJ, Da LJ, Song K (2022) Land-use diversity can better predict urban spontaneous plant richness than impervious surface coverage at finer spatial scales. Journal of Environmental Management, 323, 116205.

Chen XF (2015) Based on biological diversity to explore the design method of sponge urban landscape. Ecological Economy, 31(10), 194–199. (in Chinese with English abstract) [陈晓菲 (2015) 基于生物多样性的海绵城市景观途径探讨. 生态经济, 31(10), 194–199.]

CPDH (City Planning Department of Helsinki) (2010) Viikk—A University District and Science Park for the 2010's. https://www.hel.fi/hel2/ksv/julkaisut/esitteet/esite_2010-8_en.pdf. (accessed on 2025-05-22)

Curzel FE, Bellocq MI, Leveau LM (2021) Local and landscape features of wooded streets influenced bird taxonomic and functional diversity. Urban Forestry & Urban Greening, 66, 127369.

da Silva BF, Pena JC, Viana-Junior AB, Vergne M, Pizo MA (2021) Noise and tree species richness modulate the bird community inhabiting small public urban green spaces of a Neotropical city. Urban Ecosystems, 24, 71–81.

Deng JY, Zheng X (2017) Relationship between the urban canyon geometry and microclimate. Architecture & Culture, (5), 212–213. (in Chinese with English abstract) [邓寄豫, 郑炘 (2017) 街区层峡几何形态与微气候的关联性研究. 建筑与文化, (5), 212–213.]

Dong J, Guo F, Lu X, Zhang H (2024) A decade review of the green roof and green wall policies (2008) in London. International Urban Planning, 39(2), 32–39, 46. (in Chinese with English abstract) [董菁, 郭飞, 路晓东, 张弘驰 (2024) 伦敦屋顶绿化和墙体绿化政策 (2008) 的十年回顾. 国际城市规划, 39(2), 32–39, 46.]

Emilsson T, Persson J, Mattsson JE (2013) A critical analysis of the biotope-focused planning tools: Green Space Factor. Department of Landscape Management, Design and Construction, Swedish University of Agricultural Sciences, Department series, 28, 36–38.

Fidino M, Gallo T, Lehrer EW, Murray MH, Kay CAM, Sander HA, MacDougall B, Salsbury CM, Ryan TJ, Angstmann JL, Amy Belaire J, Dugelby B, Schell CJ, Stankowich T, Amaya M, Drake D, Hursh SH, Ahlers AA, Williamson J, Hartley LM, Zellmer AJ, Simon K, Magle SB (2021) Landscape-scale differences among cities alter common species' responses to urbanization. Ecological Applications, 31, e02253.

Francis CD (2015) Vocal traits and diet explain avian sensitivities to anthropogenic noise. Global Change Biology, 21, 1809–1820.

Fritze H, Peltoniemi K, Pennanen T, Velmala S, Hultman J, Tarvainen O, Karhu J, Laurila M, Korpela L, Kangas K (2025) The boreal soil microbiome of different urban green spaces—Do city residents meet different microbes? Urban Forestry & Urban Greening, 111, 128870.

Gan J (2018) Built environment factors affecting urban biodiversity and planning optimization approaches. Urban Planning International, 33(4), 67–73. (in Chinese with English abstract) [干靓 (2018) 城市建成环境对生物多样性的影响要素与优化路径. 国际城市规划, 33(4), 67–73.]

Gan J, Guo GP, Yao XY (2019) Biodiversity supporting services of urban roadside green spaces and the built environment influences: A case study of birds along Shanghai Century Avenue. Landscape Architecture, 26(1), 47–52. (in Chinese with English abstract) [干靓, 郭光普, 姚雪艳 (2019) 城市街旁绿地的生物多样性支持功能及其环境影响——以上海世纪大道街旁绿地鸟类研究为例. 风景园林, 26(1), 47–52.]

Gan J, Liu XX, Lu XM, Yue X (2025) China's large cities in global biodiversity hotspots: Conservation policies and optimization directions. Biodiversity Science, 33, 24529. (in Chinese with English abstract) [干靓, 刘巷序, 鲁雪茗, 岳星 (2025) 全球生物多样性热点地区中国大城市的保护政策与优化方向. 生物多样性, 33, 24529.]

Gan J, Wu ZQ, Guo GP (2018) The influence of built environment on urban biodiversity in high-density urban areas: Case study in blocks along Century Avenue, Pudong New District, Shanghai. Urban Development Studies, 25(4), 97–106. (in Chinese with English abstract) [干靓, 吴志强, 郭光普 (2018) 高密度城区建成环境与城市生物多样性的关系研究——以上海浦东新区世纪大道地区为例. 城市发展研究, 25(4), 97–106.]

Gan WQ, Pan LY, Duan R, Chen B (2025) Ecologically-oriented urban renewal methodological

framework from a sustainable development perspective: A case study of Wujiang District, Suzhou. China Ancient City, 39(9), 28–40. (in Chinese with English abstract) [甘文泉, 潘丽宇, 段然, 陈冰 (2025) 可持续发展视角下以生态空间需求为导向的城市更新方法研究——以苏州市吴江区为例. 中国名城, 39(9), 28–40.]

Gong X, Sun X, Thakur MP, Qiao ZH, Yao HF, Liu MQ, Scheu S, Zhu YG (2023) Climate and edaphic factors drive soil nematode diversity and community composition in urban ecosystems. Soil Biology and Biochemistry, 180, 109010.

Guo LY, Nizamani MM, Harris A, Padullés CJ, Johnson JB, Cui JP, Zhang HL, Zhou JJ, Zhu ZX, Wang HF (2024) Anthropogenic factors explain urban plant diversity across three tropical cities in China. Urban Forestry & Urban Greening, 95, 128323.

Hu CS (2016) The Home Range and Dispersal Ecology of Crested Ibis (*Nipponia nippon*). PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [胡灿实 (2016) 朱鹮(*Nipponia nippon*)活动性及其扩散模式研究. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]

Hu FN, Zhou L (2023) Cooling effect of urban green infrastructure and its impacting factors: A review. Acta Ecologica Sinica, 43, 4445–4460. (in Chinese with English abstract) [胡凤宁, 周亮 (2023) 城市绿色基础设施降温作用及其影响因素研究进展. 生态学报, 43, 4445–4460.]

Jiang XY, Xu JY, Shen XM, Zhu Y (2025) Synergies and differences between the China National Biodiversity Conservation Strategy and Action Plan (2023–2030) and the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. Biodiversity Science, 33, 24575. (in Chinese with English abstract) [姜雪原, 徐嘉忆, 盛学敏, 朱源 (2025) 《中国生物多样性保护战略与行动计划(2023–2030年)》与《昆蒙框架》的协同与差异. 生物多样性, 33, 24575.]

Keck F, Peller T, Alther R, Barouillet C, Blackman R, Capo E, Chonova T, Couton M, Fehlinger L, Kirschner D, Knüsel M, Muneret L, Oester R, Tapolczai K, Zhang H, Altermatt F (2025) The global human impact on biodiversity. Nature, 641, 395–400.

Korsten P, van Overveld T, Adriaensen F, Matthysen E (2013) Genetic integration of local dispersal and exploratory behaviour in a wild bird. Nature Communications, 4, 2362.

Kristancic AR, Kuehs J, Beal Richardson B, Baudains C, StJ Hardy GE, Fleming PA (2022) Biodiversity conservation in urban gardens—Pets and garden design influence activity of a vulnerable digging mammal. Landscape and Urban Planning, 225, 104464.

Kroeger SB, Hanslin HM, Lennartsson T, D'Amico M, Kollmann J, Fischer C, Albertsen E, Speed JDM (2022) Impacts of roads on bird species richness: A meta-analysis considering road types, habitats and feeding guilds. Science of the Total Environment, 812, 151478.

Lee LH, Lin JC (2015) Green roof performance towards good habitat for butterflies in the compact city. International Journal of Biology, 7, 103–112.

Leveau LM, Leveau CM (2020) Street design in suburban areas and its impact on bird communities: Considering different diversity facets over the year. Urban Forestry & Urban Greening, 48, 126578.

Li MY (2025) Study on the main impacts of territorial spatial planning on urban biodiversity and planning enhancement strategies. Shanghai Urban Planning Review, (2), 82–89. (in Chinese with English abstract) [李梦芸 (2025) 国土空间规划对城市生物多样性的主要影响及规划提升策略研究. 上海城市规划, (2), 82–89.]

Li XP, Fan SX, Hao PY, Dong L (2019) Temporal variations of spontaneous plants colonizing in different type of planted vegetation—A case of Beijing Olympic Forest Park. Urban Forestry & Urban Greening, 46, 126459.

Lin D, Wu J, Liu YM, Zhu M (2023) Effects of canopy space occupation on the thermal environment of pedestrians in the street with various aspect ratios. Journal of Fuzhou University (Natural Science Edition), 51, 355–362. (in Chinese with English abstract) [林定, 吴俊, 刘亚敏, 朱牧 (2023) 树冠空间占用对不同高宽比街道行人热环境的影响. 福州大学学报(自然科学版), 51, 355–362.]

Lin LH, Zhao WW, Zhu SY, Zhao BJ, Zou CJ (2025) Effects of land use on interspecific associations between plants and reptiles. Chinese Journal of Ecology, 44, 3491–3497. (in Chinese with English abstract) [林龙晖, 赵薇薇, 朱思雨, 赵兵举, 邹春静 (2025) 土地利用对植物与爬行动物种间关联的影响. 生态学杂志, 44, 3491–3497.]

Liu C, Xing SH, Yao Y, Zhang HX, Wang XK (2024) Spatial distribution pattern and influencing factors of spontaneous plants within the built-up areas of Beijing, China. Acta Ecologica Sinica, 44, 544–558. (in Chinese with English abstract) [刘昌, 邢韶华, 姚扬, 张红星, 王效科 (2024) 北京城区自生植物分布格局及其影响因素. 生态学报, 44, 544–558.]

Liu H, Cao S, Chen Y (2021) Composition and morphological elements of habitat quadrat in urban green space: A case study of Xi'an. Landscape Architecture, 28(6), 70–75. (in Chinese with English abstract) [刘晖, 曹朔, 陈宇 (2021) 城市绿色空间生境样方构成与形态要素: 以西安为例. 风景园林, 28(6), 70–75.]

Liu MY, Tang Y (2018) The simulation in wind-driven seed dispersal of *Ulmus pumila* in sparse woodland steppe. Chinese Journal of Ecology, 37, 2524–2531. (in Chinese with English abstract) [刘明宇, 唐毅 (2018) 风力驱动的榆树疏林种子扩散模拟. 生态学杂志, 37, 2524–2531.]

Liu RX, Yan X, Lin XL, Sun YC, Zhang T, Xiao J (2023) Urban spontaneous plant richness in response to the 2D/3D building and green space patterns in a highly urbanized area. Ecological Indicators, 154, 110852.

Lu XQ, Zang MY, Xu X, Ma Y, Hu ZF, Li YH, Liu L, Liu Y (2025) Urbanization and biodiversity: Practical pathways to creating friendly cities. Acta Ecologica Sinica, 45, 9141–9149. (in Chinese with English abstract) [卢晓强, 臧明月, 徐徐, 马月, 胡志锋, 李宇航, 刘立, 刘燕 (2025)

城市化与生物多样性: 打造友好型城市的实践路径. 生态学报, 45, 9141–9149.]

Luo PJ, Li YJ, Song YH (2024) Research progress and prospect of urban biodiversity distribution pattern. Contemporary Horticulture, (9), 56–59. (in Chinese with English abstract) [罗聘杰, 李一姣, 宋钰红 (2024) 城市生物多样性分布格局研究进展与展望. 现代园艺, (9), 56–59.]

Ma SF, Gong X, Shangguan HY, Yao HF, Wang B, Li ZP, Sun X (2025) Effects of urbanization and different land use types on soil eukaryotic biodiversity. Biodiversity Science, 33, 24540. (in Chinese with English abstract) [马尚飞, 龚鑫, 上官华媛, 姚海凤, 王滨, 李志鹏, 孙新 (2025) 城市化过程中不同用地类型对土壤真核生物多样性的影响. 生物多样性, 33, 24540.]

Marzluff JM, Ewing K (2008) Restoration of fragmented landscapes for the conservation of birds: A general framework and specific recommendations for urbanizing landscapes. In: Urban Ecology (eds Marzluff JM, Shulenberger E, Endlicher W, Alberti M, Bradley G, Ryan C, Simon U, ZumBrunnen C), pp. 739–755. Springer, Boston, MA.

McNair DB (2023) Winter bird population study (WBPS) in downtown Rockingham, North Carolina: High species richness, dominance by resident generalists, and low compositional change. Southeastern Naturalist, 22, 272–291.

Mi CR, Ma L, Yang MY, Li XH, Shai MR, Roll U, Oskyrko O, Pincheira-Donoso D, Harvey LP, Jablonski D, Safaei-Mahroo B, Ghaffari H, Smid J, Jarvie S, Kimani RM, Masroor R, Kazemi SM, Nneji LM, Fokoua AMT, Tasse Taboue GC, Bauer A, Nogueira C, Meirte D, Chapple DG, Das I, Grismer L, Avila LJ, Ribeiro Júnior MA, Tallowin OJS, Torres-Carvajal O, Wagner P, Ron SR, Wang YZ, Itescu Y, Nagy ZT, Wilcove DS, Liu X, Du WG (2023) Global protected areas as refuges for amphibians and reptiles under climate change. Nature Communications, 14, 1389.

Muniz-Gäal LP, Pezzuto CC, de Carvalho MFH, Mota LTM (2020) Urban geometry and the microclimate of street canyons in tropical climate. Building and Environment, 169, 106547.

Muvengwi J, Fritz H, Mbiba M, Ndagurwa HGT (2022) Land use effects on phylogenetic and functional diversity of birds: Significance of urban green spaces. Landscape and Urban Planning, 225, 104462.

Norton BA, Mears M, Warren PH, Siriwardena GM, Plummer KE, Turner T, Hancock S, Grafius DR, Evans KL (2023) Biodiversity and environmental stressors along urban walking routes. Urban Forestry & Urban Greening, 85, 127951.

NPBS (National Parks Board of Singapore) (2022) Biophilic Design Guildlines: Bird-Safe Building Guidelines. https://www.nparks.gov.sg/docs/default-source/resources/2024/bird-safety-guidelines-jun2024.pdf. (accessed on 2025-05-23)

Ortega-Álvarez R, MacGregor-Fors I (2009) Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity, and composition. Landscape and Urban Planning, 90, 189–195.

Panlasigui S, Spotswood E, Beller E, Grossinger R (2021) Biophilia beyond the building: Applying the tools of urban biodiversity planning to create biophilic cities. Sustainability, 13, 2450.

Saeki I, Niwa S, Osada N, Azuma W, Hiura T (2020) Contrasting effects of urbanization on arboreal and ground-dwelling land snails: Role of trophic interactions and habitat fragmentation. Urban Ecosystems, 23, 603–614.

Scherber C, Vockenhuber EA, Stark A, Meyer H, Tscharntke T (2014) Effects of tree and herb biodiversity on Diptera, a hyperdiverse insect order. Oecologia, 174, 1387–1400.

Shen XW, Chen MZ, Li XW, Gao S, Yang QY, Wen YH, Sun QQ (2024) Advancing climate resilience through a geo-design framework: Strengthening urban and community forestry for sustainable environmental design. Journal of Forestry Research, 35, 117.

Strohbach MW, Lerman SB, Warren PS (2013) Are small greening areas enhancing bird diversity? Insights from community-driven greening projects in Boston. Landscape and Urban Planning, 114, 69–79.

Su RF, Chen RS, Guo XN (2023) Conservation strategies for biodiversity in urban community renewal: A case study of habitat garden in Changning District, Shanghai. Biodiversity Science, 31, 23118. (in Chinese with English abstract) [苏荣菲, 陈睿山, 郭晓娜 (2023) 城市社区更新中生物多样性的保护策略: 以上海市长宁区生境花园为例. 生物多样性, 31, 23118.]

TCPA (Town and Country Planning Association) (2004) Biodiversity by Design: A Guide for Sustainable Communities. https://www.thenbs.com/PublicationIndex/Documents/Details?Pub=TCPA&DocId=290565. (accessed on 2025-05-23)

Thompson KL, Pauli JN, Erker T, Kucharik CJ, Schatz J, Townsend PA, Zuckerberg B (2022) Urban greenspaces promote warmer soil surface temperatures in a snow-covered city. Landscape and Urban Planning, 227, 104537.

Tian PL, Liang CT, Zhang JH, Xiao L, Wang K, Yang Y, Wang HM, Wang WJ (2024) Geo-climates and street developments shape urban tree characteristics: A street-view inventory analysis of over 200,000 trees of 11 metropolises in China. Science of the Total Environment, 912, 169503.

Trouwborst A, McCormack PC, Martínez Camacho E (2020) Domestic cats and their impacts on biodiversity: A blind spot in the application of nature conservation law. People and Nature, 2, 235–250.

UNI (Ente Italiano di Normazione) (2015) Instructions for the Design, Execution, Inspection, and Maintenance of Green Roofs. Milano.

United Nations (1992) Convention on Biological Diversity. https://apps1.unep.org/resolutions/uploads/1992-convention_on_biological_diversity-en.pdf. (accessed on 2025-05-23)

Van Rossum F, Stiers I, Van Geert A, Triest L, Hardy OJ (2011) Fluorescent dye particles as pollen analogues for measuring pollen dispersal in an insect-pollinated forest herb. Oecologia, 165, 663–674.

Van Rossum F, Triest L (2010) Pollen dispersal in an insect-pollinated wet meadow herb along an urban river. Landscape and Urban Planning, 95, 201–208.

Villaseñor NR, Truffello R, Reyes-Paecke S (2021) Greening at multiple scales promote biodiverse cities: A multi-scale assessment of drivers of Neotropical birds. Urban Forestry & Urban Greening, 66, 127394.

Villegas M, Garitano-Zavala Á (2010) Bird community responses to different urban conditions in La Paz, Bolivia. Urban Ecosystems, 13, 375–391.

Wang HY, Wang HQ, Chen XY, Han BL, Shu CJ, Zhang T, Ding SY (2023) Review on evaluation and enhancement of urban biodiversity. Acta Ecologica Sinica, 43, 2995–3006. (in Chinese with English abstract) [王海洋, 王浩琪, 陈禧悦, 韩宝龙, 束承继, 张童, 丁仕宇 (2023) 国内外城市生物多样性评价与提升研究综述. 生态学报, 43, 2995–3006.]

Wang J, Zeng J, Su Y (2009) Application of sustainable fibre greenway in compact urban planning: A case study on Ohno Hidetoshi's concept planning for Tokyo 2050. Urban Planning Forum, (4), 68–73. (in Chinese with English abstract) [王晶, 曾坚, 苏毅 (2009) 可持续性"纤维"绿廊在紧凑城区规划中的应用——以大野秀敏2050年东京概念规划方案为例. 城市规划学刊, (4), 68–73.]

Wang XJ, Wang JG (2025) An eco-environmental approach to urban morphological research. City Planning Review, 49(2), 13–22. (in Chinese with English abstract) [王晓俊, 王建国 (2025) 城市形态研究的生态环境学途径. 城市规划, 49(2), 13–22.]

Williams NSG, Lundholm J, Scott MacIvor J (2014) FORUM: Do green roofs help urban biodiversity conservation? Journal of Applied Ecology, 51, 1643–1649.

Wong JSY, Soh MCK, Low BW, Er KBH (2023) Tropical bird communities benefit from regular-shaped and naturalised urban green spaces with water bodies. Landscape and Urban Planning, 231, 104644.

Yang FP, Ignatieva M, Wissman J, Ahrné K, Zhang SX, Zhu SY (2019) Relationships between multi-scale factors, plant and pollinator diversity, and composition of park lawns and other herbaceous vegetation in a fast growing megacity of China. Landscape and Urban Planning, 185, 117–126.

Yang TX, Zhang WQ, Fan ZQ, Wang XR, Wang SB (2013) Exploring the space syntax under negative planning: A case study of landscape connectivity based on the behaviors of avian edge species. Acta Ecologica Sinica, 33, 5035–5046. (in Chinese with English abstract) [杨天翔, 张韦倩, 樊正球, 王祥荣, 王寿兵 (2013) 基于鸟类边缘种行为的景观连接度研究——空间句法的反规划应用. 生态学报, 33, 5035–5046.]

Yasin G, Yousaf MTB, Javaid MM, Zulfiqar U, Djonibekova N, Matkarimova A, Almoallim HS, Javed M, Rahman SU (2025) Adaptive responses of trees to industrial pollution: Modulation of leaf anatomical, physio-biochemical, and heavy metal accumulation traits in urban biotopes. Environmental Monitoring and Assessment, 197, 882.

Yin J, Xie YT, Wang L (2023) Impacts of human–animal interrelationships on spatial planning and implications for applications thereof from the "One Health" perspective. Landscape Architecture, 30(12), 27–32. (in Chinese with English abstract) [尹杰, 谢依庭, 王兰 (2023) "同一健康"视角下人与动物相互关系对空间规划的影响与应用启示. 风景园林, 30(12), 27–32.]

Yin LQ, Wang C, Liu RZ (2025) Characteristics and influencing factors of bird communities in residential areas of Beijing. Journal of Beijing Forestry University, 47(6), 80–89. (in Chinese with English abstract) [殷鲁秦, 王成, 刘锐之 (2025) 北京居住区鸟类群落特征及其影响因素. 北京林业大学学报, 47(6), 80–89.]

You WB, Cai XY, Wang YZ, Wang R, Zhang JL, Chen Y, Qiu XY, Fang B, Tang SS, Jian WQ (2023) Relationship between bird diversity and landscape characteristics in the core area of Fuzhou city at two scales based on citizen science data. Acta Ecologica Sinica, 43, 7670–7681. (in Chinese with English abstract) [游巍斌, 蔡新瑜, 王英姿, 王瑞, 张锦琳, 陈莹, 邱晓月, 方冰, 汤绍圣, 坚文倩 (2023) 基于不同网格尺度福州主城区鸟类多样性与景观特征的关系研究. 生态学报, 43, 7670–7681.]

Zhang M, Zhou YB, Zou DH (2025) The impact of road noise and light pollution on the behavior of Chiroptera. Biodiversity Science, 33, 24503. (in Chinese with English abstract) [张梦, 周友兵, 邹大虎 (2025) 道路噪音和光污染对翼手目动物行为的影响. 生物多样性, 33, 24503.]

Zheng XY, Zhu MH, Shi Y, Pei H, Nie WB, Nan XG, Zhu XY, Yang GF, Bao ZY (2023) Equity analysis of the green space allocation in China's eight urban agglomerations based on the Theil index and GeoDetector. Land, 12, 795.

Zúñiga-Vega JJ, Solano-Zavaleta I, Sáenz-Escobar MF, Ramírez-Cruz GA (2019) Habitat traits that increase the probability of occupancy of migratory birds in an urban ecological reserve. Acta Oecologica, 101, 103480.

(责任编委: 杨军　责任编辑: 李会丽)

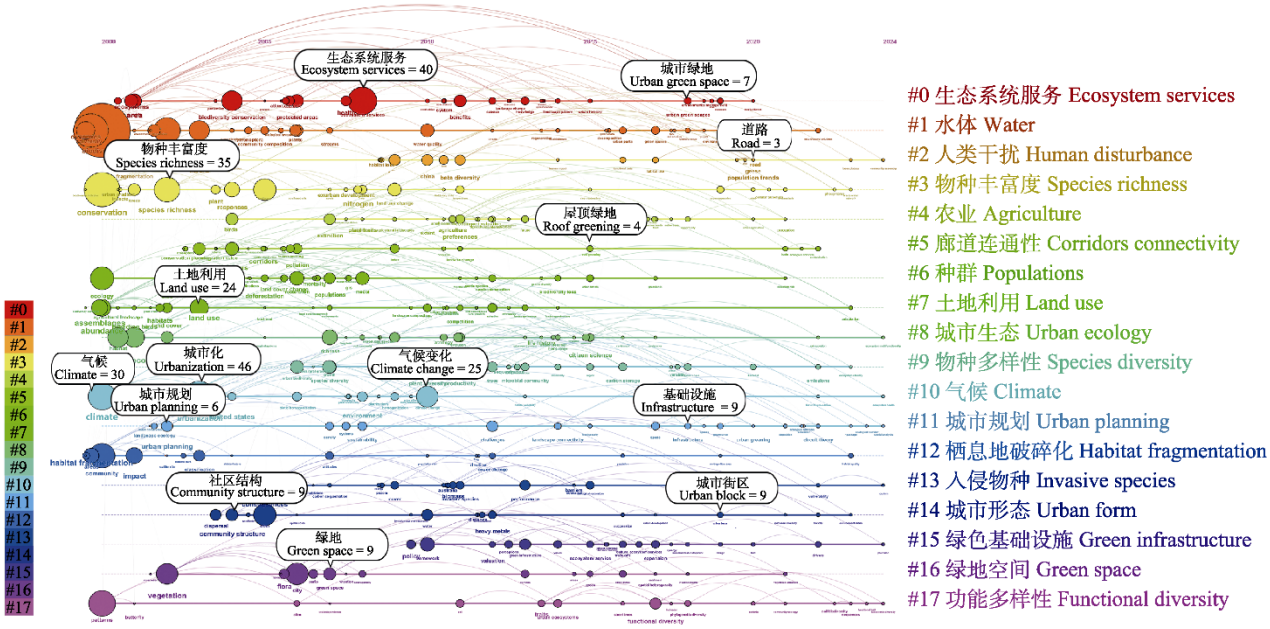
附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025286

陈璐露，汤皓婷，冷红，袁青，杨昕悦 (2026) 城市街区建成环境对生物多样性的影响. 生物多样性, 34, 25286. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025286.

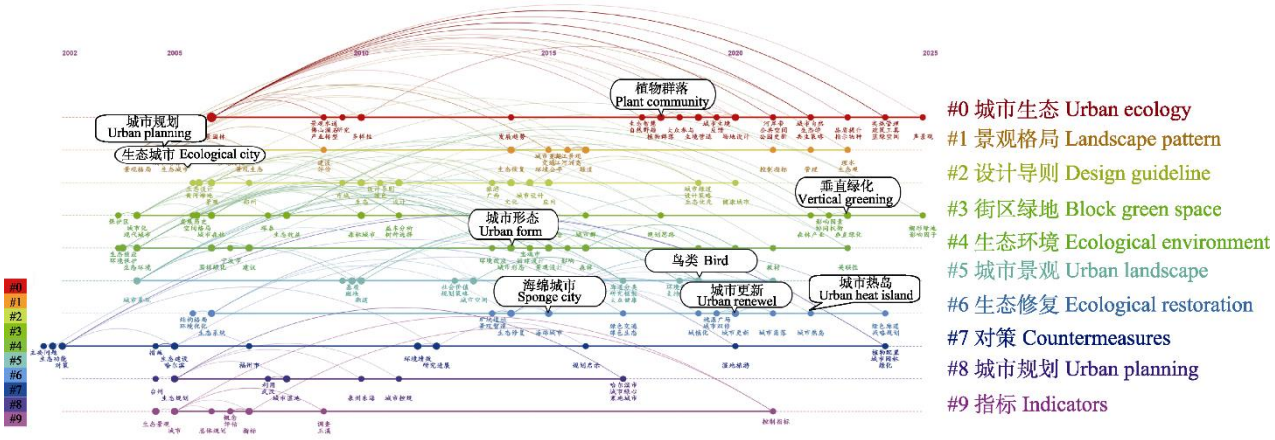


附录1　文献检索与筛选流程
Appendix 1　Literature search and screening flowchart



附录2　基于英文文献关键词聚类的研究内容演变及时间线(数值表示文献篇数)
Appendix 2　Development and timeline of research topics based on keyword clustering of English literature (values represent the number of publications)

陈璐露，汤皓婷，冷红，袁青，杨昕悦 (2026) 城市街区建成环境对生物多样性的影响. 生物多样性, 34, 25286. https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025286.



附录3　基于中文文献关键词聚类的研究内容演变及时间线

Appendix 3　Development and timeline of research topics based on keyword clustering of Chinese literature



(a) 窗框挑出 Window frame protrudes



(b) 屋檐 Eaves



(c) 阳台 Balcony

附录4　建筑立面功能构件

Appendix 4　Functional components of building facade



(a) 孔洞 Wall holes



(b) 管道 Pipeline



(c) 空调外机位 Air conditioner outdoor unit location

附录5　建筑立面设备构件

Appendix 5　Service components of building facade

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (2): 25296, pages 1–14
doi: 10.17520/biods.2025296
cstr: 32101.14.biods.2025296

•综述•

聆听生物多样性的未来：声景自动评估方法的局限性与发展方向

谢将剑[1,2], 朱梦坤[1], 蒋爱伍[3], 肖治术[4*]

1. 北京林业大学工学院多模生态数据智能分析实验室, 北京 100083; 2. 林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083; 3. 广西大学林学院广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530005; 4. 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101

摘要: 随着全球生物多样性丧失风险的加剧, 发展高效、低成本且可持续的生态监测技术已成为生态保护与管理的重要需求。被动声学监测(passive acoustic monitoring, PAM)基于“声景”概念, 通过连续记录环境中的生物声、地理声和人工声, 为大尺度生物多样性长期监测提供了新的技术路径。近年来, 围绕声景数据的自动分析方法不断发展, 其中自动识别法与声学指数法已成为当前声景生物多样性自动评估的两种主流技术路线。本文系统综述了上述两类方法的基本原理、应用现状及其在实际生态监测应用中的主要局限。重点分析了自动识别法在标注数据稀缺、背景噪声与声音混叠干扰、跨区域泛化能力不足等方面遇到的技术瓶颈, 以及声学指数法在生态解释力有限、对环境与参数设置高度敏感、评估结果一致性不足等方面的问题。进一步从生物声多样性特征、环境干扰因素及数据采集策略等层面, 归纳了导致不同研究间评估结果不一致甚至相互矛盾的综合原因。在此基础上, 结合声学生态位假说与声学适应性假说, 提出未来声景生物多样性评估的发展方向, 包括数据采集与处理流程的标准化、声景特征数据库的共享与开放, 以及自动识别法与声学指数法的融合创新与多源信息整合。本文旨在为构建更准确、稳健和可推广的声景生物多样性自动评估体系提供系统参考。

关键词: 声景评估; 生物多样性; 自动识别法; 声学指数法; 被动声学监测

谢将剑, 朱梦坤, 蒋爱伍, 肖治术 (2026) 聆听生物多样性的未来: 声景自动评估方法的局限性与发展方向. 生物多样性, 34, 25296. doi: 10.17520/biods.2025296; cstr: 32101.14.biods.2025296.
Xie JJ, Zhu MK, Jiang AW, Xiao ZS (2026) Future of listening to biodiversity: Limitations and development directions of soundscape-based automatic assessment methods. Biodiversity Science, 34, 25296. doi: 10.17520/biods.2025296; cstr: 32101.14.biods.2025296.

Future of listening to biodiversity: Limitations and development directions of soundscape-based automatic assessment methods

Jiangjian Xie[1,2], Mengkun Zhu[1], Aiwu Jiang[3], Zhishu Xiao[4*]

1 *Multimodal Eco Data Intelligence Analysis Laboratory, School of Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*
2 *State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing 100083, China*
3 *Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530005, China*
4 *State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*

ABSTRACT

Background: Biodiversity loss driven by human activities and climate change has intensified the demand for efficient, scalable, and non-invasive monitoring approaches. Passive acoustic monitoring (PAM), based on the concept of soundscapes, captures biophony, geophony, and anthrophony over large spatial and temporal scales, providing a promising framework for biodiversity assessment. Because changes in species composition and habitat conditions are often reflected in the structure of soundscapes, soundscape-based analysis has become a key component of ecoacoustics.

收稿日期 Received: 2025-07-27; 接受日期 Accepted: 2025-11-13
基金项目: 国家重点研发计划(2024YFF1307202)、北京市自然科学基金(5252014)和北京林业大学科技创新计划(2024XY-G002) Supported by the National Key Research and Development Program of China (2024YFF1307202), Bejing Natural Science Foundation (5252014), and Beijing Forestry University Science and Technology Innovation Program (2024XY-G002)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiaozs@ioz.ac.cn

Progress: Current soundscape-based biodiversity assessments mainly rely on two automated approaches: automatic recognition methods and acoustic index methods. Automatic recognition enables species- or sound-source-level identification using machine learning, but its performance is limited by the scarcity of annotated data, its sensitivity to noise and overlapping sounds, and poor cross-regional generalization. Acoustic index methods provide computational efficiency by summarizing soundscape characteristics into numerical metrics, but their ecological interpretability and robustness vary across environmental conditions and parameter setting, often resulting in inconsistent or contradictory outcomes.

Prospects: Future progress requires standardized data acquisition and processing protocols, the development of open soundscape feature databases, and methodological integration of automatic recognition and acoustic index approaches. Integrating these methods with multi-source environmental data is expected to enhance robustness, ecological interpretability, and comparability, supporting more reliable soundscape-based biodiversity monitoring and conservation decision-making.

Key words: soundscape assessment; biodiversity; automatic recognition; acoustic indices; passive acoustic monitoring

生态系统作为生物多样性的基本承载单元, 通过提供多样化的栖息地与资源网络, 维系着物种间复杂的相互作用及能量和物质流动, 促进物种丰富度、基因多样性和生态过程稳定性(任海和郭兆晖, 2021; 欧阳志云等, 2023)。然而, 人类活动与气候变化持续加剧, 导致生态系统服务功能面临退化风险, 生物多样性保护压力显著上升(王晓琪和赵雪雁, 2023)。传统监测手段在复杂广域生态系统中面临成本高、效率低与时效性差等限制, 难以支撑动态管理需求, 促使监测技术向高效、自动化与非入侵方向演进, 以期提供低成本、低偏差的解决方案(肖治术, 2024)。随着物联网和人工智能技术的快速发展, 生物多样性监测领域涌现出多种新兴遥感技术, 包括卫星遥感、无人机遥感、红外相机以及被动声学监测(passive acoustic monitoring, PAM)等。其中, PAM作为一种基于“声景”概念的新兴监测方法日益受到关注(Sethi et al., 2020; Nieto-Mora et al., 2023; Rasmussen et al., 2024)。“声景”是特定景观中产生的声音总和, 包括生物声(biophony)、人工声(anthrophony)和地理声(geophony) (Schafer, 1977; Pijanowski et al., 2011)。在生态系统中, 诸如哺乳动物、鸟类、两栖动物和昆虫等多个类群都会通过发声或利用声音进行交流(Müller et al., 2023)。任何栖息地或发声物种的变化都可能在声景中得到反映(Zwart et al., 2014), 因此, 声景可用于评估生物多样性及生态系统或景观的状态(Pijanowski et al., 2011; Rasmussen et al., 2024)。

近年来, 低成本被动声学记录器的出现使得PAM的应用越来越广泛(Hill et al., 2018; Bradfer-Lawrence et al., 2023; 张梓欣等, 2024)。PAM设备可持续运行较长时间, 提供高时空分辨率的声景数据, 具备以下优势: (1)可在生态系统尺度上记录全景声学信息, 并减少观察者偏差和对野生动物的干扰(Alcocer et al., 2022); (2)适用于长期监测隐蔽或夜行性物种, 许多情境下比人工观测更具成本效益(钟恩主等, 2021; Symes et al., 2022; Duarte et al., 2024)。声景监测的兴起不仅仅是技术进步的体现, 更是弥补传统监测方法固有缺陷的有效手段, 它提供了一种高时空分辨率的高效自动监测范式。这种范式的转变, 推动了声景生态学或生态声学作为一门新兴学科的快速发展(肖治术, 2024)。

声学生态位假说(acoustic niche hypothesis, ANH) (Krause, 1993)与声学适应性假说(acoustic adaptation hypothesis, AAH) (Morton, 1975)是声景生态学的两大核心理论。前者强调, 在同一声学环境中, 不同物种会通过在时间与频率维度上的声信号分化来减少声学竞争, 从而实现声学生态位的分隔; 后者则认为, 物种的发声特征会受到栖息地结构与声学传播条件的选择压力, 形成与环境相适应的声谱特征。基于这两种假说, 声景被视为群落物种组成与生态位分化的综合反映, 较高的物种丰富度可转化为较复杂的生物声, 声景多样性与发声物种多样性呈正相关(Alcocer et al, 2022; 姚紫嫣等, 2024)。由此, 研究者提出了两种声景分析思路: 物种识别法与声学指数法。前者基于频谱特征的差异化模式, 利用物种间及其对不同栖息地的声学适应差异, 实现对发声物种的分类与识别; 后者则通过量化声信号在时间和频率维度上的分布与变化特征, 间接表征群落的生物多样性水平。在物种识别法中, 人工识别依靠听觉与声谱图解读进行多样性

评估, 适用于小规模或模型验证场景, 但在大规模声景数据处理中效率低、耗时长(Xie et al., 2023b)。随着声景监测数据的急剧增长, 研究者开始探索如何从连续音频中自动提取与生物多样性相关的有效信息, 逐渐形成了两条主要的自动化评估路径: 一类是自动识别法, 旨在识别并量化声源组成; 另一类是声学指数法, 通过计算声景复杂度与多样性指标反映生态状态。二者共同构成了当前基于声景的生物多样性自动评估体系的核心框架。

本综述旨在系统评述自动识别法和声学指数法作为基于声景的生物多样性自动评估手段的挑战与局限。首先, 总结了现有自动化方法在野外应用过程中遭遇的技术瓶颈, 分析了不同研究中评估结果不一致甚至相互矛盾的原因。其次, 归纳了声景在生物多样性评估中引入偏差的主要影响因素, 重点剖析了声学生态位假说与声学适应性假说在实际应用中所面临的困境。最后, 针对声景技术在生物多样性监测与评估领域的发展趋势, 提出未来研究可行的改进方向与潜在应用前景。

1 基于声景的生物多样性评估现状分析

随着声景监测数据规模的快速增长, 基于声景的生物多样性评估方法逐渐向自动化分析发展。本节将对自动识别法与声学指数法这两类主流自动化分析方法的原理、研究进展及其优缺点进行综述, 其比较结果见表1。

1.1 自动识别法及其在实际应用中的瓶颈与挑战

自动识别法期望通过全面解析声景信息中的不同声源成分来评估物种层级的生物多样性。基于不同声源的频率、振幅随时间变化模式上的差异性,

表1 基于声景的生物多样性自动评估方法的评估原理及其优缺点

Table 1 Principles, advantages, and limitations of soundscape-based automated biodiversity assessment methods

评估方法 Evaluation method	评估原理 Evaluation principle	优点 Advantages	缺点 Disadvantages
自动识别法 Automatic recognition method	利用机器学习或深度学习算法, 根据声源在频率与振幅随时间变化上的差异特征, 对录音中的声源进行自动分类或聚类。(1)分类是针对已知物种/声源, 建立模型并分配标签。(2)聚类是针对声景信号组成未知时, 仅完成声景信号的分组, 需后续人工鉴定分组的生态学含义。 Uses the machine learning or deep learning algorithms to automatically classify or cluster sound sources based on their distinctive patterns of frequency and amplitude variation over time. (1) Classification: building model to assign the labels for recordings containing a priori known species or sound sources. (2) Clustering: when the composition of the soundscape is unknown, it groups acoustically similar signals without prior labels, and the ecological meaning of each cluster requires subsequent expert interpretation.	(1)可直接获取详细的物种或声源信息, 有利于科研成果的公众传播。(2)在目标明确的场景中识别准确率高(Tang et al., 2024)。 (1) Enables direct acquisition of detailed information on species or sound sources, facilitating public dissemination of research outcomes. (2) Achieves high identification accuracy in target-specific scenarios (Tang et al., 2024).	(1)需要大规模标注数据或高质量训练集来保证算法性能(Sagar et al., 2024)。(2)背景噪声、混响等干扰会显著降低识别精度(Sagar et al., 2024)。(3)计算资源需求高, 实时性与部署成本成为挑战(Morgan & Braasch, 2021)。 (1) Requires large annotated datasets or high-quality training samples to ensure algorithm performance (Sagar et al., 2024). (2) Background noise and reverberation can significantly reduce recognition accuracy (Sagar et al., 2024). (3) High computational demand poses challenges for real-time processing and deployment cost (Morgan & Braasch, 2021).
声学指数法 Acoustic index method	利用数理统计方法, 在时间、振幅、频率等维度上提取一系列声学指数, 并将它们高度概括为单一或少数几个数值, 用以反映整个声景的群落结构信息。 Uses statistical methods to extract a series of acoustic indices across temporal, amplitude, and frequency dimensions, and summarizes them into one or a few numerical values to represent the community structure information of the entire soundscape.	(1)指标体系成熟, 计算相对简单, 效率高, 可快速得到结果(Bradfer-Lawrence et al., 2023, 2025)。(2)适合评价群落层级的整体动态变化趋势(Allen-Ankins et al., 2023)。 (1) Well-established index system; computationally simple, efficient, and capable of producing rapid results (Bradfer-Lawrence et al., 2023, 2025). (2) Suitable for evaluating overall community-level dynamics and temporal trends (Allen-Ankins et al., 2023).	(1)对噪声、环境干扰敏感, 不同场景下指标含义不尽相同(Alcocer et al., 2022)。(2)单一数值难以揭示声源成分与具体物种信息(Giuliani et al., 2024)。(3)缺乏通用性, 指标选择与阈值设定依赖经验(Sethi et al., 2023)。(4)数值结果缺乏可视化与解释性, 难以直观呈现, 不利于科研成果的公众传播(Collins et al., 2024)。 (1) Sensitive to noise and environmental disturbances, the interpretation of indices varies across habitats (Alcocer et al., 2022). (2) Single-value metrics cannot reveal source composition or specific species information (Giuliani et al., 2024). (3) Limited generality, index selection and threshold settings are largely experience-dependent (Sethi et al., 2023). (4) Poor visual interpretability, numerical outputs are difficult to present intuitively, hindering public communication of research findings (Collins et al., 2024).

该方法借助机器学习算法实现物种的自动识别, 已成功应用于鸟类(Xie et al., 2023a)、无尾两栖类(Xie et al., 2020)、蝙蝠(刘莹莹等, 2024)、哺乳动物(Cauzinille et al., 2024)以及水生生物(Miller et al., 2025)等多种类群的识别。根据应用场景的差异, 声景识别任务通常可分为分类与聚类两类: 前者依据先验信息给每类声源分配明确的标签, 用于识别已知声源类型; 而后者则无需依赖标签信息, 仅对声景数据进行特征划分, 后续需要结合专家知识进行类别标注。典型的自动识别流程包括预处理、特征提取和识别(或聚类) 3个步骤。例如, 鸟鸣声识别的任务中, 可在预处理阶段通过预加重、去噪与信号分割从原始录音中提取相对干净的鸟鸣声信号; 特征提取阶段可采用手工设计的时域、频域和时频域特征, 或使用深度学习模型自动从数据中学习高阶表示; 识别阶段则利用上述特征进行鸟类发声的分类或聚类, 实现物种或个体识别。

近年来, 深度学习凭借其能够自动提取高阶特征、减少对人工特征工程依赖的优势, 逐渐取代传统方法, 成为声景自动识别研究的主流方向。相较于传统分类算法, 深度学习模型在识别精度和泛化能力方面表现更为优越。例如, BirdNET模型在多种鸟类的识别任务中, 其识别准确率较传统方法提高约10%–20% (Kahl et al., 2021; Wood & Kahl, 2024)。该类方法具备前所未有的自动化与大规模数据处理能力, 代表了声景评估的发展方向。尽管深度学习显著提升了自动声景识别的整体性能, 但其对高质量标注数据的依赖以及对环境噪声和声景变化的敏感性, 仍是其在复杂自然环境中推广应用的主要限制因素。下文将依次讨论深度学习在自然声景应用中的3大挑战。

1.1.1 大规模标注音频数据集的缺乏

自动识别法, 尤其是基于监督学习的深度学习算法, 在物种识别与分类中高度依赖高质量的标注音频数据集(Michaud et al., 2023; Xie et al., 2023b)。然而, 构建大规模标注数据集往往需耗费大量人力、时间与资源(Sethi et al., 2020)。目前已有多个公开数据集可用于声景识别模型开发, 如Worldwide Soundscapes数据集(WWSS, https://ecosound-web.de/ecosound_web/collection/index/106)汇集了全球293个生态系统自2000年以来超过261,000个录音日的8,744个采样点数据(Darras et al., 2025); BirdCLEF 2014–2025数据集(https://www.imageclef.org/BirdCLEF2025)涵盖1,500多种鸟类音频, 已广泛用于鸟类识别模型训练; 喀麦隆雨林声景数据集收录了热带雨林的哺乳动物与鸟类发声, 并提供了丰富的环境元数据(Diepstraten et al., 2022)。此外, Xeno-Canto (https://xeno-canto.org/)和Freesound (https//freesound.org/)等公共音频分享平台也为生态声学研究提供了重要的数据资源, 其中Xeno-Canto截至2025年6月收录了952,667条鸟类录音, 覆盖12,780个物种与12,817个亚种, 而Freesound则提供了692,330条多类型声音记录。尽管已有多个声景数据集发布, 但高质量标注数据仍相对稀缺, 这限制了模型的训练效果, 并削弱了其在实际应用中的稳健性与泛化能力。研究表明, 训练数据的地域偏差会显著影响模型的跨区域表现。即便是广泛使用的BirdNET模型, 在不同地区应用时若缺乏本地数据支持, 其识别准确率也会下降约20%–40%, 而引入本地标注数据进行微调, 即可显著恢复性能(Wood & Kahl , 2024)。这说明缺乏目标区域的标记数据, 不仅导致模型在新环境下的识别精度下降, 也限制了其对声景结构差异的适应性。为提升模型的泛化能力并推动其在声景监测与生物多样性保护中的实际应用, 亟需在不同生态系统中收集更多区域性声景数据, 构建覆盖多地点、多物种的高质量标注数据集(Zhang et al., 2023)。

总之, 当前数据可用性和质量的限制对深度学习模型在生态应用中的训练构成重大挑战(Ross et al., 2023), 需要创新策略与公众协作, 为构建更全面、更多样化的数据集铺平道路。例如探索数据增强(Nolan et al., 2023; Sun et al., 2024)和合成数据生成(Viveros-Muñoz et al., 2023)等创新解决方案。公民科学在构建大型数据集方面具备巨大潜力, Lehikoinen等(2023)通过动员芬兰观鸟者标注音频, 通过众包方式有效构建了高质量数据集。Xeno-canto和Freesound等开放平台也为模型开发提供了多样化声景样本, 支持更强泛化能力的生态声学模型构建。

1.1.2 背景噪声与声音混叠对识别精度的影响

背景噪音和声音混叠是自动声景识别面临的

另一大挑战(Xie et al., 2023b)。风声、雨声、设备噪声等背景干扰, 以及多声源间的混叠, 均会显著降低识别精度(Juodakis & Marsland, 2022; Xie et al., 2024)。环境噪声可通过声学掩蔽作用降低生物信号的信噪比(signal to noise ratio, SNR), 特别是在鸣声与噪声频率重叠时, 容易导致检测距离缩短(Apol et al., 2020)、识别的假阳性增多(Hart et al., 2015; Clark et al., 2023)、识别准确率平均下降15%–25% (谢将剑等, 2020; Juodakis & Marsland, 2022)。为增强识别模型在噪声环境下的稳健性, 已有研究引入注意力机制(Xie et al., 2022)和自适应噪声抑制(Zhao et al., 2023)等策略, 但在低信噪比条件下仍需依赖更有效的降噪方法。目前, 小波方法、深度特征损失网络及两阶段Comformer模型已在去除风声(Juodakis & Marsland, 2022)、雨声(Brown et al., 2019)以及蝉鸣(Zhang et al., 2024b)等噪声方面取得显著进展。这些方法通过时频分析、深度特征约束或多阶段建模有效降低了特定类型噪声的干扰。然而仍存在以下局限: 一是在更低的信噪比条件下(如信噪比低于5 dB时)性能下降明显(Juodakis & Marsland, 2022); 二是多数方法针对单一噪声类型优化, 难以适应多种声源混杂的自然环境(Brown et al., 2019; Zhang et al., 2024a); 三是在强噪声过滤过程中易造成目标生物声信息的丢失(Apol et al., 2020; Xie et al., 2023b)。因此, 如何在复杂声景中实现噪声抑制与生态信号保真的平衡, 仍是未来研究亟需突破的关键问题。

声音混叠现象在鸟类声学监测中普遍存在, 尤其在黎明和黄昏等时段的鸟类“合唱”行为中, 多种或同种多个个体同时发声, 显著增加了自动识别与分析的难度。为解决该问题, 研究主要集中于两类方法: 其一是基于声源分离的策略, 将混合音频拆解为单一声源后再识别。相关研究表明, 融合深度学习算法可显著提升声源分离性能。Gabriel等(2019)结合多重声谱分类(multiple signal classification, MUSIC)算法和基于几何高阶相关性的声源分离(geometric high-order dependency-based sound source separation, GHDSS)算法以及卷积神经网络(convolutional neural network, CNN)进行了鸟类声源定位和分离。Dai等(2021)采用独立向量分析(independent vector analysis, IVA)分离声源信号, 然后使用Xception架构识别鸟类声源。Bermant (2021)和Sudo等(2021)扩展U-Net架构至多通道环境声音分离, Xie等(2024)进一步引入多通道输入的Deeplabv3plus融合频谱和空间特征, 提升了分离效果。这些方法展示了在复杂声学环境中实现更准确、更稳健的声源分离的潜力。其二是基于复调声音事件检测(polyphonic sound event detection, PSED)方法, 直接从混合音频中识别多个重叠事件, 卷积循环神经网络(convolutional recurrent neural network, CRNN)架构已被证明可有效识别多至十种鸟类的重叠鸣声(Crous, 2019[①]; Parrilla & Stowell, 2022)。然而, 在鸟类密度更高或重叠程度更强的环境中, 这两类方法在准确性与稳定性方面仍面临挑战。

综上所述, 噪声与混叠不仅是自动识别数据预处理的关键难题, 也直接关系到模型在真实复杂环境中的稳健性与可靠性。尽管当前降噪与分离技术已取得显著进展, 但它们仍是影响识别精度和评估一致性的主要因素之一。

1.1.3 泛化能力不足与跨区域迁移挑战

尽管当前自动识别模型在训练数据上表现优异, 但在新环境或训练集中未出现物种的泛化能力仍显不足, 主要受到声景结构变化的影响, 包括物种鸣声的时频特征差异、背景噪声变化及声源重叠程度不同。以BirdNET为例, 其在陌生区域的识别准确率显著下降, 尤其对训练集中未出现物种的识别能力较弱(Lauha et al., 2022; Sethi et al., 2023)。此外, 自动识别模型输出的置信度分数缺乏明确概率意义, 且易受物种差异与设备条件影响, 限制了跨物种、跨设备与跨区域结果的可比性(Kahl et al., 2021; Wood & Kahl, 2024)。上述问题可归因于“域偏移” (domain shift), 即训练数据与部署环境声景之间存在分布差异, 源于录音设备、环境条件、声源距离及鸣声地域变异等因素(Alcocer et al., 2022; Tang et al., 2022; Xie et al., 2023b)。域偏移现象显著削弱了模型的跨区域识别性能。Lauha等(2022)的研究表明, 当BirdNET模型未经过本地数据微调时, 其识别准确率下降约30%, 主要原因在于不同地区

① Crous M (2019) Polyphonic Bird Sound Event Detection with Convolutional Recurrent Neural Networks. Master's thesis, University of Amsterdam, Amsterdam.

鸟类鸣声的频谱结构及背景噪声分布存在明显差异。Sethi等(2023)在多生态系统的实验中进一步验证了设备差异与环境条件变化所引起的域偏移是限制模型泛化能力的关键因素。其中, 鸣声的地理差异在鸟类中尤为常见(Smeele et al., 2024), 这种差异的存在使得物种识别更具挑战性(Xie et al., 2023a, 2025)。尽管通过扩充本地数据集可在一定程度上缓解该问题, 但仍难满足多区域、大规模监测的需求。研究表明, 归一化技术有助于提升跨域稳健性, 目前已广泛应用的策略包括每通道能量归一化(per-channel energy normalization, PCEN) (Tang et al., 2022)、实例频率归一化(Xie et al., 2023a)以及自适应归一化(Xie et al., 2025), 有效降低了地域差异对识别性能的影响。然而, 这些方法仍主要集中于鸟类鸣声, 对其他生物声的跨场景识别仍需进一步探索。

综上, 自动识别模型对本地化数据的高度依赖, 使得其本地部署通常需重新采样并再训练, 限制了其在大范围、多场景生态声学监测中的通用性。模型的地域特异性与数据敏感性不仅是导致识别误差的根本原因, 也反映出当前智能模型在生态应用中泛化能力亟待提升的关键挑战。

1.2 声学指数法及其在实际应用中的瓶颈与挑战

声学指数法通过计算声信号在时域与频域的统计特征, 将声景的复杂度与多样性作为群落层级生物多样性的指示, 反映生态系统的动态变化(Servick, 2014)。目前已提出近70种声学指数(Bradfer-Lawrence et al., 2023; Quinn et al., 2023), 通常分为两类: alpha指数用于衡量单次录音中的声学信息, beta指数则用于比较不同录音之间的差异(Nieto-Mora et al., 2023; 王言一等, 2023), 其中alpha指数的实证研究显著多于beta指数。当前广泛使用的8种alpha指数包括: 生物声学指数(bioacoustic index, BIO) (Boelman et al., 2007)、声学熵指数(acoustic entropy index, H, 时间熵(temporal entropy, Ht)和频谱熵(spectral entropy, Hf)的乘积) (Sueur et al., 2009)、声学复杂度指数(acoustic complexity index, ACI) (Pieretti et al., 2011)、声学均匀度指数(acoustic evenness index, AEI) (Villanueva-Rivera et al., 2011)、声学多样性指数(acoustic diversity index, ADI) (Villanueva-Rivera et al., 2011)、标准化声景差异指数(normalized difference soundscape index, NDSI) (Kasten et al., 2012)、声学丰富度指数(acoustic richness index, AR) (Depraetere et al., 2012)和频峰数(number of peaks, NP) (Gasc et al., 2013)。经过十余年的发展, 声学指数的应用已从初期的物种丰富度估算拓展至对更高分类单元的研究, 并可用于揭示生物的活动节律和栖息地差异(胡婉君等, 2024; Bradfer-Lawrence et al., 2025)。尽管声学指数法在数据处理效率上具有优势, 并已在多种生态系统中获得应用(Do Nascimento et al., 2024; Qiu et al., 2024), 但声学指数将复杂声学信息高度抽象为单一数值的特性, 在生态解释上存在潜在的局限性(Alcocer et al., 2022), 在实际应用中仍可能受到环境变量影响而产生不一致甚至相互矛盾的结果。此外, 从可视化或者公众传播角度来看, 单纯的数值难以直观呈现生态状态, 降低了研究成果的可解释性与科普价值。

1.2.1 声学指数法在生物多样性评估中的困境

声学指数法以其计算简便性而成为快速评估生物多样性的潜在有效工具, 但前提是需要建立其与生物多样性度量之间显著且一致的关联(Retamosa Izaguirre et al., 2021)。生态学研究已在物种丰度、物种丰富度、声景多样性与生物多样性等多种多样性指标层面广泛探讨了这种关系(Alcocer et al., 2022)。以鸟类多样性评估为例, 栖息地类型显著影响声学指数与鸟类物种丰富度的相关程度。Mitchell等(2020)发现在4种森林(采伐林(logged forests)、河岸林(riparian forests)、残留森林斑块(remnants)和油棕(*Elaeis guineensis*)种植园中, ACI、BIO和AEI与鸟类多样性相关性不一, 在缺乏天然植被的河岸林关联性更差。Dröge等(2021)评估了不同土地利用类型下声学指数与鸟类物种丰富度的相关性, 发现ADI与AEI (呈负相关)及H在原生林效果最佳, 而在水稻(*Oryza sativa*)田与休耕地(herbaceous and woody fallow)中效果最差。Ross等(2021)在日本冲绳岛开展实验评估了不同声学条件下11种常用声学指数的性能, 结果表明AR和Ht在与实测物种丰富度的相关性方面表现优异。

多项实证研究进一步揭示了声学指数在不同生态场景下的适用性差异。Alcocer等(2022)对35篇文献的Meta分析显示, 声学指数与生物多样性之间

存在中度显著正相关, 其中H、NDSI与ACI在检测声景丰度变化方面表现最佳。但他们也警示环境因素会对指数估值产生影响, 强调在将声学指数用作生态指标时应谨慎。更为严峻的是, 部分研究发现声学指数与物种多样性之间的关联性较弱。如Allen-Ankins等(2023)、Bicudo等(2023)以及在中国广西的研究(Galappaththi et al., 2024)均指出多种常用指数(如ACI、ADI、AEI、BIO等)在部分区域的预测能力有限。Eldridge等(2016)更进一步指出, 仅反映频谱振幅或时域变化的声学指数难以充分刻画声景在时频域上的动态特征, 限制了其生态解释力。

针对指数有效性不一的现象, 研究者开始探究其影响因素。Zhao等(2019)考察了声学单元形状、鸣叫频率与强度等条件下常用指数(H、ADI、AEI、AR、ACI、BIO与NDSI)在鸟类物种丰富度调研中的性能, 结果表明H、ADI与AEI的表现优于其他指数, 与物种丰富度呈中度相关。因此, 评价时必须选择与研究目标高度匹配的声学指数。此外, 其他一些因素也会影响声学指数的选择, 如技术参数设置与地理环境等。例如, Bradfer-Lawrence等(2025)发现傅里叶窗长的不同设置会显著影响声学指数数值, 从而导致结果差异。Pan等(2024)发现在较高纬度地区声学指数的预测能力更强。

综上所述, 声学指数的有效性受环境类型、声学参数设定及目标物种特征等多因素影响, 在每种特定情境中都需选择最合适的指数集(Gaspar et al., 2023)。因此, 为判断其能否作为可靠的生物多样性代理指标, 亟需借助统计学方法对其生态代表性与适用性进行系统评估。

1.2.2 现有声学指数有效性提升方法的局限性

当前提升声学指数有效性的主要思路包括多指数集成与聚焦目标声源以减少干扰。单一声学指数通常仅反映声景的某一维度, 难以准确预测生物多样性指标(Alcocer et al., 2022)。因此, 结合多种指数从多角度描述声景特征成为常见策略(Müller et al., 2023)。例如, 通过计算多个指数及其统计离散度, 可获得更全面的时空声景动态信息(Bradfer-Lawrence et al., 2020)。Chen等(2021)使用7种声学指数探索了景观与植被梯度变化的影响, 发现不同指数组合在不同情境下的表现存在差异。Gaspar等(2023)、Allen-Ankins等(2023)、Bicudo等(2023)和Kotian等(2024)分别在巴西大西洋森林、亚马孙水库岛屿、澳大利亚东海岸桉树(*Eucalyptus*)林地以及印度中部热带干旱森林的声景研究中发现, 多变量模型优于单一指数模型, 但其预测能力在特定类群(如非鸟类脊椎动物)中仍有限。因此, 研究者不应仅因为能够计算大量指数就泛泛而为, 而应基于对声景模式的先验判断有选择地组合指数(Bradfer-Lawrence et al., 2023)。

同时, 声景中非目标生物声源(地理声如风雨雷声, 以及人类活动声如人声与交通噪声)会对生物声产生掩蔽或干扰, 从而影响生物多样性评估的准确性(Retamosa Izaguirre et al., 2021)。Sánchez-Giraldo等(2020)和Ross等(2021)分别指出降雨及昆虫鸣叫会显著影响声学指数, 严重时甚至无法与实测物种丰富度建立相关性。由此可见, 针对特定类群的多样性研究时, 应优先关注目标鸣声信号, 尽可能减少干扰声源对评估结果的影响(Zhao et al., 2023)。因此, 可以通过滤除非目标声音或聚焦目标鸣声信号来实现更精准的生物多样性评估。最直接的方法是对非目标声源进行频段过滤。Hyland等(2023)发现ADI与AEI在80–1,000 Hz范围内对噪声敏感, 而ACI则相对稳定, 并建议在80、500、1,000和2,000 Hz处设置固定滤波器, 以优化声学指数。然而, 固定频率过滤策略并非在所有环境中均有效。根据背景噪声水平动态调整阈值, 构建自适应滤波技术, 可显著提升声学指数的整体性能。Xu等(2023)提出的频率依赖声学多样性指数可基于每个频段的噪声水平自适应调整阈值, 提升了抗噪性能。此外, 结合时间、频率信息和生态学知识, 有助于增强指数的生物学解释力(Metcalf et al., 2021), 尽管部分研究表明调整后效果提升有限(Galappaththi et al., 2024)。Quinn等(2023)确认非生物声源是影响声学指数可解释性的关键因素, 将目标生物声信息融入分析框架被认为是提升预测精度的重要路径。

综上, 声学指数法虽计算效率高, 在快速评估中可发挥重要作用, 但其在不同生态系统中的表现差异显著, 核心问题仍是对复杂声景的过度简化。尽管多指数集成、自适应滤波和干扰排除等方法取得了进展, 但其本质局限尚未完全克服。未来研究

应以“声学适应假说” “声学生态位假说”等理论为基础, 结合严格的实证研究和不确定性评估, 提升声学指数对生态过程的捕捉能力与解释力。

2 导致评估效果差的综合影响因素

声景评估旨在通过分析生物声特征来推测物种多样性, 但声学信号的复杂性使其与真实物种多样性之间并非一一对应(Alcocer et al., 2022; Pan et al., 2024)。不一致或矛盾的评估结果往往源于生物声本身的多样性、环境干扰因素与数据采集策略等多方面的交互影响。

2.1 生物声多样性的影响

生物声信号受多种生物学因素的调控, 不同物种及个体间的发声在结构、频率以及持续时间等方面存在差异。个体的年龄(Nemeth et al., 2012)、性别(Marcolin et al., 2022)、体重(Sagar et al., 2024)以及情绪状态(Collins et al., 2024)都会显著影响鸣声特征, 且部分物种还具备模仿其他声音的能力(Sagar et al., 2024), 这加剧了识别的复杂性。这些声学的动态变化及其高度复杂性使得自动识别系统在进行物种分类时存在较大误差, 也限制了声学指数与生物多样性之间的直接关联, 成为影响评估精度的内在因素。

2.2 环境因素对评估的影响

人类活动干扰与自然环境变化是影响声景评估准确性的主要外部因素。植被结构与土地利用类型的变化可能抑制或改变物种活动(Hao et al., 2024; Sun et al., 2025), 季节与气象条件调节着物种的发声行为(Forti et al., 2022; de Framond et al., 2024), 生物对环境变化的声学适应性会引起评估结果的波动, 可能掩盖真实的多样性变化(Sánchez-Giraldo et al., 2020; Oliveira et al., 2021)。同时, 地理声与人为噪声会掩蔽生物声, 它们的普遍性和复杂性仍是限制声景评估性能提升的瓶颈(Xie et al., 2023b), 会降低识别精度并增加误判率(谢将剑等, 2020)。尽管生物声学去噪的方法已经取得一定进展(Zhang et al., 2024a), 但在保留目标生物声信息的同时消除噪声仍具有较大挑战。

2.3 数据采集方式的影响

数据采集策略对评估结果的代表性与可比性起决定性作用。设备性能(Metcalf et al., 2023)、布设位置、采样频率与时间长度等参数会直接影响记录到的声景特征, 进而影响后续分析的准确性。采样策略的制定同样对声景数据的质量产生重要影响。采样策略若未考虑动物活动节律与环境背景, 则容易造成数据缺失或冗余, 影响特征提取与模型训练效果(Abrahams et al., 2021; 胡婉君等, 2024)。此外, 采集设备差异与策略的非标准化会导致跨区域研究间的数据分布差异, 影响声学指数计算与声源识别准确性(Tang et al., 2022; Zhang et al., 2024b), 削弱声景评估方法的泛化性。

3 总结与展望

3.1 两类主流自动评估方法的总结

传统的人工处理方法因耗时耗力、依赖专业知识且具有较强主观性, 已难以满足当前大规模、连续性生物多样性监测的需求, 推动了基于声景的自动评估方法的发展。本文系统分析了两类主流自动评估方法所面临的挑战与瓶颈(详见表2)。

(1)自动识别法虽然能够实现物种的精准识别, 但仍面临多重挑战: 一是高质量标注数据稀缺, 使模型训练受限并削弱其跨区域泛化能力, 即便在新区域应用也可能出现识别准确率大幅下降; 二是复杂背景噪声及声源混叠会显著降低信噪比, 增加误识别风险, 即使引入降噪和声源分离技术也难以完全消除干扰; 三是物种间声学特征相似性及个体差异(如年龄、性别、体重、情绪状态或模仿能力)进一步增加分类难度; 此外, 训练数据与部署环境间的域偏移, 包括设备差异、环境条件及地域性鸣声差异, 也限制了自动识别法在不同生态系统和声景环境中的稳定性与可比性。

(2)声学指数法虽具备高效的数据处理能力, 但在通用性、环境适应性及其与生物多样性指标的关联性方面存在明显不足。其将复杂声学信息简化为单一数值的方式限制了生态解释力, 常导致评估结果不一致或相互矛盾。这主要源于生物声本身高度多样且动态, 受物种、个体差异及年龄、性别、体重、情绪状态等影响, 同时环境干扰(如植被结构、土地利用、季节、气象及噪声)调节发声行为并掩蔽信号, 加之数据采集策略、设备差异及非标准化操作可能引入偏差, 综合作用下削弱了其评估精度与泛化能力。

表2　自动识别法与声学指数法在实际应用中遇到的挑战与局限性对比

Table 2　Comparison of challenges and limitations encountered in practical applications of acoustic index and automatic recognition methods

挑战/局限性 Challenges/limitations	自动识别法 Automatic recognition method	声学指数法 Acoustic index method
通用性/栖息地特异性 General applicability/habitat specificity	模型泛化能力差, 训练数据偏差导致跨区域适用性下降, 在不同声景中准确度显著降低。 Poor model generalization, training data bias reduces cross-regional applicability, leading to significant accuracy drops in different soundscapes.	缺乏通用指数, 不同指数适用栖息地类型有限, 难以跨环境普适应用, 同一指数在不同生态系统可能指示不同生态意义。 Lack of universal indices, most indices are habitat-specific and not transferable across environments, with ecological meanings varying across ecosystems.
对噪声的敏感性 Sensitivity to noise	背景噪音和声音混叠严重降低识别精度, 即使有降噪技术也难以完全克服复杂环境噪声影响。 Severe background noise and overlapping sounds greatly reduce recognition accuracy, even with noise reduction techniques, complex environmental noise remains difficult to overcome.	多数指数对背景噪声高度敏感, 需复杂降噪处理且可能丢失信息, 导致评估结果偏差。 Most indices are highly sensitive to background noise, requiring complex denoising that may cause information loss and biased evaluation results.
与生物多样性关联 Correlation to biodiversity	识别的是特定物种的存在或分类, 但物种间相似的声学特征和复杂生物学因素可能导致误识别。 Recognizes the presence or classification of specific species, but similar acoustic features and biological variability among species can cause misclassification.	不能直接代表生物多样性, 多反映声音复杂度/丰度而非物种丰富度, 单一指数难以满足物种丰富度评估标准。 Does not directly represent biodiversity, mainly reflects acoustic complexity or abundance rather than species richness, and single indices cannot meet biodiversity assessment standards.
数据需求与成本 Data requirements and costs	严重依赖大规模、高质量标注音频数据集, 数据构建成本高昂, 且数据稀缺。 Heavily dependent on large, high-quality annotated datasets, data construction is costly and limited by data scarcity.	计算效率高, 但指数有效性需针对性分析。 High computational efficiency, but the ecological validity of indices requires case-specific analysis.

综上, 当前声景评估结果存在显著的不一致性和不确定性, 根本原因在于多重因素的交互作用, 包括生物学特征(如鸣声复杂性与个体差异)、环境条件(如栖息地结构与季节变动)、噪声干扰(如人为活动声与地理背景噪声)以及采集策略(如设备类型、采样设计与时段安排)等。这些复杂因素共同影响了声景信号的表达及其与生物多样性的映射关系, 亟需在方法改进、理论支撑和数据质量保障等方面进行系统性提升。

3.2　声景自动评估方法展望

为突破现有方法的技术瓶颈, 进一步提升声景自动评估生物多样性的准确性与可靠性, 未来研究亟需深入探讨声学生态位假说与声学适应性假说的作用机制, 并融合多学科知识体系, 从以下3个方面开展更系统、全面的技术研究。

3.2.1　数据采集与处理的标准化

制定统一的数据采集与处理标准是提升声景生态学评估可信度与可比性的基础。应明确录音设备性能、布设位置与数量、采样频率与持续时间等核心参数, 降低研究者操作差异带来的偏差, 确保数据的可靠性与重复性。此外, 应同步推进集数据采集、标注、分析与可视化于一体的在线平台建设, 以支撑高效、规范的数据处理流程。该类平台不仅可提供统一的数据标注工具, 提升多源数据的一致性与处理效率, 还可通过标准化分析模块与可视化功能, 增强研究成果的直观表达与公众传播能力。标准化协议与平台建设将有助于实现跨区域、跨时间尺度的声景数据比对与综合分析, 为生物多样性动态监测提供技术支撑, 并为保护区管理与政策调整提供量化依据。当前评估结果的不一致, 正是源于数据采集和处理流程的非标准化, 因而推动标准与平台的协同建设, 已成为未来声景研究亟需突破的重点方向。

3.2.2　声景特征数据库的共享与开放

构建开放共享的声景特征数据库是提升评估效率与模型性能的重要路径。涵盖多种生境类型的声景数据, 有助于增强机器学习模型的训练能力与泛化表现, 缓解当前自动识别系统因训练样本匮乏导致的性能瓶颈。数据共享可突破单一团队在样本获取方面的限制, 推动模型在更广泛生态系统中的迭代优化。此外, 长期、高分辨率声景数据可支撑生物多样性时空动态变化分析, 服务于科学决策与保护成效评估。数据库的开放还将促进科研数据标准化管理及多学科融合, 拓展声景生态学在生态保

护、环境治理与公众科普等领域的综合应用价值, 推动该领域迈向更为协同与高效的研究阶段。

3.2.3 方法融合创新与多源信息整合

推动自动识别与声学指数方法的融合, 探讨多源信息整合机制, 是提升声景评估准确性、生态解释力及模型泛化能力的关键路径。自动识别法与声学指数法在本质上具有互补性: 前者在声景类型以及物种层级的识别中展现出更高的灵活性与准确性, 后者则在计算效率与生态意义解释方面具有优势。通过先利用自动识别模型划分声景类型, 再针对特定类型选择适配声学指数组合, 或基于深度学习模型生成具有生态指向性的类指数特征, 有望构建兼具生态意义与数据适应性的复合指标体系。此类融合方法不仅能提升声景特征的表征能力, 也可增强模型对复杂生态结构和动态过程的响应能力。同时, 结合遥感、生境类型及气象等多源数据, 拓展声景特征空间, 可进一步提升评估结果的生态一致性及跨区域泛化能力。为缓解标注数据不足, 可引入数据增强与弱监督学习策略, 挖掘未标注音频中的潜在信息, 提升深度模型训练效果与适应性。融合多方法与多源信息, 将为构建高精度、强解释性且易推广的生物多样性声景评估体系奠定坚实基础。

ORCID

谢将剑 https://orcid.org/0000-0003-1367-324X
蒋爱伍 https://orcid.org/0000-0002-5259-298X
肖治术 https://orcid.org/0000-0002-1353-2394

参考文献

Abrahams C, Desjonquères C, Greenhalgh J (2021) Pond acoustic sampling scheme: A draft protocol for rapid acoustic data collection in small waterbodies. Ecology and Evolution, 11, 7532–7543.

Alcocer I, Lima H, Sugai LSM, Llusia D (2022) Acoustic indices as proxies for biodiversity: A meta-analysis. Biological Reviews, 97, 2209–2236.

Allen-Ankins S, McKnight DT, Nordberg EJ, Hoefer S, Roe P, Watson DM, McDonald PG, Fuller RA, Schwarzkopf L (2023) Effectiveness of acoustic indices as indicators of vertebrate biodiversity. Ecological Indicators, 147, 109937.

Apol CA, Valentine EC, Proppe DS (2020) Ambient noise decreases detectability of songbird vocalizations in passive acoustic recordings in a consistent pattern across species, frequency, and analysis method. Bioacoustics, 29, 322–336.

Bermant PC (2021) BioCPPNet: Automatic bioacoustic source separation with deep neural networks. Scientific Reports, 11, 23502.

Bicudo T, Llusia D, Anciães M, Gil D (2023) Poor performance of acoustic indices as proxies for bird diversity in a fragmented Amazonian landscape. Ecological Informatics, 77, 102241.

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

Bradfer-Lawrence T, Bunnefeld N, Gardner N, Willis SG, Dent DH (2020) Rapid assessment of avian species richness and abundance using acoustic indices. Ecological Indicators, 115, 106400.

Bradfer-Lawrence T, Desjonqueres C, Eldridge A, Johnston A, Metcalf O (2023) Using acoustic indices in ecology: Guidance on study design, analyses and interpretation. Methods in Ecology and Evolution, 14, 2192–2204.

Bradfer-Lawrence T, Duthie B, Abrahams C, Adam M, Barnett RJ, Beeston A, Darby J, Dell B, Gardner N, Gasc A, Heath B, Howells N, Janson M, Kyoseva MV, Luypaert T, Metcalf OC, Nousek-McGregor AE, Poznansky F, Ross SRPJ, Sethi S, Smyth S, Waddell E, Froidevaux JSP (2025) The Acoustic Index User's Guide: A practical manual for defining, generating and understanding current and future acoustic indices. Methods in Ecology and Evolution, 16, 1040–1050.

Brown A, Garg S, Montgomery J (2019) Automatic rain and cicada chorus filtering of bird acoustic data. Applied Soft Computing, 81, 105501.

Cauzinille J, Favre B, Marxer R, Rey A (2024) Applying machine learning to primate bioacoustics: Review and perspectives. American Journal of Primatology, 86, e23666.

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

Clark ML, Salas L, Baligar S, Quinn CA, Snyder RL, Leland D, Schackwitz W, Goetz SJ, Newsam S (2023) The effect of soundscape composition on bird vocalization classification in a citizen science biodiversity monitoring project. Ecological Informatics, 75, 102065.

Collins SA, Herborn K, Sufka KJ, Asher L, Brilot B (2024) Do I sound anxious? Emotional arousal is linked to changes in vocalisations in domestic chicks (*Gallus gallus* Dom.). Applied Animal Behaviour Science, 277, 106359.

Dai YS, Yang J, Dong YW, Zou HP, Hu MZ, Wang B (2021) Blind source separation-based IVA-Xception model for bird sound recognition in complex acoustic environments. Electronics Letters, 57, 454–456.

Darras KFA, Rountree, RA, van Wilgenburg SL, Cord AF, Pitz F, Chen YF, Dong LJ, Rocquencourt A, Desjonquères C, Diaz PM, …, Watson M, Weldy MJ, Wiel J, Willie J, Wood

H, Xu JS, Zhou WY, Li SH, Sousa-Lima R, Wanger TC (2025) Worldwide soundscapes: A synthesis of passive acoustic monitoring across realms. Global Ecology and Biogeography, 34, e70021.

de Framond L, Müller R, Feuerriegel L, Brumm H (2024) Do the rain calls of Chaffinches indicate rain? Journal of Ornithology, 165, 615–625.

Depraetere M, Pavoine S, Jiguet F, Gasc A, Duvail S, Sueur J (2012) Monitoring animal diversity using acoustic indices: Implementation in a temperate woodland. Ecological Indicators, 13, 46–54.

Diepstraten J, Kuenbou JK, Willie J (2022) Datasets for assessing the structure and drivers of biological sounds. Data in Brief, 41, 107930.

Do Nascimento LA, Pérez-Granados C, Alencar JBR, Beard KH (2024) Time and habitat structure shape insect acoustic activity in the Amazon. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 379, 20230112.

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

Duarte A, Weldy MJ, Lesmeister DB, Ruff ZJ, Jenkins JMA, Valente JJ, Betts MG (2024) Passive acoustic monitoring and convolutional neural networks facilitate high-resolution and broadscale monitoring of a threatened species. Ecological Indicators, 162, 112016.

Eldridge A, Casey M, Moscoso P, Peck M (2016) A new method for ecoacoustics? Toward the extraction and evaluation of ecologically-meaningful soundscape components using sparse coding methods. PeerJ, 4, e2108.

Forti LR, Hepp F, de Souza JM, Protazio A, Szabo JK (2022) Climate drives anuran breeding phenology in a continental perspective as revealed by citizen-collected data. Diversity and Distributions, 28, 2094–2109.

Gabriel D, Kojima R, Hoshiba K, Itoyama K, Nishida K, Nakadai K (2019) 2D sound source position estimation using microphone arrays and its application to a VR-based bird song analysis system. Advanced Robotics, 33, 403–414.

Galappaththi S, Goodale E, Sun J, Jiang AW, Mammides C (2024) The incidence of bird sounds, and other categories of non-focal sounds, confound the relationships between acoustic indices and bird species richness in southern China. Global Ecology and Conservation, 51, e02922.

Gasc A, Sueur J, Pavoine S, Pellens R, Grandcolas P (2013) Biodiversity sampling using a global acoustic approach: Contrasting sites with microendemics in New Caledonia. PLoS ONE, 8, e65311.

Gaspar LP, Scarpelli MDA, Oliveira EG, Alves RS, Gomes AM, Wolf R, Ferneda RV, Kamazuka SH, Gussoni COA, Ribeiro MC (2023) Predicting bird diversity through acoustic indices within the Atlantic forest biodiversity hotspot. Frontiers in Remote Sensing, 4, 1283719.

Giuliani M, Mirante D, Abbondanza E, Santini L (2024) Acoustic indices fail to represent different facets of biodiversity. Ecological Indicators, 166, 112451.

Hao ZZ, Zhang CY, Li L, Gao, BT, Wu RC, Pei NC, Liu Y (2024) Anthropogenic noise and habitat structure shaping dominant frequency of bird sounds along urban gradients. iScience, 27, 109056.

Hart PJ, Hall R, Ray W, Beck A, Zook J (2015) Cicadas impact bird communication in a noisy tropical rainforest. Behavioral Ecology, 26, 839–842.

Hill AP, Prince P, Piña Covarrubias E, Doncaster CP, Snaddon JL, Rogers A (2018) AudioMoth: Evaluation of a smart open acoustic device for monitoring biodiversity and the environment. Methods in Ecology and Evolution, 9, 1199–1211.

Hu WJ, Hao ZZ, Xia CW, Xie JJ (2024) Wetland soundscape recording scheme and feature selection for soundscape classification. Biodiversity Science, 32, 24121. (in Chinese with English abstract) [胡婉君, 郝泽周, 夏灿玮, 谢将剑 (2024) 湿地声景录音策略及面向声景分类的特征选择. 生物多样性, 32, 24121.]

Hyland EB, Schulz A, Quinn JE (2023) Quantifying the soundscape: How filters change acoustic indices. Ecological Indicators, 148, 110061.

Juodakis J, Marsland S (2022) Wind-robust sound event detection and denoising for bioacoustics. Methods in Ecology and Evolution, 13, 2005–2017.

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

Kasten EP, Gage SH, Fox J, Joo W (2012) The remote environmental assessment laboratory's acoustic library: An archive for studying soundscape ecology. Ecological Informatics, 12, 50–67.

Kotian M, Biniwale S, Mourya P, Burivalova Z, Choksi P (2024) Measuring biodiversity with sound: How effective are acoustic indices for quantifying biodiversity in a tropical dry forest? Conservation Science and Practice, 6, e13133.

Krause BL (1993) The niche hypothesis: A virtual symphony of animal sounds, the origins of musical expression and the health of habitats. The Soundscape Newsletter, 6, 5.

Lauha P, Somervuo P, Lehikoinen P, Geres L, Richter T, Seibold S, Ovaskainen O (2022) Domain-specific neural networks improve automated bird sound recognition already with small amount of local data. Methods in Ecology and Evolution, 13, 2799–2810.

Lehikoinen P, Rannisto M, Camargo U, Aintila A, Lauha P, Piirainen E, Somervuo P, Ovaskainen O (2023) A successful crowdsourcing approach for bird sound classification. Citizen Science: Theory and Practice, 8, 16.

Liu YY, Gong LX, Zeng H, Feng J, Dong YJ, Wang L, Jiang TL (2024) Application of passive acoustic monitoring in Chiropteran research. Biodiversity Science, 32, 24233. (in Chinese with English abstract) [刘莹莹, 龚立新, 曾皓, 冯江, 董永军, 王磊, 江廷磊 (2024) 被动声学监测在蝙蝠研究中的应用. 生物多样性, 32, 24233.]

Marcolin F, Cardoso GC, Bento D, Reino L, Santana J (2022) Body size and sexual selection shaped the evolution of parrot calls. Journal of Evolutionary Biology, 35, 439–450.

Metcalf OC, Abrahams C, Ashington B, Baker E, Bradfer-Lawrence T, Browning E, Carruthers-Jones J, Darby J, Dick J, Eldridge A, Elliot D, Heath B, Howden-Leach P, Johnston A, Lees AC, Meyer CFJ, Ruiz AU, Smyth S (2023) Good Practice Guidelines for Long-term Ecoacoustic Monitoring in the UK. The UK Acoustics Network. https://e-space.mmu.ac.uk/id/eprint/631466/. (accessed on 2025-05-17)

Metcalf OC, Barlow J, Devenish C, Marsden S, Berenguer E, Lees AC (2021) Acoustic indices perform better when applied at ecologically meaningful time and frequency scales. Methods in Ecology and Evolution, 12, 421–431.

Michaud F, Sueur J, Le Cesne M, Haupert S (2023) Unsupervised classification to improve the quality of a bird song recording dataset. Ecological Informatics, 74, 101952.

Miller T, Michoński G, Durlik I, Kozlovska P, Biczak P (2025) Artificial intelligence in aquatic biodiversity research: A PRISMA-based systematic review. Biology, 14, 520.

Mitchell SL, Bicknell JE, Edwards DP, Deere NJ, Bernard H, Davies ZG, Struebig MJ (2020) Spatial replication and habitat context matters for assessments of tropical biodiversity using acoustic indices. Ecological Indicators, 119, 106717.

Morgan MM, Braasch J (2021) Long-term deep learning-facilitated environmental acoustic monitoring in the capital region of New York State. Ecological Informatics, 61, 101242.

Morton ES (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. The American Naturalist, 109, 17–34.

Müller J, Mitesser O, Schaefer HM, Seibold S, Busse A, Kriegel P, Rabl D, Gelis R, Arteaga A, Freile J, Leite GA, de Melo TN, LeBien J, Campos-Cerqueira M, Blüthgen N, Tremlett CJ, Böttger D, Feldhaar H, Grella N, Falconí-López A, Donoso DA, Moriniere J, Buřivalová Z (2023) Soundscapes and deep learning enable tracking biodiversity recovery in tropical forests. Nature Communications, 14, 6191.

Nemeth E, Kempenaers B, Matessi G, Brumm H (2012) Rock sparrow song reflects male age and reproductive success. PLoS ONE, 7, e43259.

Nieto-Mora DA, Rodríguez-Buritica S, Rodríguez-Marín P, Martínez-Vargaz JD, Isaza-Narváez C (2023) Systematic review of machine learning methods applied to ecoacoustics and soundscape monitoring. Heliyon, 9, e20275.

Nolan V, Scott C, Yeiser JM, Wilhite N, Howell PE, Ingram D, Martin JA (2023) The development of a convolutional neural network for the automatic detection of northern bobwhite *Colinus virginianus* covey calls. Remote Sensing in Ecology and Conservation, 9, 46–61.

Oliveira EG, Ribeiro MC, Roe P, Sousa-Lima RS (2021) The Caatinga Orchestra: Acoustic indices track temporal changes in a seasonally dry tropical forest. Ecological Indicators, 129, 107897.

Ouyang ZY, Tang XP, Du A, Zang ZH, Xu WH (2023) Building China's national park systems scientifically: Challenges and opportunities. National Park, 1(2), 67–74. (in Chinese with English abstract) [欧阳志云, 唐小平, 杜傲, 臧振华, 徐卫华 (2023) 科学建设国家公园: 进展、挑战与机遇. 国家公园(中英文), 1(2), 67–74.]

Pan WY, Goodale E, Jiang AW, Mammides C (2024) The effect of latitude on the efficacy of acoustic indices to predict biodiversity: A meta-analysis. Ecological Indicators, 159, 111747.

Parrilla AGA, Stowell D (2022) Polyphonic sound event detection for highly dense birdsong scenes. arXiv, 2207.06349v1.

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

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

Qiu Y, Tong JF, Fu HH, Lyu S, Rizky MYR, Wu JH, Wei GG, Xue MH (2024) Refining ecoacoustic indices in aquatic and terrestrial ecosystems: A comprehensive review and bibliometric analysis. Ecological Indicators, 166, 112363.

Quinn CA, Burns P, Hakkenberg CR, Salas L, Pasch B, Goetz SJ, Clark ML (2023) Soundscape components inform acoustic index patterns and refine estimates of bird species richness. Frontiers in Remote Sensing, 4, 1156837.

Rasmussen JH, Stowell D, Briefer EF (2024) Sound evidence for biodiversity monitoring. Science, 385, 138–140.

Ren H, Guo ZH (2021) Progress and prospect of biodiversity conservation in China. Ecological Science, 40, 247–252. (in Chinese with English abstract) [任海, 郭兆晖 (2021) 中国生物多样性保护的进展及展望. 生态科学, 40, 247–252.]

Retamosa Izaguirre M, Barrantes-Madrigal J, Segura Sequeira D, Spínola-Parallada M, Ramírez-Alán O (2021) It is not just about birds: What do acoustic indices reveal about a Costa Rican tropical rainforest? Neotropical Biodiversity, 7, 431–442.

Ross SRP, Friedman NR, Yoshimura M, Yoshida T, Donohue I, Economo EP (2021) Utility of acoustic indices for ecological monitoring in complex sonic environments. Ecological Indicators, 121, 107114.

Ross SRPJ, O'Connell DP, Deichmann JL, Desjonquères C, Gasc A, Phillips JN, Sethi SS, Wood CM, Burivalova Z (2023) Passive acoustic monitoring provides a fresh perspective on fundamental ecological questions. Functional Ecology, 37, 959–975.

Sagar HSSC, Anand A, Persche ME, Pidgeon AM, Zuckerberg B, Şekercioğlu ÇH, Buřivalová Z (2024) Global analysis of acoustic frequency characteristics in birds. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 291, 20241908.

Sánchez-Giraldo C, Bedoya CL, Morán-Vásquez RA, Isaza CV, Daza JM (2020) Ecoacoustics in the rain: Understanding acoustic indices under the most common geophonic source in tropical rainforests. Remote Sensing in Ecology and Conservation, 6, 248–261.

Schafer RM (1977) The Tuning of the World. Knopf, New York.

Servick K (2014) Eavesdropping on ecosystems. Science, 343, 834–837.

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

Sethi SS, Jones NS, Fulcher BD, Picinali L, Clink DJ, Klinck H, Orme CDL, Wrege PH, Ewers RM (2020) Characterizing soundscapes across diverse ecosystems using a universal acoustic feature set. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 117, 17049–17055

Smeele SQ, Tyndel SA, Aplin LM, McElreath MB (2024) Multilevel Bayesian analysis of monk parakeet contact calls show dialects between European cities. Behavioral Ecology, 35, arad093.

Sudo Y, Itoyama K, Nishida K, Nakadai K (2021) Multi-channel environmental sound segmentation utilizing sound source localization and separation U-Net. In: 2021 IEEE/SICE International Symposium on System Integration (SII), pp. 382–387.

Sueur J, Aubin T, Simonis C (2009) Seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. Bioacoustics, 18: 213–226.

Sun X, Suliman M, Wu Q, Shaliwa P, Zou H, Zhu J, Sadiq KM (2025) Urbanization influences on the song diversity of the Eurasian Nuthatch (*Sitta europaea*) in Northeast China. Diversity, 17, 103.

Sun YJ, Xu KL, Liu CR, Dou Y, Wang HM, Ding B, Pan QH (2024) Automated data augmentation for audio classification. IEEE/ACM Transactions on Audio, Speech, and Language Processing, 32, 2716–2728.

Symes LB, Kittelberger KD, Stone SM, Holmes RT, Jones JS, Castaneda Ruvalcaba IP, Webster MS, Ayres MP (2022) Analytical approaches for evaluating passive acoustic monitoring data: A case study of avian vocalizations. Ecology and Evolution, 12, e8797.

Tang TT, Long YH, Li YJ, Liang JE (2022) Acoustic domain mismatch compensation in bird audio detection. International Journal of Speech Technology, 25, 251–260.

Tang Y, Liu CS, Yuan X (2024) Recognition of bird species with birdsong records using machine learning methods. PLoS ONE, 19, e0297988.

Villanueva-Rivera LJ, Pijanowski BC, Doucette J, Pekin B (2011) A primer of acoustic analysis for landscape ecologists. Landscape Ecology, 26, 1233–1246.

Viveros-Muñoz R, Huijse P, Vargas V, Espejo D, Poblete V, Arenas JP, Vernier M, Vergara D, Suárez E (2023) The SPASS dataset: A new synthetic polyphonic dataset with spatiotemporal labels of sound sources. Applied Acoustics, 214, 109665.

Wang XQ, Zhao XY (2023) Impacts of human activities on ecosystem services in national parks: A case study of Qilian Mountain National Park. Journal of Natural Resources, 38, 966–982. (in Chinese with English abstract) [王晓琪, 赵雪雁 (2023) 人类活动对国家公园生态系统服务的影响——以祁连山国家公园为例. 自然资源学报, 38, 966–982.]

Wang YY, Zhang YM, Xia CW, Møller AP (2023) A meta-analysis of the effects in alpha acoustic indices. Biodiversity Science, 31, 22369. (in Chinese with English abstract) [王言一, 张屹美, 夏灿玮, Anders Pape Møller (2023) Alpha声学指数效应的meta分析. 生物多样性, 31, 22369.]

Wood CM, Kahl S (2024) Guidelines for appropriate use of BirdNET scores and other detector outputs. Journal of Ornithology, 165, 777–782.

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

Xie J, Towsey M, Zhang JL, Roe P (2020) Investigation of acoustic and visual features for frog call classification. Journal of Signal Processing Systems, 92, 23–36.

Xie JJ, Shi YW, Ni DM, Milling M, Liu S, Zhang JG, Qian K, Schuller BW (2024) Automatic bird sound source separation based on passive acoustic devices in wild environment. IEEE Internet of Things Journal, 11, 16604–16617.

Xie JJ, Wang YQ, Qian XY, Zhang JG, Schuller BW (2025) Improving bird vocalization recognition in open-set cross-corpus scenarios with semantic feature reconstruction and dual strategy scoring. IEEE Signal Processing Letters, 32, 1515–1519.

Xie JJ, Yang J, Xing ZL, Zhang Z, Chen X (2020) Multi-feature-fusion approach for bird species identification. Applied Acoustics, 39, 199–206. (in Chinese with English abstract) [谢将剑, 杨俊, 邢照亮, 张卓, 陈新 (2020) 多特征融合的鸟类物种识别方法. 应用声学, 39, 199–206.]

Xie JJ, Zhang LY, Zhang JG, Zhang YY, Schuller BW (2023a) Cross-corpus open set bird species recognition by vocalization. Ecological Indicators, 154, 110826.

Xie JJ, Zhao SB, Li XG, Ni DM, Zhang JG (2022) KD-CLDNN: Lightweight automatic recognition model based on bird vocalization. Applied Acoustics, 188, 108550.

Xie JJ, Zhong YJ, Zhang JG, Liu S, Ding CQ, Triantafyllopoulos A (2023b) A review of automatic recognition technology for bird vocalizations in the deep learning era. Ecological Informatics, 73, 101927.

Xu ZY, Chen L, Pijanowski BC, Zhao Z (2023) A frequency-dependent acoustic diversity index: A revision to a classic acoustic index for soundscape ecological research. Ecological Indicators, 155, 110940.

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

Zhang CY, He KY, Gao XH, Guo YY (2024a) Automatic bioacoustics noise reduction method based on a deep feature loss network. Ecological Informatics, 80, 102517.

Zhang CY, Zhang Y, Zheng XJ, Gao XH, Hao ZZ (2024b) Influence of recording devices and environmental noise on acoustic index scores: Implications for bird sound-based assessments. Ecological Indicators, 159, 111759.

Zhang SK, Gao Y, Cai JM, Yang HX, Zhao QJ, Pan F (2023) A novel bird sound recognition method based on multifeature fusion and a transformer encoder. Sensors, 23, 8099.

Zhang ZX, Zhang CY, Hao ZZ, He KY, Huang YQ, Xiao ZS (2024) Advances and prospects in terrestrial bioacoustic data collection devices. Biodiversity Science, 32, 24265. (in Chinese with English abstract) [张梓欣, 张承云, 郝泽周, 何凯莹, 黄泳桥, 肖治术 (2024) 陆地生物声学数据采集设备的进展及展望. 生物多样性, 32, 24265.]

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

Zhao Z, Yang L, Ju RR, Chen L, Xu ZY (2023) Acoustic bird species classification under low SNR and small-scale dataset conditions. Applied Acoustics, 214, 109670.

Zhong EZ, Guan ZH, Zhou XC, Zhao YJ, Li H, Tan SB, Hu KR (2021) Application of passive acoustic monitoring technology in monitoring of the eastern black-crested gibbon. Biodiversity Science, 29, 109–117. (in Chinese with English abstract) [钟恩主, 管振华, 周兴策, 赵友杰, 李函, 谭绍斌, 胡坤融 (2021) 被动声学监测技术在西黑冠长臂猿监测中的应用. 生物多样性, 29, 109–117.]

Zwart MC, Baker A, McGowan PJK, Whittingham MJ (2014) The use of automated bioacoustic recorders to replace human wildlife surveys: An example using nightjars. PLoS ONE, 9, e102770.

(责任编委: 刘阳　责任编辑: 闫文杰、黄祥忠)

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2025, 34 (2): 25332, pages 1–11
doi: 10.17520/biods.2025332
cstr: 32101.14.biods.2025332

•保护与治理对策•

外来入侵物种治理政策体系的困境与出路

程晓帆[1], 李青媛[1], 李媛辉[1,2*], 张明祥[3,4*]

1. 北京林业大学人文社会科学学院, 北京 100083; 2. 北京林业大学林业和草原法治研究中心, 北京 100083; 3. 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083; 4. 国家林业和草原局自然保护区研究中心, 北京 100083

摘要: 随着外来入侵物种对我国生态系统造成的威胁日益严重, 完善治理体系已成为当前的重要议题。生物入侵行为不仅危害生物多样性、损害生态系统功能, 而且对人类社会造成多重风险。系统梳理我国现有治理政策后可见, 其存在法律制度体系不完善、顶层设计缺失, 名录体系不健全、执行机制协同不足, 基础保障与技术支撑薄弱等困境。为此, 本文构建了整体性治理框架。在顶层设计层面, 通过法典–专门法并行模式完善立法、强化责任追究并优化政府考核机制; 在执行层面, 设立监管机构、建立区域联席会议机制并优化名录管理; 在支撑保障方面, 推动生态补偿市场化、加强跨学科协作并实行“揭榜挂帅”机制, 以系统提升我国外来入侵物种的治理效能。

关键词: 外来入侵物种; 生物入侵; 生物多样性; 生态安全; 法律政策

程晓帆, 李青媛, 李媛辉, 张明祥 (2026) 外来入侵物种治理政策体系的困境与出路. 生物多样性, 34, 25332. doi: 10.17520/biods.2025332; cstr: 32101.14.biods.2025332.
Cheng XF, Li QY, Li YH, Zhang MX (2026) The dilemmas and solutions for invasive alien species governance policy systems. Biodiversity Science, 34, 25332. doi: 10.17520/biods.2025332; cstr: 32101.14.biods.2025332.

The dilemmas and solutions for invasive alien species governance policy systems

Xiaofan Cheng[1], Qingyuan Li[1], Yuanhui Li[1,2*], Mingxiang Zhang[3,4*]

1 *School of Humanities and Social Sciences, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*
2 *Center for Forestry and Grassland Law Research, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*
3 *School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*
4 *Nature Reserve Research Center of National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100083, China*

ABSTRACT

Background & Aim: As the threat posed by invasive alien species to China’s ecosystems becomes increasingly severe, improving the governance system has emerged as a crucial issue at present. Although existing studies have explored legal and administrative management issues in the governance of invasive alien species, most of them focus on governance discussions within a single field and fail to conduct systematic analysis from the perspective of the overall policy system. Therefore, in-depth research on the structural dilemmas existing in the policy system for invasive alien species governance—especially the exploration of its holistic construction—still holds significant academic value and practical significance.

Method: Employing literature review and case analysis methods, we compile public interest litigation cases related to invasive alien species in recent years, introduce judicial cases as practical illustrations, and further demonstrate their actual harms to the ecological environment, public interests, and biological security.

Results: We sort out the laws and policies regarding invasive alien species in China, and reveal the problems existing in current practice, such as the imperfection of the legal system, the lack of top-level design, the inadequacy of the management list system, the insufficient coordination of the implementation mechanism, and the weakness of basic guarantees and technical support.

Conclusion: We propose a holistic improvement pathway, which includes the following aspects: at the legislative level, it suggests improving legislation through the codification–special legislation parallel model, strengthening

收稿日期 Received: 2025-08-19; 接受日期 Accepted: 2025-11-26
基金项目: 北京市社会科学基金(24FXC021)和国家林业和草原局委托项目(2023010704) Supported by the Beijing Social Science Foundation (24FXC021), and the National Forestry and Grassland Administration Commissioned Project (2023010704)
* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: xzf100083@163.com; zhangmingxiang@bjfu.edu.cn

accountability system, and optimizing performance assessment mechanism; at the implementation level, it is necessary to establish regulatory authorities, set up a regional joint conference mechanism, and optimize management list system; and at the support and guarantee level, efforts should be made to promote the marketization of ecological compensation, enhance interdisciplinary collaboration, and implement the system of public bidding for talents to tackle key issues. The purpose of this paper is to provide theoretical and practical references for the governance of invasive alien species.
Key words: invasive alien species; biological invasion; biodiversity; ecological security; legal policies

《生物多样性和生态系统服务全球评估报告(2023)》显示, 全球超过3,500种外来入侵物种通过人类活动被扩散到不同地区, 外来入侵物种已成为全球生物多样性的重大威胁之一(Roy et al., 2023)。2024年, 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)》, 对外来入侵物种治理提出了明确要求, 到2030年我国已知或潜在外来入侵物种的引入和定殖率至少降低50%, 这一目标与联合国《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》所设立的目标相契合(UNEP, 2022)。

我国是全球外来物种入侵最严重的国家之一, 仅11种代表性农林入侵物种造成的经济损失就高达2,363.5亿美元(Wang et al., 2025)。虽然我国在外来入侵物种防控方面取得了一定成就, 但现有防控体系还存在外来入侵物种名单制定滞后、相关技术支持不足、防控难度大、长效机制不健全等问题(周明华等, 2023), 严重制约了防控工作的有效实施。

现有外来入侵物种治理研究聚焦在法律制度和行政管理两个维度。在法律制度方面, 已有研究或从放生外来入侵物种角度, 对放生入侵物种行为的法律责任提出建议(刘超和陆鑫栩, 2024); 或从《刑法》增设的非法引进、释放、丢弃外来入侵物种罪角度, 探讨如何合理界定入罪范围(张志钢和杨慕汝, 2023); 亦有学者关注特定区域与领域, 如黄河流域外来入侵物种问题(韩凌月, 2024)、野生动物外来入侵物种法律治理(杨朝霞和程侠, 2016)。在行政管理方面, 有学者关注外来入侵物种名录制度, 对名录的分类和调整提出了思考(陆轶青等, 2024); 也有研究从入侵路径、风险评估角度出发, 指出现有管理机制不足之处(庞淑婷等, 2015); 亦有学者借鉴域外管理经验, 从管理架构、决策框架以及投入保障方面对我国入侵物种管理提供参考(赵慧捷等, 2024)。

尽管已有研究探讨了外来入侵物种治理中的法律与行政管理问题, 但这些研究多侧重于单一领域的治理探讨, 较少从整体政策体系的视角进行系统性分析, 也较少考虑制度衔接和协同治理的重要性, 导致治理的全面性和协调性不足。本文通过整理近年来外来入侵物种相关公益诉讼案例, 引入司法案例作为现实说明, 进一步展现其对生态环境、公众利益、生物安全的现实危害。文章从整体的视角出发, 分析了我国外来入侵物种治理政策体系的结构性困境, 并提出了构建整体性治理路径的思路, 为我国外来入侵物种治理提供更为完善的制度框架。

1 外来入侵物种危害

外来入侵物种对生物多样性、生态系统、人类社会造成多重威胁(图1)。其入侵行为不仅导致本土物种灭绝、生态系统结构和功能失衡, 还危及人类健康, 造成经济财产损失, 甚至破坏基础设施安全(Jarić et al., 2019; Heringer et al., 2024)。

1.1 危害生物多样性

外来入侵物种具有繁殖能力强、适应性强等特点, 在新环境中没有天敌的控制, 易对本土物种造成多方面威胁, 包括物种数量与丰富度下降、遗传基因污染以及生态系统结构与功能破坏(Pyšek et al., 2020; Mungi et al., 2025)。

首先, 外来入侵物种通过竞争生态位与资源, 直接造成本土物种数量减少与丰富度下降。园林植物马缨丹(*Lantana camara*)原产于美洲热带地区, 后作为观赏植物引入欧洲, 并进一步传入我国, 后凭借适应性强、繁殖力高与抗逆性好而迅速扩散, 挤占本土植物生态空间。马缨丹还能释放化感物质抑制周围植物生长, 进一步降低植物多样性, 增加本土植物灭绝风险(韦彩飞, 2025)。在动物方面, “辽宁省丹东市宽甸县人民检察院督促保护中华蜜蜂品种资源行政公益诉讼案”[①], 该案中当地蜂民由于

① 参见2021年10月9日最高人民检察院发布的《生物多样性保护公益诉讼典型案例》(第六例).

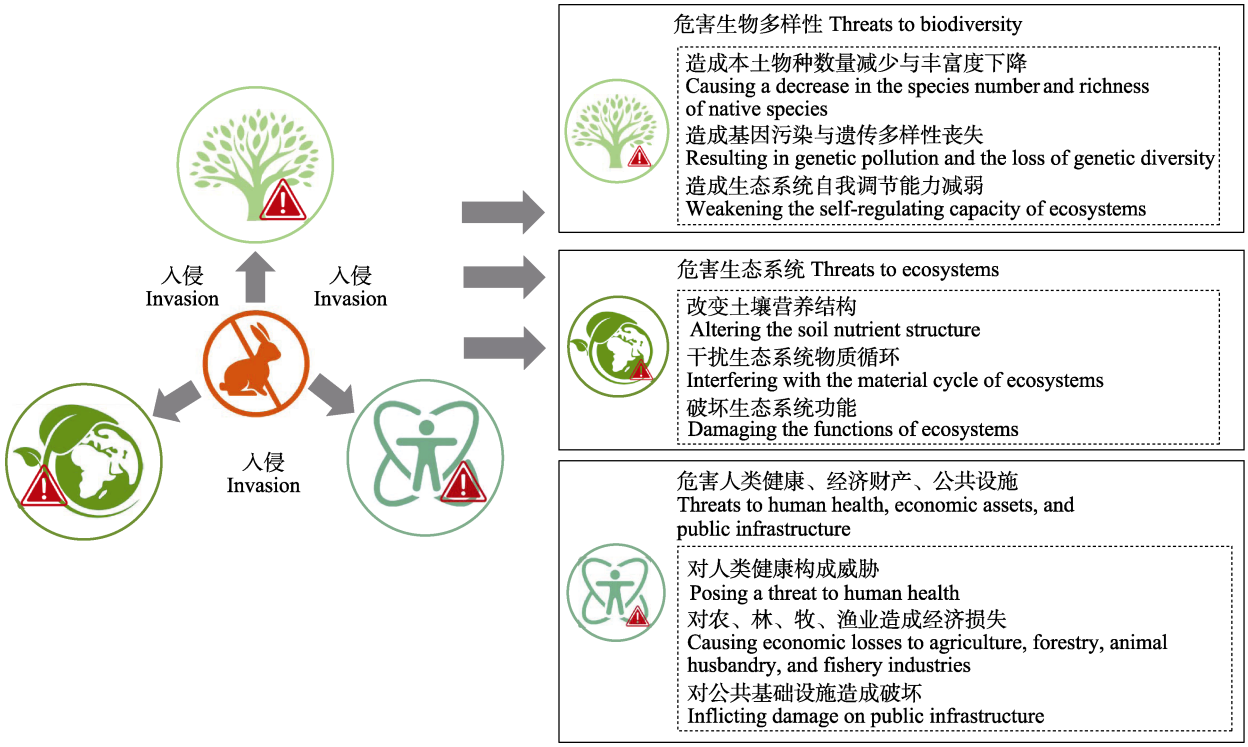


图1　外来入侵物种对生物多样性、生态系统、人类社会的危害
Fig. 1　Harm of invasive alien species to biodiversity, ecosystems, and human society

缺乏专业知识，饲养了传粉昆虫意大利蜜蜂(*Apis mellifera ligustica*)，导致我国特有蜂种中华蜜蜂(*A. cerana*)受到危害，造成生物链紊乱。有研究表明，引入西方蜜蜂会导致中华蜜蜂分布区域缩小75%以上、种群数量缩减80% (杨冠煌, 2005)。

其次，外来入侵物种可能通过与本土近缘物种杂交，造成基因污染与遗传多样性丧失。禾本科蘸草(*Phalaris arundinacea*)的一些引进基因型在北美表现出入侵性，并与当地近缘物种杂交，形成兼具双方优势的新基因型，这些杂交后代适应性更强，加剧资源侵占，并通过基因渗透逐渐代替本地种，最终导致本土种群遗传结构改变甚至灭绝(Lavergne & Molofsky, 2007)。

最后，外来入侵物种会破坏生态链结构，削弱生态系统的自我调节能力。例如，在“天津市人民检察院第三分院、河北省沧州市人民检察院联合督促治理外来入侵物种互花米草行政公益诉讼案”[①]中互花米草(*Spartina alterniflora*)入侵我国天津市与河北省沿海滩涂，不仅严重挤占湿地沼泽植物生态空间，导致本土植物几近消亡，形成单一植物群落，更深远的影响在于其破坏了原有的生态链。互花米草改变了滩涂的物理结构，导致以原有植被为生的昆虫、底栖动物及鸟类栖息地与食物来源丧失，从而切断了原有的食物链，削弱了湿地生态系统的物质循环、能量流动与自我调节能力，最终引发生物多样性的连锁衰退(谢宝华和韩广轩, 2023)。

1.2　危害生态系统功能

外来入侵物种能够跨越自然地理屏障，扩散至新生境，改变土壤养分组成，干扰生态系统物质循环过程，进而破坏生态系统功能(杜元宝等, 2023)。

在改变土壤营养结构方面，以“福建省南平市检察机关督促治理武夷山国家公园松材线虫病行政公益诉讼案”[②]为例，松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus*)对武夷山国家公园森林资源和生态安全构成严重威胁。研究显示，松材线虫病可影响植物对氮、磷和有机质等关键元素的吸收，从而导致当地土壤营养成分发生显著改变(黎镇湘, 2005)。

在干扰生态系统物质循环方面，“辽宁省铁岭

① 参见2023年7月6日最高人民检察院印发的《生态环境保护检察公益诉讼典型案例》(第三例).

② 参见2024年6月28日最高人民检察院关于印发的《检察机关服务国家公园建设典型案例的通知》(第五例).

市人民检察院督促整治外来入侵物种三裂叶豚草行政公益诉讼案”[①]指出，三裂叶豚草(*Ambrosia trifida*)入侵铁岭地区后，造成本土土壤磷、钾含量显著性降低，改变原有土壤养分结构。该变化不仅抑制本土植物叶面积发育，挤占生态位资源，更对碳循环等关键生态过程产生阻碍(王迪等, 2022)。

在破坏生态系统功能方面，“安徽省宣城市检察机关督促整治加拿大一枝黄花行政公益诉讼案”[②]中，加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)对扬子鳄(*Alligator sinensis*)栖息地水源造成严重破坏。研究表明，该入侵物种能够降低土壤pH值，改变氮含量与活性有机碳含量，干扰养分有效分配，从而形成更利于自身生长的环境，最终打破原有生态平衡(梁雷等, 2016)。

1.3 危害人类健康、经济财产、公共设施

外来入侵物种不仅威胁本地生态系统，也常直接或间接危害人类健康，对农、林、牧、渔业造成经济损失。如若不及时处理入侵物种，还会对当地基础设施造成损害。(1)外来入侵物种对人类健康构成直接威胁。例如，在“云南省龙陵县人民检察院诉龙陵县某镇人民政府怠于履行外来物种阻截防控监管职责行政公益诉讼案”[③]中，红火蚁(*Solenopsis invicta*)入侵青藏高原至云贵高原过渡地带。其习性凶猛，繁殖迅速，已被列为全球最具危险性的入侵物种之一。红火蚁叮咬人体后会注入毒液，可导致皮肤红肿、过敏反应，严重时可引发休克甚至危及生命。据统计，我国已有12个省份报告红火蚁伤人事件，其对公共健康的影响日益凸显(孙振杰, 2021)。(2)外来入侵物种会对农、林、牧、渔业造成经济损失。“吉林省松原市检察机关督促农业农村部门林草部门等依法履行防治外来入侵物种职责案”[④]中，黄花刺茄(*Solanum rostratum*)侵入科尔沁草原与松嫩平原交汇区，该植物能分泌化感物质抑制周边农作物生长，影响农作物产量与品质。其果实含有神经毒素茄碱，家畜误食可导致中毒甚至死亡，植株具刺，易损伤牲畜皮毛和黏膜，严重影响畜牧业发展(邱娟等, 2013)。此外，黄花刺茄还是马铃薯甲虫和金线虫的寄主，加剧病虫害传播风险，进一步加大防治难度与成本。除直接导致农作物减产与牲畜损失外，国家每年需投入大量资金用于清除与控制入侵物种。其中，2022年中央财政安排外来入侵物种防治资金超过12亿元(http://www.moa.gov.cn/govpublic/KJJYS/202208/t20220823_6407509.htm)。然而受其快速繁殖与扩散特性影响，常出现“反复治理、反复爆发”的困境，长期加重财政与生产负担。(3)外来入侵物种对公共基础设施具有潜在破坏作用。克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*，俗称小龙虾)具有掘洞习性，曾在长江大堤部分区域掘洞，削弱水利设施结构稳定性，汛期来临时易引发渗漏甚至溃坝风险(董方勇等, 2008)。此外，水生入侵植物水葫芦(*Eichhornia crassipes*)繁殖迅速，易在河道、水库及排水系统中大量积聚，阻塞航道、影响排涝，并增加水体富营养化风险，进一步威胁水利设施功能与运行安全(庞洁等, 2024)。红火蚁除危害人体健康外，还在电力设备、交通信号箱等基础设施内部筑巢，其啃咬与巢穴构筑行为可能导致电路短路、设备故障，对城市运行及公共安全构成间接威胁(杨志刚等, 2023)。

2 外来入侵物种治理政策体系的结构性困境

外来入侵物种治理是一项系统工程，当前在法律制度构建、执行机制与基础保障层面均面临严峻挑战。本文从法律制度、执行机制与资源支撑3个维度，系统剖析其面临的结构性困境。

2.1 法律体系碎片化与顶层设计缺失

在立法层面，我国已初步构建了外来入侵物种治理的法律框架(于文轩, 2020)。经系统检索，共有14部法律直接或间接涉及外来入侵物种治理(附录1)，其中《生物安全法》与《刑法》提供了核心法律依据；在行政法规层面，《植物检疫条例》《濒危野生动植物进出口管理条例》等赋予了海关对进出境动植物及其产品实施检疫的法定职能，构成了防范外来物种传入的第一道防线；在部门规章层面，《外来入侵物种管理办法》构建了覆盖从源头预防、监测预警到治理修复的全过程管理体系；此外，海南、湖南从防治外来入侵物种方面颁布专门的地

① 参见2023年10月28日最高人民检察院发布的《生物多样性保护检察公益诉讼典型案例》(第十例).
② 参见2022年12月9日安徽省人民检察院发布的《安徽省检察院发布生物多样性保护公益诉讼典型案例》(第五例).
③ 参见2023年5月5日最高人民法院发布的《青藏高原生态保护典型案例》(第九例).
④ 参见2022年5月24日最高人民检察院发布的《关于印发的“检察机关依法保护黑土地”典型案例的通知》(第三例).

方性条例; 江苏、甘肃、山东、云南制定了生物多样性保护条例, 从生物安全的角度加强外来入侵物种的防范。

然而, 当前法律体系还存在碎片化及协同性不足的问题(苏芸芳, 2021b)。尽管《生物安全法》层级最高, 但其规定宏观, 缺乏具体操作指引; 而具备详细规定的《外来入侵物种管理办法》却因法律位阶较低, 强制力受限。同时, 外来入侵物种相关概念模糊, 例如, 《外来入侵物种管理办法》与《湖南省外来物种管理条例》在外来物种定义上并不一致, 后者并未明确提及外来入侵物种的定义。这种概念的不统一, 尤其是外来物种与外来入侵物种的混淆, 容易导致公众对两者认知产生混乱。

在责任追究上, 外来入侵物种治理还存在责任划分不明确与处罚力度不足的问题(王从彦和刘丽萍, 2021)。对跨区域、潜伏性强的入侵行为追责困难, 且处罚力度不足以形成有效威慑。更深层次的困境在于顶层考核问责机制的缺失(王从彦等, 2015), 致使地方政府在资源投入和执行上动力不足, 削弱了法律政策的落地效果。此外, 在源头管控环节, 海关的检疫监管职能虽在《生物安全法》《进出境动植物检疫法》等法律中有所明确, 但其与农业农村、林业草原等相关部门的后续监管职责衔接仍存在缝隙, 未能完全形成从口岸到境内的闭环管理。

2.2 名录体系不健全与执行机制协同不足

在名录建设与执行机制方面, 国家层面已发布《重点管理外来入侵物种名录》等基础文件, 湖南、云南、海南也率先发布了本地的外来入侵物种名录, 为分级分类管理提供了初步工具。

尽管如此, 地方名录体系尚不健全, 制约了防治工作的精准性(王瑞等, 2022)。多数地区尚未建立地方名录, 而现有名录多停留在物种列举, 未依据危害程度进行科学分级, 这直接导致司法实践中难以准确界定“情节严重”等法律要件(余昌安, 2024)。同时, 治理体制存在结构性缺陷, 国家层面尚未设立专门的监管机构, 横向的跨区域协同治理机制严重缺失。这种协同不足同样体现在口岸与地方的联动上。海关在口岸截获的入侵物种信息, 与地方防控部门之间的共享机制尚不健全, 导致源头预警未能有效转化为境内的跟踪监测与应急响应。目前, 地方治理仍以行政区划为基本单位, 未能充分考虑生态系统的整体性与连通性(李静, 2012)。这种以行政区划为界的治理模式, 与入侵物种以生态系统为单位的扩散规律相悖, 极易导致治理洼地, 造成物种的反复入侵和交叉扩散。

2.3 基础保障薄弱与技术支撑能力不足

在技术规范与应急层面, 国家已制定了以《外来物种环境风险评估技术导则》(HJ 624-2011)为代表的一系列技术标准, 并发布了多个防控工作方案和应急预案, 为风险评估和突发事件处置提供了指导性意见。然而, 在基础保障层面, 资金投入与治理需求严重不匹配。入侵物种造成的经济损失惊人, 但防治经费常常短缺, 导致早期防控疏漏, 往往到泛滥成灾时才被动应对, 治理成本高昂(桑卫国等, 2006)。在技术支撑层面同样薄弱, 一方面, 现有防治技术储备不足, 例如对紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)等顽固物种缺乏高效、环保的根治手段(刘宪斌等, 2024); 另一方面, 科研基础与监测体系存在明显短板(王林等, 2025), 其根源在于相关基础仍较为薄弱。现有技术标准多集中于分子鉴定等短期检测, 对于长期动态监测、系统性风险评估及综合治理的技术规范仍显不足(Ju et al., 2025), 无法为前瞻性、精准化的治理提供有效支持。

3 外来入侵物种治理政策体系的完善路径

针对顶层设计缺失、执行机制协同不足和资金技术保障不足的困境, 本文从顶层设计、执行机制与资金技术保障3个维度, 提出整体性完善路径(图2)。

3.1 完善顶层设计体系

完善外来入侵物种治理, 首要任务是健全法律体系并优化顶层驱动机制。目前, 关于完善外来入侵物种治理有3种立法构建模式, 分别为制定外来入侵物种专门性法律、制定生物多样性保护法以完善相关治理以及法典–专门法并行模式(于文轩和胡泽弘, 2022)。制定专门性法律虽能聚焦问题, 覆盖全面, 但会消耗大量立法资源, 难以快速响应治理的实际要求; 制定生物多样性保护法则内容广泛, 难以细致规定管理细节, 且立法周期较长(刘彤彤, 2021)。相比之下, 法典–专门法并行模式既能通过专门立法确保治理的针对性与及时性, 又能依托法典构建整体生态保护框架, 避免立法资源浪费与体系

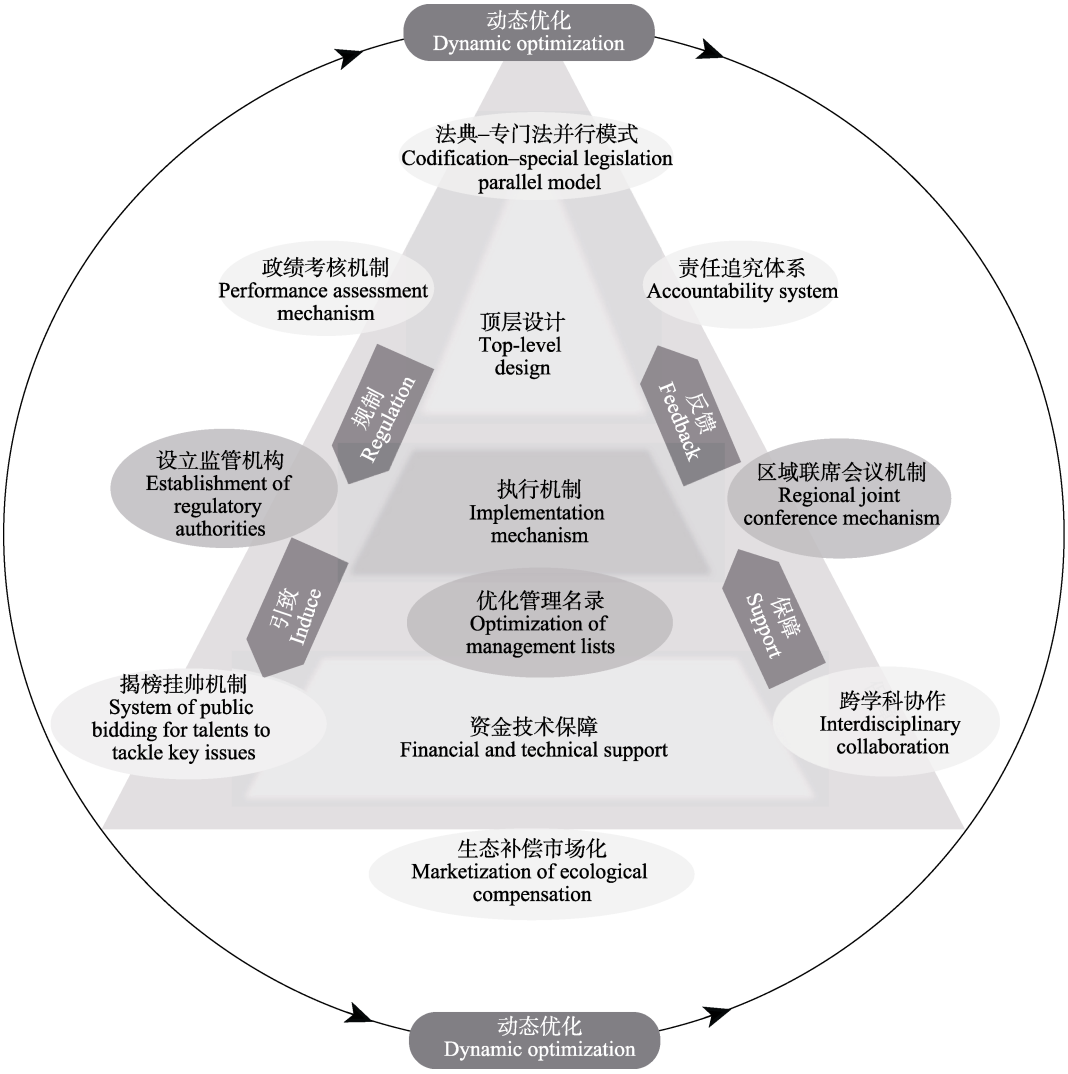


图2　外来入侵物种整体性治理路径框架
Fig. 2　Holistic governance framework for invasive alien species

冲突。因此, 建议在法典–专门法框架下同步完善现有政策, 兼顾治理效率与制度协调。在此模式下, 应推进以下工作:

第一, 完善专门立法。将《外来入侵物种管理办法》升格为《外来入侵物种管理条例》(耿宜佳等, 2024)。立法目的应明确为保护生物多样性, 相关概念须与生态环境法典保持一致, 并在地方立法中保持表述统一。条例应建立区域联席会议机制, 强化执法手段与责任追究体系, 系统提升外来入侵物种治理的法治化水平。

第二, 在生态环境法典中系统纳入外来入侵物种治理内容。2025年4月27日, 《生态环境法典(草案)》提请十四届全国人大常委会第十五次会议首次审议。在生态保护编中, 以物种保护为角度, 将野生动植物保护与外来物种管理整合为一章[①]。此举有助于提升外来入侵物种治理的法律位阶。应同步完善法典中对于风险评估制度、引入许可制度、名录制度与责任制度中的原则性规定, 统一外来入侵物种概念, 构建全方位、多层次的外来入侵物种治理框架, 为《外来入侵物种管理条例》提供立法依据与制度支撑。

第三, 明确责任主体并科学配置法律责任。在明确责任主体时, 应进一步细化从引入申请、口岸检疫到境内释放、运输、丢弃的全流程责任, 确保

① 参见中国人大网2025年4月28日发布的《生态环境法典(草案)首次亮相》. http://www.npc.gov.cn/npc/c2/c30834/202504/t20250428_444970.html.

海关的口岸监管与后续部门的属地管理责任对接。在此基础上，应细化责任主体的行为性质，明确“有意”与“无意”行为的界定(董传举和吴博衍, 2025)。对引入者、释放者及工作人员的行为进行区分，为责任认定提供精准依据，从而实施差异化处罚。同时，明确行政处罚与刑事处罚的适用范围，通过责任分层实现合理配置，避免刑法过度扩张，强化行政规制的前置作用(赖佳文, 2023)。在行政处罚层面，可增设停产停业、吊销执照等措施(苏芸芳, 2021a)；对造成严重生态损害的行为，应实行“双罚制” (郑思宁和陈秀丽, 2024)，即对单位与个人同时追究责任，以此增强法律威慑力，确保治理体系的效率和公正。

此外，优化政绩考核以驱动地方政府履职(王从彦和刘丽萍, 2020)。当前，基层政府对外来入侵物种防治的认知与投入仍显不足。宜将治理成效深度纳入地方政府绩效考核体系，加大防控和法律执行在绿色考核中的比重。考核机制设计应摒弃“没有入侵”等模糊表述[①]，转而构建具体、可量化的指标体系，并将考核结果与官员晋升及责任追究直接挂钩，以此树立正确政绩观，形成长效机制。

3.2 构建协同高效的执行机制

在明晰的顶层设计指引下，执行层面的关键在于将法律与政策转化为具体且协同的管理行动。

首要任务是制定并动态优化地方外来入侵物种管理名录。各省需依据国家名录与本省生态特征，制定具有地方特色的分级分类名录。可借鉴湖南、海南等地的先行经验，如依据入侵风险，将外来入侵物种划分为“重点管理”与“一般管理”两类，并建立物种档案制度。在分类方法上，应超越简单的类群划分，参考云南的五级分类体系(如恶性入侵、严重入侵等)，并增加对生物多样性、生态系统功能及气候变化潜在风险的评估(李飞飞等, 2024)，确保名录的科学性与精准性。

为确保名录发挥实效，须构建与之匹配的法律责任体系。应将名录分级与法律责任直接挂钩，例如，对非法引进“恶性入侵”物种的行为追究刑事责任，而对涉及“严重入侵”等类别的行为施以行政处罚。此类分级责任机制不仅优化了监管资源配置，更细化了《刑法》中“情节严重”的适用标准，极大增强了执法的可操作性(梅传强和魏雪然, 2023)。

执行机制的有效运转依赖于有力的组织保障与跨域协同。在纵向层面，应设立中央牵头的专门监管机构(汪劲, 2007)，负责整体决策、协调各部门职责，确保政令统一。在横向层面，建立区域联席会议机制(杨哲和杜辉, 2024)，其成员单位除相关地方政府部门外，应纳入海关作为重要参与方，以突破行政壁垒，推动治理单元由行政区划向生态系统整体性转变。此举有助于解决当前省际协同治理的薄弱环节，并通过数据共享与联合行动，有效遏制物种在不同区域间的反复扩散与再次入侵。

3.3 强化资金与技术保障

协同的执行机制离不开资金与技术的支撑，构建多元化资金保障与科技创新体系，可为治理工作提供坚实后盾。

在资金保障方面，亟需推动生态补偿机制市场化，拓宽资金来源。尽管我国已初步形成包括绿色债券、绿色信贷、生态系统服务付费、生态补偿基金、国家自然保护基金等在内的生物多样性保护资金渠道(韩丽丽等, 2025)，但现有投入仍难以完全满足生物多样性保护与外来入侵物种修复的需求。建议借鉴德国生态账户制度(张宁, 2016)、美国湿地银行制度(刘金淼等, 2018)、英国生物多样性抵消制度(胡远洋, 2022)，推动生态补偿机制市场化，通过政府引导创建市场需求，坚持“污染者付费”原则，完善市场化交易规则，鼓励建立生态补偿公司，吸引企业、社会组织及个人等社会资本参与，从而缓解当前主要依赖政府投资的压力。

在技术保障方面，应通过创新机制推动关键技术攻关。建议在生态补偿机制中引入“揭榜挂帅”的竞争性项目分配方式，针对治理过程中的技术瓶颈与管理难题，通过公开征集和竞标，激励科研机构、高校及企业协同攻关，弥补当前科技支撑薄弱与专家资源不足的短板。同时，加强跨学科协作与系统整合(方平等, 2011)，推动生态学、分子生物学等多学科专家组建综合研究团队，建设多学科共享数据库。在研发方向上，既要加大对物种入侵机制等基础研究的投入，也要突破以分子鉴定为主的短期检测技术局限，积极研发并推广应用遥感监测、物联网等用于长期动态监测技术，并建立符合国情

① 近年来，我国已将外来物种入侵防控作为指标11纳入《生态文明建设示范区(市)建设指标》，但现有指标评价标准过于模糊，仍使用“没有入侵”或“范围小、无实质性危害”等表述.

的动态风险评估与预警反馈机制, 最终实现对治理实践的全流程科技支撑。

综上所述, 本节构建出一个有机、动态的整体性治理路径。在这一路径中, 顶层设计规制执行机制, 确保其顺利启动与高效运行; 执行机制则依托对资金与技术的精准需求, 推动资源的合理配置; 与此同时, 资金和技术通过资源的有效注入, 进一步增强了执行机制的实施能力; 最后, 在执行过程中遇到的顶层制度不合理之处能够反馈调整, 从而优化治理效果。由此, 制度、执行与保障三者之间形成了紧密相连、自我完善的治理闭环, 有助于提高治理体系的适应性和整体效能。

4 结语

外来入侵物种对生物多样性、生态系统、农业生产及国民经济均构成严重危害。已有研究涉及外来入侵物种治理中的法律与行政管理问题, 但大多侧重于局部领域, 较少从整体政策体系视角进行系统性分析, 未能充分揭示治理结构中存在的系统性困境。本文从整体性视角出发, 分析了外来入侵物种治理中的结构性困境。结果表明, 外来入侵物种治理政策体系困境是一个相互关联的过程, 其根本原因在于法律制度不完善、顶层推动力不足, 导致法律权威不足、责任追究困难, 且政府缺乏有效的考核机制。这一制度问题直接导致了执行机制之间缺乏协同, 治理效果不佳, 表现为名录体系不完善、统一监管机构缺位与跨区域协作机制缺失。与此同时, 基础保障薄弱和技术应对能力不足, 加剧了这种情况, 使得治理行动在资源与技术双重不足的条件下效果不显著。

基于系统性分析, 本文提出了整体性治理路径的建构方案。首先, 在顶层设计方面, 应通过完善法律体系, 采用法典–专门法并行模式, 并优化政绩考核机制, 健全责任追究体系。其次, 在执行机制方面, 需完善管理名录, 设立专门的监管机构, 并建立区域联席会议机制, 将顶层设计转化为协同高效的管理行动。最后, 在保障支撑方面, 通过市场化的生态补偿机制、跨学科协作与揭榜挂帅机制, 解决资金和技术方面的瓶颈。通过上述举措, 形成制度执行和保障支撑相结合的治理模式, 能有效提升我国外来入侵物种治理的效能, 筑牢国家生物安全防线。

ORCID

程晓帆 https://orcid.org/0009-0006-2307-248X
李青媛 https://orcid.org/0009-0001-7090-4895
张明祥 https://orcid.org/0009-0008-1909-9852

参考文献

Dong CJ, Wu BY (2025) The current status, deficiencies, and improvement of legal regulations on the prevention and control of aquatic biological invasion in China. Journal of Shanghai Ocean University, 34, 1049–1057. (in Chinese with English abstract) [董传举, 吴博衍 (2025) 我国水生生物入侵防治的法律规范现状、不足及完善. 上海海洋大学学报, 34, 1049–1057.]

Dong FY, Xie WX, Xie S, Liang YG, Huang DM, Chen WX, Hu CL (2008) The preliminary studies on ecological characters of the cave of *Procambarus clarkia* (Girard) and its impacts on the security of hydro-constructions. Acta Hydrobiologica Sinica, 32, 952–954. (in Chinese) [董方勇, 谢文星, 谢山, 梁友光, 黄道明, 陈文祥, 胡传林 (2008) 克氏原螯虾洞穴的生态特征及其对水利工程安全影响的初步研究. 水生生物学报, 32, 952–954.]

Du YB, Tu WS, Yang L, Gu DE, Guo BC, Liu X (2023) Review of the impacts of invasive alien vertebrates on biodiversity. Scientia Sinica (Vitae), 53, 1035–1054. (in Chinese with English abstract) [杜元宝, 涂炜山, 杨乐, 顾党恩, 郭宝成, 刘宣 (2023) 外来入侵脊椎动物对生物多样性危害的研究进展. 中国科学: 生命科学, 53, 1035–1054.]

Fang P, Xu ZQ, Hu YC (2011) A research on the management measures to aquatic invasive biology in China. Chinese Fisheries Economics, 29(2), 93–97. (in Chinese with English abstract) [方平, 徐竹青, 胡隐昌 (2011) 我国外来水生物种入侵的对策研究. 中国渔业经济, 29(2), 93–97.]

Geng YJ, Tian Y, Li JS, Li ZY, Pan YX (2024) The global progress, ongoing challenges, and future prospects of invasive alien species under the framework of Convention on Biological Diversity. Biodiversity Science, 32, 24275. (in Chinese with English abstract) [耿宜佳, 田瑜, 李俊生, 李子圆, 潘玉雪 (2024) 《生物多样性公约》框架下外来入侵物种管控的全球进展、挑战和展望. 生物多样性, 32, 24275.]

Han LL, He YJ, Zhu ZF, Wang C (2025) Research status, hotspots and enlightenment of biodiversity credit—Visual analysis based on CiteSpace. Acta Ecologica Sinica, 45, 2529–2543. (in Chinese with English abstract) [韩丽丽, 何友均, 朱震锋, 王超 (2025) 生物多样性信用研究现状、热点及启示——基于CiteSpace的可视化分析. 生态学报, 45, 2529–2543.]

Han LY (2024) Consideration and improvement on the legal system of biodiversity conservation in the Yellow River

basin. Environmental Pollution and Control, 46, 1062–1067. (in Chinese with English abstract) [韩凌月 (2024) 关于黄河流域生物多样性保护法律制度的审思与完善. 环境污染与防治, 46, 1062–1067.]

Heringer G, Fernandez RD, Bang A, Cordonnier M, Novoa A, Lenzner B, Capinha C, Renault D, Roiz D, Moodley D, Tricarico E, Holenstein K, Kourantidou M, Kirichenko NI, Adelino JRP, Dimarco RD, Bodey TW, Watari Y, Courchamp F (2024) Economic costs of invasive non-native species in urban areas: An underexplored financial drain. Science of the Total Environment, 917, 170336.

Hu YY (2022) Research progress on biodiversity offsetting. Biodiversity Science, 30, 21266. (in Chinese with English abstract) [胡远洋 (2022) 生物多样性抵消的研究进展. 生物多样性, 30, 21266.]

Jarić I, Heger T, Castro Monzon F, Jeschke JM, Kowarik I, McConkey KR, Pyšek P, Sagouis A, Essl F (2019) Crypticity in biological invasions. Trends in Ecology & Evolution, 34, 291–302.

Ju RT, Gui XT, Measey J, He Q, Xian XQ, Liu JG, Sutherland WJ, Li B, Wu JH (2025) How can China curb biological invasions to meet Kunming-Montreal Target 6? Frontiers in Ecology and the Environment, 23, e2853.

Lai ZW (2023) Activation of the crime of illegally introducing, releasing and discarding alien invasive species. Journal of Political Science and Law, 40(5), 34–43. (in Chinese with English abstract) [赖佳文 (2023) 非法引进、释放、丢弃外来入侵物种罪的激活. 政法学刊, 40(5), 34–43.]

Lavergne S, Molofsky J (2007) Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 104, 3883–3888.

Li FF, Hao Q, Cui X, Ma JS (2024) Analysis and reflection of plant species in the Key Management List of Invasive Alien Species. Plant Science Journal, 42, 266–274. (in Chinese with English abstract) [李飞飞, 郝强, 崔夏, 马金双 (2024) 对《重点管理外来入侵物种名录》中植物物种的解析与思考. 植物科学学报, 42, 266–274.]

Li J (2012) On the Perfection of Our Country's Legalre Gulation of Preventing Alien Species Invasion. PhD dissertation, Ocean University of China, Qingdao, Shandong. (in Chinese with English abstract) [李静 (2012) 我国防治外来物种入侵法律制度的完善. 博士学位论文, 中国海洋大学, 山东青岛.]

Li ZX, An SJ, Zhang XL, Luo YQ, Yan XS, Jiang P (2005) Principal component analyses of soil in a forest ecological system invaded by *Bursaphelenchus xylophilus* disease. Chinese Journal of Soil Science, 36, 938–942. (in Chinese with English abstract) [黎镇湘, 安树杰, 张晓丽, 骆友庆, 严晓素, 蒋平 (2005) 松材线虫入侵林地土壤因子相关性分析. 土壤通报, 36, 938–942.]

Liang L, Ye XQ, Wu M, Shao XX, Li CM (2016) Invasion effects of *Solidago canadensis* on soil nutrients and active organic carbon components in reclamation district of Hangzhou Bay wetland. Soils, 48, 680–685. (in Chinese with English abstract) [梁雷, 叶小齐, 吴明, 邵学新, 李长明 (2016) 加拿大一枝黄花入侵对杭州湾湿地围垦区土壤养分及活性有机碳组分的影响. 土壤, 48, 680–685.]

Liu C, Lu XX (2024) Review and improvement of legal regulation for releasing invasive alien species in China. Journal of Huaqiao University (Philosophy & Social Sciences), 5, 113–123. (in Chinese with English abstract) [刘超, 陆鑫栩 (2024) 我国放生外来入侵物种行为法律规制之现状及完善. 华侨大学学报(哲学社会科学版), 5, 113–123.]

Liu JM, Sun FX, Li LP (2018) The experience of American wetland mitigation banking and its enlightenment to China. Environmental Protection, 46(8), 75–79. (in Chinese) [刘金淼, 孙飞翔, 李丽平 (2018) 美国湿地补偿银行机制及对我国湿地保护的启示与建议. 环境保护, 46(8), 75–79.]

Liu TT (2021) Systematic holism: The legal logic of biodiversity conservation in China. Theory Monthly, (10), 130–141. (in Chinese with English abstract) [刘彤彤 (2021) 整体系统观: 中国生物多样性立法保护的应然逻辑. 理论月刊, (10), 130–141.]

Liu XB, Yang NX, Li T, Zhao XS, Yang YL, Hu XJ (2024) Invasive patterns and habitat analyses of *Eupatorium adenophorum* in the subtropical evergreen broad-leaved forest of Yunnan Province. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 44(1), 128–139. (in Chinese with English abstract) [刘宪斌, 杨楠茜, 李涛, 赵星硕, 杨亚丽, 胡先近 (2024) 紫茎泽兰在云南亚热带常绿阔叶林中的入侵格局和生境分析. 中南林业科技大学学报, 44(1), 128–139.]

Lu YQ, Li FF, Jiang P, Wang C, Pan XB (2024) Analysis, development and revision of the national list of invasive alien species. Journal of Biosafety, 33, 209–214. (in Chinese with English abstract) [陆轶青, 李飞飞, 姜培, 王聪, 潘绪斌 (2024) 我国外来入侵物种名录分析及制修订探讨. 生物安全学报(中英文), 33, 209–214.]

Mei CQ, Wei XR (2023) Understanding and application of the crime of illegally introducing, releasing and discarding alien invasive species. Academic Exchange, (10), 58–72. (in Chinese with English abstract) [梅传强, 魏雪然 (2023) 非法引进、释放、丢弃外来入侵物种罪的理解与适用. 学术交流, (10), 58–72.]

Mungi NA, Galetti M, Ratnam J, Chala D, Sanín MJ, Svenning JC (2025) Alien plants and novel ecosystems in the Greater Tropics. Nature Reviews Biodiversity, 1, 515–531.

Pang J, Liu Y, Chen J (2024) Situation and prevention and control system construction of invasive alien species—Global perspective and China example. Chinese Journal of Agricultural Resources and Regional Planning, 45(10), 131–140. (in Chinese with English abstract) [庞洁, 刘洋, 陈洁 (2024) 外来入侵物种现状与防控体制建设——全球视野和中国例证. 中国农业资源与区划, 45(10),

131–140.]

Pang ST, Liu Y, Zhu ZY (2015) Research progress of prevention management strategy of alien species. Journal of Agriculture, 5(12), 99–103. (in Chinese with English abstract) [庞淑婷, 刘颖, 朱志远 (2015) 国内外防止外来物种入侵管理策略研究进展. 农学学报, 5(12), 99–103.]

Pyšek P, Hulme PE, Simberloff D, Bacher S, Blackburn TM, Carlton JT, Dawson W, Essl F, Foxcroft LC, Genovesi P, Jeschke JM, Kühn I, Liebhold AM, Mandrak NE, Meyerson LA, Pauchard A, Pergl J, Roy HE, Seebens H, van Kleunen M, Vilà M, Wingfield MJ, Richardson DM (2020) Scientists' warning on invasive alien species. Biological Reviews, 95, 1511–1534.

Qiu J, Shalimu D, Tan DY (2013) Reproductive characteristics of the invasive species Solanum rostratum in different habitats of Xinjiang, China. Biodiversity Science, 21, 590–600. (in Chinese with English abstract) [邱娟, 地里努尔·沙里木, 谭敦炎 (2013) 入侵植物黄花刺茄在新疆不同生境中的繁殖特性. 生物多样性, 21, 590–600.]

Roy HE, Pauchard A, Stoett P, Renard TT, Bacher S, Galil BS, Hulme PE, Ikeda T, Sankaran KV, McGeoch MA, Meyerson LA, Nuñez MA, Ordonez A, Rahlao SJ, Schwindt E, Seebens H, Sheppard AW, Vandvik V (2023) Summary for Policymakers of the Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and Their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES Secretariat, Bonn, Germany.

Sang WG, Zhu L, Ma KP (2006) Issues, phenomena and study emphases of alien species invasion in China. Advances in Earth Science, 3, 305–312. (in Chinese with English abstract) [桑卫国, 朱丽, 马克平 (2006) 外来种入侵现象、问题及研究重点. 地球科学进展, 3, 305–312.]

Su YF (2021a) Legal regulation of alien species invasion under the background of risk prevention. Resource Development & Market, 37, 273–280. (in Chinese with English abstract) [苏芸芳 (2021a) 风险预防背景下的外来物种入侵法律规制. 资源开发与市场, 37, 273–280.]

Su YF (2021b) Nomocracy for prevention and control of alien species invasion from the perspective of integrated governance. Chinese Journal of Environmental Management, 13(2), 134–142. (in Chinese with English abstract) [苏芸芳 (2021b) 整体性治理视域下防治外来物种入侵法治研究. 中国环境管理, 13(2), 134–142.]

Sun ZJ (2021) Red imported fire ants: Dangerous alien creatures. Ecological Economy, 37(5), 5–8. (in Chinese) [孙振杰 (2021) 红火蚁: 危险的外来生物. 生态经济, 37(5), 5–8.]

UNEP (United Nations Environment Programme) (2022) Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework. https://www.unep.org/zh-hans/resources/kunming-mengtelierquanqiushengwuduoyangxingkuangjia. (accessed on 2025-09-08)

Wang CY, Liu LP (2020) Transformation of government's ecological function and innovation and optimization path in the new era. Journal of Shandong Academy of Governance, (4), 24–29. (in Chinese) [王从彦, 刘丽萍 (2020) 新时代政府生态职能转变和创新优化路径. 山东行政学院学报, (4), 24–29.]

Wang CY, Liu LP (2021) Insights into the early warning and prevention as well as the control management of biological invasion in the new era. Inner Mongolia Environmental Sciences, 33(2), 192–201. (in Chinese) [王从彦, 刘丽萍 (2021) 新时代下生物入侵预警防控管理问题分析. 环境与发展, 33(2), 192–201.]

Wang CY, Pan FQ, Tang MJ, Jiang QF, Dai ZC, Xue YL, Du DL (2015) Insight into the choice of government's behavior under ecological civilization construction. Ecological Economy, 31(12), 164–169. (in Chinese with English abstract) [王从彦, 潘法强, 唐明觉, 姜琴芳, 戴志聪, 薛永来, 杜道林 (2015) 浅析生态文明建设背景下政府行为的选择. 生态经济, 31(12), 164–169.]

Wang D, Feng YL, Liu MC, Qu B (2022) Effects of *Ambrosia trifida* invasion on vegetation succession and soil nutrients in the enclosed riparian ecosystems—A case study of Liaohe River main stream. Journal of Shenyang Agricultural University, 53, 520–531. (in Chinese with English abstract) [王迪, 冯玉龙, 刘明超, 曲波 (2022) 三裂叶豚草入侵对退化河岸带植被群落演替与土壤养分的影响及机制——以辽河干流为例. 沈阳农业大学学报, 53, 520–531.]

Wang J (2007) A judicious choice of the legislative model in China—A comparative analysis of the international and foreign regulatory models. Modern Law Science, 29(2), 24–31. (in Chinese with English abstract) [汪劲 (2007) 抵御外来物种入侵: 我国立法模式的合理选择——基于国际社会与外国法律规制模式的比较分析. 现代法学, 29(2), 24–31.]

Wang L, Lu X, Li QF, Lu QL, Zhao ZM, Zhang YJ (2025) Research progress on monitoring and prediction technology and risk assessment method of alien biological invasion. Journal of Hydroecology, doi: 10.15928/j.1674-3075.202412200001. (in Chinese with English abstract) [王林, 鲁仙, 李勤芬, 陆秋露, 赵志淼, 张饮江 (2025) 外来入侵生物的监测预测技术及风险评估方法研究进展. 水生态学杂志, doi: 10.15928/j.1674-3075.202412200001.]

Wang PL, Xue YT, Jiang HB, Liu CL, Zhang C, Huang HK, Zhang GF, Wan FH, Zhang YB, Courchamp F (2025) Escalating economic costs of invasive species in China driven by hidden impacts and policy gaps. Entomologia Generalis, 45, 667–678.

Wang R, Huang HK, Zhang HB, Zhang YP, Xue L, Chen BX, Yang NW, Guo JY, Liu WX, Wan FH (2022) Analysis of gaps in regulations and management mechanisms for the prevention and control of invasive alien species in China. Plant Protection, 48(4), 2–9. (in Chinese with English abstract) [王瑞, 黄宏坤, 张宏斌, 张艳萍, 薛琳, 陈宝雄, 杨念婉, 郭建英, 刘万学, 万方浩 (2022) 中国外来入侵

物种防控法规和管理机制空缺分析. 植物保护, 48(4), 2–9.]

Wei CF (2025) Biological invasion mechanism and control countermeasures during the introduction of garden plant *Lantana camara*. Contemporary Horticulture, 48(1), 110–113. (in Chinese) [韦彩飞 (2025) 园林植物马缨丹引种过程中生物入侵机制与防治对策. 现代园艺, 48(1), 110–113.]

Xie BH, Han GX (2023) Control of invasive plant *Spartina alterniflora*: Concept, technology and practice. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 38, 1924–1938. (in Chinese with English abstract) [谢宝华, 韩广轩 (2023) 入侵植物互花米草防治: 理念、技术与实践. 中国科学院院刊, 38, 1924–1938.]

Yang GH (2005) Harm of introducing the western honeybee *Apis mellifera* L. to the Chinese honeybee *Apis cerana* F. and its ecological impact. Acta Entomologica Sinica, 401–406. (in Chinese with English abstract) [杨冠煌 (2005) 引入西方蜜蜂对中蜂的危害及生态影响. 昆虫学报, 401–406.]

Yang Z, Du H (2024) Jurisprudential interpretation and path optimization of biological invasion prevention and control from the perspective of collaborative governance. Journal of Arid Land Resources and Environment, 38(10), 1–9. (in Chinese with English abstract) [杨哲, 杜辉 (2024) 协同治理视域下生物入侵防治的法理阐释与进路优化. 干旱区资源与环境, 38(10), 1–9.]

Yang ZG, Wang XS, Guo DJ, Feng B (2023) Hazard analysis and biological control technology of red fire ant. Plant Health and Medicine, 2(3), 51–58. (in Chinese with English abstract) [杨志刚, 王小松, 郭迪金, 冯波 (2023) 红火蚁的危害分析及生物防控技术. 植物医学, 2(3), 51–58.]

Yang ZX, Cheng X (2016) On the legal response to the invasion of alien wild animals of China—Reflection on the theory of adjustment of environmental law. Journal of Jishou University (Social Sciences), 37(2), 9–22. (in Chinese with English abstract) [杨朝霞, 程侠 (2016) 我国野生动物外来物种入侵的法律应对——兼谈对环境法“调整论”反思的反思. 吉首大学学报(社会科学版), 37(2), 9–22.]

Yu CA (2024) Understanding and judicial application of the crime of illegally introducing, releasing, and abandoning invasive alien species. Environmental Law Review, (2), 92–114. (in Chinese) [余昌安 (2024) 非法引进、释放、丢弃外来入侵物种罪的理解与司法适用. 环境法评论, (2) 92–114.]

Yu WX (2020) Legal response to biological invasion in the context of biosafety. Social Science Journal, (3), 148–153, 209. (in Chinese with English abstract) [于文轩 (2020) 生物安全语境下生物入侵的法制因应. 社会科学辑刊, (3), 148–153, 209.]

Yu WX, Hu ZH (2022) Systematization of biodiversity legal institution from the perspective of ecological civilization. Journal of Henan Normal University (Philosophy and Social Sciences), 49(5), 37–45. (in Chinese with English abstract) [于文轩, 胡泽弘 (2022) 论生态文明视域下的生物多样性法制体系化. 河南师范大学学报(哲学社会科学版), 49(5), 37–45.]

Zhang N (2016) Enlightenment of German eco-account system to China’s ecological civilization construction. China Land, (9), 39–41. (in Chinese) [张宁 (2016) 德国生态账户制度对我国生态文明建设的启示. 中国土地, (9), 39–41.]

Zhang ZG, Yang MR (2023) On issues over judicial application of the crime of illegally introducing, releasing and discarding alien invasive species. Journal of Southwest University of Political Science and Law, 25(6), 102–114. (in Chinese with English abstract) [张志钢, 杨慕汝 (2023) 非法引进、释放、丢弃外来入侵物种罪的理解与适用研究. 西南政法大学学报, 25(6), 102–114.]

Zhao HJ, Xiong GL, Cao LY, Yang F (2024) Provincial management strategies of forestry-related invasive species in Canada and their insights. World Forestry Research, 37(4), 111–116. (in Chinese with English abstract) [赵慧捷, 熊国玲, 曹凌仪, 杨帆 (2024) 加拿大省域林业入侵物种管理策略与经验启示. 世界林业研究, 37(4), 111–116.]

Zheng SN, Chen XL (2024) Research and suggestions on the laws and regulations of alien invasive species management in China. Journal of China Agricultural University, 29(9), 192–203. (in Chinese with English abstract) [郑思宁, 陈秀丽 (2024) 我国外来入侵物种管理的法律法规研究及完善对策. 中国农业大学学报, 29(9), 192–203.]

Zhou MH, Ding ZP, Wang MS, Zhu J, Lu J (2023) Review on the current status of prevention and control of invasive alien species in China. Plant Quarantine, 37(2), 1–7. (in Chinese with English abstract) [周明华, 丁志平, 王明生, 朱君, 陆军 (2023) 我国外来物种入侵防控工作现状综述. 植物检疫, 37(2), 1–7.]

(责任编委: 鞠瑞亭　责任编辑: 李会丽)

附录　Supplementary Material

https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2025332

附录 1　我国外来入侵物种治理相关立法与政策文件

Appendix 1　Relevant legislation and policies for China’s response to invasive alien species

位阶 **Level**	文件名称 **The title of law**	施行年份 **Year of implementation**	制定主体 **Formulating entity**
法律	中华人民共和国国家公园法	2026	全国人大常委会
	中华人民共和国国境卫生检疫法(2024 修订)	2025	
	中华人民共和国生物安全法(2024 修正)	2024	
	中华人民共和国刑法(2023 修正)	2024	
	中华人民共和国海洋环境保护法(2023 修订)	2024	
	中华人民共和国青藏高原生态保护法	2023	
	中华人民共和国野生动物保护法(2022 修订)	2023	
	中华人民共和国黄河保护法	2023	
	中华人民共和国湿地保护法	2022	
	中华人民共和国陆地国界法	2022	
	中华人民共和国种子法(2021 修正)	2022	
	中华人民共和国海南自由贸易港法	2021	
	中华人民共和国长江保护法	2021	
	中华人民共和国动物防疫法(2021 修订)	2021	
	中华人民共和国进出境动植物检疫法(2009 修正)	2009	
行政法规	中华人民共和国濒危野生动植物进出口管理条例(2019 修订)	2019	国务院
	中华人民共和国国境卫生检疫法实施细则	2019	
	植物检疫条例	2017	
部门规章	城市公园管理办法	2024	住房和城乡建设部
	外来入侵物种管理办法	2022	农业农村部等
	长江水生生物保护管理规定	2022	农业农村部
	中华人民共和国海关过境货物监管办法	2022	海关总署
	湿地保护管理规定(2017 修改)	2018	原国家林业局
	引进陆生野生动物外来物种种类及数量审批管理办法(2016 修改)	2016	原国家林业局
	水产苗种管理办法(2005 修订)	2005	原农业部
	进出口动植物检疫条例实施细则	1983	原农牧渔业部
地方立法	海南自由贸易港防控外来物种入侵若干规定	2025	海南省人大
	江苏省生物多样性保护条例	2025	江苏省人大
	甘肃省生物多样性保护条例	2025	甘肃省人大

位阶 **Level**	文件名称 **The title of law**	施行年份 **Year of implementation**	制定主体 **Formulating entity**
	山东省生物多样性保护条例	2024	山东省人大
	湖南省外来物种管理条例(2020 修正)	2020	湖南省人大
行政规范性文件(地方政策文件)	苏州市进一步加快开展城市绿地外来入侵物种普查工作的通知	2023	苏州市园林和绿化管理局
	云南省关于进一步加强外来入侵物种防控工作的通知	2022	云南省农业农村厅等
	湖北省森林、草原、湿地生态系统外来入侵物种普查技术规程	2022	湖北省林业局
	江西省关于进一步加强外来物种入侵防控工作的意见	2021	江西省农业农村厅
	贵港市人民政府办公室关于印发贵港市外来入侵物种管理办法的通知	2019	贵港市人民政府
	娄底市人民政府办公室关于印发娄底市外来入侵物种管理制度的通知	2011	娄底市人民政府
	辽宁省关于印发辽宁省进一步加强外来物种入侵防控工作方案的通知	2023	辽宁省农业农村厅等
	大连市进一步加强外来物种入侵防控工作方案的通知	2023	大连市农业农村局等
	江西省关于印发 2022 年全省加强外来物种入侵防控工作要点的通知	2022	江西省农业农村厅等
	上海市进一步加强外来物种入侵防控工作方案的通知	2022	上海市农业农村委员会等
	广西省关于印发进一步加强外来物种入侵防控工作方案的通知	2021	广西壮族自治区农业农村厅等
	天津市关于印发加强天津市外来物种入侵防控工作措施的通知	2021	天津市农业农村委员会等
	宁夏回族自治区关于印发宁夏加强外来物种入侵防控工作方案的通知	2021	宁夏回族自治区农业农村厅等
	福建省进一步加强外来入侵物种防控工作方案的通知	2023	福建省农业农村厅等
	青岛市外来入侵物种普查防控工作方案的通知	2022	青岛市农业农村局等
	陕西省农业农村厅办公室关于印发农业外来入侵物种普查工作方案的通知	2022	陕西省农业农村厅等

位阶 **Level**	文件名称 **The title of law**	施行年份 **Year of implementation**	制定主体 **Formulating entity**
	宁波市农业外来入侵物种普查实施方案的通知	2022	宁波市农业农村局等
	黑龙江省关于做好自然生态系统外来入侵物种防控监督管理有关工作的通知的通知	2015	黑龙江省环境保护厅等
	浙江省关于做好自然生态系统外来入侵物种防控监督管理有关工作的通知的通知	2015	浙江省环境保护厅等
行政规范性文件(名录)	海南自由贸易港外来入侵物种名录(征求意见稿)	2025	海南省农业农村厅
	重点管理外来入侵物种名录	2023	农业农村部等
	云南省外来入侵物种名录(2019 版)	2019	云南省生态环境厅等
	湖南省外来物种管理名录	2012	湖南省人民政府办公厅
	四批“中国外来入侵物种名单”	2003/2010/2014/2016	原环境保护部 中国科学院
	国家重点管理外来入侵物种名录(第一批)	2013	原农业部
行政规范性文件(风险分析)	进境动物和动物产品风险分析管理规定	2018	海关总署
	进境植物和植物产品风险分析管理规定	2018	海关总署
	《外来物种环境风险评估技术导则》(HJ 624-2011)	2012	原环境保护部
行政规范性文件(应急预案)	进一步加强外来物种入侵防控工作方案	2021	农业农村部等
	外来入侵生物灭毒除害试点行动方案	2003	原农业部

生物多样性 BIODIVERSITY SCIENCE
2026, 34 (2): 25463, pages 1–10
doi: 10.17520/biods.2025463
cstr: 32101.14.biods.2025463

•保护与治理对策•

全球生物多样性框架基金运行进展、挑战与启示

刘海鸥[1], 郝志明[3], 杜乐山[1], 刘文慧[1], 李子圆[1], 刘蕾[2*]

1. 中国环境科学研究院, 北京 100012; 2. 生态环境部对外合作与交流中心, 北京 100035; 3. 国家林业和草原局林草调查规划院, 北京 100714

摘要: 依据《生物多样性公约》第15次缔约方大会(COP15)决议, 全球环境基金(Global Environment Facility, GEF)于2023年8月正式设立全球生物多样性框架基金(以下简称“框架基金”), 旨在为发展中国家落实《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(以下简称《昆蒙框架》)目标提供增量资金支持。研究表明, 2024年2月框架基金启动首期规划, 共安排资金2.016亿美元, 经过三轮筛选支持了41个国家的40个项目。从项目分布来看, 拉丁美洲和加勒比地区获批项目资金占比最大, 达到43%。从项目规模来看, 框架基金资助项目的中位数资助额为390万美元, 显著低于GEF第八增资期生物多样性重点领域项目的中位数930万美元, 反映出当前阶段框架基金资助项目规模相对较小的特点。从资源分配结构来看, 约78%的项目和46%的资金投向框架基金行动领域1 (生物多样性保护、恢复、土地/海洋利用与空间规划)。在全球符合框架基金资助条件的生物多样性大国中, 中国是少数尚未获得框架基金项目支持的国家之一。目前, 2025年8月框架基金已启动第二期规划, 资金规模为1.618亿美元。基于此, 本文从《生物多样性公约》缔约方角度, 提出创新多元化资源调动机制、强化变革性转型项目支持、增进资金机制间协同联动的建议; 从发展中国家与生物多样性大国角度, 提出谋划综合性、高示范性的大型项目、统筹国内申报并完善关键文件与方法学的建议; 从中国作为昆明生物多样性基金(以下简称“昆明基金”)发起方角度, 提出明确昆明基金差异化战略定位、赋能昆明基金能力建设、完善治理与公开透明等建议。希望通过上述建议, 为中国深化参与全球生物多样性治理、进一步提升制度性影响力、促进《昆蒙框架》目标实现提供参考。

关键词: 全球生物多样性框架基金; 昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架; 资源调动; 资金机制

刘海鸥, 郝志明, 杜乐山, 刘文慧, 李子圆, 刘蕾 (2026) 全球生物多样性框架基金运行进展、挑战与启示. 生物多样性, 34, 25463. doi: 10.17520/biods.2025463; cstr: 32101.14.biods.2025463.
Liu HO, Hao ZM, Du LS, Liu WH, Li ZY, Liu L (2026) Progress, challenges, and insights on the operation of the Global Biodiversity Framework Fund. Biodiversity Science, 34, 25463. doi: 10.17520/biods.2025463; cstr: 32101.14.biods.2025463.

Progress, challenges, and insights on the operation of the Global Biodiversity Framework Fund

Haiou Liu[1], Zhiming Hao[3], Leshan Du[1], Wenhui Liu[1], Ziyuan Li[1], Lei Liu[2*]

1 *Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China*
2 *Foreign Environmental Cooperation Center, Ministry of Ecology and Environment, Beijing 100035, China*
3 *Academy of Forestry Inventory and Planning, National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100714, China*

ABSTRACT

Background & Aim: Following the decision made during the fifteenth meeting of the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity (CBD COP15), the Global Environment Facility (GEF) officially established the Global Biodiversity Framework Fund (GBFF) in August 2023. The fund aims to provide additional support to developing countries in implementing the Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework (KMGBF). This study evaluates the operational advancements of the GBFF, with particular attention to its financing mechanisms, project

收稿日期 Received: 2025-11-19; 接受日期 Accepted: 2026-01-26
基金项目: 全球环境基金改善中国自然保护区可持续性项目(项目编号9461)和生态环境部对外合作与交流中心青年科学人才研究专项(多边环境基金融资与资金分配机制研究) Supported by Building Sustainability into Protected Area Reforms to Conserve Globally Significant Biodiversity in China (GEF Project ID 9461), and the Research Program for Young Scientific Talents of Foreign Environmental Cooperation Center, Ministry of Ecology and Environment (Research on the Financing and Resource Allocation Mechanism of Multilateral Environmental Funds)
* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liu.lei@fecomee.org.cn

portfolio, allocation strategies, and alignment with the KMGBF objectives. Additionally, the research seeks to analyze the challenges faced during the initial programming phase and explores their implications for improving biodiversity financing and global biodiversity governance.
Progress & Findings: The inaugural programming tranche, initiated in February 2024, allocated USD 201.6 million to 40 projects spanning 41 countries through three competitive selection rounds. The distribution of approved projects reveals that Latin America and the Caribbean received the largest portion of funding, accounting for 43% of the total allocation. In terms of project scale, the median grant under the GBFF is USD 3.9 million, significantly lower than the median of USD 9.3 million for the biodiversity focal area projects of the eighth replenishment of the GEF. This indicates that GBFF-supported projects remain relatively modest in scale at this early stage. Regarding resource allocation, approximately 78% of the projects and 46% of the total funding were directed toward Action Area 1 of the GBFF (Biodiversity conservation, restoration, land/sea-use, and spatial planning). Among the 15 megadiverse countries eligible for GBFF support, 11 received funding, while China remains among the few without an approved project.
Recommendations: From the perspective of CBD Parties, the study recommends promoting diversified resource-mobilization strategies, strengthening the GBFF's capacity to support transformative change, and enhancing synergies among financing mechanisms such as the GEF and the Kunming Biodiversity Fund. For China, as both a developing megadiverse country and a key factor in global biodiversity governance, it is crucial to design integrated, large-scale demonstrative proposals, streamline domestic application processes, and improve the preparation of essential methodological and safeguard documents to enhance approval success rates in the second programming tranche. As the initiator of the Kunming Biodiversity Fund, China should also clarify its differentiated strategic positioning, reinforce its role in capacity building, and advance more transparent and robust governance frameworks to maximize complementarity with the GBFF. Collectively, these measures can support China's deeper engagement in global biodiversity governance and contribute to the effective implementation of the KMGBF.
Key words: Global Biodiversity Framework Fund; Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework; resource mobilization; financing mechanism

近年来，全球生物多样性正面临前所未有的退化压力，国际科学评估不断警示其系统性风险(IPBES, 2019; Dasgupta, 2021; Richardson et al., 2023; WWF, 2024)。生物多样性领域的结构性资金缺口已成为制约治理成效的关键瓶颈(CBD, 2024)。根据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 for Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)测算，实现全球生物多样性保护目标并维护生态系统完整性，每年需投入7,220亿至9,670亿美元；然而，目前全球用于生物多样性保护的年度支出仅为1,350亿至2,000亿美元，资金缺口高达约8,000亿美元(IPBES, 2024a, b)。

在全球环境治理体系中，多边环境公约资金机制被视为连接全球公共环境目标与国家履约行动的关键制度工具，其运行绩效直接影响环境公约目标的实现效率与公平性。近年来，随着全球环境问题复杂性与系统性风险的加剧，学界提出了以变革性转型为导向的分析框架，强调资金机制不应仅支持单一项目或局部干预，而应通过政策、金融与生产消费体系的联动调整，推动环境治理模式的结构性转型。在此背景下，《生物多样性公约》(以下简称《公约》)第15次缔约方大会(COP15)决定设立全球生物多样性框架基金(以下简称"框架基金")，以支持各国落实《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》(以下简称《昆蒙框架》) (GEF, 2023a)。该基金依托全球环境基金(Global Environment Facility, GEF)进行管理，以实现快速启动(李亦欣等, 2023)。2024年2月，框架基金正式启动首期规划，安排资金2.016亿美元，通过三轮项目筛选，41个国家的40个项目在该期规划下获得支持(GEF, 2025a)。2025年8月，框架基金开启第二期规划，资金规模为1.618亿美元。

本文将框架基金置于多边环境公约资金机制的理论语境中进行考察，结合多边环境资金机制运行、制度效能与变革性转型等分析视角，采用定性与定量相结合的研究方法，对框架基金首期规划的运行特征及其面临的结构性约束进行解释性分析。在定性分析方面，本文以制度分析与政策文本分析为主要方法，对GEF理事会文件、框架基金设立决议、规划指南、进展报告及相关评估文件进行系统梳理，重点关注基金在资金动员、资源分配规则、

行动领域设定及治理安排方面的制度特征, 以识别其运行逻辑与政策导向。在定量分析方面, 本文基于GEF官方网站及其公开发布的框架基金项目数据库, 对首期规划下已批准项目的数量、资金规模、区域分布、行动领域投向及配套融资情况进行统计分析。通过分析框架基金的实践经验与制度逻辑, 本文旨在为全球生物多样性融资机制的演进提供案例参考, 同时为中国深化参与全球生物多样性治理提出政策建议。

1 框架基金融资进展

与《昆蒙框架》提出的从所有来源调动资源相一致, 框架基金不仅对《公约》发达国家缔约方及自愿承担义务的其他缔约方开放捐赠, 还接受来自其他国家与次国家级政府和组织、私营部门、慈善机构及其他非营利来源的资金。其目标是构建多元化、可持续的资金结构, 以支持《昆蒙框架》的全面实施(刘海鸥等, 2024)。

根据框架基金信托方世界银行的统计, 截至2025年3月31日, 共有12个捐资方承诺出资并完成协议签署, 金额合计约3.83亿美元, 其中绝大部分捐资方为发达国家主权政府(表1)。加拿大、英国、德国、日本和西班牙在框架基金正式设立后, 为基金的首期规划提供了资金。此外, 在《公约》第16次缔约方大会(COP16)期间, 8个发达国家(卢森堡、奥地利、丹麦、法国、德国、新西兰、挪威和英国)以及加拿大魁北克省承诺捐资, 进一步巩固了框架基金的初始资金基础。

从总体结构来看, 加拿大、德国和英国是框架基金的核心出资方, 三国合计贡献约3.11亿美元, 占全部已承诺资金的80%以上。欧洲国家构成了当前捐资国的主体, 占据主导地位, 而发展中国家和新兴经济体尚未参与捐资。值得关注的是, 加拿大魁北克省作为地方政府, 成为首个也是目前唯一一个向框架基金承诺捐资的非主权实体, 金额约合143万美元。这一突破为未来吸纳地方政府及其他非传统捐资方提供了示范样板, 显示出框架基金在拓展资金来源方面的潜力。

2 框架基金首期规划进展

在资金规划方面, 框架基金并未沿用GEF的国别分配模式(system for transparent allocation of resources, STAR)。所有资源均通过竞争性流程进行分配, 受援国没有保障性资金额度, 强调结果导向, 寻求单位投资下成效的最大化(GEF, 2024)。在框架基金首期规划中, 共开展了3轮项目筛选, 累计收到127份项目申请, 批准了40个项目, 项目获批比例为31.5%, 显示出较为明显的资金竞争压力。

表1 全球生物多样性框架基金(GBFF)融资情况

Table 1 Pledges status of Global Biodiversity Framework Fund (GBFF)

捐资方 Contributors	捐资额度 Donation amount	美元等值(万美元) USD equivalent ($\times 10^4$ USD)①
加拿大 Canada	2亿加元 CAD 200,000,000	14,411
英国 United Kingdom	5,500万英镑 GBP 55,000,000	7,091
德国 Germany	9,000万欧元 EUR 90,000,000	9,622
日本 Japan	6.5亿日元 JPY 650,000,000	428
西班牙 Spain	1,000万欧元 EUR 10,000,000	1,090
卢森堡 Luxembourg	700万欧元 EUR 7,000,000	761
奥地利 Austria	300万欧元 EUR 3,000,000	311
丹麦 Denmark	1亿丹麦克朗 DKK 100,000,000	1,411
法国 France	500万欧元 EUR 5,000,000	520
新西兰 New Zealand	2,000万新西兰元 NZD 20,000,000	1,213
挪威 Norway	1.5亿挪威克朗 NOK 150,000,000	1,317
加拿大(魁北克省) Canada (Quebec)	200万加元 CAD 2,000,000	143
合计 Total		38,318

2.1 项目分布

框架基金首期规划批准的40个项目覆盖了41个国家。拉丁美洲和加勒比地区获得的资金份额最大, 获批资金8,712万美元, 占比达到43%。非洲和亚洲也获得了较大份额的资助, 分别为6,319万美元和4,957万美元。相比之下, 框架基金对欧洲与中亚地区的支持较为薄弱, 仅有伊拉克和约旦的2个项目获批, 资金合计174万美元, 项目数量和资金额远低于其他地区(表2)。

① 汇率基于《全球生物多样性框架基金财务报告》. https://www.thegef.org/council-meeting-documents/gef-gbff-04-inf-03.

表2　全球生物多样性框架基金(GBFF)项目在各地区的分布情况
Table 2　Geographic distribution of Global Biodiversity Framework Fund (GBFF) projects

地区 Region	获批项目金额(百万美元) Resources approved (million USD)	占总金额比例 Percentage of the total amount (%)	项目数量 Number of projects	占总项目数比例 Percentage of the total number of projects (%)
非洲 Africa	63.19	31	14	35
亚洲 Asia	49.57	25	12	30
欧洲及中亚 Europe & Central Asia	1.74	1	2	5
拉丁美洲和加勒比地区 Latin America & Caribbean	87.12	43	12	30
总计 Total	201.62	100	40	100

框架基金首期规划在区域分布上呈现出一定的不均衡性，但这一格局并非简单的区域偏好所致，而是与多重制度和能力因素密切相关。拉丁美洲和加勒比地区集中了多个全球生物多样性大国(megadiverse countries)[①]，生态系统类型多样且生物多样性价值突出，长期以来在全球生物多样性治理体系中被视为优先干预区域。在GEF的长期支持下，该地区已形成较为完善的项目实施体系，具备在竞争性资金机制下快速生成高质量项目提案的能力。这种制度和能力的准备度，在框架基金采用完全竞争性分配且不设国别保障额度的制度安排下，显著提高了该区域项目的成功率。相比之下，欧洲及中亚地区获批项目和资金额度较低，这与该区域符合框架基金资助条件的发展中国家数量有限有关，同时也反映了框架基金在首期规划中对全球生物多样性热点区域和发展中地区的战略聚焦。

总体而言，框架基金首期规划在一定程度上体现了对区域多样性的考量，同时也显示出对生物多样性大国的倾斜性支持。目前，全球共有15个符合框架基金资助条件的生物多样性大国，其中11个国家已成功获批框架基金项目(未获批的4个国家为中国、厄瓜多尔、马来西亚和委内瑞拉)，获批资金占比达64%。这反映出框架基金在资源配置上优先考虑全球生物多样性治理的关键区域，与其支持《昆蒙框架》整体目标的制度定位相一致。

此外，框架基金特别强调对最脆弱国家的优先支持，要求最不发达国家(least developed countries, LDCs)和小岛屿发展中国家(small island developing states, SIDS)至少获得所有项目资金的36%。在实际执行中，首期规划共有21个项目涉及LDCs/SIDS国家，占总项目数的53%，获批资金约7,300万美元，占所有已批准资金的36%，符合基金设定的预期目标，凸显了框架基金在确保资金公平性方面的积极态度。

2.2　项目规模

从项目规模来看，框架基金资助项目的中位数资助额为390万美元[②]，显著低于GEF第八增资期(GEF-8)生物多样性重点领域项目的中位数930万美元[③]，反映出框架基金在当前阶段资助项目的规模相对较小(表3)。

项目规模整体偏小是框架基金首期运行中较

表3　按资金规模划分的已获批全球生物多样性框架基金(GBFF)项目数量
Table 3　Number of approved GBFF projects by funding size

资金规模 Funding size	项目数量 Number of projects	占总项目数比例 Share of total projects (%)
1,000万美元以上 Funding exceeding USD 10 million	4	10
500–1,000万美元(含1,000万美元) Funding of USD 5–10 million (including USD 10 million)	9	22
200–500万美元(含500万美元) Funding of USD 2–5 million (including USD 5 million)	15	38
200万美元以下(含200万美元) Funding of USD 2 million or less	12	30
总计 Total	40	100

① 根据联合国环境规划署世界保护监测中心(The UN Environment Programme World Conservation Monitoring Centre, UNEP-WCMC)的定义，生物多样性大国指全球生物多样性最丰富的17个国家(尤其聚焦特有生物多样性)：美国、墨西哥、哥伦比亚、厄瓜多尔、秘鲁、委内瑞拉、巴西、刚果民主共和国、南非、马达加斯加、印度、马来西亚、印度尼西亚、菲律宾、巴布亚新几内亚、中国、澳大利亚(https://www.biodiversitya-z.org/content/megadiverse-countries)。其中美国、澳大利亚为发达国家，不符合框架基金资助条件.

② 鉴于框架基金项目规模分布呈现明显的非对称性和离散性特征，本文采用中位数而非均值作为描述项目规模的核心统计指标，以避免个别大额项目对总体判断造成干扰.

③ 数据截至2025年5月.

为突出的结构性特征之一。这一现象并非简单反映资金不足，而与基金设立初期的制度设计取向密切相关。作为新设立的专项基金，框架基金在首期规划中更强调快速启动、风险可控与经验积累，通过支持规模相对较小、实施路径较为清晰的项目，降低制度运行的不确定性。这种策略有助于在短期内形成可验证的实施案例，为后续扩大资金规模与支持范围奠定基础。从资金风险管理的角度看，中小规模项目在竞争性分配机制下更易于分散风险，避免单一大型项目失败对基金整体声誉和绩效评估产生过大影响。同时，较小的项目规模也降低了对受援国配套资金和执行能力的要求，使部分财政能力有限的发展中国家更容易参与竞争。

在撬动配套资金方面，框架基金的不同项目间存在较大差异。首期规划共撬动配套资金约5.307亿美元，平均配套比例为1 : 2.63。其中，11个项目未承诺任何配套资金，占项目总数的27.5%。从配套资金来源看，约53%的配套资金来自受援国政府，10%来自捐助机构和私营部门，其余部分则来自多边开发银行及其他国际组织。这一结果与框架基金未强制要求配套资金的制度安排直接相关。该安排在一定程度上减轻了受援国的财政压力，有利于扩大项目参与范围，但同时也削弱了项目在撬动社会资本和多边金融资源方面的激励作用。

个别项目的配套融资比例较高。例如，亚洲开发银行作为执行机构在菲律宾实施的“通过社区赋权加强全球重要生物多样性廊道项目”(GEF ID 11589)，其配套比例达到1 ： 9，为首期规划中配套比例最高的项目。这体现了国际金融机构在资源动员方面具有较强的能力和优势。由此可见，在框架基金现有制度框架下，执行机构的资源整合能力仍是影响项目规模与资金杠杆效应的关键因素。

2.3 对《昆蒙框架》支持情况

设立框架基金的目标在于推动《昆蒙框架》目标的实现。鉴于GEF在生物多样性领域已直接或间接支持了《昆蒙框架》的部分目标，框架基金在规划之初通过分析GEF在支持《昆蒙框架》实施过程中存在的空缺，确定了8个行动领域(GEF, 2023b)，这些领域与《昆蒙框架》23项行动目标中的21项相关联，旨在引导发展中国家围绕这些目标开展履约实践(表4)。在该规划的指导下，框架基金首期批准的40个项目均支持了《昆蒙框架》下的至少一个行动目标。总体来看，已获批项目覆盖了23项行动目标中的22项，基本实现了对《昆蒙框架》目标的广泛覆盖(图1)。

从资源分配结构来看，框架基金首期规划的资金和项目高度集中于行动领域1 (生物多样性保护、恢复、土地/海洋利用与空间规划)。该领域吸纳了78%的项目和约46%的资金，直接支持《昆蒙框架》行动目标3 (保护地和其他有效区域保护措施)、行动目标1 (空间规划)和行动目标2 (生态系统恢复)。这一高度集中化的配置结构，反映出框架基金在首期运行中对生物多样性治理相对基础性领域的优先支持，在制度层面具有一定合理性。一方面，保护地建设、生态系统修复和空间规划等领域具有较为成熟的技术路径和评估方法，项目成效易于量化，有利于在基金运行初期快速形成绩效证据；另一方面，这些领域在政治敏感性和跨部门协调复杂性方面相对较低，实施风险可控，符合新设基金稳妥推进的总体策略。

从《昆蒙框架》强调的变革性转型目标来看，当前资源配置结构亦呈现出明显偏向。与政策主流化、资源动员、生物多样性可持续利用等深层次转型领域相比，行动领域3 (政策协调与制定)、行动领域4 (资源调动)和行动领域5 (生物多样性可持续利用)获得的资金规模明显偏低。基金最早获批的4个项目(Box 1)即为这一配置倾向的典型代表，这些项目普遍聚焦于保护地管理、社区参与和生态修复等领域，在短期内具有较强的可操作性和示范价值，但在推动生产体系转型、金融机制创新和跨部门政策改革方面的探索仍较为有限。

3 框架基金运行面临的主要挑战

3.1 资源调动不足的制度约束与政治经济逻辑

框架基金虽在设立初期迅速完成了机制搭建与启动资金募集，为全球落实《昆蒙框架》提供了初步的资源保障，但其现有融资规模与预期目标之间仍存在显著差距。根据《昆蒙框架》的设定，到2030年应每年从各类来源筹集不少于2,000亿美元的资金。然而，目前框架基金的资源动员水平不仅远未达到该目标，也明显低于《公约》传统资金机制GEF在GEF-8生物多样性重点领域所

表4　全球生物多样性框架基金(GBFF)各行动领域已规划资金及其与《昆蒙框架》行动目标的一致性

Table 4　Funding allocated across action areas of Global Biodiversity Frame Fund (GBFF) and its alignment with the targets of Kunming-Montreal Global Biodiversity Frame (KMGBF)

行动领域 Action areas of GBFF	支持《昆蒙框架》行动目标 KMGBF targets	获批项目数 Number of approved projects	规划资金(百万美元) Allocated funds (million USD)
1. 生物多样性保护、恢复、土地/海洋利用与空间规划 Biodiversity conservation, restoration, land/sea-use, and spatial planning	行动目标1 (空间规划)、2 (生态系统恢复)、3 (保护地和其他有效区域保护措施) Target 1 (improve conservation), Target 2 (improve restoration), Target 3 (protected area and other effective area-based conservation measures (OECMs))	31	92.1
2. 支持原住民和地方社区对土地、领地和水域的管理和治理 Support to indigenous peoples and local communities stewardship and governance of lands, territories, and waters	行动目标1 (空间规划)、2 (生态系统恢复)、3 (保护地和其他有效区域保护措施)、22 (公平参与) Target 1 (improve conservation), Target 2 (improve restoration), Target 3 (protected area and OECMs), Target 22 (inclusive and equitable participation)	25	55.5
3. 政策协调与制定 Policy alignment and development	行动目标14 (主流化)、15 (信息披露)、18 (激励措施) Target 14 (biodiversity mainstreaming), Target 15 (information disclosure), Target 18 (incentive measures)	10	5.7
4. 资源调动 Resource mobilization	行动目标18 (激励措施)、19 (资源调动) Target 18 (incentive measures), Target 19 (mobilize domestic resources)	15	19.6
5. 生物多样性可持续利用 Sustainable use of biodiversity	行动目标5 (野生物种采猎和贸易)、9 (野生物种可持续管理) Target 5 (wildlife harvesting and trade), Target 9 (sustainable management of wild species)	7	7.5
6. 生产行业的生物多样性主流化 Biodiversity mainstreaming in production sectors	行动目标7 (减少污染)、10 (农业生物多样性) Target 7 (reduce pollution), Target 10 (agricultural biodiversity)	14	16.2
7. 外来入侵物种的管理和控制 Invasion of alien species management and control	行动目标6 (外来物种入侵) Target 6 (invasive alien species)	2	1.7
8. 议定书实施能力建设 Capacity building and implementation support for protocols	行动目标13 (惠益分享)、17 (生物安全) Target 13 (benefit-sharing), Target 17 (biosafety)	3	3.2

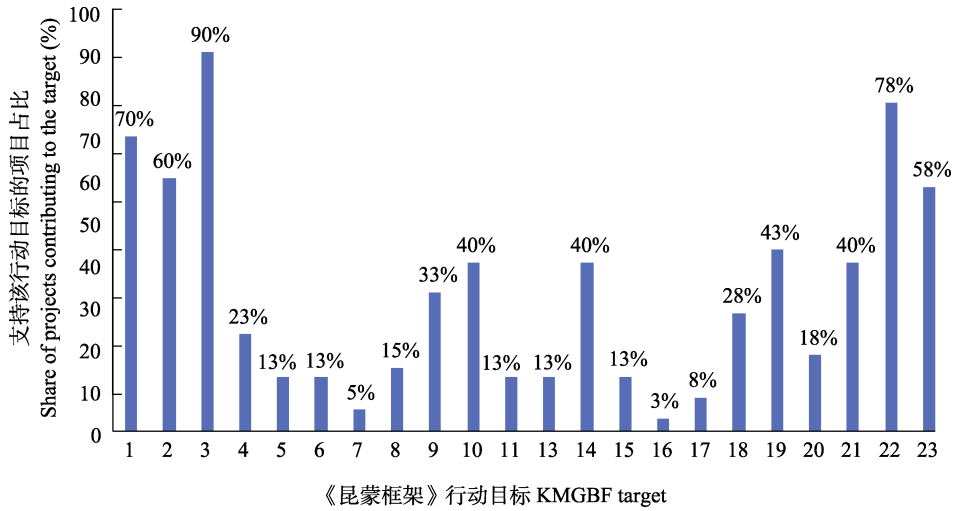


图1 全球生物多样性框架基金(GBFF)项目对《昆蒙框架》(KMGBF)行动目标的贡献(项目占比)

Fig. 1　Contribution of Global Biodiversity Framework Fund (GBFF) projects to Kunming-Montreal Global Biodiversity Framework (KMGBF) targets (share of projects)

Box 1 全球生物多样性框架基金首期规划第一轮筛选获批项目

项目	主要内容
巴西原住民土地生物多样性保护项目 Biodiversity Conservation in Indigenous Lands in Brazil (GEF ID 11508)	该项目旨在通过强化原住民领地的保护能力，支持生物多样性走廊的建设，并推动可持续资源利用。项目聚焦于框架基金行动领域2，通过增强原住民的治理能力，防止森林砍伐并增强生态系统的连通性。同时，该项目还支持框架基金行动领域5，专注于原住民领地内的生物多样性可持续利用。该项目申请赠款988万美元，支持《昆蒙框架》行动目标3、9、22。
巴西Caatinga保护区计划 Caatinga Protected Areas Program (GEF ID 11509)	该项目通过创建新的保护区和提升现有保护区的管理效率，支持框架基金行动领域1。项目通过增强原住民、传统民族和地方社区的人力和机构能力，提升他们的治理、管理和自然资源利用能力。此外，项目还支持框架基金行动领域2，为原住民和地方社区提供培训和资金支持，帮助应对气候变化挑战。该项目申请赠款988万美元，支持《昆蒙框架》行动目标3、4、21、22、23。
墨西哥30×30项目 Mex 30×30: Conserving Mexican Biodiversity through Communities and Their Protected Areas (GEF ID 11510)	该项目致力于通过支持社区及其保护区合作，保护墨西哥的生物多样性，涵盖框架基金行动领域1和行动领域2。项目通过联合原住民和地方社区，共同管理和恢复保护区及自愿保护区域，同时开发新的收入来源以填补资金缺口，确保保护区的可持续运作，支持框架基金行动领域4。该项目申请赠款1,850万美元，支持《昆蒙框架》行动目标1、2、3、18、19、20、22、23。
加蓬人类与野生动物冲突管理项目 Addressing Outstanding Barriers and Leveraging Durable Financial Mechanisms to Achieve Target 3 in Gabon (GEF ID 11512)	该项目致力于改善加蓬的保护区管理，特别是在人类与野生动物冲突的管理方面。项目支持框架基金行动领域1，通过扩大保护区并提升管理效能，增强生态系统的恢复力。项目特别聚焦于人类与野生动物的和谐共处，通过解决人兽冲突问题，减少对生物多样性的威胁。项目还支持框架基金行动领域2，为地方社区提供培训、资金支持及设立快速响应团队等手段，帮助有效应对冲突。该项目申请赠款152万美元，支持《昆蒙框架》行动目标3、4、19、21、22、23。

达成的19.19亿美元资金体量。这一不足并非单一由执行效率问题导致，而是与框架基金作为GEF下设新设信托基金的制度定位密切相关。

在制度层面，框架基金在信托管理、捐资规则和风险控制方面需遵循GEF既有的治理框架。作为《公约》的正式财务机制，GEF在长期运行中形成了较为审慎的资金管理与问责体系。这一体系在保障资金安全和透明度方面发挥了重要作用，但也在一定程度上限制了新设基金在吸引高风险、高不确定性资金方面的灵活性。相较于气候变化领域中逐步兴起的混合融资工具和市场化机制，生物多样性资金机制仍以公共财政捐助为主，难以快速实现规模扩张。

从政治经济角度看，当前框架基金的捐资结构高度依赖少数发达国家主权政府，反映出生物多样性议题在国际政治议程中的地位仍相对边缘。与气候变化领域项目相比，生物多样性项目的全球公共收益更为间接，回报周期更长，且难以通过统一的货币化指标进行衡量。这在客观上降低了其对部分捐助方的吸引力。在国内财政压力上升和多重全球议题竞争的背景下，发达国家政府对生物多样性资金的承诺更易受到政治周期和预算约束的影响。

与此同时，联合融资能力不足进一步放大了资源动员受限的问题。根据GEF独立评估办公室的研究(GEF IEO, 2025a)，生物多样性重点领域的联合融资占比在GEF五大重点领域(生物多样性、气候变化、土地退化、化学品与废物、国际水域)中始终处于最低水平。多数生物多样性项目缺乏能够吸引更多联合融资方参与的收益机制，从而限制了资金的杠杆效应。框架基金在设计上并未强制要求配套资金，其首期规划项目的总体配套比例仅为1 ： 2.63，显著低于GEF-8生物多样性项目平均1 ： 4的配比水平(GEF IEO, 2025b)。尽管这一安排在一定程度上减轻了受援国的财政压力，以降低发展中国家的参与门槛，但客观上削弱了项目在撬动社会资本和多边金融资源方面的激励。由此形成的结果是，框架基金在首期规划中更多依赖增量公共资金而非杠杆型融资，其在缩小全球生物多样性资金缺口方面的边际贡献受到结构性制约。

3.2 资源配置结构失衡的机制成因

框架基金在首期规划中呈现出的资金配置结构亦反映出其在支持变革性转型方面的不足。当前项目结构明显偏向规模较小、实施路径成熟的生物多样性保护与修复类项目，而对生产系统转型、政

策主流化和金融机制创新等领域的支持相对有限。

这一配置格局在一定程度上是基金设立初期风险管理取向的结果。作为新设立的专项基金，框架基金在首期运行中面临着建立信誉、验证机制和形成示范案例的现实压力。在此背景下，项目筛选标准更倾向于优先支持可操作性强、技术路径清晰、短期内可产生成效的项目类型。这类项目在评估、监测和问责方面的不确定性较低，有利于基金在早期阶段控制制度风险。

然而，从《昆蒙框架》提出的变革性转型目标来看，这种以短期可交付成果为导向的配置逻辑，客观上弱化了对深层次制度变革的支持。政策主流化、财政机制改革和生产消费模式转型往往涉及跨部门协调、利益再分配和长期制度调整，其成效难以在项目周期内完全显现，也更难通过传统项目评估指标进行量化。这使得相关项目在竞争性分配机制下处于相对不利地位。

此外，框架基金未采用GEF传统的国别分配制度(STAR)，而是完全通过竞争性流程分配资源。这一制度设计在提升资金使用效率的同时，也在客观上强化了执行能力差异对资源配置结果的影响。具备成熟项目开发经验和执行机构网络的国家，更容易在竞争中脱颖而出；而在政策创新和制度转型方面具备潜力、但项目准备度相对不足的国家和领域，则可能被系统性低估。这一机制在一定程度上加剧了资源向传统治理路径集中的趋势。

总体而言，框架基金在首期规划中更多发挥了履约支持型资金机制的功能，而其作为推动全球生物多样性治理变革性转型的潜力尚未得到充分释放。这一结构性特征并非偶然，而是多边环境资金机制在安全性、效率性与转型雄心之间权衡的结果。

4 展望与建议

4.1 中国作为《公约》缔约方：围绕后续谈判与规则完善提出面向机制运行的主张

框架基金首期运行在资源调配、目标匹配与机制建设等方面初见成效，但也显现出资源动员能力偏弱、投向结构失衡与跨机制协同不足等结构性短板。从多边环境治理的角度看，这些问题并非短期操作层面的偏差，而是当前全球生物多样性资金机制在制度设计与治理工具选择中的共性挑战。中国在《公约》相关谈判与决议执行层面可重点推动以下方向，把发展中缔约方诉求转化为明确、可执行的规则安排，推动基金在治理工具与执行逻辑上的迭代升级。

(1)创新多元化资源动员。完全依赖主权捐助的资源动员模式，在当前全球财政约束趋紧和多重国际议题竞争加剧的背景下，难以支撑《昆蒙框架》提出的长期融资目标。这一现实表明，未来资金机制的演进需要在保持公共财政主导地位的同时，更系统地探索多元化资金来源与风险分担安排，以提升资金规模的稳定性与可持续性。从机制层面看，引入差异化的资源动员策略，并针对不同类型资金主体设计相应的参与路径，有助于缓解当前资源动员高度集中的结构性问题。

(2)强化对变革性转型的支持导向。框架基金在首期规划中，对可操作性强、短期成效明确的项目类型表现出明显偏好。在后续运行中，有必要在项目筛选和绩效评估体系中更明确地区分基础性治理成效和变革性转型贡献两类目标。通过调整评估权重与工具组合，引导资源逐步向政策改革、主流化和制度创新等领域倾斜，以增强资金机制对长期转型目标的支撑能力。

(3)促进机制协同与信息共享。框架基金与GEF其他资金窗口并行运行的现实，也凸显了加强跨机制协同的重要性。缺乏国别层面和主题层面的规划衔接，可能导致资源碎片化与治理成本上升。因此，在制度设计层面，推动不同资金机制之间的信息共享、评估标准互认及经验交流，对于提升整体治理效能具有重要意义。

4.2 中国作为发展中国家与生物多样性大国：以履约实施为牵引谋划高质量项目

中国是全球最大的发展中国家与生物多样性大国，在全球生物多样性治理体系中持续发挥建设性与引领性作用。框架基金首期规划的运行结果表明，在完全竞争性的资金分配机制下，项目获批情况不仅取决于生物多样性禀赋本身，更与项目设计的系统性、制度整合程度和执行准备度密切相关。中国在框架基金第二期规划中应采取更加积极、前瞻且务实的参与策略，突出以高质量项目支撑履约目标、服务国家战略、形成可复制经验，进一步提升我国在第二期规划中的额度转化率与获批成功

率, 实现工程产出与制度供给并进, 兼顾国内履约与国际公共价值。

(1)着力谋划综合性、高示范性的大型项目。首期规划对生物多样性大国给予重点支持, 巴西、墨西哥等国家已充分用足额度, 而我国在首期未提交项目。依据规则, 我国在第二期的可用资金上限为2,373万美元(GEF, 2025b)。前文分析显示, 在当前资金机制运行逻辑下, 综合性、示范性项目更容易展示其潜在的制度外溢效应和可复制性, 从而在竞争性分配中获得优势。将履约项目与国家层面的生态文明建设、空间规划和可持续发展战略进行系统衔接, 不仅有助于提升项目本身的国际可比性, 也有助于通过单个项目输出制度经验和治理模式, 扩大其政策影响范围。相较于分散、单一主题的项目设计, 这类综合性项目更符合框架基金在效率和影响力方面的双重考量。

(2)统筹国内申报并同步完善关键文件与方法学。建议中国GEF窗口单位(财政部)结合此前印发的申报指引和标准模板, 组织专题培训与滚动征集; 国家生物多样性相关部门结合国家战略与基金支持方向开展申报方向研究, 形成优先领域与主题清单, 并与GEF窗口单位建立常态化联动与咨询支持机制, 确保申报口径一致、时序清晰、技术支撑到位。在此统筹框架下, 项目申报单位对照最新指南提前准备可行性研究、环境与社会保障框架、监测评估方案等必要文件, 提升材料完整性、国际可比性与审批效率。

(3)做好联合融资设计与区域外溢。结合基金不强制配套、但鼓励撬动社会与多边资金的特点, 在不增加地方财政硬约束的前提下, 统筹政策性、开发性与社会资本等联合安排; 将成熟做法打包为区域公共产品, 与周边国家开展能力建设与试点合作, 扩大影响与复制率。

4.3 中国作为昆明生物多样性基金发起方: 差异化定位与协同效应

在框架基金、GEF与昆明生物多样性基金(以下简称“昆明基金”)并行运行的背景下, 如何实现不同资金机制之间的功能互补, 是提升全球生物多样性金融体系整体效能的关键议题。在国别和主题层面建立常态化信息共享与项目库对表机制, 探索评估标准互认与经验共享, 形成投入合力与互补格局, 既有助于提升伙伴国家履约能力, 也有利于巩固我国在全球生物多样性治理中的制度性影响力。

(1)明确昆明基金的差异化战略定位。框架基金首期规划中对政策主流化、生物多样性可持续利用和资源动员类项目的支持相对有限, 反映出此类领域在当前竞争性机制下的结构性劣势。这一运行特征表明, 具备更高灵活性的资金工具在全球生物多样性金融体系中具有不可替代的补充作用。相较于以结果导向和竞争性分配为核心特征的多边基金, 昆明基金在项目准备、能力建设和制度试点等方面具备发挥前端支撑功能的潜在优势。通过支持可行性研究、方法学开发和小规模验证性实践, 此类基金能够降低制度创新类项目进入主流资金机制的门槛, 从而在整体上提升发展中国家获取国际资金的能力。

(2)进一步完善治理与公开透明机制。资金机制的治理透明度、学习机制和经验传播能力对其长期影响力具有重要作用。在这一背景下, 通过完善项目周期管理、监测评估、知识管理和信息披露安排, 系统总结和传播实践经验, 不仅有助于提升单一基金的运行质量, 也有助于增强不同资金机制之间的协同效应, 推动《昆蒙框架》目标在更大范围内实现。

参考文献

CBD (Convention on Biological Diversity) (2024) Exploration of the Biodiversity Finance Landscape. https://www.cbd.int/doc/c/8d7f/55df/1d2dbb096d00be743f006a05/rm-ac-2024-01-02-en.pdf. (accessed on 2025-09-30)

Dasgupta P (2021) The Economics of Biodiversity: The Dasgupta Review. HM Treasury, London.

GEF (Global Environment Facility) (2023a) Establishment of a New Trust Fund: The Global Biodiversity Framework Fund. https://www.thegef.org/council-meeting-documents/gef-c-64-05-rev-01. (accessed on 2025-09-30)

GEF (Global Environment Facility) (2023b) Programming Directions for the Global Biodiversity Framework Fund. https://www.thegef.org/council-meeting-documents/gef-c-64-06-rev-02. (accessed on 2025-09-30)

GEF (Global Environment Facility) (2024) Policy on Allocation of Resources for the Global Biodiversity Framework Fund. https://www.thegef.org/council-meeting-documents/gef-gbff-01-03-rev-03. (accessed on 2025-09-30)

GEF (Global Environment Facility) (2025a) Progress Report on the Global Biodiversity Framework Fund. https://www.thegef.org/sites/default/files/documents/2025-05/GEF-GBFF.04.03_

Progress%20Report%20on%20the%20Global%20Biodiversity%20Framework%20Fund.pdf. (accessed on 2025-09-30)

GEF (Global Environment Facility) (2025b) Country Maximum Dollar Value of Funding Request(s) for the Second Programming Tranche of the GBFF. https://www.thegef.org/council-meeting-documents/gef-gbff-05-inf-01. (accessed on 2025-09-30)

GEF IEO (Global Environment Facility Independent Evaluation Office) (2025a) Evaluation of Cofinancing in the GEF. Evaluation Report No. 168. GEF IEO, Washington, DC.

GEF IEO (Global Environment Facility Independent Evaluation Office) (2025b) Eighth Comprehensive Evaluation of the GEF (OPS8). GEF IEO, Washington, DC.

IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services) (2019) Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES Secretariat, Bonn.

IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services) (2024a) Summary for Policymakers of the Thematic Assessment Report on the Underlying Causes of Biodiversity Loss and the Determinants of Transformative Change and Options for Achieving the 2050 Vision for Biodiversity. IPBES Secretariat, Bonn.

IPBES (Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services) (2024b) Thematic Assessment Report on the Interlinkages among Biodiversity, Water, Food, and Health (The Nexus Assessment). IPBES Secretariat, Bonn.

Li YX, Li YY, Zhang YXY, Liu WH (2023) The progress and prospect of the financial arrangements under the Convention on Biological Diversity. Biodiversity Science, 31, 23077. (in Chinese with English abstract) [李亦欣, 李圆圆, 张杨心怡, 刘文慧 (2023)《生物多样性公约》资金问题最新进展及展望. 生物多样性, 31, 23077.]

Liu HO, Du LS, Liu WH, Li ZY, Pan LB, Liu L (2024) Analysis on Global Biodiversity Framework Fund Management Policy. Biodiversity Science, 32, 23334. (in Chinese with English abstract) [刘海鸥, 杜乐山, 刘文慧, 李子圆, 潘立波, 刘蕾 (2024) 全球生物多样性框架基金管理政策分析与启示. 生物多样性, 32, 23334.]

Richardson K, Steffen W, Lucht W, Bendtsen J, Cornell SE, Donges JF, Drüke M, Fetzer I, Bala G, von Bloh W, Feulner G, Fiedler S, Gerten D, Gleeson T, Hofmann M, Huiskamp W, Kummu M, Mohan C, Nogués-Bravo D, Petri S, Porkka M, Rahmstorf S, Schaphoff S, Thonicke K, Tobian A, Virkki V, Wang-Erlandsson L, Weber L, Rockström J (2023) Earth beyond six of nine planetary boundaries. Science Advances, 9, eadh2458.

WWF (World Wide Fund for Nature) (2024) Living Planet Report 2024—A System in Peril. WWF, Gland, Switzerland.

(责任青年编委: 赵富伟　责任编辑: 李会丽)