环境昆虫学报 2022，44（5）：1053－1062
Journal of Environmental Entomology
http：//hjkcxb. alljournals. net
doi：10. 3969/j. issn. 1674－0858. 2022. 05. 1



郝慧佳，韩红香，杨采青，江翀，郝梦迪，王正军，张爱兵. 海南自然保护区尺蛾科昆虫β多样性的研究［J］. 环境昆虫学报，2022，44（5）：1053－1062.

海南自然保护区尺蛾科昆虫β多样性的研究

郝慧佳[1]，韩红香[2]，杨采青[1]，江　翀[1]，郝梦迪[1]，王正军[1*]，张爱兵[1*]
（1. 首都师范大学生命科学学院，北京 100048；2. 中国科学院动物研究所，北京 100101）

摘要：β多样性研究主要集中在植物群落上，对动物群落并联系系统发育β多样性的研究却较少。鉴于此，本研究以海南省5个自然保护区的尺蛾科昆虫为例，探究这些保护区的昆虫群落之间的β多样性及其形成机制。通过分子和形态学方法，将采集的尺蛾科昆虫成虫样本鉴定到种，并建立它们的系统发育树。分别选取了两个类型的β多样性指数：传统的Jaccard指数、Bray-Curtis指数和系统发育β多样性指数D_{pw}，用于比较不同样点间β多样性的变化。结合地理距离、飞行能力以及环境因子，运用mantel检验、RDA及偏RDA分析等方法探究海南尺蛾科昆虫β多样性的形成机制。结果表明，Jaccard指数和D_{pw}指数与19个环境因子中的等温性（bio_6）、最冷月最低温度（bio_9）和最湿季度平均温度（bio_11）这3个环境因子存在显著相关，与地理距离和飞行能力无显著相关，而Bray-Curtis指数与上述因子均无显著相关关系。3个环境因子对各β多样性指数的综合解释力都达到了79%以上，各自的解释力均在19%以上。分析表明，在海南5个自然保护区中，尺蛾科昆虫β多样性的形成主要受环境因子尤其是温度的影响。

关键词：β多样性；比较；形成机制；昆虫群落；海南省
中图分类号：Q968. 1；S433　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1674－0858（2022）05－1053－10

β diversity of Geometridae moths（Insecta：Lepidoptera）in the Hainan Nature Reserves

HAO Hui-Jia[1], HAN Hong-Xiang[2], YANG Cai-Qing[1], JIANG Chong[1], HAO Meng-Di[1], WANG Zheng-Jun[1*], ZHANG Ai-Bing[1*]（1. College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China; 2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China）

Abstract: Studies on β-diversity mainly focus on plant communities. However, there are few studies on β-diversity of animal communities and related phylogeny. In this study, we analyzed the β diversity and its formation mechanism of insect communities in five nature reserves of Hainan Province, with the species of Geometridae moths as examples. The collected samples of adult moths were identified to species by molecular and morphological methods, and their phylogenetic trees were established. Two types of β-diversity indices were selected separately: the traditional Jaccard, Bray-Curtis indices and phylogenetic β-diversity indices D_{pw} for comparing the variation of β-diversity among different sampling points. We used mantel test, RDA and partial RDA analysis to investigate the formation mechanism of β-diversity of Hainan Geometridae moths by combining geographic distance, flight ability and environmental

基金项目：国家自然基金面上项目（32170421，31772501）
作者简介：郝慧佳，女，1992年生，硕士，主要研究方向为分子生态学，E－mail：781401973@qq. com
＊通讯作者 Author for correspondence：王正军，博士，副研究员，主要研究方向为保护生物学，E－mail：wangzj@ cnu. edu. cn；张爱兵，博士，教授，主要研究方向为昆虫多样性与进化，E－mail：zhangab2008@cnu. edu. cn
收稿日期 Received：2021－06－04；接受日期 Accepted：2021－10－07

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

factors. The results showed that the Jaccard and D_{pw} indices were significantly correlated with three of the 19 environmental factors, Isothermality (bio_6), Min Temperature of Coldest Month (bio_9) and Mean Temperature of Wettest Quarter (bio_11), and not significantly correlated with geographic distance and flight capacity, while the Bray-Curtis index was not significantly correlated with any of these factors. The total explanatory power of all three environmental factors for each β-diversity index reached more than 79%, and the explanatory power of each factor was more than 19%. The analysis showed that the formation of β-diversity of Geometridae moths in the five nature reserves in Hainan was mainly influenced by environmental factors, especially temperature.

Key words: β-diversity; comparison; formation mechanism; insect community; Hainan Province

60 年前，生态学家 R. H. Whittaker 首次提出物种多样性由 α，β 和 γ 多样性这 3 个不同的测度或水平组成，其中，β 多样性是指群落间物种组成变化的程度（Whittaker，1960）。同时期的 MacArthur 等将物种多样性分为生境内和生境间多样性，强调在群落尺度上物种组成是如何随着生境变化而变化的（Macarthur，1965）。而 Cody（1970）则加入了空间因素等内容，扩大了 β 多样性研究的范围。生态学家们在不断探索中对 β 多样性的概念逐渐达成了共识，认为 β 多样性是在生态学中揭示群落间物种组成差异的重要度量方法（Marion *et al.*，2017），是理解群落组成的关键（Rodriguez-Artigas *et al.*，2016）。此外，了解 β 多样性的时空格局及形成机制，可以为许多生态学、生物地理学以及进化生物学等问题提供重要线索，并有助于全球生物多样性的保护以及生态系统的管理（陈圣宾等，2010；Gulay & Smets，2015；Bush *et al.*，2016）。

目前被广泛接受的关于 β 多样性格局形成的理论/假说主要有中性理论和环境过滤假说两种。前者认为群落中物种组成是随机波动的，强调物种的扩散过程。在这种情况下，β 多样性取决于物种自身的扩散能力，比如植物种子的传播、昆虫的迁移或者飞行能力（Azevedo *et al.*，1998）。不同于中性理论，环境过滤假说认为群落间物种组成与环境因素有关，强调环境因素的影响。在这种情况下，β 多样性会受样点间环境异质性的影响而发生变化（Legendre *et al.*，2009）。对于这两种理论/假说，各有例证支持，例如 John（2007）等用巴罗科罗拉多岛（BCI）等样地土壤营养的研究，分析其对热带树种空间分布格局的影响。结果表明，环境因素中的土壤营养资源这一因素对物种分布格局的解释率占 36% ~51%，扩散限制理论不能够解释这些受环境因素影响的物种分布格局。而 Murphy 等（2016）对热带地区的草本和木本植物的 β 多样性维持机制进行了研究，发现草本植物群落和木本植物群落的维持机制存在明显差异，其中草本植物群落主要是受生态位的影响。由此可见，β 多样性的形成可能是生态位过程或扩散过程的作用，也可能是两个生态过程的综合效应。目前，不同地区不同类群的 β 多样性格局及形成机制都已有很多的研究，但对 β 多样性的形成机制仍然没有一个定论（Morante-Filho *et al.*，2016；Murphy *et al.*，2016），特别是动物群落的 β 多样性，仍然是一个需要更多探索的领域（武晓东等，2015；张淼淼等，2016）。

在研究 β 多样性时，系统发育信息可能是理解驱动物种分布过程中进化历程的关键（Bin *et al.*，2010）。物种 β 多样性衡量的是物种组成在空间的变化，系统发育 β 多样性衡量的是群落间的亲缘关系在空间的变化。因此，系统发育 β 多样性提供了评估群落变化过程中群落结构和物种的相关性的方法，也为解释物种 β 多样性提供了新途径（Tsirogiannis & Sandel，2016）。此外，将 β 多样性与系统发育信息相结合，可以更加精准的推断出不同生态过程对群落间物种组成变化产生的影响（Graham & Fine，2008）。目前，该方法在昆虫、鱼类、鸟类、甲壳类、藻类等类群以及动物食性等方面均有应用（杨聪慧等，2012）。

尺蛾科（Geometridae）是鳞翅目中的第二大科，已知种类至少有 2 万种，我国约有 2 000 种（韩红香和薛大勇，2011）。尺蛾科昆虫雌雄相似，在全国大部分地区均有发生，是危害农业、林业的重要害虫，每年都会造成巨大的损失。例如杨尺蠖 *Apocheima cinerarius*、木橑尺蠖 *Culcula panterinaria* 普遍发生，对杨树 *Populus* L. 、柳树的生长发育有严重危害（于思勤，1987）。除此之外，尺蛾科昆虫也常常用于热带地区植食性昆虫

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

生物多样性的研究，其对环境变化敏感，可作为环境变化的指示物种（Beck & Khen，2007）。因此，明确尺蛾科昆虫群落组成和结构，不仅有利于物种多样性的保护，也有利于实现有害生物的综合防治，保障农业和林业生产的可持续发展（王颖等，2010）。

本研究以尺蛾科昆虫为例，结合物种和系统发育 β 多样性方法，通过对海南省 5 个自然保护区的尺蛾科昆虫进行野外采样和分析，试图探究海南 5 个自然保护区尺蛾科昆虫群落的 β 多样性及其形成机制。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究区位于海南省 5 个自然保护区，分别是尖峰岭国家级自然保护区（下文用 J 表示）、霸王岭国家级自然保护区（B）、五指山国家级自然保护区（W）、吊罗山国家级自然保护区（H）以及鹦哥岭省级自然保护区（Y）（图 1）。研究区属热带季风气候，长夏无冬，光照充足，雨量充沛。区内植物种类繁多，是热带雨林、热带季雨林的原生地。区内的昆虫资源也相当丰富，是研究昆虫多样性的理想场所。

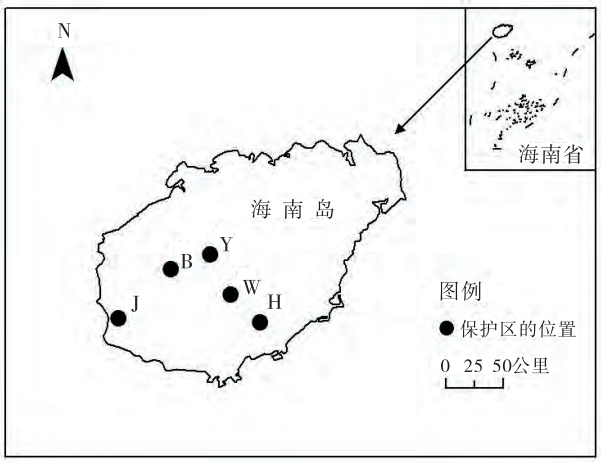


图 1　5 个保护区在海南省的位置

Fig. 1　Location of five nature reserves in Hainan Province

注：图中黑点代表各个保护区的位置。J、B、Y、W 和 H 分别代表尖峰岭、霸王岭、鹦哥岭、五指山和吊罗山自然保护区。Note: The black dots in the figure represented the location of each reserve. J, B, Y, W, and H represented Jianfengling, Bawangling, Yinggeling, Wuzhishan, and Diaoluoshan Nature Reserves, respectively.

1.2　数据采集和物种的鉴定

通过设置灯诱装置，本研究分别于 2015 年 4 月 2 日 – 4 月 11 日和 2015 年 6 月 1 日 – 6 月 10 日夜间对鳞翅目尺蛾科昆虫进行野外采集，并结合形态学和 DNA 条形码技术对样本进行种类鉴定。

1.3　系统发育树的建立

系统发育树建立的主要步骤：1）提取每头已编号的样本的腿部肌肉冷冻保存，用于提取 DNA；2）采用组织/细胞全基因组试剂盒并经过一系列的步骤提取样品的全基因组 DNA；3）*COI* 序列的扩增采用鳞翅目常用 DNA 条形码 *COI*（线粒体细胞色素 C 氧化酶亚基 I，mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I）通用引物。PCR 产物的检测通过凝胶电泳的条带亮度确认；4）对 PCR 产物进行测序，获得序列信息；5）使用 Chromas 软件（http：//technelysium. com. au/wp/chromas/）观察峰图质量，逐一进行人工校对修正，确保 DNA 序列信息的可靠性，将质量太差或套峰严重的峰图重新测序。若重新测序结果依然不理想，则重新 PCR 或重新提取 DNA，直到获得较好的结果。利用 DNAStar 软件对校对完成的双向序列进行拼接，将拼接完成的序列用 MEGA 6.0（Tamura *et al.*，2013）软件进行多重序列比对分析，并将结果存于 fasta 文件格式，用于构建系统发育树；6）最大似然法（Maximum likelihood method，ML）构建系统发育树。应用 RAxML 8.2.4（Stamatakis，2014）软件并采用 GTR 模型，构建鳞翅目尺蛾科昆虫的 *COI* 基因最大似然树。为了确定各节点的支持率，进行 1 000 次 bootstrap 检验，并将构建好的 ML 树输出成 . nwk 格式。

1.4　数据处理与分析

本研究使用了物种 β 多样性指数 Jaccard 和 Bray-Curtis 指数和系统发育 β 多样性指数 D_{pw} 进行群落间 β 多样性的计算。考虑到样点间样本数差异较大，为减少对比的误差，本研究利用 perl 软件编制脚本，从样本数较大的 4 个保护区（霸王岭、吊罗山、五指山和鹦哥岭保护区）分别随机抽取 33 头个体（个体数目最小的尖峰岭自然保护区的样本量），以确保 5 个保护区的样本量都是 33 头。此外，为了进一步提高结果的可靠性，本研究对上述 4 个保护区重复抽样 100 次，形成了 100 个子数据集，然后分别计算 β 多样性指数并以均值进行比较分析。

Jaccard 指数比较的是两个样地间或群落间物

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

种组成的相似程度（Jaccard，1901）。计算公式为：

$$C_J = \frac{j}{a + b - j}$$

其中，j 为两个样点的共有种数，a 为样点 A 的物种数，b 为样点 B 的物种数。

Bray-Curtis 指数是基于多度的群落相似性测度，其计算公式如下（Bray & Curtis，1957）：

$$C_N = \frac{2jN}{(aN + bN)}$$

其中，aN 代表样地 A 中的物种个体数目之和；bN 代表样地 B 中的物种个体数目之和；jN 则代表着在样地 A（jN_a）和样地 B（jN_b）的共有种中，在两个样地中的个体数目较小者之和，亦即 $jN = \sum \min\ (jN_a, jN_b)$。

系统发育 β 多样性指数 D_{pw} 是指平均成对系统发育距离，计算样点间或群落间不同物种或个体之间的平均系统发育距离（Webb *et al.*，2008）。计算公式如下：

$$D_{pw} = \frac{\sum_{i=1}^{n_{k1}} \delta_{ik2} + \sum_{j=1}^{n_{k2}} \delta_{jk1}}{n_{k1} + n_{k2}}$$

其中，$\bar{\delta}_{ik2}$ 表示群落 k_1 中物种 i 与群落 k_2 中所有物种的平均成对系统发育距离；n_{k1} 表示群落 k_1 中的物种数目；δ_{jk1} 表示群落 k_2 中物种 j 与群落 k_1 中所有物种的平均成对系统发育距离；n_{k2} 表示群落 k_2 中的物种数目。

表征昆虫飞行能力的各个参数的计算公式如下：

翅负载（WLR）=（胸长）^{3}/翅面积

翅胸面积比（WTSR）= 翅面积/胸长

翅纵横比（WAR）=（翅长）^{2}/翅面积

使用 Mantel 检验分析环境因子、综合环境距离、地理距离以及飞行能力与各 β 多样性指数之间的相关关系。其中，综合环境距离是基于 3 个环境因子等温性（bio_6）、最冷月最低温度（bio_9）和最湿季度平均温度（bio_11）并应用欧氏距离计算获得。这 3 个环境因子来自于 WorldClim 数据库（Hijmans 等，2005），这个数据库含有19 个环境因子。选择这 3 个环境因子，是因为它们与各 β 多样性指数之间存在显著相关（表 4）。考虑到研究的相关性，本研究同时参考并使用了金倩等的环境因子编码体系（Jin *et al.*，2013），由于这个体系增加了 3 个环境因子，导致各个因子的编码与原数据库中的编码的含义不同。本文中的等温性、最冷月最低温度和最湿季度平均温度的编码 bio_6、bio_9、bio_11 分别对应于原数据库的 bio_3、bio_6 及 bio_8。此外，应用 RDA 及偏 RDA 分析去解析环境因子对各个 β 多样性指数的影响。上述分析及各 β 多样性指数的计算是在 R 平台的支持下完成的，本文的制图是在 R 和 ArcGIS 10.2 的支持下完成的。

2 结果与分析

2.1 物种组成

根据 2015 年收集的 5 个自然保护区的 460 头昆虫标本，通过查阅检索表、专家鉴定并结合 *COI* 基因片段序列信息查询 BOLD 数据库，确定这些标本隶属于 79 属，共计 127 种（表 1）。

表 1 2015 年海南各个保护区的样本量以及相应的物种和属的数量

Table 1 Sample size of each protected area in Hainan in 2015 and the corresponding number of species and genera

样点（代码）Sampling points（Code）	属 Genus	种 Species	样本量 Sample size
霸王岭（B）	43	53	104
吊罗山（H）	25	32	58
尖峰岭（J）	12	13	33
五指山（W）	23	34	85
鹦哥岭（Y）	40	57	180

2.2 系统发育树的构建

根据建树步骤，并采用最大似然法（ML）构建了海南 5 个自然保护区尺蛾科昆虫的系统发育树（附图 1）。其中包含 460 条海南 5 个自然保护区的序列，又选择 4 条钩蛾科（Drepanidae）*COI* 序列作为外群。图中各个分支颜色代表不同的属，共有 79 个属，其中外群为黑色，支持率小于 50 的图中未标记。结果表明，460 个尺蛾科样本在属一级水平存在交叉，但在种一级水平能够很好地聚成单系并得以区分（附图 1），这将为系统 β 多样性的计算和分析奠定基础。

2.3 不同样点间 β 多样性指数

二元属性数据 Jaccard 和数量数据 Bray-Curtis 指数在保护区之间的数值有一定的波动，但它们的变化表现一致（表 2）。其中，B-W、B-Y、H-J

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

和 H-W 这 4 组样点对间的指数差异不大，B-J、J-W 和 J-Y 之间的指数也很接近。相似性最小的保护区在五指山和鹦哥岭之间，最大的在霸王岭和尖峰岭之间。

表 2　各个样点间的物种 β 多样性指数

Table 2　Species β diversity indices between each sampling point

物种多样性指数 Species diversity indices	样点（代码）Sampling points (Code)	霸王岭（B）	吊罗山（H）	尖峰岭（J）	五指山（W）
Jaccard	吊罗山（H）	0.919 ± 0.034			
	尖峰岭（J）	0.939 ± 0.032	0.894 ± 0.029		
	五指山（W）	0.898 ± 0.041	0.901 ± 0.037	0.929 ± 0.025	
	鹦哥岭（Y）	0.899 ± 0.038	0.870 ± 0.040	0.922 ± 0.025	0.838 ± 0.042
Bary-Curtis	吊罗山（H）	0.850 ± 0.058			
	尖峰岭（J）	0.885 ± 0.055	0.810 ± 0.048		
	五指山（W）	0.815 ± 0.064	0.822 ± 0.061	0.868 ± 0.043	
	鹦哥岭（Y）	0.815 ± 0.061	0.772 ± 0.062	0.857 ± 0.043	0.724 ± 0.060

注：表中数值为平均值 ± 标准差。Note：The values in the table were the mean ± standard deviation.

根据各样点间的系统发育 β 多样性测度（表 3），系统发育 β 多样性指数 D_{pw} 与物种 β 多样性指数的变化并不完全一致。比如，样点对 B-H 之间的物种 β 多样性较高，其系统发育 β 多样性指数 D_{pw} 的值亦高；而样点对 J-W 的物种 β 多样性较高，但其系统发育 β 多样性却较低。此外，系统发育 β 多样性的指数值明显较低。

2.4　各环境因子和地理距离与 β 多样性的相关性

β 多样性指数与各环境因子间的 Mantel 检验结果表明，物种 β 多样性指数中的二元数据 Jaccard 指数与等温性（bio_6）和最冷月最低温度（bio_9）这两个环境因子显著相关，而数量数据 Bray-Curtis 指数与 3 个环境因子均无显著相关。就系统发育 β 多样性指数而言，等温性（bio_6）和最湿季度平均温度（bio_11）均与 D_{pw} 指数显著相关（表 4）。

β 多样性指数与地理距离、综合环境距离间的 Mantel 检验结果表明，3 个 β 多样性指数与地理距离均未表现出显著相关关系。在 β 多样性指数中，只有物种二元数据 Jaccard 指数与综合环境距离显著相关。但和地理距离比较，Bray-Curtis 指数和 D_{pw} 指数与环境距离的相关系数较大，而且 P 值更接近甚至达到 0.05 的临界水平（表 5）。

2.5　飞行能力与 β 多样性的相关性

通过测量样本的飞行能力指标，得到飞行能力数据（表 6）。根据 Mantel 检验的结果（表 7），Bray-Curtis 多样性指数仅与 WTSR（翅胸面积比）之间存在显著相关，其他指数均与飞行能力指标无显著相关。

表 3　不同样地间系统发育 β 多样性指数 D_{PW}

Table 3　Phylogeny β diversity indices D_{PW} of different sampling points

样点（代码）Sampling points (Code)	霸王岭（B）	吊罗山（H）	尖峰岭（J）	五指山（W）
吊罗山（H）	0.177 ± 0.016			
尖峰岭（J）	0.171 ± 0.029	0.129 ± 0.010		
五指山（W）	0.132 ± 0.020	0.155 ± 0.014	0.120 ± 0.010	
鹦哥岭（Y）	0.154 ± 0.020	0.155 ± 0.015	0.134 ± 0.086	0.104 ± 0.013

注：表中数值为平均值 ± 标准差。Note：The values in the table were the mean ± standard deviation.

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

表 4 各个 β 多样性指数与环境因子之间的相关性检验

Table 4 Correlation test between each β diversity index and environmental factors

β 多样性指数 β diversity indices	环境因子 Environmental factors	*r*	*P*
Jaccard	等温性（bio_6）	0.652	0.04*
	最冷月最低温度（bio_9）	0.748	0.03*
	最湿季度平均温度（bio_11）	0.592	0.06
Bray-Curtis	等温性（bio_6）	0.517	0.07
	最冷月最低温度（bio_9）	0.572	0.06
	最湿季度平均温度（bio_11）	0.519	0.08
D_{pw}	等温性（bio_6）	0.648	0.04*
	最冷月最低温度（bio_9）	0.563	0.08
	最湿季度平均温度（bio_11）	0.655	0.04*

注：* 表示变量之间的相关性是显著的（$P<0.05$）。Note：* Correlation between variables was significant（$P<0.05$）.

表 5 各个 β 多样性指数与地理距离、综合环境距离（简称环境距离）之间的相关性检验

Table 5 Correlation test between each β diversity index and geographical distance and integrated environmental distance (Equivalent to the environment distance in the table)

β 多样性指数 β diversity indices	影响因子 Impact factors	*r*	*P*
Jaccard	地理距离	0.364	0.18
	环境距离	0.678	0.03*
Bray-Curtis	地理距离	0.371	0.18
	环境距离	0.550	0.05
D_{pw}	地理距离	−0.118	0.63
	环境距离	0.628	0.09

注：* 表示变量之间的相关性是显著的（$P<0.05$）。
Note：* Correlation between variables was significant（$P<0.05$）.

表 6 五个保护区表征昆虫飞行能力的各个参数的值

Table 6 Values of various parameters that characterize insect flight ability in five protected areas

样点（代码） Sampling points（Code）	纵横比（WAR）	翅胸面积比（WTSR）	翅负载（WLR）
霸王岭（B）	3.008	9.552	0.011
吊罗山（H）	3.139	9.742	0.010
尖峰岭（J）	3.660	6.973	0.012
五指山（W）	2.870	7.672	0.009
鹦哥岭（Y）	3.267	7.823	0.010

表 7 各个 β 多样性指数与飞行能力的相关性检验

Table 7 Correlation test between each β diversity index and flight ability

β 多样性指数 β diversity indexes	飞行能力指标 Flight ability	*r*	*P*
Jaccard	纵横比（WAR）	0.393	0.22
	翅胸面积比（WTSR）	0.165	0.33
	翅负载（WLR）	0.435	0.13
Bray-Curtis	纵横比（WAR）	−0.033	0.58
	翅胸面积比（WTSR）	0.599	0.03*
	翅负载（WLR）	0.039	0.43
D_{pw}	纵横比（WAR）	−0.335	0.73
	翅胸面积比（WTSR）	0.297	0.15
	翅负载（WLR）	−0.527	0.91

注：* 表示变量之间的相关性是显著的（$P<0.05$）。
Note：* Correlation between variables was significant（$P<0.05$）.

2.6 环境变量与群落物种组成之间的关系

RDA 分析的结果表明，等温性（bio_6）、最冷月最低温度（bio_9）以及最湿季度平均温度（bio_11）这 3 个环境因子对物种 β 多样性（Jaccard 和 Bray-Curtis 指数）有相似的影响（图 2～图 3），这可以从这些变量在排序图的位置以及它们在两轴上的投影长度判断（上述 3 个变量在图 2～图 3 两个轴上的投影长度分别为 0.750、

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

0.661；0.783、0.610；0.700、0.713 以及 0.769、0.639；0.802、0.584；0.721、0.692）。然而，3 个变量对系统发育 β 多样性 D_{pw} 指数有不同的影响（3 个变量在图 4 两个轴上的投影长度分别为 0.982、0.141；0.954、0.196；0.981、0.179）。

根据 RDA 排序结果，Jaccard 指数 – 环境因子的总特征根是 0.815，约束值是 0.641，3 个环境因子对样点间 β 多样性的解释量为 79%。Bray-Curtis 指数 – 环境因子的总特征根是 0.684，约束值是 0.554，3 个环境因子对海南样点间 β 多样性的解释量为 81%。D_{pw} 指数 – 环境因子的总特征根是 0.022，约束值是 0.019，3 个环境因子对海南样点间 β 多样性的解释量为 86%。环境因子对海南样点间 β 多样性的蒙特卡罗置换检验表明，二者具有显著的相关性（*P* 值分别为 0.02、0.02、0.03）。

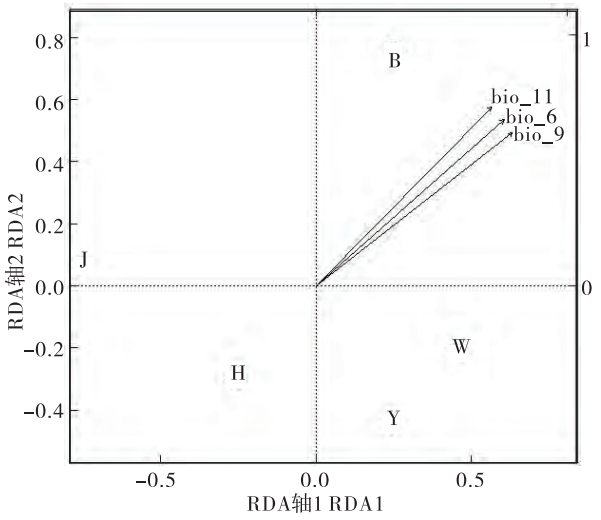


图 2　环境因子与物种 β 多样性指数 Jaccard 的 RDA 分析

Fig. 2　RDA analysis of environmental factors and species β diversity index Jaccard

2.7　各环境因子对 β 多样性的解释率

3 个环境因子等温性（bio_6）、最冷月最低温度（bio_9）和最湿季度平均温度（bio_11）对各 β 多样性指数总的解释量均较高（在 79% ~86% 之间），而且数值接近（图 5）。对物种 β 多样性来说这 3 个环境因子的重要性几乎相同，其中，等温性（bio_6）和最冷月最低温度（bio_9）的重要性均在 25% 左右，而最湿季度平均温度（bio_11）的解释量较高。对系统发育 β 多样性 D_{pw} 指数来说，最重要的环境因子是等温性（bio_6），解释量为 30%，最冷月最低温度（bio_9）的重要性相对较小。

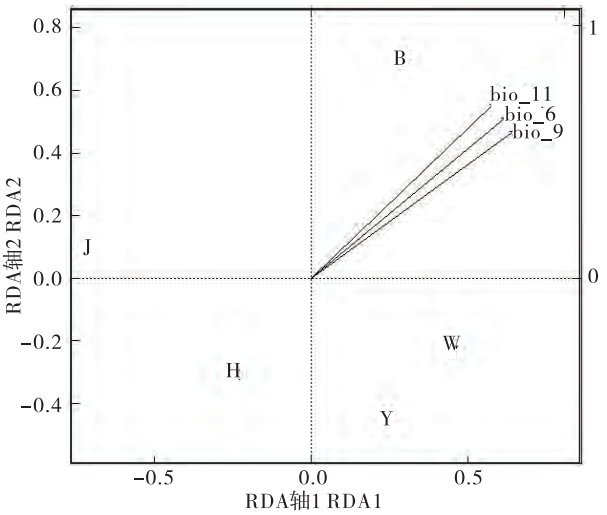


图 3　环境因子与物种 β 多样性指数 Bray-Curtis 的 RDA 分析

Fig. 3　RDA analysis of environmental factors and species β diversity index Bray-Curtis

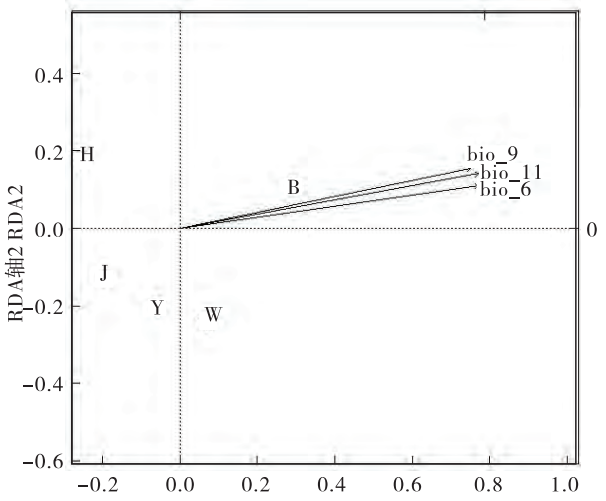


图 4　环境因子与系统发育 β 多样性指数 D_{pw} 的 RDA 分析

Fig. 4　RDA Analysis of environmental factors and phylogenetic β diversity index D_{pw}

3　结论与讨论

3.1　不同样点间 β 多样性的比较

本文选取了两类 β 多样性指数，分别是物种 β 多样性指数中的二元属性数据 Jaccard 指数、数量数据 Bray-Curtis 指数和系统发育 β 多样性指数 D_{pw} 作为测量指标，从多方面观测了海南 5 个自然保护区间鳞翅目尺蛾科昆虫 β 多样性变化情况。结果显示 Jaccard 指数的变化和 Bray-Curtis 指数的变化具有一定的相似性，表明物种 β 多样性的这

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

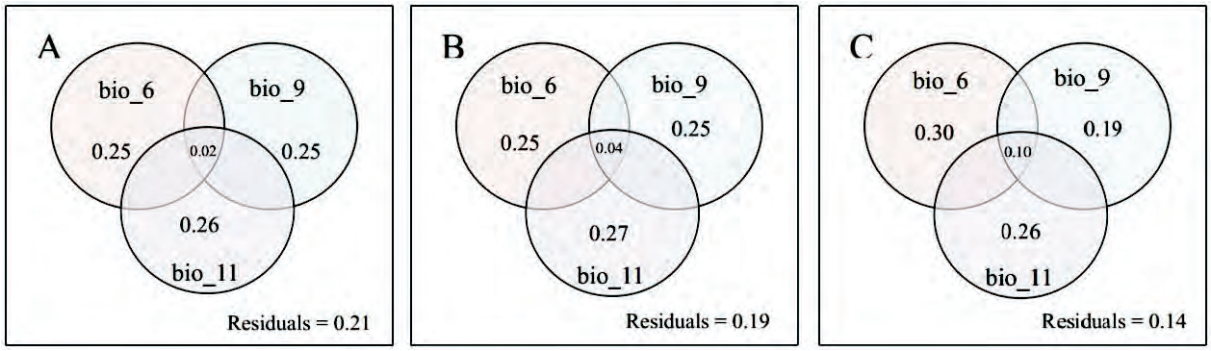


图 5 3 个环境因子等温性（bio_6）、最冷月最低温度（bio_9）和最湿季度平均温度（bio_11）对各 β 多样性指数的解释比例

Fig. 5 Percentage of variance of each β diversity index explained by the three environmental factors isotherm (bio_6), the lowest temperature of the coldest month (bio_9) and the average temperature of the wettest quarter (bio_11)

注：A，Jaccard 指数；B，Bray-Curtis 指数；C，D_{pw}指数。Note：A，Jaccard index；B，Bray-Curtis index；C，D_{pw} index.

两种指数在一定情况下是可以相互取代的，都能够表达群落之间物种的相似程度。尽管这两种指数都可以一致的反映各个保护区之间的相似性和差异，但 Jaccard 指数只关注群落的物种数目，而 Bray-Curtis 指数不仅考虑了物种数目，也重视群落中物种的多度大小对 β 多样性的影响，因而可以更好的反映群落之间的相似程度。

系统发育 β 多样性 D_{pw}的数值较低，在各个保护区之间的变化也相对较小，说明这些保护区的物种的系统发育距离都很接近，这和物种 β 多样性指数的变化基本上是一致的。说明这些保护区的群落不仅物种组成很相似（高的物种相似性），系统发育也很接近（低的系统发育距离）。考虑到 β 多样性是反映沿环境梯度变化的群落之间的相似性或相异性的指数或指示者，本研究的结果也间接表明，这五个保护区的环境条件应该比较相似，环境异质性较低。

系统发育 β 多样性指数在保护区之间的变化和物种 β 多样性指数并不完全一致。一些物种 β 多样性较高的点对之间（如 B-H），其系统发育距离却较远。也就是说，两个群落的物种组成具有较高的相似性，但它们的物种总的亲缘关系却未必较近。尽管这些变化的数值较小，而且也是其中的一种情况，但也表明了群落形成过程的复杂性和差异。

3.2 地理距离和环境因子与 β 多样性之间的相关性

生态位过程和扩散限制过程是 β 多样性的两个重要维持机制，但不同研究所得结果不同，目前仍没有统一的结论。在本研究中，从生态位过程所强调的环境因子和扩散限制过程所体现的地理距离入手，利用 Mantel 检验分析环境因子和地理距离与各 β 多样性指数的相关性。结果表明，样点间的各 β 多样性指数与地理距离均无显著相关（表 5）。导致这种结果的原因可能是：（1）海南岛面积相对较小，本研究所选取的空间尺度较小，不足以显示出地理距离对不同样点间鳞翅目尺蛾科昆虫 β 多样性变化的影响；（2）鳞翅目昆虫的迁飞能力足以在海南这 5 个保护区间相互转换，无法显示地理距离的影响（杨帆，2013）。考虑到尺蛾科昆虫主要依靠飞行进行扩散，其飞行能力也会对群落间物种组成的相似性有一定的影响，所以对尺蛾科昆虫的飞行能力也进行了 Mantel 检验分析（表 7），结果显示尺蛾科昆虫的飞行能力与各 β 多样性指数基本无显著相关，这进一步验证了 β 多样性指数与地理距离无显著相关这一结论。在以后的研究中，针对尺蛾科昆虫 β 多样性的研究可以选择较大的研究范围或较长的时间范围，比如沿着纬度梯度或者沿着时间梯度，看 β 多样性的年、季变化，进一步研究不同时空尺度对尺蛾科昆虫 β 多样性的影响。

3 个 β 多样性指数中的两个（Jaccard 和 D_{pw}）指数均与环境因子显著相关（表 4，表 5），环境因子对海南各样点间尺蛾科昆虫的各个 β 多样性指数（Jaccard、Bray-Curtis 和 D_{pw}指数）的解释量分别为 79%、81%、86%（图 5），表明环境因子或生态位过程对海南各样点间尺蛾科昆虫 β 多样性起到主导作用，这和 Costa（2009）针对棕榈植

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

物的研究以及朱艺峰等（2015）对浮游动物的研究结果一致。

显著相关的环境因子是等温性（bio_6）、最冷月最低温度（bio_9）和最湿季度平均温度（bio_11）（表 4）。3 个环境因素均与温度有关，共同解释量均很高（在 79% ~86% 之间），各环境因子的解释量也较高（均在 19% ~30% 之间）（图 5）。通过排序和相关分析可知（表 4，图 2 - 4），对于物种 β 多样性来说，最冷月最低温度（bio_9）这个环境因子的作用最为显著，对系统发育 β 多样性来说作用最为显著的则是等温性（bio_6）。昆虫属于变温动物，其生长发育受环境温度的影响较大，自然界中的高温、严寒或者气温多变都不利于昆虫的正常繁殖和发育，进而影响昆虫的物种数目和多度。这表明，温度对尺蛾科昆虫的分布有非常重要的影响，也就是说，温度是影响海南各样点间 β 多样性的重要原因。

无论是物种 β 多样性指数还是系统发育 β 多样性指数，3 个环境变量均不能 100% 解释，说明除了本研究中所提到的 3 个与温度有关的环境因子，还有其他环境因素对海南尺蛾科昆虫 β 多样性有影响。例如光照周期可以影响植物的生长，间接影响了昆虫寄主植物的物种数目和多度，进而影响昆虫的生长发育；此外，鳞翅目昆虫多为夜行性，具有趋光性，其生活环境的光污染程度也会对尺蛾科昆虫的分布有一定的影响。在以后的研究中，应结合光照，增加样点间植被组成的差异等，进一步的研究环境因子对尺蛾科昆虫 β 多样性的影响。

致谢：本研究在地理信息系统软件方面得到首都师范大学资源环境与旅游学院朱琳教授的支持和帮助，在此表示衷心感谢。

参考文献（References）

Azevedo RBR, James AC, Mccabe J, *et al.* Latitudinal variation of wing: Thorax size ratio and wing - aspect ratio in *Drosophila melanogaster* [J]. *Evolution*, 1998, 52 (5): 1353 - 1362.

Beck J, Khen CV. Beta - diversity of geometrid moths from northern Borneo: Effects of habitat, time and space [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2007, 76: 230 - 237.

Bin Y, Wang Z, Wang Z, *et al.* The effects of dispersal limitation and topographic heterogeneity on beta diversity and phylobetadiversity in a subtropical forest [J]. *Plant Ecology*, 2010, 209: 237 - 256.

Bray JR, Curtis JT. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin [J]. *Ecological Monographs*, 1957, 27 (4): 325 - 349.

Bush A, Harwood T, Hoskins AJ, *et al.* Current uses of beta - diversity in biodiversity conservation: A response to socolar *et al.* [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2016, 31 (5): 337 - 338.

Chen SB, Ouyang ZY, Xu WH, *et al.* A review of beta diversity studies [J]. *Biodiversity Science*, 2010, 18 (4): 323 - 335. (in Chinese with English abstract) [陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 等. Beta 多样性研究进展 [J]. 生物多样性, 2010, 18 (4): 323 - 335]

Cody ML. Chilean bird distribution [J]. *Ecology*, 1970, 51 (3): 455 - 464.

Costa FRC, Guillaumet JL, Lima AP, *et al.* Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central amazonian forest [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20 (1): 69 - 78.

Graham CH, Fine PV. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time [J]. *Ecology Letters*, 2008, 11 (12): 1265 - 1277.

Gulay A, Smets BF. An improved method to set significance thresholds for beta diversity testing in microbial community comparisons [J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17 (9): 3154 - 3167.

Han HX, Xue DY. Fauna Sinica [M]. Beijing: Science Press, 2011. [韩红香, 薛大勇. 中国动物志 [M]. 北京: 科学出版社, 2011]

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, *et al.* Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas [J]. *International Journal of Climatology*, 2005, 25 (15): 1965 - 1978.

Jaccard P. Distribution de la Flore Alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques régions voisines [J]. *Bulletin De La Societe Vaudoise Des Sciences Naturelles*, 1901, 37 (140): 241 - 272.

Jin Q, Han H, Hu X, *et al.* Quantifying Species Diversity with a DNA Barcoding-Based Method: Tibetan Moth Species (Notuide) on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *PLoS ONE*. 2013, 8 (5): e64428. doi: 10. 1371/journal. pnoe.

John R, Dalling JW, Harms KE, *et al.* Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of Americ*a, 2007, 104 (3): 864 - 869.

Legendre P, Mi XC, Ren HB, *et al.* Partitioning beta diversity in a subtropical broad - leaved forest of China [J]. *Ecology*, 2009, 90 (3): 663 - 674.

Macarthur RH. Patterns of species diversity [J]. *Biological Reviews*, 1965, 40 (4): 510 - 533.

Marion ZH, Fordyce JA, Fitzpatrick BM. Pairwise beta diversity resolves an underappreciated source of confusion in calculating species turnover [J]. *Ecology*, 2017, 98 (4): 933 - 939.

Morante - Filho JC, Arroyo - Rodríguez V, Faria D. Patterns and predictors of beta - diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: A multiscale analysis of forest specialist and generalist birds [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2016, 85 (1): 240 - 250.

Murphy SJ, Salpeter K, Comita LS. Higher beta - diversity observed for herbs over woody plants is driven by stronger habitat filtering in a tropical understory. *Ecology*, 2016, 97 (8): 2074 - 2084.

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

Rodriguez – Artigas SM, Ballester R, Corronca A. Factors that influence the beta – diversity of spider communities in northwestern Argentinean Grasslands [J]. *PeerJ*, 2016, 4: e1946.

Stamatakis A. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies [J]. *Bioinformatics*, 2014, 30 (9): 1312 – 1313.

Tamura K, Stecher G, Peterson D, *et al*. MEGA 6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2013, 30 (12): 2725 – 2729.

Tsirogiannis C, Sandel B. Fast computations for measures of phylogenetic beta diversity [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11 (4): e0151167.

Wang Y, Han HL, Li CD. Two new recors species of Hypomecis (Lepidoptera Geometridae) from China [J]. *Journal of Northeast University*, 2010, 38 (3): 131 – 133. [王颖, 韩辉林, 李成德. 中国尘尺蛾属 2 新记录种记述 (鳞翅目: 尺蛾科) [J]. 东北林业大学学报, 2010, 38 (3): 131 – 133]

Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution [J]. *Bioinformatics*, 2008, 24 (18): 2098 – 2100.

Whittaker RH. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California [J]. *Ecological Monographs*, 1960, 30 (3): 279 – 338.

Wu XD, Zhang XD, Yuan S, *et al*. Beta diversity of rodent community exposed to human disturbances in Alxa Area [J]. *Journal of Tianjin Normal Universiy* (Natural Science Edition), 2015, 35 (3): 160 – 164. [武晓东, 张晓东, 袁帅, 等. 阿拉善地区人为干扰下啮齿动物群落的 β 多样性 [J]. 天津师范大学学报 (自然科学版), 2015, 35 (3): 160 – 164]

Yang CH, Han HL, Chi MY, *et al*. Species identification of noctuidae moths (Insecta: Lepidoptera) form Baihuashan, Beijing, China with DNA barcoding [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2012, 55 (9): 1082 – 1092. [杨聪慧, 韩辉林, 迟美妍, 等. DNA 条形码技术在北京百花山地区夜蛾科物种鉴定中的应用 [J]. 昆虫学报, 2012, 55 (9): 1082 – 1092]

Yang F. The Study on Flight Ability among Different Geographic Populations of Asian Gypsy Moth, *Lymantria dispar* in China [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2013. [杨帆. 亚洲型舞毒蛾中国不同地理种群飞行能力研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2013]

Zhang MM, Qin H, Wang Y, *et al*. Beta diversity of wetland vegetation in the middle and upper reaches of the Fenhe River Watershed [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36 (11): 3292 – 3299. [张淼淼, 秦浩, 王烨, 等. 汾河中上游湿地植被 β 多样性 [J]. 生态学报, 2016, 36 (11): 3292 – 3299]

Zhu YF, Dai MX, Zhou XH, *et al*. Effects of environmental factors on β diversity of zooplankton community in thermal discharge seawaters near Guohua Power Plant in Xiangshan Bay [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26 (8): 2543 – 2552. [朱艺峰, 戴美霞, 周晓红, 等. 环境因子对国华电厂温排水海域浮游动物群落 β 多样性的影响 [J]. 应用生态学报, 2015, 26 (8): 2543 – 2552]

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net