

2005 届研究生博士学位论文

学校代码：10269

学 号：YB02261011



热带、亚热带土壤动物群落多样性及弹尾纲 系统发生的研究

院 系：生命科学学院

专 业：动 物 学

研究 方向：土 壤 动 物 学

指 导 教 师：尹 文 英 院 士

陈 立 侨 教 授

博 士 研 究 生：熊 燕

2005 年 5 月完成

Dissertation for Doctoral Degree

University code: 10269

Student ID NO: YB02261011

East China Normal University

The Community Diversity of Soil Animals in the Tropical and Subtropical Forests and the Phylogeny of Collembola

College : College of Life Science

Major : Zoology

Research area: Soil Zoology

Supervisor : Prof. Yin Wenying

Prof. Chen Liqiao

Name : Xiongyan

May. 2005

学位论文独创性声明

本人所提交的学位论文是我在导师的指导下进行的研究工作及取得的研究成果。

据我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含其他个人已经发表或撰写过的研究成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中作了明确说明并表示谢意。

作者签名：_____ 日期：_____

学位论文使用授权声明

本人完全了解华东师范大学有关保留、使用学位论文的规定，学校有权保留学位论文并向国家主管部门或其指定机构送交论文的电子版和纸质版。有权将学位论文用于非赢利目的的少量复制并允许论文进入学校图书馆被查阅。有权将学位论文的内容编入有关数据库进行检索。有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

学位论文作者签名：

导师签名：

日期：

日期：

答辩委员会成员名单

姓名	单位	职称	备注
宋大祥	河北大学生科院		答辩委员主席
李思发	上海水产大学生命科学与 技术学院	教授	
陈亚瞿	东海水产研究所	研究员	
庄平	东海水产研究所	研究员	
陈勇	缅因大学海洋学院	教授	
孙心德	华东师范大学生科院	教授	
堵南山	华东师范大学生科院	教授	

目 录

中文摘要.....	1
英文摘要.....	4
第一部分 土壤动物群落多样性.....	8
第一章 土壤动物研究进展	8
第二章 热带、亚热带森林土壤动物的群落结构.....	15
第三章 热带、亚热带森林低等六足动物群落结构和物种多样性.....	32
第二部分 土壤跳虫、原尾虫新种.....	58
第四章 土壤跳虫、原尾虫新种的鉴定和描述.....	58
第三部分 弹尾纲分子系统发生.....	66
第五章 弹尾纲系统发生研究进展	66
第六章 基于核糖体 RNA 基因序列探讨弹尾纲的系统发生.....	75
结论.....	99
参考文献.....	101
图版.....	112
在读期间论文发表及获奖情况.....	117
附录.....	118
致 谢.....	138

热带、亚热带土壤动物群落多样性及弹尾纲系统发生的研究

中文摘要

土壤动物是陆地生态系统的重要组成部分,对系统内物质的循环、能量的流动、转化以及土壤结构的形成和改良具有重要作用。

跳虫、原尾虫和双尾虫不仅是土壤动物多样性研究的重要类群,又是节肢动物低等类群向陆生有翅昆虫演化的中间环节,是节肢动物进化研究中的关键类群之一。而跳虫(弹尾纲)的起源、系统发生以及与低等六足动物的系统关系,一直是人们关注和争论的问题。

热带雨林是当前生物多样性保护和研究的热点。海南省位于北热带边缘,拥有我国最大的热带雨林,是进行生物多样性研究的关键地区之一。本研究以海南尖峰岭热带雨林和浙江天童亚热带常绿阔叶林为样地,对热带、亚热带地区的土壤动物群落结构,土壤跳虫、原尾虫和双尾虫的物种多样性进行调查分析,结合南亚热带鼎湖山的调查,比较不同地带土壤动物的多样性和时、空变化的规律;以此同时,测定分析了分布在我国热带、亚热带的13科,22种跳虫的18S rDNA全序列和28S rDNA部分序列,结合其它六足动物和节肢动物代表类群的相关序列,采用最大简约法(MP)、最大似然法(ML)和贝叶斯法(BI)构建分子系统发生关系。

本论文首次对我国热带森林的低等六足动物多样性进行了系统研究,分析了热带森林土壤动物群落的特点及其与环境的关系;报道了海南、浙江和广东的土壤跳虫、原尾虫新种,填补了海南省至今没有跳虫记录的空白;在分子水平上对我国跳虫各类群的系统关系以及跳虫在六足动物及节肢动物中的系统地位进行了比较全面的分析和探讨。主要的研究结果如下:

1. 热带、亚热带森林土壤动物的群落组成

尖峰岭热带雨林共获得土壤动物33目,隶属于4门,11纲,蜱螨目和弹尾目的数量占整个土壤动物群落的87.20%,两类群构成土壤动物群落的优势类群;膜翅目、双翅目、鞘翅目、原尾目以及综合纲是常见类群;稀有类群25类,占总数的3.79%。天童常绿阔叶林获得土壤动物26目,隶属于4门,8纲,蜱螨目和弹尾目占总数的92.17%,常见类群是双翅目、膜翅目和综合纲,其余21类为稀有类群,占总数的2.57%。

2. 热带、亚热带森林土壤动物群落的变化

应用类群数、香农-维纳多样性指数 H' 、均匀性指数 E 、优势度指数 C 和密度-类群指数 DG 对不同地带土壤动物群落多样性的季节变化进行分析, 结果显示, 同一林地在不同季节或相同季节的不同林地土壤动物多样性的变化表现出较大的差异性和复杂性, 应用不同的多样性指数计算分析的结果也不相同。热带半落叶季雨林总的变化趋势为, 秋季 > 冬季 > 春季 > 夏季, 常绿季雨林和山地雨林的 变化趋势为: 夏季 > 春季 > 秋季 > 冬季, 亚热带常绿阔叶林的变化为: 夏季 > 秋季 > 冬季 > 春季。

3. 热带、亚热带森林土壤动物群落特征比较

蜚蠊目和弹尾目个体数量占热带、南亚热带和中亚热带森林土壤动物群落总数分别为 87.20%、78.12% 和 92.17%, 是各气候带土壤动物群落的优势类群, 二者的数量比 (A/C) 依次为 2.75、1.98 和 1.15, 由南到北有逐渐降低的趋势。大型土壤动物在热带和亚热带的组成不同, 尖峰岭和鼎湖山以膜翅目(蚂蚁)为主, 其次是双翅目和鞘翅目, 天童山数量最多的是双翅目, 其次是膜翅目和综合纲。热带山地雨林土壤动物群落的类群和密度-类群指数 (DG) 高于南亚热带和中亚热带, 由南到北逐渐降低。

4. 热带、亚热带森林土壤跳虫的群落组成

尖峰岭热带雨林共记录土壤跳虫 90 种, 隶属于 12 科, 43 属。长角蚧科在热带山地雨林和常绿季雨林占优势, 其数量占群落总数分别为 49.69%、36.98%。半落叶季雨林以等节蚧科为优势, 数量占总数的 77.09%。天童常绿阔叶林共记录跳虫 56 种, 34 属, 11 科, 等节蚧科占优势, 其数量占总数的 68.32%。

5. 热带、亚热带森林的土壤跳虫的群落的多样性和季节变化

热带雨林三类林型的土壤跳虫种类数差异显著 ($P < 0.01$), 山地雨林的种类最为丰富, 常绿季雨林次之。香农-维纳指数 (H') 分析热带、亚热带森林土壤跳虫的多样性, 结果表明热带常绿季雨林的多样性最高, 其次是南亚热带森林, 中亚热带多样性较低。密度-类群指数 (DG) 分析各林地土壤跳虫的季节变化, 热带半落叶季雨林 DG 指数在冬季最高, 常绿季雨林和山地雨林分别在夏季和春季, 亚热带常绿阔叶林最高在夏季。各林地的变化趋势分别为, 热带半落叶季雨林: 冬季 > 春季 > 秋季 > 夏季, 常绿季雨林: 夏季 > 春季 > 秋季 > 冬季, 山地雨林: 春季 > 冬季 > 夏 > 秋季。亚热带常绿阔叶林: 夏季 > 冬季 > 春季 > 秋季。

6. 热带、亚热带森林原尾虫和双尾虫的群落特征

热带雨林共获得原尾虫 3 科, 7 属, 17 种, 海南古虱 (*Eosentomon hainanensis*)

和毛萼肯蚘 (*Kenyentulus ciliciocalyci*) 为优势种。亚热带常绿阔叶林中共获得原尾虫 2 科, 3 属, 7 种, 天目巴蚘 (*Baculentulus tianmushanensi*)、樱花古蚘 (*Eosentomon sakura*) 和梅花拟异蚘 (*Pseudanisentomon meihwa*) 为优势种,

原尾虫个体数百分比的 EBP(I) 分析表明, 尖峰岭的原尾虫群落形成 E 型 (古蚘群); 鼎湖山形成 EB 型 (古蚘群-槩蚘群), 而天童山为 B 型 (槩蚘群)。

热带雨林调查共获得双尾虫 47 只, 隶属于 4 科, 7 属, 8 种。康蚘科 (Campodeidae) 和副铈蚘科 (Parajapygidae) 占优势。亚热带森林双尾虫种类、数量少。

7. 热带森林土壤动物群落多样性与环境的关系

与亚热带森林相比, 热带森林土壤动物种类丰富, 多样性较高, 而种群密度低。热带雨林丰富的多样性与雨林环境的稳定性以及食物源的多样性有关。跳虫种类和数量与气候及土壤环境的相关分析显示, 植被类型和气候因素影响土壤动物的种类组成和数量。热带半落叶季雨林土壤动物群落结构的变化及其与其它林地之间的差异表明, 人类活动也是影响土壤动物群落多样性的重要因素, 人类干扰越强的生境, 群落多样性越低。

8. 土壤跳虫、原尾虫新种报道

通过在海南、浙江一年的调查, 共记录土壤跳虫 124 种, 其中 13 种为新种。对颚毛蚘属 (*Crossodontina*) 的 2 新种, 即海南颚毛蚘 (*C. hainana*) 和天童颚毛蚘 (*C. tiantongshana*) 进行了报道。原尾虫共记录 24 种, 其中有 3 新种。兼蚘属 (*Amphientulus*) 在中国没有记录, 对该属 1 新种-中国兼蚘 (*Amphientulus sinensis*) 进行了报道。

9. 跳虫的系统发生

跳虫的系统关系分析显示, 原蚘总科的类群总是聚为一支, 支持原蚘总科从节腹亚目中分出成立原蚘目; 水生原蚘在原蚘目内部, 与疣蚘科优先聚成一支。长角蚘目不形成单系群, 长角蚘目内部, 等节蚘科形成单系, 长角蚘科与长角长蚘科+爪蚘科互为姐妹群; 愈腹目也不形成单系, 多数分析显示, 短角蚘科在愈腹目之外。跳虫与原尾虫不形成姐妹群, 而原尾虫与双尾虫关系更近。节肢动物中, 六足动物不形成单系, 狭义昆虫与甲壳动物鳃足类有交叉, 三类低等六足动物与甲壳动物软甲类关系更近, 并与狭义昆虫并行。

关键词: 土壤动物, 群落, 多样性, 跳虫, 原尾虫, 双尾虫, 新种, 系统发生

The Community Diversity of Soil Animals in the Tropical and Subtropical Forests and the Phylogeny of Collembola

ABSTRACT

The soil animal is a major component of the terrestrial ecosystem, and plays an important role in material recycling, energy conversion, and soil structure forming and improving. Collembola, Protura and Diplura are not only important groups of the soil animal biodiversity, but also one of the key groups in studying the evolution arthropod, because their phylogenetic position are critical to the understanding of the evolution of insect orders. Controversies about the origin and phylogeny of Collembola, and relationships among the basal hexapods have kept growing in recent years.

Tropical rain forest is a hotspot of the current biodiversity conservation and research. Hainan is located at the edge of north tropical zone with the largest rain forest in China; therefore, it's one of the important regions for the biodiversity research. In the present study, Jianfengling tropical rain forest in Hainan and Tiantong subtropical evergreen broadleaf forest in Zhejiang were chosen as the study areas to investigate the community structure of soil animals, biodiversities of Collembola, Protura and Diplura. Combined with the investigation of southern subtropical forest in Dinghushan, the biodiversity characteristics and seasonal changes of soil animal in different zones were compared. In addition, the complete 18SrDNA and partial 28SrDNA sequences of 22 species Collembola were analyzed. Combined with the relative sequences of other hexapods and representative arthropods, the phylogenetic hypothesis was generated by using MP (Maximum Parsimony), ML (Maximum Likelihood), and BI (Bayesian Inference). The major results were as follows:

1. The community structure of soil animals in the tropical and subtropical forests

The soil animals of tropical rain forest in Jianfengling Mountain were investigated. 37083 specimens were collected, which belonged to 4 phyla, 11 classes and 33 orders. Among them, the dominant groups were Acarina and Collembola, accounting for 87.20% of the total. The common groups were 5 sorts, while the rare

groups were 25 sorts, accounting for 3.79%. 29454 specimens were collected in subtropical evergreen broadleaf forest in Tiantong Mountain, which belonged to 4 phyla, 8 classes and 26 orders. The dominant and common groups were 5 sorts, accounting for 97.44% of the total, while the rare groups were 21 sorts, accounting for 2.56%.

2. Seasonal changes of soil animals community in the tropical and subtropical forests

A set of parameters was used to characterize and estimate the diversity of soil animals community. With changes of climate in a year, seasonal changes of forest soil animal community have their peculiarity in different vegetation types. The change tendency of soil animals in tropical montane and evergreen seasonal rain forest were as follows: the diversity were lower in autumn-winter than in spring-summer, however, in semideciduous seasonal rain forest, that in autumn-winter was higher than in spring-summer. The tendency of the diversity in subtropical evergreen broadleaf forest was lower in winter-spring than that in summer-autumn.

3. Comparison on the community structure of soil animals in the tropical and subtropical forests

Acarina and Collembola were the dominant groups both in tropical and subtropical forest, their individual numbers ratio (A/C) were 2.75、1.98 和 1.15 respectively from Jianfengling to Dinghu to Tiantong Mountain. Macro soil animals composition varied in three different area. The most dominant group in Jianfeng and Dinghu Mountain was hymenoptera (ants), followed by Diptera and Coleoptera. In Tiantong Mountain the most dominant group was Diptera, followed by hymenoptera and Symphyla. The sorts and density-group index (DG) of soil animal community were the greatest in tropical montane rain forest, and the tendency was to decrease gradually from tropics to subtropics.

4. The community structure of soil Collembola in the tropical and subtropical forests

7345 specimens of soil Collembola in Jianfengling were collected. They belonged to 12 families, 43 genera and 90 species. 7920 specimens, belonging to 11 families, 24 genera and 56 species were collected in Tiantong Mountain. The most diversified family is the Entomobryidae in tropical montane and evergreen seasonal

rain forest, accounting for 49.69%、36.98% of total. However, in semideciduous seasonal rain forest and subtropical forest, Isotomidae had the largest individuals number, accounting for 77.09% and 68.32% of the total respectively.

5. Diversity and seasonal changes of Collembola in the tropical and subtropical forests

There was the largest number of species in tropical montane rain forest. The highest Shannon Wiener diversity index was in tropical evergreen seasonal rain forest, second in southern subtropical forest, lower in middle subtropical forest. Analysis of seasonal changes of diversity in different type of forest was based on density-group index (DG). The results showed DG was the highest in spring in tropical montane rain forest and southern subtropical forest, in summer in evergreen seasonal rain forest and middle subtropical forest, in winter in semideciduous seasonal rain forest.

6. The community structure of Protura and Diplura in the tropical and subtropical forests

17 species Protura, belonging to 3 families, 7 genera were collected in tropical rain forest. *Eosentomon hainanensis* and *Kenyentulus ciliciocalyc* were dominant species. 7 species, belonging 2 families and 3 genera were collected. The dominant species were *Baculentulus tianmushanensis*, *Eosentomon sakura* and *Pseudanisentomon meihwa*. Analysis of EBP (I) of percentage of individuals number of important groups showed that Protura community was Eosentomida in Jianfengling, Eosentomida-Berberentomida in Dinghushan and Berberentomida in Tiantong Mountain. 47 specimens of Diplura, belonging to 4 families, 7 genera and 8 species were collected in tropical forest. The species and population of Diplura were rather lower in subtropical forest.

7. The relationship between the diversity of soil animals community with habitats.

The characteristics of tropical soil animals community were the higher species richness, diversity, and lower density. The high diversity of soil animals community linked to stability of habitat and diversity of trophic resources in tropical forest. The species and density of Collembola were examined in relation to several environmental factors. The results suggested that the species composition and diversity of soil

animals were affected by the types of vegetation, soil and climate factors. The changes and differences of the community structure of soil animals in tropical semideciduous seasonal rain forest with in other tropical vegetation showed that the diversity of soil animals was correlated with human activities. The more heavier human disturbance, the lower diversity of soil animals was.

8. New species of soil Collembola and Protura

Total 124 species Collembola had been collected in the survey from 2003 to 2004. Among them, 13 species were new. Two new species of *Crossodontin*, *C. hainana* sp. nov and *C. tiantongshana* sp. nov from Hainan and Zhejiang Provinces were reported. 24 species Protura were collected, among which 3 species were new. *Amphientulus sinensis*, a new species from Hainan and Guangdong Provinces was described.

9. The Phylogeny of Collembola

In the phylogenetic tree of Collembola species, the monophyly of Poduromorpha was well supported, *Podura aquatica* was nested in the Poduromorpha, and a sister group of Neanuridae. Entomobryomorpha was paraphyletic. Isotomidae was monophyletic, Entomobryidae was sister group of Orchesellidae and Paronellidae. Symphyleona was paraphyletic. Neelidae was independent group in Symphyleona. Collembola was not sister group of Protura. Diplura was more closely related to Protura. Basal hexapods were found to more closely related to Crustacean Malacostraca, and parallel with Insecta *s.str.*. Insecta *s.str.* had a close phylogenetic relationship to Branchiopoda.

Key words: Soil animal, Community, Diversity, Collembola, Protura, Diplura, New species, Molecular Phylogeny.

第一部分 土壤动物群落多样性

第一章 土壤动物研究进展

土壤动物是指一段时间定期在土壤中生活，而且对土壤有一定影响的动物。涉及的类群甚为广泛，主要有原生动、扁形动物、轮形动物、线形动物、软体动物、环节动物、缓步动物和节肢动物等几大类。土壤动物在土壤有机质分解、养分循环、改善土壤结构、影响土壤质量和植物演替中具有重要的作用。

土壤动物的研究已有 160 年的历史，按其研究内容大体上可以分成 4 个阶段：第一阶段，1840 年达尔文发表了《关于壤土的形成》(On the formation of mould) 一文，被公认为是土壤动物科学研究的开始，并引发了诸多学者对蚯蚓生物学的研究，纷纷发表论文，被称为是“蚯蚓时代”。第二阶段，进入 20 世纪以后，Tullgren 烘虫漏斗的发明和改良大大提高了土壤动物的采集效果，推动了种类的发现和描述，以及土壤动物区系研究的开展，称为“种类记述时代”。第三阶段，第二次世界大战期间，交战双方都急需生产大量食品，学者们把增产的目光集中到了土壤上，发现了土壤无脊椎动物对于土壤有机物的分解起着极为重要的作用，并开始对不同类群进行了系统的研究，发表了不少专著，使土壤动物的研究发展成一门独立的分支学科——土壤动物学，于 1955 年在英国召开了首次国际学术讨论会，称为“系统研究时期”。第四阶段，20 世纪后半叶，当人们认识到土壤生物是巨大的、潜在的、可以持续利用的自然资源，将对提高生产力起到重要作用时，由国际学术联合会(ICSU)组织的为期 10 年的国际生物学计划(International Biological Program)，其中土壤动物学的研究就是一个重要方面，进一步推动了土壤动物学的发展，称为“生物生产力研究时期”(尹文英，2001)。

近年来随着生物科学技术的飞速发展，土壤动物在土壤形成和能量转换等机理的研究使土壤动物开始进入了实用性的阶段。目前，土壤动物的研究主要有以下几个方面：

1. 土壤动物群落结构和多样性研究

生物多样性及其保护已成为国内外关注和研究的热点问题之一。近年来，生物多样性的研究多集中在陆地和地上动植物方面，而土壤生物多样性则是一个被忽视的领域，因此，土壤生物多样性研究是当今国内外生物多样性研究的一个薄弱环节。1991 年由国际生物科学联合会(IUBS)、环境问题科学委员会(SCOPE)及联合国教科文组织(UNESCO)共同发起了国际生物多样性合作研究计划“DIVERSITAS”，1995 年推出了该计划的下一步方案，在该方案中，把土壤和沉积物的生物多样性作为一个重要的研究领域。1993 年在美国密执安大学召开

了题为“土壤生物多样性的意义与调节”的国际学术研讨会，主要涉及以下三个方面的内容：(1)生物多样性与生态系统过程；(2)微生物种群动态；(3)土壤动物关系。从研究数量和水平来看，有关土壤微生物多样性的研究较多，研究水平相对较高。在土壤动物的研究方面，大多集中在单一动物类群的研究上（章家恩，1999）。

1987 年，在国家自然科学基金连续两次重点项目的支持下，开始了我国土壤动物学的系统研究。10 年来，主要完成了我国温带、亚热带和热带土壤动物区系的本底调查，对我国北起长白山、南至海南岛、西达青藏高原、东临东海之滨的五个典型森林和草原地带土壤生态系统的动物区系组成有了较为系统的认识。

1. 1 土壤动物群落的空间分布

(1) 不同气候带的分布

不同气候带的土壤动物群落及其类群数、类群组成及个体数量存在明显差异。调查结果表明：浙江天目山的土壤动物种类最为丰富，计有 733 种；其次为云南西双版纳，607 种；海南尖峰岭 486 种；温带的长白山和小龙门两地的土壤动物种类组成数目接近，而高寒草原的种类最少，只有 204 种。中、小型土壤动物从热带、亚热带到温带，随着纬度的变化，螨类、线虫逐渐减少，而跳虫、线蚓的数目增加（由文辉，1994）。不论是温带、亚热带，还是热带，蜱螨类所占数量的百分比都大于跳虫。大型土壤动物在高寒草甸以鞘翅目及其幼虫为主，占大型动物总数的 64%；暖温带林区则以腹足类的数量最多，占总数的 25%以上；长白山林区大型土壤动物的优势类群为双翅目幼虫，占大型动物总数的 40%；亚热带山区，天目山以多足动物为优势类群，其中尤以综合纲的数量最多，衡山以双翅目幼虫的数量为多，而岳麓山以蚂蚁的数量最多；热带雨林西双版纳和尖峰岭以膜翅目为优势类群。不同气候带的土壤动物除类群组成存在差异以外，类群数及个体数量也不同，一般而言，高寒地区的土壤动物类群数少，个体数量也少，温带地区类群数和个体数量比高寒地区有很大增长，而亚热带和热带更为丰富（尹文英，1992，2000）。

(2) 垂直分布

通常随着海拔高度的增加，土壤动物的类群数及个体数量呈递减趋势。但在一些地区，由于受植被类型、土壤有机质含量和人为干扰的影响，也可能不符合此规律。在浙江天目山不同海拔高度地带测得的原生动物和线虫的个体数量显示，二者均在海拔高度为 1500m 的山顶部位数量最多，而在海拔高度 390m 处的个体数量均最少。同一山体各垂直带土壤动物的优势类群和常见类群基本相同，稀有类群多有差异，认为优势类群、常见类群与大气候条件密切相关，而稀有类

群与小生境有关,常成为各垂直带的指示动物,能反映各带土壤环境的变化。

土壤动物在土壤中的分布具明显的表聚性,即随着土层深度的增加,土壤动物的种类和数量呈递减之势,而且减少的速度越来越快,在土壤表层 12cm 以内,即土壤 A 层的范围内土壤动物最丰富,20cm 以下即至土壤 B 层,土壤动物非常稀少,甚至没有(杨效东等,1998;刘红,2000)。

1.2 土壤动物群落季节动态

土壤含水量及土壤温度是影响土壤动物群落季节动态的主导因素。González & Seastedt (2000) 在波多黎各热带干性和湿性雨林土壤动物组成和丰富度的比较研究中提出,湿性雨林落叶中土壤动物的密度和多样性都比干性雨林高。海南尖峰岭山地雨林大、中型土壤动物群落的类群数和个体数量的高峰在 6—7 月;原生动物的类群数在 1、2 月最高,个体数量在 8 月和 12 月最高,线虫的类群数在 1 月最高,个体数在 9 月最高(廖崇惠等,2003)。在中温带和寒温带地区,土壤动物群落的种类和数量一般在 7—9 月达到最高,而在亚热带地区一般于秋末冬初达到最高。不同土壤动物类群的季节动态也不相同,在天目山地区,跳虫的数量随雨量的增加而增加,当雨量超过一定范围后,数量反而减少;而线虫的数量与气温、降雨量基本上呈正相关,夏季最多,冬季最少;蜚蠊类则以秋季最多,冬季最少。在北京小龙门林区,线虫在气温很低的冬季数量最多,原生动物的类群数一般以土壤温度最高和含水量最多的夏季密度最大。

2. 土地利用和土壤污染对土壤动物群落结构和多样性的影响

由于人类长期的农业活动、工业化和城市化进程的加速,导致大范围土壤生态系统和生境劣化与破坏,土壤生物多样性锐减或丧失,因而土壤生物多样性丧失的原因和机制是生物多样性研究的一个重要内容,这些对生物多样性的恢复与重建皆具有重要的理论与实际应用价值。该领域主要包括以下一些内容:区域性气候变化对土壤生物多样性影响;不同土地利用方式及利用强度下(耕作制度、栽培管理等)土壤生物多样性的变化机制;土壤污染(包括农药、化肥、工业三废物质等)对土壤生物多样性的影响;自然灾害(如水灾、火灾、地震)对土壤生物多样性的影响;某一土壤生物的过度利用对土壤生物多样性影响(章家恩,1999)。

土壤动物作为土壤污染直接的受害者之一,其种群结构特征会发生明显的变化。0—5 cm 土壤层中土壤动物数量的骤减,土壤动物垂直递减规律不明显,甚至出现 15—30 cm 深的土壤层中土壤动物数量 >0—15 cm 土壤层的逆分布现象。Assiuty (1996)用三种浓度的除草剂在埃及的棉花和玉米田进行一年的实验,结果显示,除草剂的用量达 4.0 Kg a.i ha⁻¹后,土壤跳虫 *Entomobrya musatica* 种群数量明显下降。实验室的研究也表明,除草剂的富集量在 1.46mg a.i g⁻¹H 时,跳

虫的产卵量减少, 前成虫的持续时间也延长。Kopeszki(1997)观察了在维也纳的山毛榉林和澳大利亚的云杉树林中施与酸性溶液和 N 肥对土壤跳虫种群的影响, 结果表明, 植物根部周围的土壤中低 pH (pH=3)和过量的 N 都为导致土壤跳虫种群生长的延迟和数量的减少。

严重的干扰对土壤跳虫群落的改变和演替是非常明显的 (Usher, 1985; Hagvar, 1994)。目前, 国内外对全球不同土壤及其利用方式下土壤生物的种类、数量及其分布的系统研究较少。Petersen (2002) 对健康砂质土壤长期的研究表明, 因无节制的耕种, 两年后土壤跳虫的密度, 物种组成以及群落的空间分布都发生了改变, 耕作使跳虫数量增加以及优势种类的改变在群落演替第 8 年都还未恢复到耕作前的状态。

Jihua Wu(2002)通过调查上海崇明岛入海口潮淹区土地开垦对线虫群落的影响, 探讨土壤动物对土地利用的反应。结果发现, 土地开垦干扰后, 线虫的密度没有明显下降, 但线虫的物种多样性和营养多样性降低, 群落结构有很大变化; 干扰后的土壤中, 植食性、杂食性的线虫比列增加, 食菌性和捕食性的线虫比列下降; 在开垦后的土地上, 线虫的斑点状分布更为明显。杨效东等 (2001) 对西双版纳热带次生林刀耕火种过程中土壤节肢动物群落结构变化进行了调查研究, 结果表明: 火烧 1 周后, 土壤节肢动物类群数和个体数从次生林地的 14 类、564 头降为 7 类、164 头, 并且在群落组成上发生了较大变化。膜翅目在烧荒后 1 天成为突出优势类群, 蜚蠊目在烧后 1 周成为唯一的优势类群。而在多样性方面, 土壤节肢动物群落类群数 (丰度)、个体数 (多度) 和 DG 多样性指数在刀耕火种过程中均降低。土壤节肢动物的垂直分布因刀耕火种干扰发生了很大变化, 尚存土壤节肢动物随干扰强度的加剧, 出现逐步由土壤表层向深层迁移的现象。

3. 土壤动物作为监测土壤质量的生物指标

土壤是构成农业生态系统的主要组成部分, 同时, 也是地球表层生物活动最活跃的部分。土壤的质量影响植物、动物和人类的健康。以往的研究工作主要将土壤理化性状、有机质、土壤微生物量等作为反映土壤质量的重要指标加以研究。直到最近几年, 有关土壤动物群落对土壤质量的研究才受到重视 (Yeates, 1999)。土壤动物的群落结构和多样性反映土壤中食物源和生境多样性、环境压力强度和土壤动物对环境的耐受力。国外不少学者从种类、群落、生态系及生物学 ((Hamers & Krogh, 1997; Viswanathan, 1997; Setlletal, 2000) 方面对土壤动物评价土壤肥力、结构、养分、酸碱度、污染等做了大量研究, 并建立了标准方法和指标 (Doran & Jones, 1996; Lokke & Gestel, 1998)。Neher (1998) 指出线虫群落可以作为土壤健康的指示生物; Goralczyk (1998) 对德国沿海地区沙丘土壤线虫群落的研究, 也认为线虫群落对沿海地区沙丘土壤生

态演替过程具有很好的生物指示作用。

土壤中的跳虫(弹尾目)体积小,但由于其丰度和生态多样性较高,对土壤环境的变化敏感,群落动态易被观测和在整个营养水平上的生态重要性,成为生态监测中很有吸引力的生物指标,在生物多样性对环境变化反应的研究中,常常被作为关键类群进行研究(Kopeszki, 1997)。柯欣等(2002)对上海浦东滩涂4类不同酸碱度土壤中的中型土壤动物进行了调查。应用物种丰富度、个体数多度、多样性指数和均匀度4个群落参数,并结合种类研究,讨论了土壤动物群落结构与不同酸碱度土壤的关系。结果表明,土壤中弹尾目和蜉蝣目对不同酸碱度土壤反应敏感。弹尾目的3个群落参数和蜉蝣目的4个参数均很好地反映与土壤pH的关系,在pH相差较大的情况下,可以区分不同酸碱度的土壤。

总之,人类活动所引起土壤生态环境恶化是土壤动物生存繁衍的主要限制因素,土壤动物是反应土壤环境变化的重要指示生物,在一定程度上土壤动物能敏感反应土壤污染程度、时间变化和生物学效应。目前关于土壤环境保护研究问题已成为全球性的重大课题,土壤动物学研究已进入生物生产力和对人类与环境关系的研究阶段,土壤污染的生物净化,环境质量的生物监测与评价等,将成为最具实践意义的前沿学科受到重视。

4. 土壤动物对全球变化的响应

科学家关注全球变化的主要问题之一是土壤、温室气体释放的土壤过程、土壤生物区系及有机质在全球碳循环中参与的程度,生物区系在生态系统功能(有机质分解、养分运转、土壤结构维持、温室气体产生)中发挥着重要的作用。全球变化的影响受到土壤生物群落的调节,而土壤生物群落对全球变化的响应将决定着未来产生于土壤系统中的碳流。加强生态系统过程对土壤微生物和动物种群变化响应研究,将为预测全球变化对生态系统结构功能的影响提供重要依据(梁文举, 2002)。国外许多试验表明,土壤动物及其多样性对全球变化对大气CO₂浓度升高产生正向、中性和负向的响应。Rusek(1998)指出:全球气候变化导致了Tatra国家公园高山生态系统中弹尾目典型低地和山林种的增加,而这些物种在1977年以前未在该地区生活。Folgarait(1998)认为,尽管没有进行特定的“全球变化”试验来评价蚂蚁的功能作用,但是蚂蚁分布与降雨量、温度的关系以及温度、湿度变化条件下蚂蚁活动方式有助于预测蚂蚁物种与全球温度、降雨量变化的响应情况。Treonis和Lussenhop(1997)研究了土壤微生物和原生动物对大气CO₂浓度升高的响应,其结果表明:原生动物总数在大气CO₂浓度升高条件下没有发生显著性变化,而变形虫种群数量显著下降。Yeates等(1997)研究表明,CO₂浓度倍增对草地生态系统中食细菌线虫、捕食性线虫和杂食线虫种群数量增高产生极显著的影响,而对食真菌线虫种群数量产生极显著的负效应。

1999 他们在进行土壤线虫动物区系对受土壤类型影响而自然增加 CO₂ 浓度的响应试验研究中得出了如下结论, 随着大气中 CO₂ 浓度的增加, 土壤线虫丰富度和多样性有所降低, 而食细菌线虫的优势度和比例有所增加。然而, 取自灰土和有机土的线虫数据则与土壤微生物量(碳)存在着显著的相关关系; 线虫的许多指数与有机土呈正相关关系, 而与灰土呈负相关关系。这些与土壤碳和微生物量(碳)相关的响应表明, 任何区域的线虫对长期 CO₂ 浓度增高的响应代表了不同土壤类型中土壤动物区系对特定响应的综合效应。Runion 等(1994)在研究土壤生物对棉田大气 CO₂ 浓度升高响应试验中指出, 小节肢土壤动物(包括螨类、弹尾目)种群数量随着大气 CO₂ 浓度升高而显著性增加。他们认为, 小节肢土壤动物种群数量可能反映出为其提供基本食物来源的根际真菌数量上的差异。Klironmos 等(1996)开展了土壤生物和动物对灌木林地大气 CO₂ 浓度升高响应研究, 指出高肥处理草地中的捕食性小节肢动物数量比低肥处理中增长幅度大, 但都对大气 CO₂ 浓度升高没有产生显著性变化。Zaller 和 Arnone(1999)在瑞士西北部 Basel 市进行了蚯蚓对石灰性草地植物种丧失和大气 CO₂ 浓度升高响应研究, 其结果显示, 蚯蚓群落密度和生物量随着植物种数的下降而降低, 但大气 CO₂ 浓度升高对蚯蚓群落密度和生物量没有产生显著影响。这说明: 只要植物功能类型对植物群落的作用保持不变, 每个植物种都对维持蚯蚓群落起着同种重要的作用。试验结果还揭示了大气 CO₂ 浓度升高对蚯蚓活动产生了一种重要的间接刺激效应, 因此, 蚯蚓活动可能长期对生态系统功能和植物群落结构产生深远的影响。

5. 土壤动物在土壤养分循环中的作用

凋落叶是森林生态中养分循环的重要组成部分, 其分解速率和养分元素的释放对生态系统生产力有重要的影响。分解是土壤微生物作用的主要结果, 但土壤动物通过破碎、搅动、摄食、刺激(微生物活行)和接种(微生物)等活动在凋落叶分解过程中对分解速率和养分释放也发挥着极为重要的作用(Benckiser 1997; Martin & Scottt, 1997; 钟伟彦等, 1999; 张雪萍等, 2000; 廖崇惠等, 1995)。土壤动物在有机质矿化中的作用占整个土壤生物矿化作用的 30%, 其中原生动物和线虫的作用占整个土壤动物作用的 70.8%, 其他动物占 29.2%(Andren *et al.*, 1990)。Seastedt(1984)认为, 虽然中型土壤动物(螨和跳虫)的代谢量很小, 但他们在凋落叶分解过程中起重要作用。House & Stinner(1987)用不同大小的凋落叶袋法观察中型土壤动物在凋落叶分解中的作用。不同网眼的凋落叶袋间, 凋落叶 N 的释放率有显著差异。在三个能被土壤动物钻入的大网眼的处理中, 凋落叶的 N 释出率较大, 表明是土壤动物促进 N 从凋落叶中释放出来。Hassall, Parkinson & Visser(1986)认为土壤跳虫可携带土壤微生物并将其接种、分布到植物残体上。他们在封闭的系统中将无菌的植物残体铺在土表, 发现

在没有跳虫的处理中, CO₂无释放; 在加入 10 只跳虫 24 小时后移出跳虫的处理中, 第 7 天 CO₂开始上升; 在放入跳虫而不移出的处理中, CO₂的释出率持续升高且速度较快。有关跳虫在土壤 C 和 N 的周转中的研究的报道有不少, 而且许多研究证明跳虫影响土壤中 C 和 N 的周转, 虽然跳虫的生物量非常低, 对 C 和 N 的周转的直接贡献比较小, 但他们增加 C/N 比, 在营养物质的矿化中起作用(Filser 2002)。Couteaux (1991)发现单种跳虫在 24 星期内能增加栗树叶的有机碳的释放约 17%, 而混合的跳虫能增加森林中有机碳的释放达 20% (Bengtsson *et al.* 1994)。关于大型土壤动物在土壤养分循环中的作用的报道不多, 廖崇惠等认为, 季风常绿阔叶混交林内枯枝落叶的消耗主要是大型土壤动物摄食和搬运的结果。在低湿荫蔽处, 等足类动物(主要是潮虫 Oniscidae)对落叶的分解作用比较明显, 占凋落物自然消耗量的 11.4%。白蚁生物量的大小在某种程度上也决定了枯枝落叶的消耗量大小。殷秀琴等(1993)以针阔混交林及落叶阔叶林为例, 探讨了森林凋落物与大型土壤动物的相关关系。研究表明, 在枯枝落叶分解初期土壤动物的作用逐渐增大, 到第 2 年 10 月土壤动物的作用达到了最大值, 随后土壤动物的作用逐渐降低, 其大型、中小型土壤动物和微生物的共同作用>中小型土壤动物和微生物的共同作用>微生物的单独作用, 而大型土壤动物的作用<中小型土壤动物的作用。而 Höffer (2001)在亚马逊的研究显示, 在原生林中, 排除大型土壤动物的作用, 凋落叶的分解率下降, 大型土壤动物决定凋落叶的分解速率。

综上所述, 土壤动物多样性的调查是一项十分基础的研究工作, 它主要包括土壤动物编目、分类及数据库的建立等内容, 其中土壤动物的区系组成、类型、结构、优势种群等是土壤动物多样性调查的重要项目。虽然已有不少学者对土壤动物的种类及数目进行了初步估算和调查, 但差异较大, 尚无定论, 而且多属面上工作, 多停留在定性描述或半定量的水平上, 缺乏点上的细致调查工作。目前土壤动物多样性研究, 缺乏不同利用方式下不同土壤的生物区系组成、种类、数量、分布等基础性研究工作, 这也是当前土壤生物多样性研究急需解决的问题。因此, 加强摸清各地区土壤动物“家底”的工作是十分必要和急迫的任务, 这将为土壤生物多样性的深入研究提供极其重要的基础信息, 同时可为土壤生物多样性的保护提供重要依据。

第二章 热带、亚热带森林土壤动物的群落结构

一. 引言

土壤动物是陆地生态系统的重要组成部分,对系统内物质的循环、能量的迁移、转化以及土壤结构的形成和改良具有重要的作用。土壤动物的活动强弱能反映土壤的肥力,而群落结构和多样性能反映土壤中食物源和生境多样性、环境压力强度和土壤动物对环境的耐受力。近年来,土壤动物多样性以及全球变化研究已经成为当今生态学的热点和前沿领域。土壤动物多样性的调查是研究一项十分基础的工作,它主要包括土壤动物编目、分类及数据库的建立等内容,其中土壤动物的区系组成、类型、结构、优势种群等是土壤动物多样性本底调查的重要项目。我国的土壤动物学的研究起步较晚,二十世纪 70 年代,部分地区开展了分类、区系、生态地理研究和某些类群和环境之间的关系研究。1987 年,在国家自然科学基金连续两次重点项目的支持下,开始了我国土壤动物学的系统研究。

亚热带是我国土壤动物研究最为广泛的地区之一,主要有浙江天目山、湖南衡山、岳麓山等地土壤动物群落结构和生态地理的研究(尹文英等,1992;王振中、张友梅等,1989,),主要的研究成果收录于土壤动物学专著《中国亚热带土壤动物》一书。南亚热带主要有广东鼎湖山土壤动物区系研究(陈茂乾,廖崇惠等,1990,1997)。

海南岛位于热带的北缘,构成东南亚热带雨林的北界,具有我国最大的热带雨林,也是我国生物多样性最为丰富的地区之一。有关海南热带林土壤动物群落的研究有廖崇惠等(2002,2003)根据 1993-1994 年的调查资料,总结和报道了海南尖峰岭热带山地雨林土壤动物的群落组成和季节变化。但热带雨林不同植被类型土壤动物的群落多样性及其时、空变化并未见有系统报道。

位于海南岛西南部的尖峰岭自然保护区具有我国目前为数不多的保存得较为完善的具有热带雨林性质的森林类型。该地森林类型丰富,从低海拔到高海拔依次形成滨海有刺灌丛、热带稀树草原、热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、热带山地雨林以及山顶苔藓矮林等植被类型。其中的热带常绿季雨林为本地区的地带性植被,热带山地雨林则为本地区发育最为完善、结构最为复杂的类型(将有绪等,1991)。位于浙江宁波的天童山具有典型的中亚热带北缘常绿阔叶林。本研究拟对尖峰岭热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、热带山地雨林土壤动物群落组成和季节变化,天童山常绿阔叶林的土壤动物群落结构进行调查,通过热带与亚热带主要林型土壤动物群落组成和季节动态的比较,了解热带雨林土壤动物群落结构的特点,并结合尖峰岭热带雨林 1994 年的研究数据,综合分析热带

雨林不同植被类型土壤动物群落的时、空变化,为进一步研究土壤动物多样性以及其在生态系统运行过程中的功能打下基础,也为热带雨林的保护和综合管理提供理论依据。

二. 研究方法

1. 调查样地自然概况

1. 1 热带森林—以海南尖峰岭热带雨林为调查样地

尖峰岭热带雨林自然保护区位于海南岛西南方,地理位置为东经 $108^{\circ} 44'$ — $109^{\circ} 02'$, 北纬 $18^{\circ} 23'$ — $18^{\circ} 52'$ 。尖峰岭属热带季风气候,全年温热,夏季湿热多雨,冬季稍干凉,保护区年平均气温 24.5°C ,最冷的 1 月份,平均气温 19°C 左右,年平均降雨量 2265.8 mm ,但雨量分配极不均匀,全年干、湿两季分明,80%—90%的雨量多集中在 5—10 月的湿季,年降雨量在 1600 — 2600 mm 之间。

尖峰岭的植被由海边至山顶形成了滨海有刺灌丛、热带稀树草原、热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、热带山地雨林和山顶苔藓矮林等完整的系列,六个植被类型由低至高,植物种类组成呈逐渐增多的趋势,而到热带山地雨林类型时种类最为丰富,山顶苔藓矮林则相应减少。滨海有刺灌丛和稀疏草原的种类最为贫乏。

热带半落叶季雨林和热带常绿季雨林与其它植被类型均有不同程度的联系,热带常绿季雨林是本地区典型的地带型植被,它一方面向低海拔的干热环境过渡,演变成热带半落叶季雨林、热带稀树草原和滨海有刺灌丛;另一方面又向高海拔的热带山地雨林和山顶苔藓矮林发展。由于环境因素的演变,使热带山地雨林发育成本地区最完善而又独具特色的植被类型,物种多样性高,有较典型的热带雨林性质。本研究便选择这三个植被类型作为调查样地。

1. 1. 1 热带半落叶季雨林(Semideciduous seasonal rain forest-JMS)

位于尖峰岭西侧,海拔 120 — 150 m 。年平均气温 24.5°C ,1 月份平均温度 19 ,年降雨量 1634.3 mm ,年平均相对湿度 80% ,旱季长而干热,雨季湿润。土壤为砖红壤。构成本植被类型外貌最明显的特征是种类组成上有一些落叶成分,旱季落叶。种类比较多的科是大戟科(Euphorbiaceae)、茜草科(Rubiaceae)、桑科(Moraceae)、无患子科(Sapindaceae)和番荔枝科(Annonaceae)。落叶种类有鸡尖(*Terminalia hainanensis*)、厚皮树(*Lannea grandis*)、木棉(*Gossampinus malabarica*)等,非落叶成分有大沙叶(*Aporosa chinensis*)、乌墨(*Syzygium cuminii*)、海南栲(*Castanopsis hainanensis*)、花梨(*Dalbergia odorifera*)、台湾栲(*C. formosana*)、尖尾楠(*Phoebe henryi*)。下木层种类比较单纯,主要有圆

叶刺桑 (*Taxtrphis aquifolioides*)、叶被木 (*Phyllochlamys taxoides*)。草本层植物稀疏不均,干热林下仅见扇叶铁线蕨 (*Adiantum flabellulatum*)、感应草 (*Biophytum sensitivum*) 等。

1. 1. 2 热带常绿季雨林 (Evergreen seasonal rain forest-JFE)

位于海拔 280—300 m 的山坡下部。年平均气温 22℃, 1 月份平均气温 17℃, 年降雨量 2000mm, 旱季林内较干燥, 年平均相对湿度 85% 左右。土壤为砖红壤及砖黄壤。植物种类组成无无落叶树种, 以樟科 (Lauraceae)、大戟科 (Euphorbiaceae)、番荔枝科 (Annonaceae)、桃金娘科 (Myrtaceae) 等为主。本类型最主要的特点是在种类组成上有龙脑香科 Dipterocarpaceae 的树种, 即青皮属的二种, 并且在数量组成上占优势。

常见的乔木有青皮 (*Vatica mangachapoi*)、乌材 (*Diospyros eriantha*)、子京 (*Madhuca hainanensis*)、木荷 (*Schima superba*)、细子龙 (*Amesiodendron chinensis*)、竹节树 (*Carallia brachiata*)、光也巴豆 (*Croton laevigatus*)、黄柄木 (*Gonocaryum maclurei*)、黄樟 (*Ginnamomum porrectum*)、橄榄 (*Canarium album*) 等。下木层典型植物为穗花轴榈 (*Licuala forrdiana*), 草本层种类稀少, 仅见海南砂仁 (*Amomum longiligulare*)、割鸡芒 (*Hypolytrum nemorum*)、山姜 (*Alpinia sp.*)、露兜 (*Pandanus forceps*) 等。层间有巴戟 (*Morinda officinalis*)、买麻藤 (*Gnetum montanum*)、九节藤 (*Psychotria serpens*) 等木质藤本。

1. 1. 3 热带山地雨林 (Montane rain forest-JFM)

位于海拔 820—850 m 的自然保护区的核心区, 年平均气温 19.7℃, 1 月份平均气温 15.1℃, 年降水量 2651.30 mm, 相对湿度为 88%。林内阴暗潮湿, 土壤终年湿润, 为砖黄壤或黄壤。本植被类型的典型特征是组成种类最为复杂, 每公顷林地上的乔木种在 100 种以上, 林木高大, 层次不清, 层间植物极为丰富, 有“空中花园”之称, 为本地区植被发育最好、最为完善的类型。植物种类最复杂, 以樟科、壳斗科 (Fagaceae)、茜草科 (Rubiaceae)、桃金娘科等为多。

乔木主要有: 多花五月茶 (*Antidesma maclurei*)、长苞柿 (*Diospyros longibracteata*)、苦梓含笑 (*Michelia balansae*)、中华厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*)、短药蒲桃 (*Syzygium brachyantherum*)、多香木 (*Polyosma cambodiana*)、红枝琼楠 (*Beilschmiedia laevis*)、山桔子 (*Fortunella hindsii*)、油丹 (*Alseodaphne hainanensis*)、雷公青冈 (*Cyclobalanopsis hui*)、线枝蒲桃 (*Syzygium araiocladum*)、子凌蒲桃 (*S. championii*)、海南韶子 (*Nephelium topengii*)、琼楠 (*Beilschmiedia intermedia*)、饭甑青冈 (*Cyclobalanopsis flentyi*)、海南肖榄 (*Platea hainanensis*)、罗伞树 (*Ardisia quinquegona*)、台湾枇杷 (*Eriobotrya deflexa*)、橄榄 (*Canarium album*)、喙果皂帽花 (*Dasymasgalon rostratum*)、肖蒲桃 (*Acmena acuminatissima*)、谷木 (*Memecylon ligustrifolium*)、长柄梭罗 (*Reevesia longipeliolata*)、光叶山矾

(*Symplocos lancifolia*)、披针叶山矾 (*Symplocos lancilimba*)、长眉红豆(*Ormosia balansae*)、荔枝叶红豆 (*Ormosia semicastrata f. litchifolia*)、盘壳栎 (*Quercus patelliflor*)、土沉香(*Aquilaria sinensis*)、倒卵阿丁枫(*Alseodaphne hainanensis*)、大花第伦桃(*Dillenia turbinata*)、粗毛野桐(*Mallotus hookerianus*)、大叶白颜(*Gionniera subaequalis*)、大萼木姜(*Litsea baviensis*)、柳叶山黄皮(*Randia merrillii*)、刺栲(*Castanopsis hystrix*)、水石梓(*Sarcosperma laurinum*)、枝花揽(*Linociera ramiflora*)、十蕊槭 (*Acer decandrum*)。

林内灌木、草本层的种类主要有粗叶木(*Lasianthus sp*)、九节(*Psychotria rubra*)、狗骨柴 (*Tricalysia viridiflora*) 柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)、巴戟(*Morinda officinalis*)、等，并有少数棕榈科植物，如燕尾葵 (*Pinanga discolor*)、和桫欏属 (*Cyathea*) 植物种类。

林下矮竹和藤竹繁茂。林下最占优势的是茜草科、紫金牛科和姜科的一些种类，但突出的是棕榈科省藤属 (*Calamus*)、轴榈属 (*Licuala*)、射毛苦竹 (*Pleioblastus actinotrichus*)等。木质藤本除省藤属和细圆藤(*Pericampylus glaucus*)等之外，常见的还有眼镜豆 (*Entada phaseoloides*) 等数十种植物。附生植物种类繁多，如：毛叶丁公藤(*Erycibe hainanensis*)、蜈蚣藤(*Pothos repens*)以及蕨类植物的崖姜蕨 (*Pseudodrynarin coronans*)、鸟巢蕨(*Neottopteris nidus*)等。

1.2 亚热带森林

以浙江天童常绿阔叶林为中亚热带的调查样地，南亚热带是 2002 年—2003 年在广东鼎湖山季风常绿阔叶林的调查数据 (熊燕, 未发表)。

天童国家森林公园位于浙江宁波东部，地处北纬 29° 48'，东经 121° 47'，属典型的亚热带季风气候。全年温和多雨，四季分明。年平均温度为 16.2℃；最热为 7 月，平均温度为 28.1℃，最冷月为 1 月，平均温度为 4.2℃，年平均降雨量为 1374.7 mm，多集中在夏季 6—8 月，冬季 12—2 月冷而干燥，雨量仅占全年的 10%—15%。土壤主要为山地黄红壤，pH 多为 4.5—5.0。地带型植被为中亚热带北缘的常绿阔叶林 (Sub-tropical Evergreen Broad-Leaf Forest)，主要有樟科、山茶科(Theaceae)、冬青科(Aquifoliaceae)、山矾科(Symplocaceae)、大戟科、漆树科(Anacardiaceae)、桑科、马鞭草科(Verbenaceae)等。

调查样地选在海拔为 310—330 m 的典型常绿阔叶林中，其植被组成为，乔木：栲树(*Castanopsis fargesii*)、鹅耳枥(*Carpinus fargesii*)、木荷(*Schima superba*)、长叶石栎 (*Lithocarpus henryi*)、杨梅(*Myrica rubra*)、青岗(*Cyclobalanopsis glauca*)、细叶青冈(*C. myrsinaefolia*) 云山栲(*C. nubium*)、红楠 (*Machilus thumbergii*)、细叶香桂 (*Litsea elongata*)、杨梅叶蚊母树(*Distylium myricoides*)。

灌木：山矾(*Symplocos sumuntia*)、光叶山矾(*S. lancifolia*)、四川山矾 (*S. setchuensis*)、老鼠矢 (*S. stellaris*)、连蕊茶 (*Camellia fraternal*)、细枝柃

(*Eurya loquaiana*)、红凉伞 (*Ardisia crenata sims f. hortensis*)、浙江新木姜子 (*Neolitsea aurata var. chekiangensis*)、长叶木姜子 (*Litsea elongate*)、米饭花 (*Vaccinium mandarinorum*)、野茉莉 (*Styrax iaponicu*)、羊舌树 (*Symplocos glauca*)、窄基红褐柃 (*Eurya rubiginosa*)、马银花 (*Rhododendron ovatum*)、交让木 (*Daphniphyllum macropodum*)、狗骨柴 (*Tricalysia dubis*)、朱砂根 (*Ardisia crenata*)、苦枥木 (*Fraxinus insularis*)、野漆树 (*Toxicodendron succedaneum*)、油茶 (*Camellia oleifera*)、扬桐 (*Cleyera iaponica*)、薯豆 (*Elaeocarpus japonica*)。

草本：狗脊 (*Woodwardia japonica*)、鳞毛蕨 (*Dryopteris sp*)、里白 (*Diplopterygium glaucum*)、淡竹叶 (*Lophatherum gracile*)、苦竹 (*Pleioblastus amarus*)。藤本主要有白花野木瓜 (*Stauntonia leucantha*)、广东蛇葡萄 (*Ampelopsis cantoniensis*) 等。

2. 调查方法

每样地按土壤动物取样的“之”字形法设 5 个取样点，分别在 2003—2004 年的 10、1、4、7 月 4 次采样，每个样点按以下方法取样：

大型土壤动物：在每个样点打入大型土壤动物采集框，框的直径和高分别为 30 cm、8 cm。挖出框内 5 cm 深的枯枝落叶和土壤，用手拣出或用网筛出其中肉眼能见的大型土壤动物。

中、小型土壤动物：每个样点用容量为 100 ml 的圆形采样器，分 3 个土壤层 (0—5 cm; 5—10 cm; 10—15 cm) 取样，每点重复取样 3 次。所取的土样用布袋收集，带回室内用 Tullgren 干漏斗法分离土壤动物，分离时间 48h。

3. 统计分析方法

群落结构参数有个体数 (密度)、类群数、多样性指数、均匀性指数、优势度指数和密度—类群指数。

香农-维纳 (Shannon Wiener) 多样性指数 H' : $H' = -\sum (P_i) (\ln P_i)$, 式中 P_i 为样品内第 i 类群的个体数与群落中其他类群总个体数量的比值, $P_i = N_i/N$ 。

Pielou 均匀性指数 $E: E = H'/\ln S$, 式中 H' 为多样性指数, S 为类群数。

Simpson 优势度指数 $C = 1/\sum (n_i/N)^2$, 式中 n_i 为该区内第 i 个物种的个体数量, N 为该地区内所有物种的个体数量。

密度—类群指数 $DG = (g/G) \sum (D_i C_i / D_{i\max} C)$, 式中 D_i 为第 i 类群的个体数, C_i 为第 i 类群出现的次数, $D_{i\max}$ 为个群落中第 i 类群的最大值, g 为群落中的类群数, G 为 C 个群落所包含的类群数, C 为群落的总个数 (廖崇惠等, 1997)。

三. 结果和分析

1. 热带雨林土壤动物的群落结构

1. 1 土壤动物群落的组成

尖峰岭热带雨林一年的调查中，共获得土壤动物 37083 只，33 目，隶属于线形动物、环节动物、软体动物和节肢动物门，包括线虫纲、寡毛纲、腹足纲、软甲纲、桡足纲、蛛形纲、倍足纲、唇足纲、综合纲、少足纲和昆虫纲（表 1）。半落叶季雨林中获得 13895 只，23 目；常绿季雨林中有 8412 只，28 目；山地雨林中有 14776 只，29 目。这是用手拣法和干漏斗法收集到的，干漏斗法也能分离一些大型的线虫，因而这 33 个类群中也包括了线虫。

三类林型的蜱螨目数量占群落总数的 50%以上，弹尾目为 16-35%，两类群构成土壤动物群落的优势类群 (>10%)。膜翅目、双翅目、鞘翅目以及综合纲的数量都比较多，是土壤动物群落中的常见类群(1%—10%)；原尾目的数量在半落叶季雨林中占 1.79%，属于常见类群，而在另外两个样地都不到 1%，属于土壤动物中数量较少的稀有类群。稀有类群在半落叶季雨林中最少，仅占 2.28%，常绿季雨林和山地雨林接近，分别为 7.56%和 6.63%（图 1）。

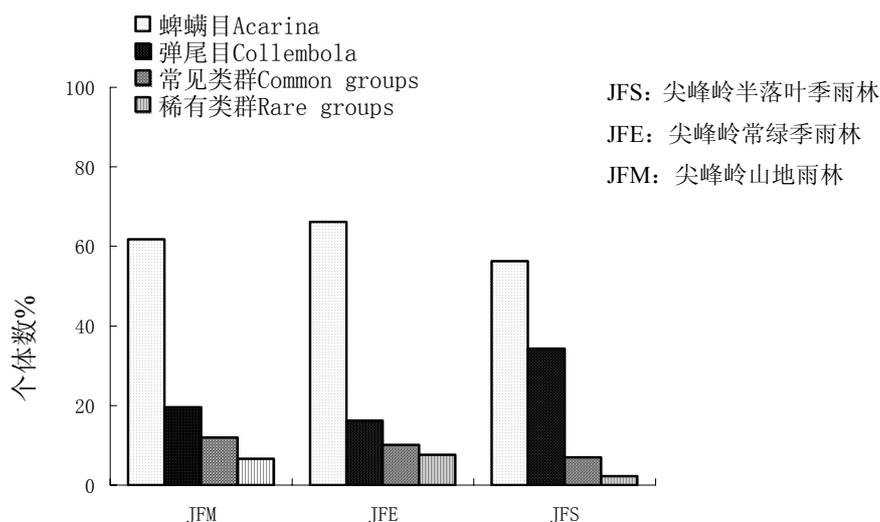


图 1 尖峰岭三类林型土壤动物群落的组成

Fig.1 The community composition (%) of soil animals in three vegetation types in Jianfengling

1. 1. 1 大型土壤动物

热带雨林的大型土壤动物类群比较多，在三个植被类型中都出现的大型土壤动物主要有膜翅目、双翅目、鞘翅目，综合纲、唇足纲、倍足纲，蛛形纲的蜘蛛目和拟蝎目以及蚯蚓，其数量占群落总数的 8.66%。大型土壤动物在三类林型组成不同，山地雨林以膜翅目最多，占总数 40.42%，其次是双翅目占 20.67%，鞘翅目占有一定比例，为 13.70%；常绿季雨林的优势类群是双翅目，占总数的 29.55%，其次才是膜翅目和鞘翅目，半落叶季雨林最多的是鞘翅目，占 25.19%，综合纲

与双翅目也分别占到 18.90%和 18.78%(图 2)。

表 1 尖峰岭不同植被类型土壤动物群落组成和密度

Table 1 The composition and density of soil animals community of three vegetation types in Jianfengling

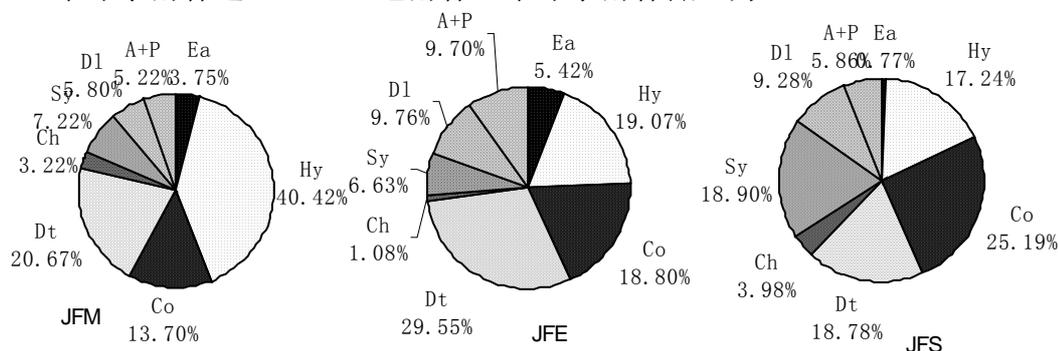
	半落叶季雨林		常绿季雨林		山地雨林		总数 total	占总数 %	优势度 (Do)
	(JFS)		(JFE)		(JFM)				
	密度 (ind./m ²)	占本带%	密度 (ind./m ²)	占本带%	密度 (ind./m ²)	占本带%			
蜱螨目 Acarina	13835.81	56.32	3941.97	66.13	6165.61	61.80	24065.84	59.11	+++
弹尾目 Collembola	8448.34	34.39	968.86	16.25	1959.66	19.64	11427.5	28.09	+++
膜翅目 Hymenoptera	276.01	1.12	149.33	2.51	586.69	5.88	1015.66	2.50	++
双翅目 Diptera	300.78	1.22	231.43	3.89	300.07	3.01	837.39	2.05	++
鞘翅目 Coleoptera	403.4	1.64	147.20	2.47	198.87	1.99	753.58	1.85	++
原尾目 Protura	438.78	1.79	52.37	0.88	83.51	0.84	577.33	1.42	++
综合纲 Symphyla	302.55	1.23	71.48	1.20	104.74	1.05	481.20	1.18	++
倍足纲 Diplopoda	148.62	0.60	53.79	0.90	84.22	0.84	288.13	0.71	+
同翅目 Homoptera	70.78	0.29	55.20	0.93	53.79	0.54	180.99	0.44	+
拟蝎目 Pseudoscorpiones	88.46	0.36	24.06	0.40	41.05	0.41	154.33	0.38	+
等足目 Isopoda	19.46	0.08	31.14	0.52	86.34	0.87	137.54	0.34	+
唇足纲 Chilipoda	63.69	0.26	7.08	0.12	46.71	0.47	117.86	0.29	+
少足纲 Paurepoda	26.54	0.11	5.67	0.095	60.16	0.60	92.57	0.23	+
缨翅目 Thysanoptera	17.69	0.07	51.66	0.87	15.57	0.16	85.86	0.21	+
蚯蚓 Earthworm	0.00	0	30.43	0.51	54.49	0.55	85.43	0.21	+
蜘蛛目 Araneae	5.31	0.02	41.05	0.69	34.68	0.35	81.75	0.20	+
半翅目 Hemiptera	28.31	0.12	12.74	0.21	23.35	0.23	64.73	0.16	+
线虫 Nematoda	25.95	0.11	2.83	0.047	13.45	0.13	42.39	0.10	+
鳞翅目 Lepidoptera	10.62	0.04	19.11	0.32	12.03	0.12	42.12	0.10	+
双尾目 Diplura	20.64	0.08	14.15	0.24	3.54	0.035	38.65	0.095	+
啮虫目 Corrodentia	14.15	0.06	22.65	0.38	1.42	0.014	38.66	0.094	+
线蚓 Enchytraeidae	12.38	0.05	0	0	14.87	0.15	27.3	0.068	+
蜚蠊目 Blattoptera	0	0	12.03	0.2	14.15	0.14	26.38	0.065	+
革翅目 Demaptera	0	0	2.12	0.036	7.79	0.078	9.95	0.024	+
裂盾目 Schizomida	6.49	0.026	1.42	0.024	0.71	0.007	8.67	0.021	+
襁翅目 Plecoptera	0	0	8.33	0.14	0	0	8.47	0.021	+
等翅目 Isoptera	0	0	1.42	0.024	4.96	0.05	6.4	0.016	+

直翅目 Orthoptera	0	0	0	0	2.12	0.021	2.12	0.005	+
腹足纲 Gastropoda	1.18	0.005	0.71	0.012	0	0	1.9	0.005	+
猛水蚤目 Harpacticoida	0	0	0	0	1.42	0.014	1.42	0.003	+
石蛎目 Microcoryphia	0	0	0.71	0.012	0	0	0.72	0.002	+
桡足纲 Copepoda	0	0	0	0	0.71	0.007	0.71	0.002	+
总密度Σ	24565.94		5960.92		9976.64		40505.50		
蜉蝣目/弹尾目 (A/C)	1.64		4.07		3.15				

1. 1. 2 中、小型土壤节肢动物

中、小型土壤节肢动物是土壤动物中种类、数量最为丰富的一类，其中，蜉蝣目和弹尾目的数量占绝对优势。昆虫纲的大多数属于这一类。半落叶季雨林中的弹尾目占群落总数的 34.39%，蜉蝣目为 56.32%，两类群占该林土壤动物群落的 90.69%；常绿季雨林中弹尾目较少，仅占 16.25%，蜉蝣目占 66.13%，；山地雨林中蜉蝣目和弹尾目的数量分别为 61.80%和 19.64%。

蜉蝣目与弹尾目的数量比 (A/C) 常用作土壤动物在高纬度和低纬度的区系特征的描述，在同一纬度热带雨林的三个林地中，A/C 在低海拔的半落叶季雨林为 1.64，常绿季雨林达 4.07，山地雨林比常绿季雨林低，为 3.15。



Ea: 蚯蚓, Hy: 膜翅目, Co: 鞘翅目, Dt: 双翅目, Ch: 唇足纲, Sy: 综合纲, Dl: 倍足纲
A+P: 蜘蛛目+拟蝎目

图 2 尖峰岭 3 类林地大型土壤动物的组成

Fig. 2 The percentage of individual of macro soil animals in three vegetation types in Jianfengling

1. 2 土壤动物群落的季节动态

1. 2. 1 土壤动物类群和密度的季节变化

土壤动物群落的类群数和数量表现出一定规律性的季节消长。从类群数看，山地雨林和常绿季雨林的变化趋势基本一致，表现为春季>夏季>秋季>冬季。而半落叶季雨林则是在秋季最多，以后递减，夏季最少，其变化趋势为秋季>冬季>春季>夏季(图 4-A)。

从密度变化来看,山地雨林在4月略有升高,但四季变化不明显。常绿季雨林最低在冬季,春、秋季相近,夏季最高。半落叶季雨林的变幅非常大,从秋季开始增加,冬季达到高峰后逐渐降低,有冬季>秋季>春季>夏季的变化趋势(图4-B)。

各林地土壤动物密度的季节波动主要体现在2类优势类群蜚蠊目和弹尾目的种群数量的变化上(图5)。山地雨林和常绿季雨林土壤动物的密度的季节变化与蜚蠊目和弹尾目的变化基本一致,前者由秋季到冬季逐渐增加,春季最高,夏季有所下降;后者冬季处于最低水平,春季开始回升,夏季达到最高峰。半落叶季雨林蜚蠊目密度的变化影响土壤动物群落密度的变化,二者都是冬季数量最高,春季到夏季递减,而弹尾目的密度在秋、冬季接近,春季最高,夏季减少。

土壤动物中常见类群的密度变化在不同的林型是不同的,因此它们对土壤动物群落密度变化的影响也是不一样的。山地雨林中,膜翅目的密度一年有冬、夏季两个高峰,而低谷却在土壤动物数量最高的春季,另外,综合纲和原尾目的密度高峰也分别在夏季和冬季,其余类群与总体数量的变化一致,因此,可以认为该林地中群落数量变化主要由蜚蠊目、弹尾目、鞘翅目和双翅目等类群决定。

常绿季雨林的常见类群的数量变化与群落的总体变化是基本一致的,本林地的弹尾目数量比较少,所以影响群落总体数量变化的除蜚蠊目和弹尾目外,还有其他常见类群。

半落叶季雨林的膜翅目、鞘翅目和综合纲的密度高峰都在秋季,双翅目和原尾目的波动规律与总体变化是一致的,他们和蜚蠊目、弹尾目共同影响群落的总体变化。

1. 2. 2 土壤动物群落多样性的季节变化

应用类群数、香农-维纳(Shannon Wiener)多样性指数(H')、Pielou均匀性指数(E)、Simpson优势度指数(C)和密度-类群指数(DG)对热带雨林土壤动物群落的多样性的季节变化进行分析,结果表明,同一林地、不同季节或相同季节、不同林地土壤动物多样性的变化表现出较大的差异性和复杂性,并且应用不同的多样性指数计算分析的结果也不相同(表2)。半落叶季雨林类群秋季最多,夏季最少;香农-维纳多样性指数与密度-类群指数在四季的变化有差异, H' 指数的高峰在春季,低谷在冬季,而 DG 指数的高峰在秋季,低谷在夏季。香农-维纳指数 H' 与均匀度呈正相关,与优势度呈负相关。 H' 侧重各类群在群落中数量分布的均匀性,均匀度越高, H' 就越大,但它忽略了类群数这一非常重要的信息,因此 H' 指数应用在土壤动物多样性的季节变化时有一定的局限性,它适于说明群落本身多样性可能达到的程度(廖崇惠等1997),而廖崇惠改进后的密度-类群指数 DG 能较好的比较不同季节或不同样地土壤动物多样性的差异。因此,用综合类群、密度等因素的 DG 指数分析,半落叶季雨林土壤动物群落的

多样性季节变化趋势为：秋季>冬季>春季>夏季，常绿季雨林和山地雨林的变化趋势基本一致：夏季>春季>秋季>冬季。

表 2 尖峰岭 3 类林地土壤动物群落多样性的季节变化

Table 2 Seasonal changes of diversity indices of soil animals communities in three vegetation types in Jianfengling

样地	半落叶季雨林 (JFS)				常绿季雨林(JFE)				山地雨林(JFM)			
时间 Time	Oct.03	Jan.o4	Apr.04	Jul.04	Oct.03	Jan.o4	Apr.04	Jul.04	Oct.03	Jan.o4	Apr.04	Jul.04
类群数												
number of groups	22	19	19	17	21	18	25	23	23	23	25	24
香农-维纳指数 H'												
Shannon-Weiner index	1.16	0.97	1.17	1.12	0.97	0.96	1.45	1.43	1.46	1.26	1.21	1.52
密度-类群指数 DG												
Density-group index	13.89	11.95	7.80	5.29	6.29	3.17	12.80	14.08	11.02	9.80	11.07	14.57
优势度指数 C												
Simpson index	0.38	0.33	0.45	0.51	0.63	0.64	0.38	0.41	0.37	0.50	0.43	0.37
均匀性指数 E												
Pielou index	0.54	0.45	0.40	0.40	0.31	0.33	0.45	0.49	0.47	0.40	0.37	0.48

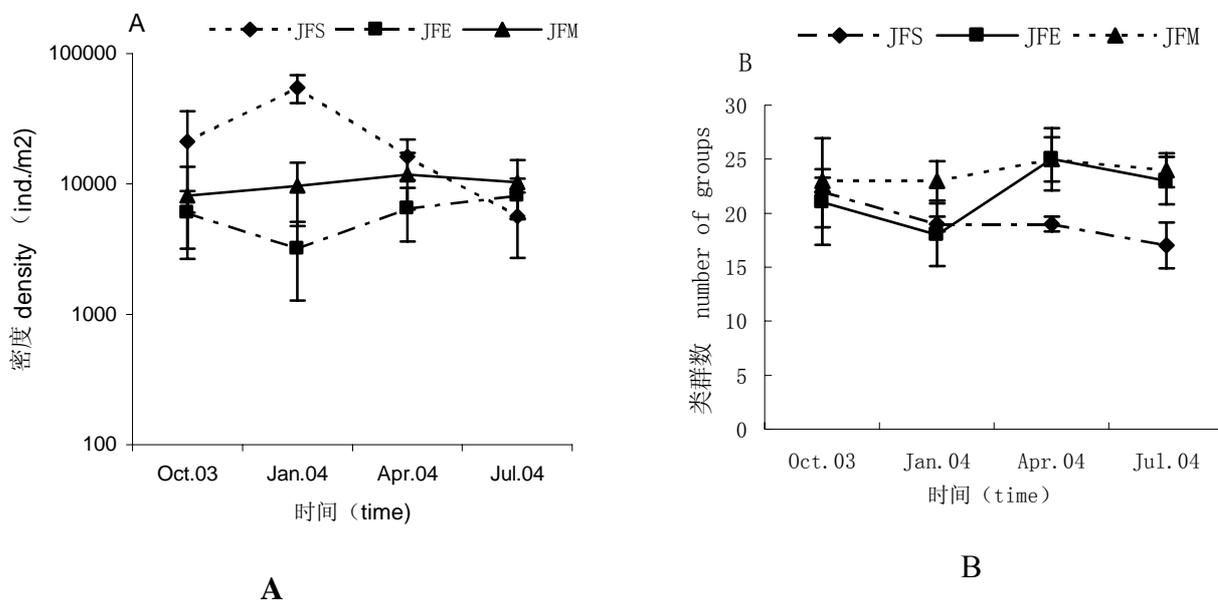


图 4 尖峰岭 3 类林地土壤动物密度 (A) 和类群数(B)的季节变化

Fig. 4 Seasonal changes of density (A) and number of groups (B) of soil animals in three vegetation types in Jianfengling

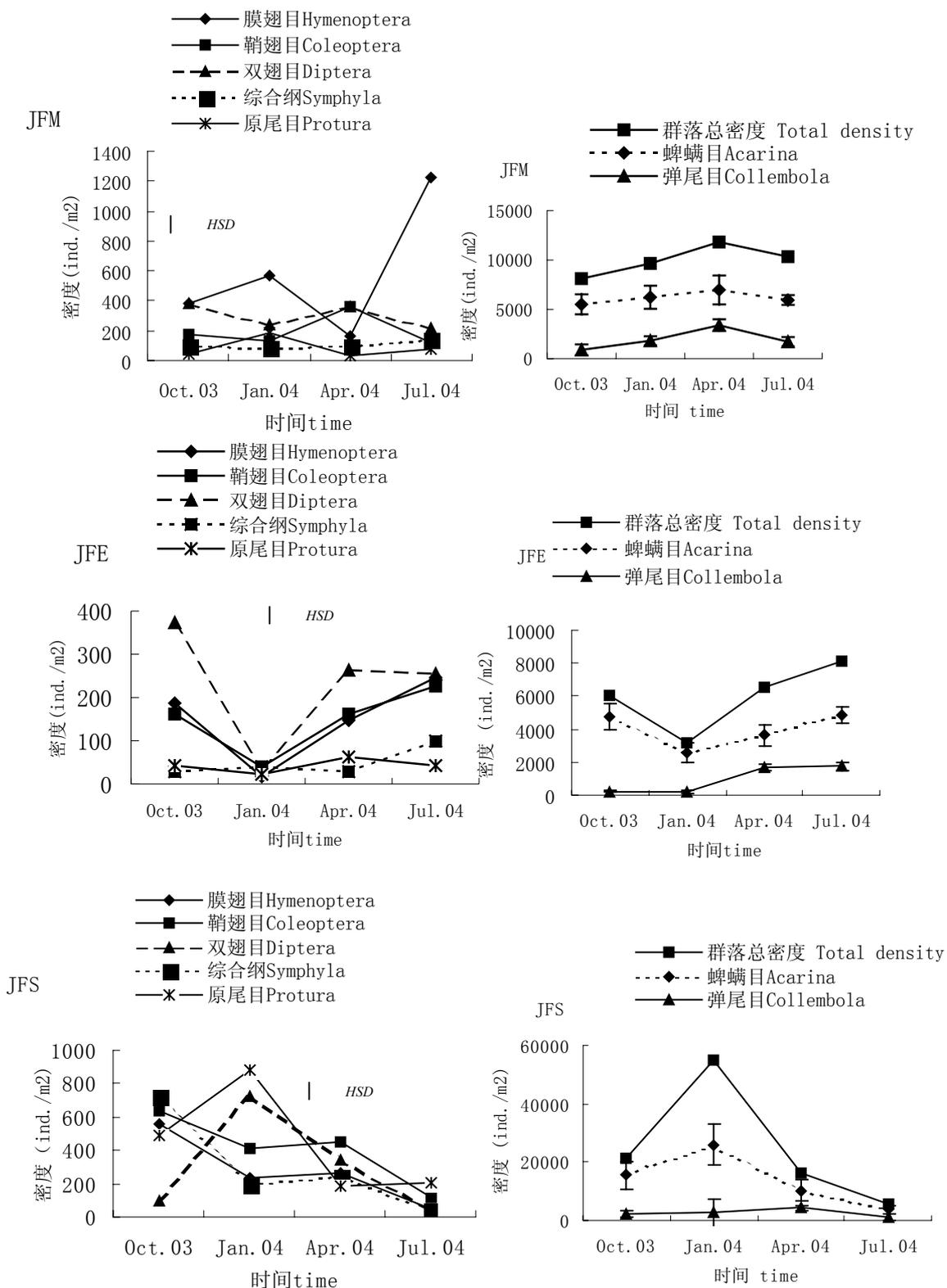


图 5 尖峰岭 3 类林地土壤动物重要类群密度的季节变化

Fig. 5 Seasonal changes of density of important groups of soil animals in three vegetation types in Jianfengling

2. 亚热带的土壤动物的群落结构

2. 1 天童常绿阔叶林土壤动物的群落组成

天童常绿阔叶林四季调查共获得土壤动物 29454 只，隶属于 8 纲 26 目（表 3），与热带雨林一样，优势类群为蜚蠊目和弹尾目，两者占总数的 92.17%，常见类群是双翅目、膜翅目和综合纲，其余 21 类为稀有类群，占总数的 2.57%。

大型土壤动物有双翅目、膜翅目、鞘翅目，综合纲、唇足纲、蜘蛛目、拟蝎目以及蚯蚓等类群，其中双翅目的数量最多，占总数 45.30%，其次是膜翅目占 21.83%，综合纲占有一定比例，为 17.42%；其余类群仅占 15%。

中、小型土壤节肢动物蜚蠊目和弹尾目的比值（A/C）为 1.16，表明弹尾目所占比例较高。

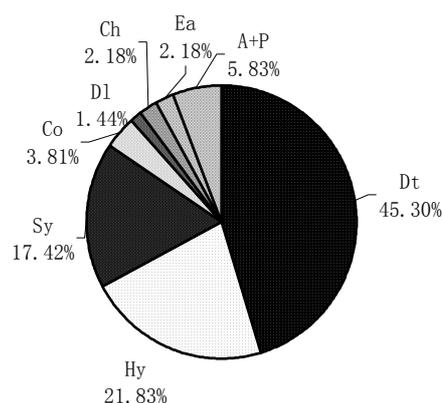
2. 2 天童常绿阔叶林土壤动物群落的变化

2. 2. 1 类群数和密度的季节变化

常绿阔叶林土壤动物的类群在秋季较多，以后开始减少，春、冬季没有明显变化，夏季达到最高，其变化趋势为夏季>秋季>冬季>春季。而数量的变化并不与类群的变化相对应，其密度秋季开始增加，冬季达到最高，低谷在春季，夏季又开始回升，四季变化为冬季>夏季>秋季>春季（图 7）

2. 2. 2 多样性的季节变化

对土壤动物群落的多样性分析表明，春季土壤动物群落的均匀性最高，虽然其类群数和密度都最低，但其香农-维纳指数 H' 最高， H' 指数四季并无明显变化。综合类群数和密度因素，最高峰在夏季，因此，常绿阔叶林土壤动物群落的多样性季节变化为：夏季>秋季>冬季>春季（表 6）。



Ea: 蚯蚓, Hy: 膜翅目, Co: 鞘翅目, Dt: 双翅目, Ch: 唇足纲, Sy: 综合纲, D1: 倍足纲, A+P: 蜘蛛目+拟蝎目

图 6 天童常绿阔叶林大型土壤动物的个体数百分比

Fig. 6 The percentage of individual of macro soil animals in evergreen broadleaf forest in Tiantong

表 3 天童常绿阔叶林土壤动物的群落组成和密度(只/米²)Table 3 The composition and density (ind./m²) of soil animals community of evergreen broadleaf forest in Tiantong

类群 groups	春 Apr.04	夏 Jul.04	秋 Oct.03	冬 Jan.04	总数 Total	占总数百分比 %	优势度(Do)
蜱螨目 Acarina	4772.82	8903.04	6762.92	20778.46	41217.24	49.42	+++
弹尾目 Collembola	3187.54	12622.79	6997.89	12846.43	35654.65	42.75	+++
双翅目 Diptera	495.4	376.5	198.16	1285.21	2355.27	2.82	++
膜翅目 Coleoptera	234.96	656.76	130.22	113.23	1135.17	1.36	++
综合纲 Symphyla	113.23	503.9	48.12	240.63	905.88	1.09	++
原尾目 Protura	39.63	404.81	79.26	172.68	696.38	0.84	+
拟蝎目 Pseudoscorpiones	2.83	82.1	87.76	62.28	234.97	0.28	+
鞘翅目 Coleoptera	50.96	67.94	31.14	48.12	198.16	0.24	+
同翅目 Homoptera	11.32	33.97	36.8	70.77	152.86	0.18	+
线虫 Nematoda	25.48	42.46	8.49	73.6	150.03	0.18	+
唇足纲 Chilipoda	11.32	36.8	31.14	33.97	113.23	0.14	+
蚯蚓 Oligochaeta	5.66	48.12	28.31	31.14	113.23	0.14	+
鳞翅目 Lepidoptera	19.82	33.97	11.32	31.14	96.25	0.12	+
少足纲 Paurepoda	19.82	2.85	33.97	19.82	76.46	0.092	+
倍足纲 Diplopoda	3.54	31.14	8.49	31.85	75.02	0.09	+
蜘蛛目 Araneae	19.82	5.66	33.97	8.49	67.94	0.081	+
等足目 Isopoda	2.83	2.83	45.29	2.83	53.78	0.065	+
线蚓 Enchytraeidae	2.83	31.14	2.83	10.62	47.42	0.057	+
半翅目 Hemiptera	0	2.83	14.15	0	16.98	0.021	+
蜚蠊目 Blattoptera	0	0	8.49	0	8.49	0.01	+
双尾目 Diplura	0	2.83	2.83	0	5.66	0.007	+
缨翅目 Thysanoptera	0	5.66	0	0	5.66	0.007	+
啮虫目 Corrodentia	0	5.66	0	0	5.66	0.007	+
等翅目 Isoptera	0	2.83	0	0	2.83	0.003	+
盲蛛目 Opiliones	0	0	2.83	0	2.83	0.003	+
直翅目 Orthoptera	2.83	0	0	0	2.83	0.003	+
合计Σ	9022.65	23906.58	14604.39	35861.29	83394.90		

+++ 优势类群 Dominant groups (>10%); ++ 常见类群 Common groups(1%— 10%); + 稀有类群 Rare groups (0.5%— 1%); Do: Dominance

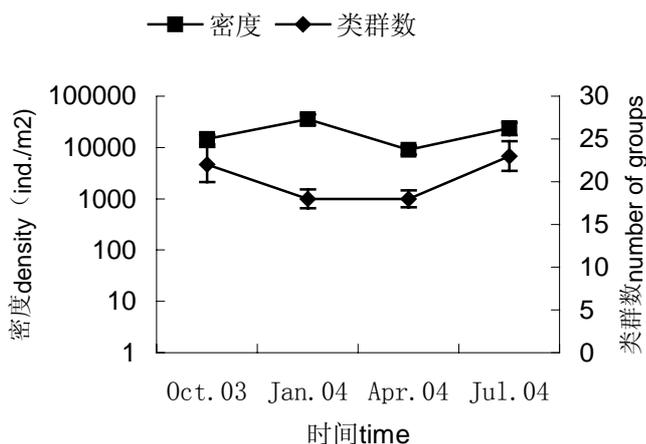


图 7 天童常绿阔叶林土壤动物密度和类群的季节变化

Fig. 7 Seasonal changes of density and number of groups of soil animals in evergreen broadleaf forest in Tiantong

四. 讨论与小结

4. 1 人为干扰对热带半落叶季雨土壤动物群落的影响

以海南尖峰岭为代表,对热带雨林三类主要植被类型的土壤动物群落进行调查,不同植被类型土壤动物群落的组成、群落多样性及其季节变化不同。多样性指数 (H') 和密度-类群指数 (DG) 分析,山地雨林土壤动物群落多样性最高,其次为常绿季雨林,半落叶季雨林最低。廖崇惠 (2000) 根据 1993—1994 年对尖峰岭四类植被类型的土壤动物群落的调查结果报道,半落叶季雨林的 H' 指数和 DG 指数最高,其次是山地雨林,这二者远远高于常绿季雨林。在同一气候带不同植被类型下,土壤动物群落的组成、类群数及个体数量均有差异,这些差异与样地的植被组成、海拔、气候条件和土壤有机质含量等有关系 (尹文英, 2000, 刘红, 2000)。而人类活动对土壤动物群落结构影响也是是非常明显的 (杨效东, 2001, Jihua Wu, 2002)。Jihua Wu 对上海崇明岛入海口潮淹区土地开垦后线虫群落进行了研究,结果发现土地开垦后,线虫的密度没有明显下降,但线虫的物种多样性和营养多样性降低,群落结构有很大变化。刘红 (2000) 等也发现,同一山体各垂直带土壤动物的优势类群和常见类群基本相同,稀有类群却有差异,认为优势类群、常见类群与大气候条件密切相关,而稀有类群与小生境有关,常成为各垂直带的指示动物,能反映各带土壤环境的变化。我们的调查发现热带半落叶季雨林与常绿季雨林和山地雨林相比,植被比较单一,虽然旱季落叶多,但分解快,地面凋落物层薄。由于位于尖峰岭低海拔地区,当地村民在周围较为平缓的坡地上开垦挖地,种植木瓜、红薯等经济作物。我们的结果也显示半落叶季雨林土壤动物群落的密度在三类林地中最高,但各类群的数量分布不均衡,优势

类群的数量多, 占到总数的 90% 以上, 而稀有类群减少, 均匀度降低, 群落多样性则相应降低。因此, 半落叶季雨林土壤动物群落多样性与其它样地的差异以及年度之间的变化, 与植被类型和气候变化等有关系, 人为干扰可能也是一个重要因素。

4. 2 热带山地雨林土壤动物群落的特点

土壤动物群落结构的季节变化主要受土壤温度、降雨量和土壤含水量等气候因素的影响 (尹文英等, 2000, 杨效东等, 2000, Byung-Jin Kim et al, 2000)。廖崇惠对尖峰岭山地雨林土壤动物群落的调查发现, 其个体数量的波动很大, 最高峰在 6 月份 (5.84 万个/m²), 低谷在 8 月份、2 月份, 比最高峰时下降了 38 倍和 18 倍, DG 指数最大值和最小值之比也达到 10.31, 主要原因是雨季降雨的极度集中和旱季时间长。我们的结果表明山地雨林土壤动物的密度、类群数和 DG 指数四季无明显差异, 与西双版纳热带植物园保护区土壤动物数量的季节变化相似。比较尖峰岭两次调查四季的降雨量、土壤温度和湿度, 其变化趋势基本相同 (表 4)。1994 年以前尖峰岭林业局主要是以生产木材为主的森工企业, 1994 年以后, 国家及海南省实施天然林资源保护工程, 禁伐天然林, 山地雨林作为尖峰岭自然保护区的核心区域受到很好的保护。山地雨林土壤动物群落的这种年间变化提示, 尽管气候随季节不同而发生变化, 但在保存比较好的热带雨林中, 由于恒温恒湿效应, 水源涵养作用, 水、热、气、肥等条件相对稳定, 以致气候的季节波动未必使热带雨林的土壤动物群落结构造成急剧的影响, 因此, 只要森林不遭受破坏, 热带森林将有一个有利于土壤动物生存和繁衍的稳定的良好环境。

表 4 尖峰岭热带山地雨林土壤动物群落多样与环境因素(1993-1994,2003-2004)

Table 4 The diversity of soil animals community and environmental factors in montane rain forest in Jianfengling (1993-1994 and 2003-2004)

	1993—1994				2003—2004			
	Jul.03	Oct.03	Jan.04	Apr.04	Oct.03	Jan.04	Apr.04	Jul.04
降雨量(mm) rainfall	183.7	40.6	1.1	20.6	18.8	1.4	55.8	386.7
土壤温度(°C) soil temperature	21.6	20.4	15.8	17.4	20.1	15.3	21.0	23.2
土壤湿度(%)soil moisture	21.2	17.7	14.5	14.7	19.7	13.5	18.5	16.2
密度 density (ind./m ² ×1000)	21.79	2.28	4.77	5.16	8.10	9.64	11.82	10.35
类群数 number of groups	31	23	23	25	23	23	25	24
密度—类群指数 density-group index	8.27	3.13	2.99	3.92	11.02	9.81	11.07	14.57

4. 3 热带、亚热带森林土壤动物群落多样性和季节变化比较

以尖峰岭热带雨林、鼎湖山南亚热带季风常绿阔叶林和天童山中亚热带常绿阔叶林为代表,对热带、亚热带的土壤动物群落结构进行比较。从群落组成分析, 蜚蠊目和弹尾目都是各气候带的优势类群, 蜚蠊目和弹尾目占群落总个体数的比值分别为 87.20%、78.12% 和 91.88%。蜚蠊目和弹尾目的比值 A/C 值, 依次为 2.75、1.98 和 1.15, 由热带到亚热带有逐渐降低的趋势, 中亚热带常绿阔叶林弹尾目所占比例非常高。大型土壤动物在热带和南亚热带主要有膜翅目(蚂蚁)、鞘翅目, 综合纲、唇足纲、蜘蛛目和拟蝎目以及蚯蚓等, 在群落中的百分比为 7.38%和 13.22%, 高于中亚热带的 3.84%。

表 5 热带、亚热带森林土壤动物群落多样性比较

Table 5 The comparison of community diversity of soil animals in the typical vegetation of tropics and subtropics

	热带		南亚热带	中亚热带
	常绿季雨林 JFE	山地雨林 JFM	季风常绿阔叶林 DH	常绿阔叶林 TT
类群数 number of groups	28	29	26	26
密度 density (ind./m ² ×1000)	5.95±2.71	9.98±1.54	17.61±7.05	20.8±11.74
香农-维纳指数 Shannon-Weiner index (H')	1.32	1.39	1.42	1.07
密度-类群指数 Density-group index (DG)	10.13	10.82	9.99	6.81

注: JFE-尖峰岭热带常绿季雨林, JFM-尖峰岭热带山地雨林, DH-南亚热带鼎湖山, TT-中亚热带天童山

马来西亚热带雨林中蜚蠊目占总数的 50%左右(Chiba, *et al* ,1975), 与我国亚热带地区相近, 不同的是其膜翅目的蚂蚁占了第二位, 超过弹尾目的数量。波多黎各热带湿性雨林落叶层中蜚蠊目占整个群落总个体数的 86%以上, 而弹尾目的相对数量也很低, 仅 1%—2% (Gonzalez, 2000)。青木淳一(1978)对日本从南到北的土壤动物调查发现, 随纬度升高, 蜚蠊减少而弹尾目的数量增加, 这与我们的调查结果基本一致。

通过类群数、密度、多样性指数 H' 和密度-类群指数 DG 对各气候带的土壤动物群落多样性进行比较(表 5), 可以看出, 热带雨林的地带性植被常绿季雨林和重要植被类型山地雨林的土壤动物群落的类群数、多样性指数 H' 和密度-类群指数 DG 都高于亚热带, 而土壤动物的密度则刚好相反, 中亚热带的土壤动物密度远远高于热带, 与热带常绿季雨林差异显著 (P<0.05)。

各气候带土壤动物群落多样性的季节变化比较复杂, 总的趋势是群落的多样

表 6 热带与亚热带森林土壤动物群落多样性的季节变化

Table 6 Seasonal changes of diversity of soil animals community in the typical vegetation of tropics and subtropics

样地	热带				南亚热带				中亚热带			
	尖峰岭山地雨林(N18° 43')				鼎湖山季风常绿阔叶 (N23° 10')				天童山常绿阔叶林(N29° 48')			
时间 Time	Oct.03	Jan.04	Apr.04	Jul.04	Mar.02	Jun.02	Sept.02	Dec.02	Oct.03	Jan.04	Apr.04	Jul.04
类群数 number of groups	23	23	25	24	21	19	22	15	22	19	18	23
密度 Density (ind./m ² ×1000)	8.10	9.64	1.18	1.03	24.33	9.06	22.56	14.7	14.62	35.9	9.02	23.91
香农—维纳指数 Shannon—Weiner index	1.46	1.26	1.21	1.52	1.30	1.63	1.35	1.27	1.02	0.96	1.18	1.14
密度—类群指数 Density-group index	11.02	9.81	11.07	14.57	8.54	6.24	10.01	3.96	8.66	8.46	4.04	12.68

性在雨季高于旱季。热带山地雨林群落结构最复杂是在夏季，南亚热带鼎湖山在秋季，而中亚热带天童山也在夏季（表 6）。亚热带的季节变化与以往报道有差异，天目山群落结构最复杂在气温较低的秋末冬初的 11 月，（尹文英等，2000）。不同调查样地具有与气候因子相适应的生物小循环节律，而亚热带森林的土壤动物群落可能受这种小环境气候因子的影响更大。

第三章 热带、亚热带森林低等六足动物群落结构及物种多样性

一 引言

低等六足动物包括跳虫、原尾虫和双尾虫三大类。其中,跳虫是土壤动物中分布最广、种类和数量最为丰富的优势类群之一。在落叶林和针叶林的自然土壤中,密度可达 $10^4-10^5/m^2$,在农业土壤中,一般为 $10^2-10^4/m^2$ (Petersen and Luxton, 1982)。我国温带的长白山、亚热带的天目山和热带的西双版纳,跳虫的数量分别为 28.87%、34.04%和 23.21%,其个体数量的变化影响整个土壤动物群落数量变化趋势(尹文英, 2000)。

跳虫参与对有机物的分解,在土壤的物质循环和能量转化过程中起着举足轻重的作用,又因为跳虫的丰度和生态多样性较高,以及群落动态易被观测和在整个营养水平上的生态重要性,成为生态监测中很有吸引力的生物指标。另外,跳虫对土壤环境的变化敏感,故在生物多样性对环境变化反应的研究中,也常常被作为关键类群进行研究 (Kopeszki, 1997)。

中国跳虫的多样性研究起步较晚,基础薄弱,无论调查区域还是已开展的类群尚有许多空白。20 世纪 80 年代中期,随着中国土壤动物研究的开展,才有了一定规模地跳虫区系的研究。至今,浙江的天目山、东北的长白山和安徽的九华山等地进行了跳虫多样性和生态分布的调查研究(赵立军,1988; 陈鹏,1993; 王宗英, 2001)。

原尾虫的数量一般仅占中、小型动物的 1%上下,但在我国各地区的分布却很不平衡。尹文英(2000)对中国原尾虫的区系和分布特点进行了分析,但有关原尾虫的多样性和群落生态的研究不多,1996 年张俊报道了云南省原尾虫的多样性,傅荣恕等(1999)对河南伏牛山自然保护区原尾虫群落结构进行了研究。

双尾虫生活在阴暗潮湿的地方,在土壤动物中不到 1%,属于比较稀有的类群。国际上已记录双尾虫 800 种,隶属 1 目,9 科。中国目前报道的双尾虫仅有 6 科,25 属,52 种。尹文英院士实验室分别在 1987—1991 年和 1993—1996 年,调查了我国 22 个省市的 116 个地区的双尾虫,谢荣栋(2000)根据调查的结果,分析了中国双尾虫的区系和分布,但未见有群落结构和多样性的报道。

热带森林特别是热带雨林是当前生物多样性保护和研究的热点。海南具有我国最大的热带雨林,是我国生物多样性研究的关键地区之一。这里不仅拥有十分丰富的动植物资源,而且许多物种和类群是该地区所特有。作为热带雨林典型地带的海南省迄今未见低等六足动物多样性研究的系统报道,其中跳虫的多样性研究尚属空白。对海南热带雨林跳虫、原尾虫和双尾虫的多样性进行研究,并通过

与亚热带森林进行比较, 分析不同地带低等六足动物的种类组成、群落结构特点和变化规律, 以了解我国热带和亚热带地区低等六足动物的多样性和区系组成的共同点及差异, 为热带雨林动物的多样性保护以及区系的起源和发展研究提供依据。

二. 研究方法

1. 调查样地和时间 (见第二章)

2. 调查方法

调查和采集方法同第二章, 不同的是枯枝落叶层的样品也通过 Tullgren 干漏斗法进行分离, 分离时间为 48h。

3. 统计分析方法

物种多样性参数有密度、物种数、多样性指数、均匀性指数、优势度指数和密度一类群指数以及物种丰富度指数, Margalefs: $DMg=(S-1)/\ln N$ 。

数据采用 StatisticaTM v6.0 (StatSoft, 1995) 软件进行统计分析。

三. 结果与分析

1. 热带、亚热带森林的土壤跳虫的多样性

1. 1 热带雨林跳虫群落的多样性

1. 1. 1 跳虫的群落组成

尖峰岭热带雨林共获得土壤跳虫标本 7345 只, 平均密度为 $14745.61 \pm 7068.91(\text{ind./m}^2)$, 分属于 12 科, 43 属, 90 种。其中, 有 11 种为新种 (待发表), 中国新记录属 2 属。从物种数量看, 长角跳科 (Entomobryidae) 和疣跳科 (Neanuridae) 分别为 25 和 17 种, 圆跳科 (Sminthuridae) 也超过 10 种。鳞跳科 (Tomoceridae) 和短吻跳科 (Brachystomellidae) 只有 1 种。从个体数量来看, 等节跳科 (Isotomidae) 虽然只有 8 种, 但其数量占总数的 63.84%, 另外棘跳科 (Onychiuridae) 和长角跳科的数量也比较多, 两者都在 10% 以上。

对种类组成进行分析显示 (表 2), 3 个林地中数量百分比大于 10% 的有等节跳科的小裔符跳 (*Fosomides parvulus*) 和棘跳科的依田氏棘跳 (*Onychiurus yodai*)。半落叶季雨林中, 小裔符跳的数量占绝对优势, 占总数的 71.82%; 常绿季雨林中也占 16.39%。个体数占总数 1%—10% 的有 5 种, 分别是, 棘跳属 1 种 (*Onychiurus sp.*)、类符跳 (*Folsomina onychinurus*)、微小等跳 (*Isotomomiella minor*)、格瑞尼拟裸长角跳 (*Pseudosinella grinnellia*) 和三刺拟裸长角跳 (*P. tridenfera*); 其余稀有种类占总类群数的 92.22%。

表 1 尖峰岭热带雨林土壤跳虫科和种类的组成

Table 1 The families and species composition of soil Collembola in tropical rain forest in Jianfengling

科名 Family name	密度(ind./m ²)			物种数 number of species	总密度 total (ind./m ²)	占总数 百分比 (%)
	JFM	JFE	JFS			
Onychiuridae 棘跳科	1203.11	320.83	5383.35	6	6907.29	15.66
Neanuridae 疣跳科	603.92	217.03	528.43	17	1349.38	3.06
Odontellidae 具齿跳科	23.59	47.18	84.93	2	155.70	0.35
Brachystomellidae 短吻跳科	28.31	66.05	35.39	1	129.75	0.29
Hypogastruridae 球角跳科	172.21	193.44	158.06	8	523.71	1.18
Isotomidae 等节跳科	1330.50	773.77	26062.75	8	28167.02	63.85
Entomobryidae 长角跳科	3694.27	1047.42	1318.71	25	6060.39	13.74
Tomoceridae 鳞跳科	0.00	4.72	0.00	1	4.72	0.01
Cyphoderidae 驼跳科	18.87	9.44	0.00	2	28.31	0.06
Paronellidae 爪跳科	122.67	117.95	0.00	4	240.62	0.55
Neelidae 短角跳科	70.77	4.72	56.62	2	132.11	0.30
Sminthuridae 圆跳科	325.55	47.18	165.13	14	537.86	1.22
Σ合计	7593.77	2849.73	33793.35	90	44236.85	100.00

1. 1. 2 跳虫群落的垂直分布

1. 1. 2. 1 不同林型中土壤跳虫的种类和密度

随着海拔高度的变化，自然环境发生明显的垂直变化，不同林地土壤跳虫的群落结构也出现明显的差异。海拔从低到高，跳虫的种类增加，半落叶季雨林中有 45 种，常绿季雨林中有 51 种，山地雨林种类达 66 种，林地间差异显著；密度在半落叶季雨林最高，常绿季雨林中最低，山地雨林间于二者之间，但 3 林地差异不显著(表 3)。

从各科的数量和种类数分析 3 林地跳虫的群落组成可以看出(图 1)，无论是个体数量还是种类数，长角跳科在山地雨林占优势，其百分比分别为 49.69%和 34.20%，其次是等节跳科的数量较多，疣跳科的种类较多。常绿季雨林中长角跳科的个体数量和种类数也都是最高的，分别占 36.98%和 33.33%。半落叶季雨林的长角跳科数量和种类减少，个体数量不到 5%，而等节跳科的数量和种类增加，其个体数量猛增，占该林地总数的 77.09%。

以上分析表明，长角跳科和等节跳科在尖峰岭热带雨林的跳虫组成中占优势，从半落叶季雨林到山地雨林自下而上的三类林地，呈现长角跳科的种类和数量逐渐增多，等节跳科逐渐减少的趋势。有 9 个科在三林地中均有分布，鳞跳科

(Tomoceridae) 仅分布于常绿季雨林中, 驼蛸科 (Cyphoderidae) 和爪蛸科 (Paronellidae) 只分布在常绿季雨林和山地雨林。爪蛸科是主要分布在热带雨林的 热带类群, 常绿季雨林和山地雨林中有分布, 说明这两类林地比半落叶季雨林 更具热带特征。

表 2 尖峰岭热带雨林土壤跳虫的物种组成和密度 (单位: 只/米²)

Table 2 Species composition and density (ind./m²) of soil Collembola in tropical rain forest of Jianfengling

种类 Species	山地雨林(JFM) 常绿季雨林(JFE) 半落叶季雨林(JFS)							
	密度 占本林地		密度 占本林地		密度 占本林地		总数	占本地
	ind./m ²	%	ind./m ²	%	ind./m ²	%		
<i>Onychiurus yodai</i> 依田氏棘蛸	184.01	2.42	28.31	0.99	5138.00	15.20	5350.32	12.09
<i>O.himalayensis</i> 喜马拉雅棘蛸	217.03	2.86	0.00	0.00	0.00	0.00	217.03	0.49
<i>Onychiurus folsomi</i> 白棘蛸	0.00	0.00	122.67	4.30	0.00	0.00	122.67	0.28
<i>Onychiurus sp</i> 棘蛸1 种	669.96	8.82	155.70	5.46	148.62	0.44	974.28	2.20
<i>Tullbergia yosii</i> 吉井氏土蛸	132.11	1.74	14.15	0.50	0.00	0.00	146.26	0.33
<i>Tullbergia krausbaueri</i> 克氏土蛸	0.00	0.00	0.00	0.00	96.72	0.29	96.72	0.22
<i>Oudemansia sp</i> 奥帝马蛸1 种	155.70	2.05	51.90	1.82	35.39	0.10	242.98	0.55
<i>Pseudachorutes parvulus</i> 小拟亚蛸	9.44	0.12	4.72	0.17	0.00	0.00	14.15	0.03
<i>Pseudachorutes sp1</i> 拟亚蛸1 种	84.93	1.12	0.00	0.00	7.08	0.02	92.00	0.21
<i>Pseudachorutes sp2</i> 拟亚蛸1 种	0.00	0.00	4.72	0.17	51.90	0.15	56.62	0.13
<i>Pisawaensis</i> 依撒瓦拟亚蛸	18.87	0.25	4.72	0.17	21.23	0.06	44.82	0.10
<i>Paranura formosana</i> 台北副蛸	47.18	0.62	0.00	0.00	0.00	0.00	47.18	0.11
<i>Paranura sp1</i> 副蛸1 种	37.74	0.50	0.00	0.00	7.08	0.02	44.82	0.10
<i>Paranura sp2</i> 副蛸1 种	4.72	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	4.72	0.01
<i>Crossodontina koreana</i> 韩国颚毛蛸	4.72	0.06	75.49	2.65	0.00	0.00	80.21	0.18
<i>C.alatoserrata</i> 锯齿颚毛蛸	18.87	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	18.87	0.04
<i>Crossodontina sp</i> 颚毛蛸1 种	33.03	0.43	0.00	0.00	0.00	0.00	33.03	0.07
<i>Friesea polla</i> 波兰奇刺蛸	150.98	1.99	51.90	1.82	219.39	0.65	422.27	0.95
<i>F.japonica</i> 日本奇刺蛸	0.00	0.00	0.00	0.00	70.77	0.21	70.77	0.16
<i>Vitronura sp</i> 玻蛸1 种	0.00	0.00	9.44	0.33	21.23	0.06	30.67	0.07
<i>Lobella roseola</i> 红色叶蛸	23.59	0.31	0.00	0.00	54.26	0.16	77.85	0.18
<i>L.musangensis</i> 马赛叶蛸	0.00	0.00	14.15	0.50	40.10	0.12	54.26	0.12
<i>L.hirtella</i> 多毛叶蛸	14.15	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	14.15	0.03
<i>Odontella sp</i> 具齿蛸1 种	0.00	0.00	47.18	1.66	84.93	0.25	132.11	0.30
<i>Odontella ciconia</i> 鹤具齿蛸	23.59	0.31	0.00	0.00	0.00	0.00	23.59	0.05
<i>Brachystomella stachi</i> 斯氏短吻蛸	28.31	0.37	66.05	2.32	35.39	0.10	129.75	0.29
<i>Hypogastrura denticulate</i> 具齿球角蛸	16.51	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00	16.51	0.04
<i>H.liguladorsi</i> 三刺球角蛸	84.93	1.12	84.93	2.98	28.31	0.08	198.16	0.45
<i>H.xiao</i> 萧氏球角蛸	28.31	0.37	23.59	0.83	117.95	0.35	169.85	0.38
<i>H.yosii</i> 吉井球角蛸	0.00	0.00	4.72	0.17	0.00	0.00	4.72	0.01
<i>Hypogastrura sp1</i> 球角蛸1 种	23.59	0.31	0.00	0.00	7.08	0.02	30.67	0.07
<i>Hypogastrura sp2</i> 球角蛸1 种	9.44	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	9.44	0.02

<i>Xenylla sp</i> 奇跳1种	4.72	0.06	80.21	2.81	4.72	0.01	89.64	0.20
<i>Proissotoma huadongensis</i> 华东原等蚧	4.72	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	4.72	0.01
<i>P.minima</i> 小原等蚧	0.00	0.00	33.03	1.16	0.00	0.00	33.03	0.07
<i>Folsomia octoculata</i> 八眼符蚧	14.15	0.19	14.15	0.50	205.24	0.61	233.55	0.53
<i>F. minipunctata</i> 小点符蚧	0.00	0.00	4.72	0.17	70.77	0.21	75.49	0.17
<i>Folsomia onychinurus</i> 类符蚧	273.65	3.60	9.44	0.33	549.66	1.63	832.74	1.88
<i>Isotomiella minor</i> 微小等蚧	905.87	11.93	188.72	6.62	960.13	2.84	2054.73	4.64
<i>Fosomides parvulus</i> 小裔符蚧	132.11	1.74	467.09	16.39	24269.87	71.82	24869.07	56.22
<i>Cryptopygus thermophilus</i> 嗜温隐蚧	0.00	0.00	56.62	1.99	7.08	0.02	63.69	0.14
<i>Heteromurus tenuicornis</i> 细角异蚧	259.50	3.42	37.74	1.32	0.00	0.00	297.24	0.67
<i>Pseudosinella tridenfera</i> 三刺拟裸长角蚧	1929.70	25.41	259.50	9.11	759.61	2.25	2948.81	6.67
<i>P.changdoensis</i> 长岛拟裸长角蚧	23.59	0.31	0.00	0.00	7.08	0.02	30.67	0.07
<i>P.petterseni</i> 皮特森拟裸长角蚧	9.44	0.12	9.44	0.33	21.23	0.06	40.10	0.09
<i>P.caoi</i> 曹氏拟裸长角蚧	14.15	0.19	37.74	1.32	212.31	0.63	264.21	0.60
<i>P.grinnellia</i> 格瑞尼拟裸长角蚧	830.38	10.94	0.00	0.00	56.62	0.17	887.00	2.01
<i>Pseudosinella sp</i> 拟裸长角蚧1种	4.72	0.06	202.88	7.12	129.75	0.38	337.34	0.76
<i>Lepidocyrtus lepidornatus</i> 多鳞鳞长蚧	42.46	0.56	0.00	0.00	0.00	0.00	42.46	0.10
<i>L.scaber</i> 粗糙鳞长蚧	4.72	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	4.72	0.01
<i>Lepidocyrtus sp</i> 鳞长蚧1种	9.44	0.12	28.31	0.99	0.00	0.00	37.74	0.09
<i>L.fimetarius</i> 嗜粪鳞长蚧	0.00	0.00	56.62	1.99	0.00	0.00	56.62	0.13
<i>Entomobrya intermedia</i> 居中长蚧	160.42	2.11	89.64	3.15	0.00	0.00	250.06	0.57
<i>E.griseolivata</i> 灰橄榄长蚧	0.00	0.00	259.50	9.11	0.00	0.00	259.50	0.59
<i>E.marginata</i> 缘长蚧	0.00	0.00	0.00	0.00	33.03	0.10	33.03	0.07
<i>E.tokunagai</i> 图库拉长蚧	37.74	0.50	4.72	0.17	0.00	0.00	42.46	0.10
<i>Homidia socia</i> 组合刺齿蚧	117.95	1.55	37.74	1.32	0.00	0.00	155.70	0.35
<i>H.sauteri</i> 少氏刺齿蚧	23.59	0.31	9.44	0.33	0.00	0.00	33.03	0.07
<i>Homidia sp</i> 刺齿蚧种	155.70	2.05	0.00	0.00	0.00	0.00	155.70	0.35
<i>Acanthocyrtus bicolor</i> 二色刺蚧	18.87	0.25	4.72	0.17	0.00	0.00	23.59	0.05
<i>A.sp</i> 刺蚧1种	4.72	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	4.72	0.01
<i>Sinella sineocula</i> 无眼裸长蚧	23.59	0.31	0.00	0.00	44.82	0.13	68.41	0.15
<i>S.coeca</i> 盲囊裸长蚧	23.59	0.31	0.00	0.00	0.00	0.00	23.59	0.05
<i>S.humicola</i> 土居裸长蚧	0.00	0.00	4.72	0.17	9.44	0.03	14.15	0.03
<i>Sinella sp</i> 裸长蚧1种	0.00	0.00	0.00	0.00	44.82	0.13	44.82	0.10
<i>Willowsia formosana</i> 台北柳蚧	4.72	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	4.72	0.01
<i>Dicranocentrus indicus</i> 印度六长蚧	0.00	0.00	4.72	0.17	0.00	0.00	4.72	0.01
<i>Tomocerus ocreatus</i> 鞘鳞蚧	0.00	0.00	4.72	0.17	0.00	0.00	4.72	0.01
<i>Cyphoderus assimilis</i> 似驼蚧	9.44	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	9.44	0.02
<i>C.hydyi</i> 何德驼蚧	9.44	0.12	9.44	0.33	0.00	0.00	18.87	0.04
<i>Callyntrura longicornis</i> 长角丽蚧	80.21	1.06	0.00	0.00	0.00	0.00	80.21	0.18
<i>C.sp</i> 丽蚧1种	28.31	0.37	51.90	1.82	0.00	0.00	80.21	0.18
<i>Salina celebensis</i> 加勒比盐长蚧	14.15	0.19	42.46	1.49	0.00	0.00	56.62	0.13
<i>S. termitum</i> 钻木盐长蚧	0.00	0.00	23.59	0.83	0.00	0.00	23.59	0.05
<i>Neelides minutus</i> 微小短角蚧	14.15	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	14.15	0.03
<i>Neelus murinus</i> 鼠短角蚧	56.62	0.75	4.72	0.17	56.62	0.17	117.95	0.27

<i>Spyrotheca multifasciata</i> 多带针圆蚧	0.00	0.00	0.00	0.00	42.46	0.13	42.46	0.10
<i>Sphaeridia spinifer</i> 刺球圆蚧	0.00	0.00	0.00	0.00	47.18	0.14	47.18	0.11
<i>S. pumilis</i> 短足球圆蚧	0.00	0.00	4.72	0.17	0.00	0.00	4.72	0.01
<i>S. asiatica</i> 亚洲球圆蚧	28.31	0.37	0.00	0.00	0.00	0.00	28.31	0.06
<i>Sphaeridia sp1</i> 球圆蚧1 种	0.00	0.00	0.00	0.00	30.67	0.09	30.67	0.07
<i>Sphaeridia sp2</i> 球圆蚧1 种	0.00	0.00	0.00	0.00	11.80	0.03	11.80	0.03
<i>Sminthurinus pekinensis</i> 北京附圆蚧	0.00	0.00	0.00	0.00	11.80	0.03	11.80	0.03
<i>S. pallescens</i> 白附圆蚧	0.00	0.00	0.00	0.00	21.23	0.06	21.23	0.05
<i>S. orientalis</i> 东方附圆蚧	70.77	0.93	0.00	0.00	0.00	0.00	70.77	0.16
<i>Lipothrix sp</i> 无毛圆蚧	14.15	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	14.15	0.03
<i>Yossides chinensis</i> 中国吉圆蚧	146.26	1.93	0.00	0.00	0.00	0.00	146.26	0.33
<i>Sminthurus maculates</i> 斑圆蚧	9.44	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	9.44	0.02
<i>Arrhopalites sp</i> 齿棘圆蚧1 种	4.72	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	4.72	0.01
<i>Pairinus prodigiosus</i> 奇异铲圆蚧	51.90	0.68	42.46	1.49	0.00	0.00	94.36	0.21

各林型群落组成的差异，一般反映在仅见种的多少上，若一个群落仅见种愈多，可以说该生境群落组成成分愈独特，与其它群落组成差异明显。尖峰岭 3 类林型中有 18 种共有种，位于海拔 820 m 的山地雨林的仅见种最多，有 23 种，其次是半落叶季雨林，仅见种有 10 种，常绿季雨林仅见种为 9 种。群落之间组成成分的相似或相异程度，可采用 Sorenson 相似性系数： $S_2=2C/(A+B)$ 进行定量测定，计算结果由图 2 表明，常绿季雨林与山地雨林中的相似性最高，为 0.55，达到中等相似水平，说明植被组成对土壤跳虫的群落组成影响很大。其次是常绿季雨林和半落叶季雨林也达到中等相似水平，这与两个群落都位于低海拔有关。山地各垂直带生境条件是逐渐过渡的，导致相邻群落相似性较大，生境不相连的山地雨林和半落叶季雨林群落的相似性系数最小。

表 3 尖峰岭不同林型和不同季节土壤跳虫种类、个体数和多样性的差异

Table 3 F-values of two factors ANOVA analysis on effects of sites (JFE, JFM and JFS) and seasons on species and individual number of soil Collembola in Jianfengling

	Df	S	N	DG	H'
site	2	7.20**	3.1ns	0.60ns	2.15ns
season	3	1.84ns	2.2ns		
site*season	6	2.57*	2.7*		

注：*** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05, ns > 0.05

S: 类群数, N: 个体数, DG: 密度-类群指数, H' : 香农-维纳多样性指数

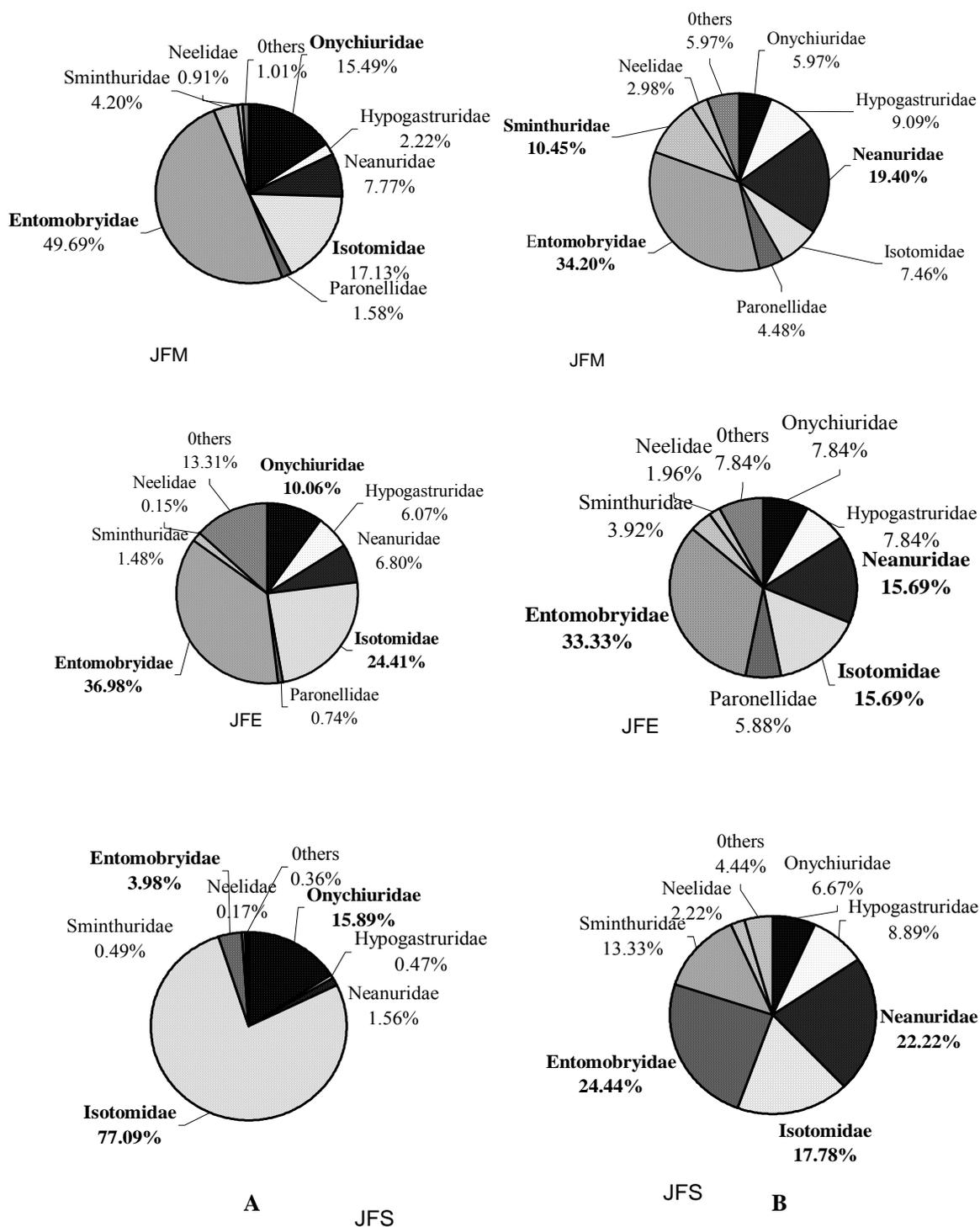


图 1 尖峰岭 3 类林地土壤跳虫数量和种类数的百分比

Fig. 1 The percentage of individual (A) and species number (B) of soil Collembola in three vegetation types in Jianfengling

山地雨林 JFM	0.45	
常绿季雨林 JFE	0.52	0.55
	半落叶季雨林 JFS	山地雨林 JFM

图 2 尖峰岭 3 类林地土壤跳虫群落的相似性比较

Fig. 2 Similarity of soil Collembola community in three vegetation types in Jianfengling

1. 1. 2. 2 不同林型土壤跳虫的多样性

用物种丰富度指数、香农-维纳多样性指数、均匀性指数、优势度指数和密度一类群指数对 3 类林地跳虫的物种多样性进行分析比较，多样性指数列于表 4。从表可知，半落叶季雨林跳虫种类的优势度最高，均匀性最低，这说明该生境跳虫的个体数在种间分布最不均匀，因此该生境的种类丰富度和多样性指数都是 3 林地中最低的。常绿季雨林的均匀性最高，因此其多样性指数高于山地雨林，但其种类丰富度却低于后者。由于多样性指数包含种类数和种类分布均匀性 2 种成分，在此应是高的均匀性起了关键作用。应用土壤动物群落多样性分析的密度一类群指数(DG)对跳虫 3 个群落进行计算，结果表明，山地雨林的 DG 指数最高，常绿季雨林次之。综合以上分析，3 林地土壤跳虫物种多样性由高到低的顺序是山地雨林>常绿季雨林>半落叶季雨林。

表 4 尖峰岭 3 类林地土壤跳虫群落的多样性的比较

Table 4 The comparison of community diversity of soil Collembola in three vegetation types in Jianfengling

植被类型	种数 number of species	种类丰富度 Margalef richness index	香农-维纳指数 Shannon Wiener index	均匀度指数 Pielou evenness index	优势度指数 Simpson index	密度一类群指数 density-group index
JFM	66	8.76	2.94	0.70	0.10	21.25
JFE	51	7.67	3.28	0.83	0.05	12.34
JFS	45	5.17	1.16	0.31	0.53	10.35

1. 1. 3 跳虫的季节变化

1. 1. 3. 1 种类和数量的变化

热带雨林土壤跳虫的种类和数量的总的变化趋势是雨季高于旱季，但在不同海拔的林型中变化是复杂的。从物种丰富度和密度来看，常绿季雨林和山地雨林的物种数和密度变化一致，春、夏季增加，其中，山地雨林在春季最高，其余季

节变化不大；常绿季雨林从春季开始增加，高峰在夏季。半落叶季雨林的种类在秋冬较多，春、夏季减少，密度的四季变化非常明显，在四季的分布极不均衡，冬季出现大爆发，密度从秋季的 1210.18 只/m² 增加到 27841.47 只/m²，春夏季又大幅度减少，四季差异显著 (P<0.01)。

1. 1. 3. 2 优势种类的季节变化

优势种类的个体数量在各林型中分布不均匀，而且季节变化也很大。三刺拟裸长角蚧主要在半落叶季雨林的秋季，山地雨林的春、秋季占优势，而在常绿季雨林并不成为优势种；小裔符蚧在半落叶季雨林的冬、夏季占绝对优势，秋季却很少，常绿季雨林在春、夏季，占优势，冬季没有出现。小裔符蚧只在山地雨林的夏季，常绿季雨林的秋季成为优势种，因此，不同林型不同季节土壤跳虫的优势种类不同。(表 5)

表 5 尖峰岭土壤跳虫群落优势种的季节变化

Table 5 Seasonal changes of dominant species of soil Collembola in three vegetation types in Jiangfengling

季节	半落叶季雨林(JFS)	常绿季雨林(JFE)	山地雨林(JFM)
秋 Oct.03	<i>Pseudosinella tridenfera</i> 三刺拟裸长角蚧	<i>Isotomomiella minor</i> 微小等蚧	<i>Pseudosinella tridenfera</i> 三刺拟裸长角蚧
冬 Jan.o4	<i>Fosomides parvulus</i> 小裔符蚧	<i>Xenylla sp</i> 奇蚧1 种	<i>Pseudosinella grinnellia</i> 格瑞尼拟裸长角蚧
春 Apr.04	<i>Onychiurus yodai</i> 依田氏棘蚧	<i>Fosomides parvulus</i> 小裔符蚧	<i>Pseudosinella tridenfera</i> 三刺拟裸长角蚧
夏 Jul.04	<i>Fosomides parvulus</i> 小裔符蚧	<i>Fosomides parvulus</i> 小裔符蚧	<i>Isotomomiella minor</i> 微小等蚧

表 6 尖峰岭 3 类林地土壤跳虫群落多样性的季节变化

Table 6 Seasonal changes of diversity indices of soil Collembola communities in three vegetation types in Jianfengling

	半落叶季雨林(JFS)				常绿季雨林(JFE)				山地雨林(JFM)			
	Oct.03	Jan.o4	Apr.04	Jul.04	Oct.03	Jan.04	Apr.04	Jul.04	Oct.03	Jan.04	Apr.04	Jul.04
时间 time												
种数 species number	28	27	26	20	25	14	23	35	34	32	47	31
物种丰富度 DMg	5.23	3.14	3.85	3.46	5.99	2.98	4.08	5.88	5.80	5.37	7.09	5.46
香农-维纳指数 H'	2.75	0.70	2.07	1.77	2.88	2.37	2.28	2.94	2.63	2.80	2.64	1.90
密度-类群指数 DG	7.04	7.88	7.12	2.04	3.23	1.27	4.70	10.81	5.88	6.09	16.44	5.48
优势度指数 C	0.08	0.68	0.21	0.59	0.08	0.11	0.16	0.07	0.14	0.09	0.13	0.08
均匀性指数 E	0.82	0.21	0.67	0.30	0.89	0.87	0.72	0.83	0.74	0.81	0.68	0.55

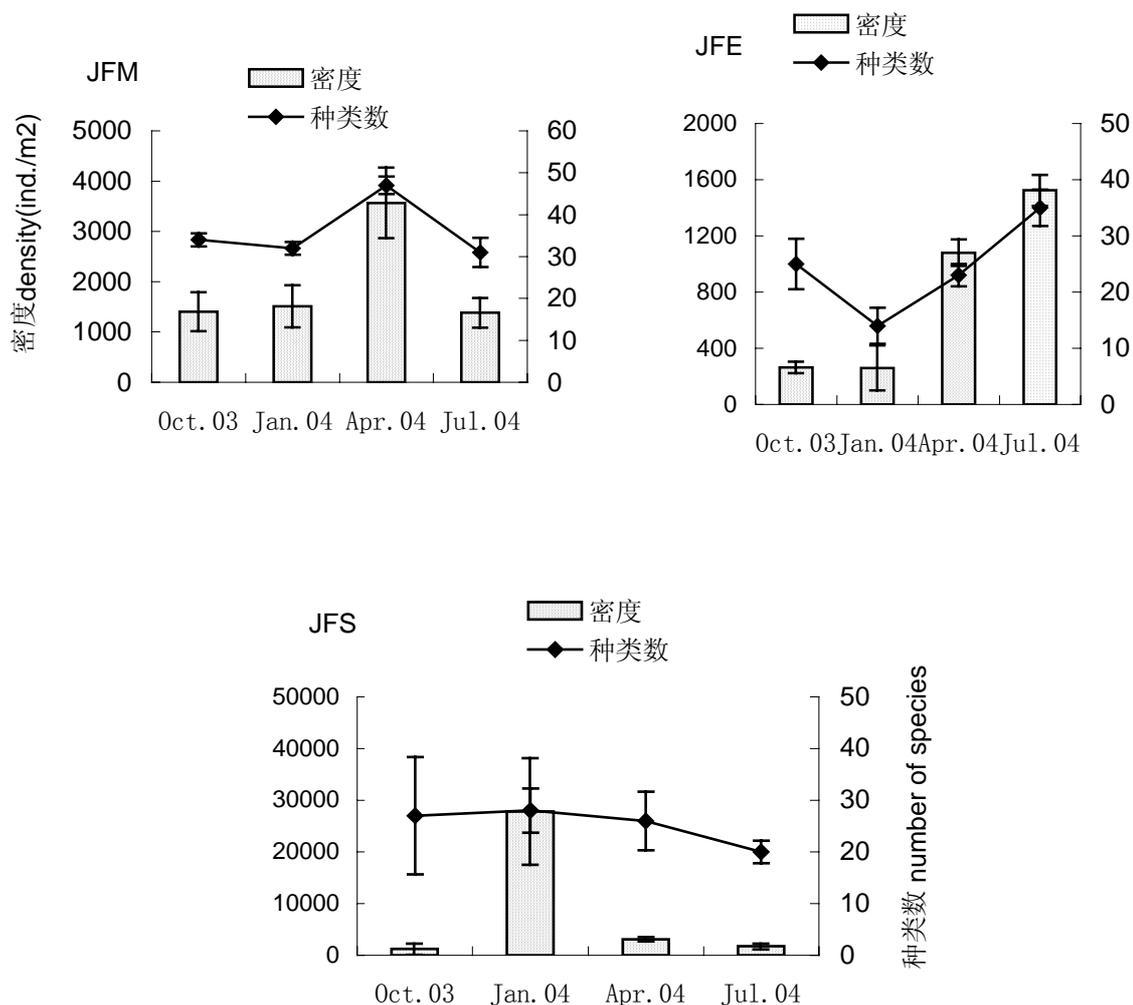


图 3 尖峰岭 3 类林地跳虫密度和种类数的季节变化

Fig. 3 Seasonal changes of density and number of species of Collembola in three vegetation types in Jianfengling

1. 1. 1. 3 土壤跳虫多样性的季节变化

多样性指数的变化比物种数和密度的季节变化更复杂，同样，它并不简单地随物种个数和个体数量的增加而增加，相反，有时因个体数的大量增加并集中在少数优势类群而下降。

半落叶季雨林均匀性在四季变化明显，物种数和均匀性指数都是在秋季最高，因此其多样性指数 H' 也在秋季最高；冬季的个体数量增加很多，密度一类群指数 DG 也相应增高，但个体数都集中在少数种类，优势度指数增大，均匀性降低， H' 则降低。该林地多样性的变化趋势是：冬季 > 春季 > 秋季 > 夏季。常绿季雨林个体数在四季的分布比较均衡，因此四季的均匀性都较高，且变化不明

显,夏季的均匀性较差,但物种数最多,所以 H' 值和 DG 值都最高,其变化趋势可以总结为夏季>春季>秋季>冬季。同样,山地雨林各季节的均匀性都比较好,春季的物种丰富度最高,其 DG 值也增加, H' 则在冬季因均匀性好而提高,其变化趋势是春>冬季>夏>秋季。

以上分析表明,在不同的林型、不同季节,应用不同的多样性指标,其结果并不完全一致。但综合分析可以看出,热带雨林土壤跳虫的多样性在冬、春季较高。

1.2 亚热带常绿阔叶林土壤跳虫的多样性

1. 2. 1 跳虫群落的组成

天童常绿阔叶林一年的调查,共获得土壤跳虫 7920 只,平均密度为 $9453.49 \pm 10376.87(\text{ind./m}^2)$ 。经统计有 56 种,34 属,11 科(表 7),其中优势种是小点符跳(*Folsomia minipunctata*)和微小等跳(*Isotomiella minor*),占个体数总数的 50.6%,常见种有 10 种,分别为日本奇刺跳(*Friesea japonica*)、杭州棘跳(*Onychiurus hangchowensis*)、棘跳 1 种(*Onychiurus sp*)吉井氏土跳(*Tullbergia yosii*)、三刺球角跳(*Hypogastrura liguladorsi*)、洞眼球角跳(*H.trybomi*)、八眼符跳(*Folsomia octoculata*)、类符跳(*Folsomia onychiurina*)、拟齿毛德跳(*Desoria pseudosetispinosea*)、三刺拟裸长角跳(*Pseudosinella tridentifera*),占个体数总数的 41.91%。优势种与常见种类共 12 种,占种类总数的 21.42%,而数量共占个体总数的 92.51%,构成天童常绿阔叶林土壤跳虫的基本群。优势种和常见种主要集中在等节跳科、棘跳科、球角跳科和疣跳科,稀有种共 44 种,占种类总数的 78.57%,隶属于 7 个科。

从个体数量看,等节跳科占绝对优势,其个体数量占总数的 68.32%,其次是棘跳科,占总数的 17.92%。从种类看,等节跳科有 13 种,占种类总数的 23.21%。疣跳科的种类也较多,共 12 种,占总数的 21.43%。因此,等节跳成为天童常绿阔叶林的优势科(图 3),而疣跳科和棘跳科是种类和数量较多的常见科。

1. 2. 2 跳虫的季节变化

1. 2. 2. 1 种类和数量的变化

天童常绿阔叶林跳虫种类和数量的四季变化是基本一致的,一年有两个高峰,分别在冬季和夏季。秋季物种贫乏,种类最少;冬季个体数量和种类最多。春季数量大幅度减少,是四季的低谷;夏季数量和种类又回升,成为四季的第二个高峰。因此,其种类和个体数量的四季表现为冬季>夏季>秋季>春季的动态变化(图 4)。

表 7 天童常绿阔叶林土壤跳虫的组成和密度 (只/米²)

Table 7 The species composition and density (ind./m²) of soil Collembola of evergreen broadleaf forest in Tiantong

种类 Species	密度(ind./m ²)				总密度 Total (ind./m ²)	占总数 百分比 %	优势度 Do
	春	夏	秋	冬			
Neanuridae							
<i>Crossdonthina tiantongshanana</i> 天童颚毛蚧	14.15	0.00	58.98	94.36	167.49	0.44	+
<i>Neanura sp</i> 疣蚧1种	0.00	0.00	4.72	37.74	42.46	0.11	+
<i>Lobella sp</i> 叶蚧1种	0.00	61.34	0.00	28.31	89.64	0.24	+
<i>Vitronura luzonica</i> 玻蚧1种	9.44	0.00	0.00	56.62	66.05	0.18	+
<i>Paranura formosana</i> 台北副蚧	14.15	75.49	0.00	4.72	94.36	0.25	+
<i>Paranura sp</i> 副蚧跳1种	0.00	103.80	0.00	14.15	117.95	0.31	+
<i>Pseudachorutes simplex</i> 简拟亚蚧	9.44	0.00	0.00	0.00	9.44	0.03	+
<i>P. hitakamiensis</i> 西塔卡密拟亚蚧	0.00	0.00	47.18	14.15	61.34	0.16	+
<i>P. longistea</i> 长毛拟亚蚧	0.00	42.46	0.00	0.00	42.46	0.11	+
<i>Pseudachorutes sp</i> 拟亚蚧1种	14.15	268.93	0.00	9.44	292.52	0.78	+
<i>Friesea japonica</i> 日本奇刺蚧	108.52	287.80	179.29	372.73	948.34	2.52	++
<i>Falaslcella</i> 翼胞奇刺蚧	4.72	0.00	0.00	127.39	132.11	0.35	+
						5.48	
Hypogastruridae							
<i>Hypogastrura liguladorsi</i> 三刺球角蚧	70.77	127.39	155.70	240.62	594.48	1.58	++
<i>H. duplicispinosa</i> 四刺球角蚧	75.49	0.00	0.00	4.72	80.21	0.21	+
<i>H. trybomi</i> 洞眼球角蚧	56.62	42.46	0.00	415.19	514.27	1.36	++
<i>H. denticulata</i> 具齿球角蚧	33.03	0.00	0.00	0.00	33.03	0.09	+
<i>Hypogastrura sp</i> 球角跳1种	0.00	56.62	0.00	99.08	155.70	0.41	+
						3.66	
Onychiuridae							
<i>Onychiurus hangchowensis</i> 杭州棘蚧	193.44	56.62	429.35	1000.24	1679.64	4.46	++
<i>Onychiurus sp</i> 棘蚧1种	94.36	1198.40	66.05	56.62	1415.43	3.76	++
<i>Tullbergia yosii</i> 吉井氏土蚧	37.74	1821.18	4.72	1792.88	3656.52	9.70	++
						17.92	
Odontellidae							
<i>Odontell biwonensis</i>	0.00	0.00	0.00	4.72	4.72	0.01	+
<i>Odontella yinae</i> 尹氏具齿蚧	0.00	23.59	0.00	42.46	66.05	0.18	+
<i>O. similis</i> 似具齿蚧	0.00	14.15	0.00	0.00	14.15	0.04	+
<i>Odontella sp</i> 具齿蚧1种	4.72	0.00	9.44	37.74	51.90	0.14	+
						0.36	
Brachystomellidae							
<i>Brachystomella stachi</i> 斯氏短吻蚧	9.44	0.00	0.00	0.00	9.44	0.03	
Isotomidae							
<i>Folsomia minipunctata</i> 小点符蚧	1151.21	1556.97	3203.59	8643.55	14555.32	38.63	+++
<i>Folsomia diplophthalma</i> 二眼符蚧	4.72	0.00	4.72	0.00	9.44	0.03	+

<i>Isotomiella minor</i> 微小等蜱	287.80	2510.03	882.28	703.00	4383.11	11.63	+++
<i>Folsomia octoculata</i> 八眼符蜱	452.94	2415.66	103.80	688.84	3661.24	9.72	++
<i>Folsomia onychiurina</i> 类符蜱	217.03	1111.11	18.87	9.44	1356.45	3.60	++
<i>Folsomides parvulus</i> 小裔符蜱		0.00	7.08	0.00	7.08	0.02	+
<i>Desoria pseudosetispinosea</i> 拟齿毛德蜱	94.36	1198.40	0.00	42.46	1335.22	3.54	++
<i>D. trispinata</i> 虎斑德蜱		0.00	18.87	174.57	193.44	0.51	+
<i>Isotoma nishihirai</i> 大等节蜱	4.72	0.00	0.00	9.44	14.15	0.04	+
<i>I. spinicauda</i> 刺等节蜱	0.00	0.00	4.72	108.52	113.23	0.30	+
<i>Cryptopygus sp</i> 隐蜱 1 种	14.15	0.00	0.00	9.44	23.59	0.06	+
<i>Tetracanthella sylvatica</i> 树林四刺蜱		75.49	0.00	9.44	84.93	0.23	+
<i>Isotomodes sp</i> 似等蜱1 种	0.00	4.72	0.00	0.00	4.72	0.01	+
						68.32	
Entomobryidae							
<i>Entomobrya intermedia</i> 居中长蜱	0.00	226.47	0.00	0.00	226.47	0.60	+
<i>E. griseolivata</i> 灰橄榄长蜱	0.00	33.03	0.00	0.00	33.03	0.09	+
<i>Homidia sauteri</i> 少氏刺齿蜱	0.00	14.15	0.00	0.00	14.15	0.04	+
<i>Sinella curviseta</i> 曲毛裸长蜱	0.00	37.74	0.00	14.15	51.90	0.14	+
<i>S. sineocula</i> 无眼裸长蜱	9.44	9.44	0.00	4.72	23.59	0.06	+
<i>Lepidocyrtus sp</i> 鳞长蜱	0.00	0.00	0.00	61.34	61.34	0.16	+
<i>Pseudosinella tridentifera</i> 三刺拟裸长角蜱	75.49	452.94	37.74	61.34	627.51	1.67	++
<i>Pseudosinella sp</i> 拟裸长角蜱1 种	0.00	70.77	0.00	0.00	70.77	0.19	+
						2.94	
Oncopoduridae							
<i>Oncopodura crassicornis</i> 厚角阔蜱	4.72	56.62	0.00	0.00	61.34	0.16	+
Tomoceridae							
<i>Tomocerus violaceus</i> 紫鳞蜱	61.34	70.77	0.00	0.00	132.11	0.35	+
Sminthuridae							
<i>Sphaeridia asiatica</i> 亚洲球圆蜱	61.34	0.00	14.15	18.87	94.36	0.25	+
<i>S. pumilis</i> 短足球圆蜱	0.00	28.31	9.44	0.00	37.74	0.10	+
<i>Sphyrotheca sp</i> 针圆蜱1 种	0.00	4.72	0.00	0.00	4.72	0.01	+
<i>Arrhopalites acanthophthalmus</i> 多刺齿棘圆蜱	0.00	14.15	4.72	0.00	18.87	0.05	+
<i>Papirinus sp</i> 铲圆蜱1 种	9.44	0.00	0.00	0.00	9.44	0.03	+
<i>Sminthurinus pallescens</i> 白附圆蜱	0.00	0.00	0.00	14.15	14.15	0.04	+
<i>Dicyrtoma grinbergi</i> 格瑞贝膜羽圆蜱	0.00	0.00	4.72	0.00	4.72	0.01	+
						0.49	
Neelidae							
<i>Neelus murinus</i> 鼠短角蜱	75.49	0.00	14.15	23.59	113.23	0.30	+
Σ 总数(ind./m ²)	3274.36	14071.71	5284.27	15050.72	37681.06		
类群数 Σ56	31.00	33.00	23.00	37.00			

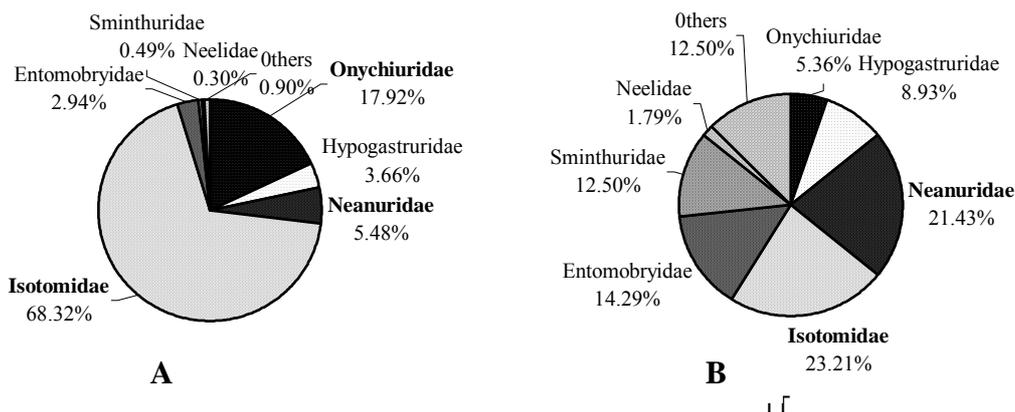


图 3 天童常绿阔叶林土壤跳虫个体数量和种类的百分比
 Fig 3 The percentage of individual (A) and species number (B) of soil Collembola of evergreen broadleaf forest in Tiantong.

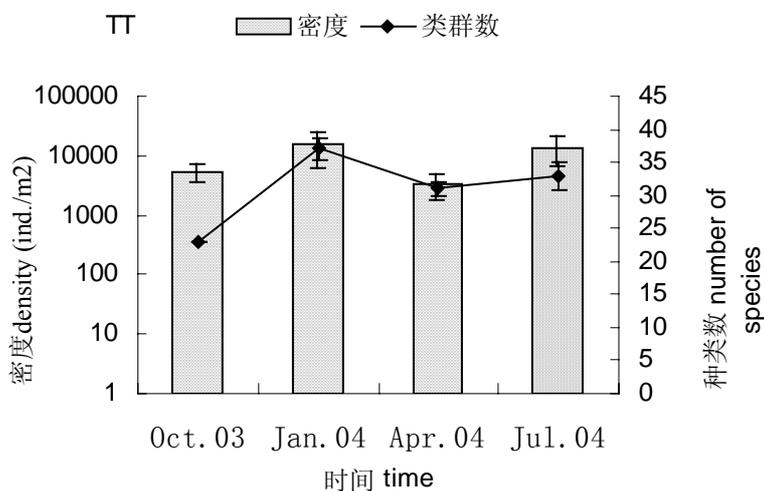


图 4 天童常绿阔叶林土壤跳虫种类和密度的季节变化
 Fig. 4 Seasonal changes of density and species number of soil Collembola of evergreen broadleaf forest in Tiantong.

1. 2. 2. 2 天童土壤跳虫群落优势种类的变化

天童常绿阔叶林的优势种是小点符跳和微小等跳，两种在四季的数量都较多，其中小点符跳占个体总数的 38.63%，除夏季微小等跳在所有种类中数量最多外，其余 3 个季节都是小点符跳占绝对优势。

1. 2. 3 天童土壤跳虫群落多样性的变化

对天童跳虫群落多样性的季节变化的分析表明（表 8），种类丰富度的变化为：春季>冬季>秋季>夏季，但种类均匀性最高是在夏季，其次是冬季，与均匀性指数相一致，多样性指数 H' 也是在夏季最高，由于夏季和冬季跳虫的密度也较高，因此，两季的密度—类群指数 DG 值也高，通过以上多样性指标的分析，天童跳虫群落多样性的季节变化为：夏季>冬季>春季>秋季。

表 8 天童常绿阔叶林跳虫群落多样性的季节变化

Table 8 Seasonal changes of the diversity indices of Collembola communities of evergreen broadleaf forest in Tiantong

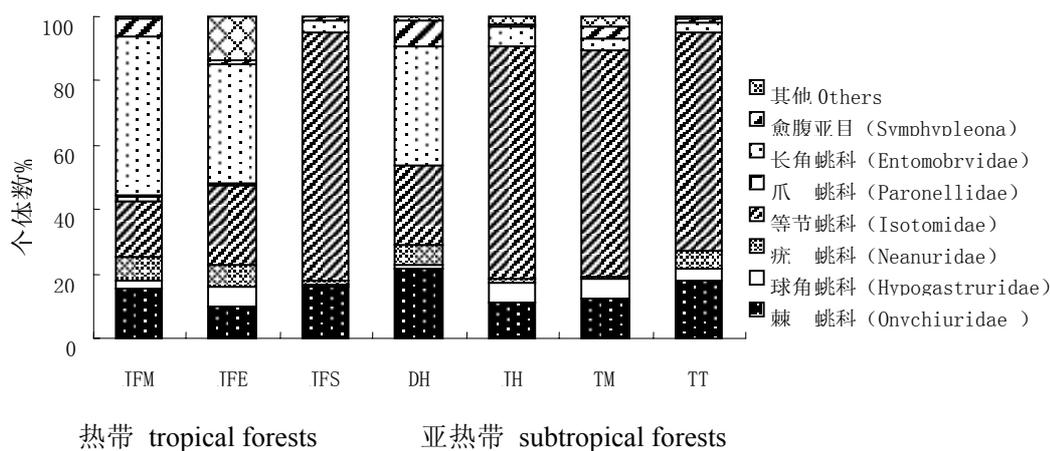
季节 Seasons	种类丰富度 Margalef richness index (DMg)	多样性指数 Shannon-Wiener Index (H')	均匀度 Evenness index (E)	优势度指数 Simpson dominance index (C)	密度-群指数 Density-roup Index DG
春季 (Apr.04)	4.58	1.18	0.33	0.02	4.31
夏季 (Jul.04)	4.01	2.97	0.82	0.22	10.12
秋季 (Oct.03)	3.13	1.09	0.34	0.17	2.23
冬季 (Jan.04)	4.46	2.02	0.56	0.04	9.74

1.3 热带、亚热带森林土壤跳虫的组成和多样性比较

海南热带林中，两类典型的热带雨林的跳虫种类和数量都是以长角蛭科为优势，并以山地雨林的数量和种类最高。而在半落叶季雨林，等节蛭科在群落中占优势。鼎湖山的调查显示，长角蛭科在南亚热带森林土壤跳虫群落中也占优势，但相对数量和种类较热带雨林低。

以往对中亚热带森林土壤跳虫的群落组成的研究表明，九华山(JH)和天目山(TM)的土壤跳虫都以等节蛭科的种类和数量最多，其个体数量占跳虫群落总数的70%以上。我们对天童山土壤跳虫群落的调查结果也显示，等节蛭科在中亚热带森林占优势（图5）。

热带雨林土壤跳虫的种类非常丰富，多样性较高。山地雨林有跳虫66种。以香农-维纳多样指数分析热带与亚热带森林土壤跳虫群落的多样性，结果表明热带常绿季雨林的多样性最高，其次是南亚热带鼎湖山，中亚热带森林的多样性较低，其中以九华山土壤跳虫群落的多样性最低（表9）。



JF:海南尖峰岭 DH: 广东鼎湖山 JH:安徽九华山 TM:浙江天目山 TT:浙江天童山

图 5 热带雨林与亚热带森林土壤跳虫的区系组成

Fig. 5 Collembola faunistic spectrum of the tropical rain and some subtropical forests

表 9 热带与亚热带森林土壤跳虫的群落多样性比较

Table 9 The comparison of the diversity of soil Collembola communities in the tropical and subtropical forests

	热带			亚热带		
	尖峰岭			鼎湖山	天童山	九华山
	半落叶季雨林	常绿季雨林	山地雨林	季风常绿阔叶林	常绿阔叶林	/
样品数 Samples number	240	240	240	240	240	392
样地海拔(m)Station altitude	100—120	250—280	800—820	290—310	330—350	170—1180
种类数 Number of species	45	52	66	41	56	/
多样性指数 Diversity index (H')	1.16	3.28	2.49	3.17	2.32	1.99
均匀性指数 Evenness index (E)	0.31	0.83	0.70	0.85	0.58	0.79
物种丰富度 Margalef richness index (DMg)	5.17	7.67	5.93	7.16	6.12	/
优势度指数 Dominance index (C)	0.54	0.11	0.11	0.06	0.19	0.22

1.4 环境因素对跳虫种类和数量的影响

根据尖峰岭和天童气象站的气象数据以及调查中测定的两样地的环境参数(附录 4),对热带、亚热带森林土壤跳虫的种类、密度与样地的降雨量、土壤温度和湿度的相关分析显示,亚热带森林环境因素对跳虫的种类和数量的影响更大,天童样地的跳虫密度和种类与土壤湿度显著相关($r=-0.89$, $p=0.031$; $r=0.95$, $p=0.77$);种类数与降雨量负相关($r=-0.85$, $P=0.087$)。热带雨林的跳虫密度与降雨量有一定关系($r=-0.59$, $p=0.37$),但与土壤湿度关系不大($r=-0.15$, $p=0.054$)(表 10)。

表 10 土壤跳虫与降雨量、土壤温度和湿度的相关分析

Table 10 The correlation analysis of the parameters of soil Collembola, with environmental factors in Jianfeng and Tiangtong

		降雨量		土壤温度		土壤湿度	
		r	p	r	p	r	p
尖峰岭	密度	-0.59	0.37	-0.36	0.046	-0.15	0.054
	种类	-0.46	0.46	0.18	0.28	0.48	0.33
天童山	密度	-0.36	0.19	-0.04	0.29	0.89	0.031
	种类	-0.85	0.087	-0.56	0.26	0.95	0.77

2. 热带、亚热带森林的原尾虫的多样性

2.1 群落组成

2.1.1 热带雨林原尾虫的群落组成

调查共获得原尾虫标本 393 只, 平均密度为 484.55 ± 376.48 (ind./m²), 经鉴定共计 17 种, 分别隶属于 3 科 7 属, 其中已知种 14 种, 未定种 3 种, 9 种为海南新记录。海南古蚘 (*Eosentomon hainanensis*) 和毛萼肯蚘 (*Kenyentulus ciliciocalyci*) 为优势种, 分别占总数的 36.17% 和 12.86%。稀有种有 5 种, 分别是天目巴蚘 (*Baculentulus tianmushanensis*)、软拟异蚘 (*Pseudansientomon. Molykos*)、粤新异蚘 (*Neanisentomon yuenicum*)、拟异蚘 *Pseudansientomon sp* 和异蚘 (*Neanisentomon sp*) 1 种, 其余 9 种为常见种。

3 类林型中半落叶季雨林的种类和数量最多, 15 种在该林地有分布, 占全部种类的 88.23%。常绿季雨林和山地雨林分别有 8 种, 但常绿季雨林的个体数最少, 仅占总数的 13.23%。

2.1.2 亚热带常绿阔叶林的原尾虫群落组成

天童常绿阔叶林中共获得原尾虫标本 262 只, 平均密度为 191.55 ± 131.54 (ind./m²), 经鉴定共计 7 种, 隶属于 2 科 3 属, 1 种未定名。天目巴蚘、樱花古蚘 (*Eosentomon sakura*) 和梅花拟异蚘 (*Pseudanisentomon meihwa*) 为优势种, 占总数的 96.18%。常见种一种, 即一种巴蚘属。稀有种有 3 种, 个体数量仅占总数的 1.42%。

2.2 热带、亚热带原尾虫群落相对丰度分析 (EBP-分析)

利用原尾虫群落物种数和个体数的相对丰富度, 可以比较群落类型的差异。根据群落物种数进行的群落相对丰度分析称 EBP-分析 I, 根据个体数进行的群落相对丰度分析称 EBP-分析 II (尹文英, 1999)。根据原尾虫的形态特征和系统关系, 主要分成三个类群, 即古蚘群(E), 槩蚘群(B)和始蚘群(P)。

对尖峰岭热带、鼎湖山南亚热带和天童中亚热带森林原尾虫的调查数据进行相对丰度的比较, 从图 5 可知三地的原尾虫群落都缺乏 P 群, 都由 EB 群构成。个体数百分比的 EBP 分析(I)表明, 尖峰岭的 E 群个体数目超过 50%, B 群在 20%, 形成 E 型; 鼎湖山的 E 群和 B 群都在 50% 上下, 形成 EB 型, 而天童的 B 群超过 50%, 则形成 B 型。

种类数百分比的 EBP 分析(II)显示, 尖峰岭和鼎湖山的结果与个体数百分比一致, 但天童原尾虫在种类组成上还是以古蚘群(E)为主, 其百分比在 60% 以上,

形成 E 型。

表 11 尖峰岭热带雨林原尾虫的种类组成和数量 (单位: 只)

Table 11 Species composition and individual numbers of Protura of the tropical rain forest in Jianfengling

种类(Species)	半落叶季雨林 (JFS)		常绿季雨林 (JFE)		山地雨林 (JFM)		三林型		优势度 (Do)
	个体数 (ind.)	百分 比(%)	个体数 (ind.)	百分 比(%)	个体数 (ind.)	百分 比(%)	个体数 (ind.)	百分 比(%)	
槩 科 蛭									
Berberentulidae									
1. 尖峰肯蛭									
<i>Kenyentulus</i>			12	23.08	27	29.36	39	9.47	++
<i>jianfengensis</i>									
2. 毛萼肯蛭									
<i>K.ciliciocalyci</i>	17	6.80	8	15.38	28	30.43	53	12.86	+++
3. 天目巴蛭									
<i>Baculentulus</i>	1	0.04					1	0.24	+
<i>tianmushanensis</i>									
华蛭科									
Sinentomidae									
4. 红华蛭									
<i>Sinentomon</i>	3	1.20			5	5.43	8	1.94	++
<i>erythranum</i>									
古蛭科									
Eosentomidae									
5. 海南古蛭									
<i>Eosentomon</i>	148	59.2	1	19.2			149	36.17	+++
<i>hainanensis</i>									
6. 西沙古蛭									
<i>E.xishaense</i>	2	0.80	1	1.92	6	6.52	9	6.55	++
7. 樱花古蛭									
<i>E.sakura</i>	3	1.20	4	7.70	4	7.68	11	2.67	++
8. 雁山古蛭									
<i>E.yanshanense</i>	2	0.80	5	9.62			7	1.70	++
9. 珠目古蛭									
<i>E.margarops</i>	3	1.20	12	23.08	4	4.35	19	4.61	++
10. 山居古蛭									
<i>E.shanum</i>			9	17.30			9	2.18	++
11. 热带古蛭									
<i>E.tropicum</i>	1	0.40			18	18.57	19	4.61	++
12. 古蛭 <i>E.sp</i>									
	25	0.10					25	6.07	++
13. 四毛异蛭									
	22	8.80					22	5.34	++

<i>Anisentomon</i>						
<i>quadrisetum</i>						
14. 异虱 1 种	3	1.20		3	0.73	+
<i>Anisentomon sp</i>						
15. 软拟异虱						
<i>Pseudansientomon.</i>	1	0.40		1	0.24	+
<i>molykos</i>						
16. 拟异虱						
<i>Pseudansientomon</i>	18	1.20		3	0.73	+
<i>sp</i>						
17. 粤新异虱						
<i>Neanisentomon</i>	1	0.40		1	0.24	+
<i>yuenicum</i>						
∑总数	250	52	92	393		
种类数	15	8	7	17		
密度 (ind./m ²)	912.41	184.01	304.32			

表 12 天童常绿阔叶林的原尾虫种类和数量(单位: 只)

Table 12 Species composition and individual numbers of Protura of evergreen broadleaf forest in Tiantong

种类 Species	个体数量 number of individual				总数 total	百分比 %	优势度 (Do)
	Apr.04	Jul.04	Oct.03	Jan.04			
槩虱科 Berberentulidae							
天目巴虱 <i>Baculentulus tianmushanensis</i>	6	73	39	51	169	64.50	+++
巴虱 1 种 <i>B. sp</i>	2	0	1	3	6	2.29	++
古科虱 Eosentomidae							
东方古虱 <i>Eosentomon orientalis</i>	0	0	1	0	1	0.38	+
樱花古虱 <i>E. sakura</i>	0	28	2	10	40	15.27	+++
短身古虱 <i>E. brevicorpusculum</i>	0	1	1	0	2	0.76	+
大眼古虱 <i>E. megaglenum</i>	0	0	0	1	1	0.38	+
梅花拟异虱 <i>Pseudanisentomon meihwa</i>	5	29	5	4	43	16.41	+++
∑总数	13	131	49	69	262		
密度 (ind./m ²)	61.34	370.84	138.71	509.55			
种类数	3	4	6	5	7		

2. 3 热带、亚热带原尾虫群落的季节变化

尖峰岭热带雨林的原尾虫群落的密度和种类数量的变化并不十分明显, 四季变化不大。总体来看, 密度和种类数量的变化基本一致, 秋、冬季高于春、秋季, 秋季开始增加, 在冬季有个小高峰, 春季数量最少。

天童亚热带森林的原尾虫群落的季节消长与热带雨林的的变化趋势不同, 密度

变化总的趋势是一年有两个高峰，分别在冬季和夏季，最高峰在夏季。数量在秋季有一个高峰，冬季减少，春季有个低谷，夏季略有回升（图 6）

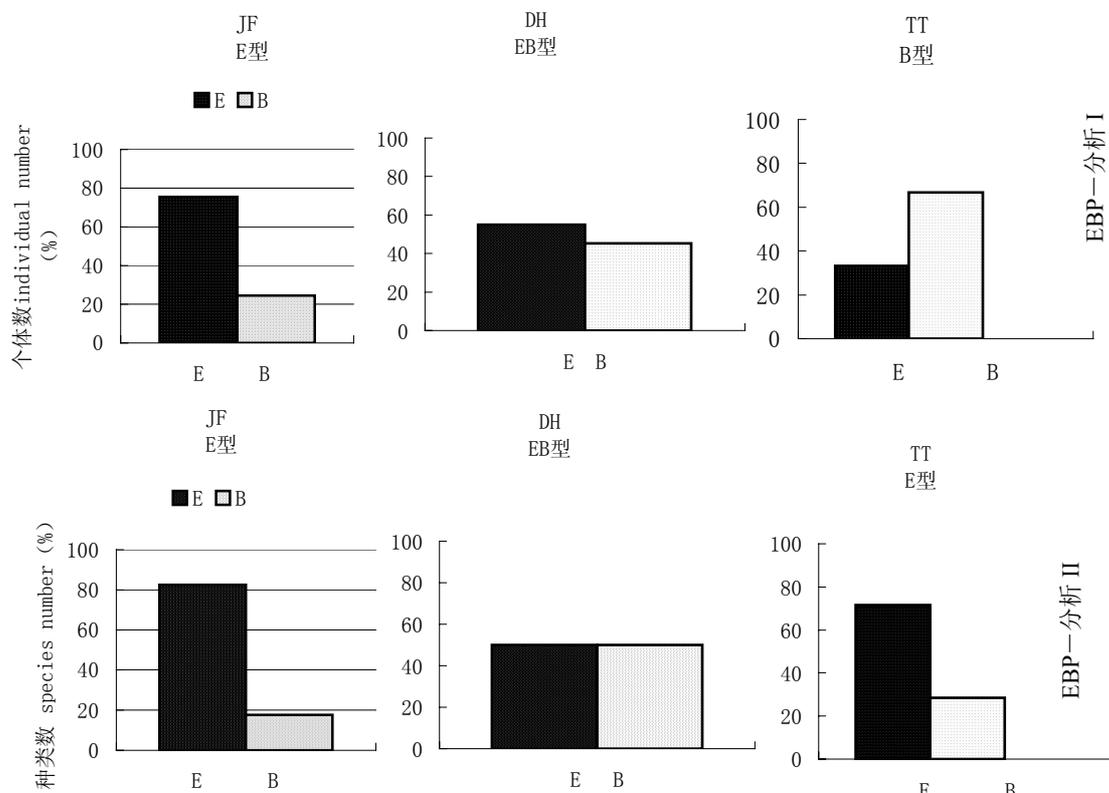


图 5 热带、亚热带森林原尾虫群落相对丰度比较

Fig. 5 The comparison of relative abundance of Protura communities in the tropical and subtropical forests

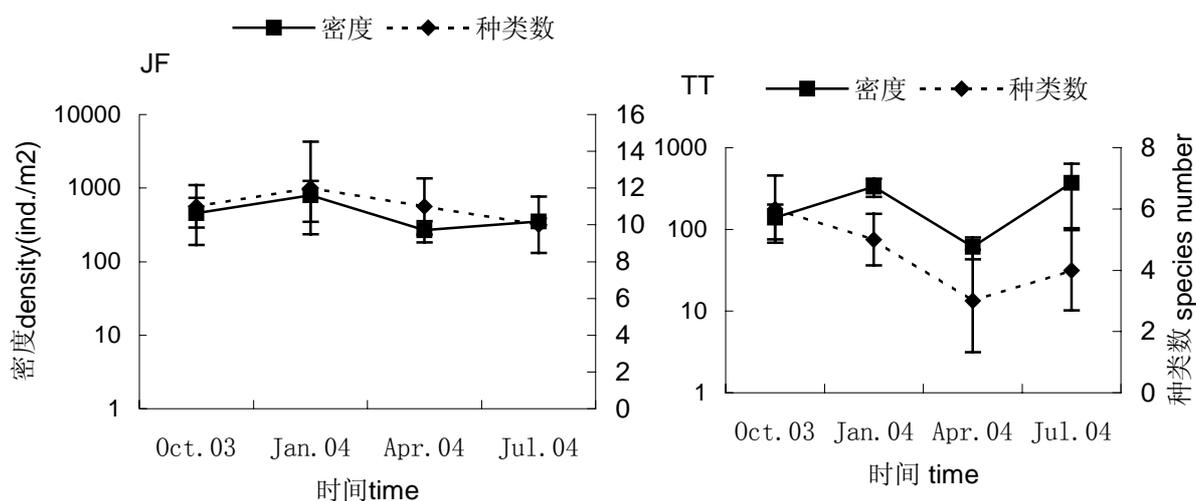


图 6 热带、亚热带森林原尾虫密度和种类数量的季节变化

Fig. 6 Seasonal changes of the density and species numbers of Protura in the tropical and subtropical forests

2.4 热带、亚热带原尾虫的物种多样性

从表 11 可以看出, 在热带雨林的 3 类林型中, 热带半落叶季雨林的物种非常丰富, 其种类数占热带雨林物种总数的 88.23%, 但该环境原尾虫个体数在种间分布并不均匀, 影响其均匀性, 所以其多样性在热带雨林群落中最低。相反, 个体数量最少, 均匀性好的常绿季雨林则多样性高。

热带山地雨林和常绿雨林的个体数量较少, 最多的是中亚热带常绿阔叶林, 但该林地原尾虫种类的优势度最高, 但均匀性低。因此, 对热带雨林的三类林型, 亚热带的两类林型的原尾虫多样性进行分析表明, 热带雨林的多样性较高, 其次是南亚热带季风常绿阔叶林, 中亚热带常绿阔叶林最低。原尾虫的多样性也有由南到北逐渐降低的趋势。

表 13 热带、亚热带森林原尾虫群落多样性的比较

Table 13 The comparison of the diversity of Protura communities in the tropical and subtropical forests

	尖峰岭 热带半落叶 季雨林 JFS	尖峰岭 热带常绿 季雨林 JFE	尖峰岭 热带山 地雨林 JFM	鼎湖山 南亚热带季风常 绿阔叶林 DH	天童 中亚热带 常绿阔叶林 TT
种数 species number	15	8	7	8	7
个体数 individual number	250	52	92	113	262
物种丰富度 Margalef richness index	2.53	1.77	1.33	1.48	1.30
香农 - 维纳指数 Shannon-Weiner index	1.50	1.84	1.65	1.46	1.38
密度-类群指数 Density-group index	1.93	0.71	0.86	0.69	0.67
优势度指数 Simpson dominance index	0.38	0.18	0.23	0.30	0.38
均匀性指数 Evenness index	0.56	0.87	0.84	0.70	0.33

3. 热带雨林的双尾虫

双尾虫是土壤动物中的稀有类群, 调查发现, 其数量占亚热带土壤动物群落总个体数不到 0.01%, 在热带雨林中略高, 平均为 0.095%, 且不同的林型差异很大, 最高为 0.24 最低只有 0.04%。在亚热带的四季调查仅获得双尾虫 1—2 种, 因此, 本文仅对热带雨林的雙尾虫群落多样性进行分析。

3.1 群落组成

调查共获得双尾虫 47 只, 隶属于 4 科, 7 属, 8 种。从数量来看, 个体数占

群落总数大于 10%的是韦氏鳞蚋 (*Lepidocampa weberi*)、塔氏鳞蚋 (*L. takahashi*) 和爱媚副铗蚋 (*Parajapyx emeryanus*)，其余种类的数量都在 1—10%之间。

对科和种类的分析可知，康蚋科 (Campodeidae) 和副铗蚋科 (Parajapygidae) 的数量分别占总数的 44.68%，在数量上占绝对优势。种类最多的是康蚋科和铗蚋科 (Japygidae)，分别占种类数的 37.50% (图 7)。

3. 2 地理分布

从地理分布来看，除优势种韦氏鳞蚋和爱媚副铗蚋属于广布种外，其余种类主要分布在我国热带、亚热带的云南、广东、广西等地，其中尖峰海南铗蚋 (*Hainnanjapyx jianfengensis*) 是海南特有种，而中国八孔蚋 (*Octostigma sinensis*) 目前只在中国的云南、广东湛江和海南发现。

3. 3 季节变化

双尾虫的种类和数量在四季的分布很不均衡，在山地雨林的春季 1 种也没有发现，夏季却出现该林地所有的种。综合 3 林地四季的数据分析表明，数量最多的是秋季，最少在冬季。而种类出现最多的季节则是在夏季，冬季最低。因此，可以看出，双尾虫在热带雨林比较适宜的季节是在 7—10 月的夏、秋季。

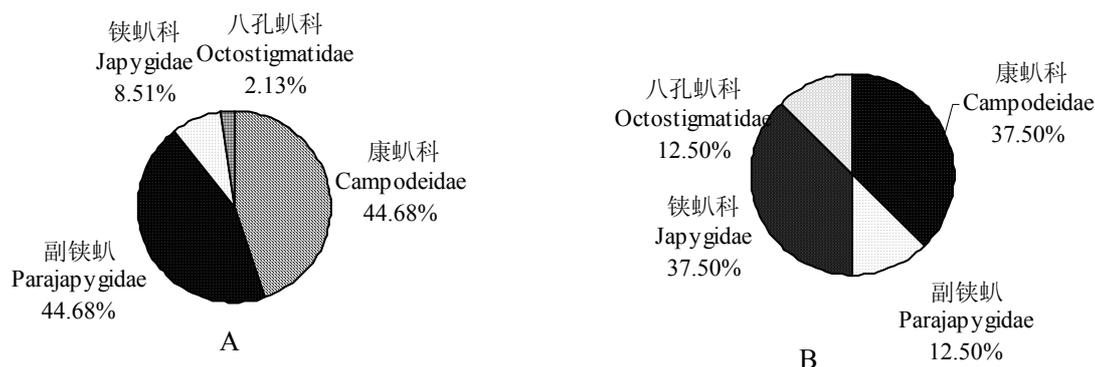


图 7 尖峰岭热带雨林双尾虫种类和个体数量百分比

Fig. 7 The percentage of individual (A) and species numbers (B) of Diplura of tropical rain forest in Jianfengling

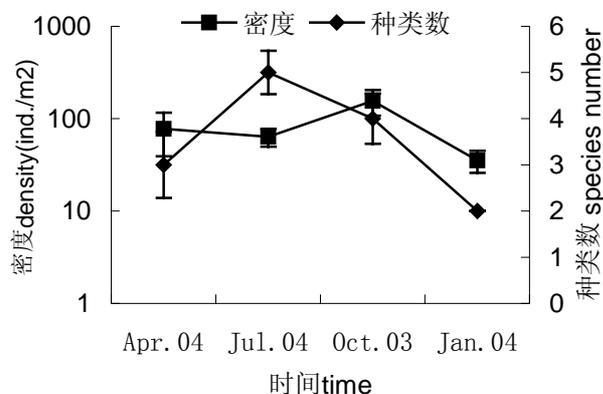


图 8 尖峰岭热带雨林双尾虫密度和种类数量的季节变化

Fig. 8 Seasonal changes of density and species number of Diplura of the tropical rain forest in Jianfengling

表 14 尖峰岭热带雨林双尾虫的种类组成和数量 (单位: 只)

Table 14 Species composition and individual numbers of Diplura of tropical rain forest in Jianfeng

	山地雨林				常绿季雨林				半落叶季雨林				总数	百分比 %
	Apr.04	Jul.04	Oct.03	Jan.04	Apr.04	Jul.04	Oct.03	Jan.04	Apr.04	Jul.04	Oct.03	Jan.04		
康蚋科														
Campodeidae														
韦氏鳞蚋	0	1	0	0	1	1	3	0	4	1	0	0	11	23.40
<i>Lepidocampa weberi</i>														
塔氏鳞蚋	0	1	3	1	0	0	1	1	1	1	0	0	9	19.14
<i>Lepidocampa takahashi</i>														
中国拟黎蚋	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2.12
<i>Parajapyx emeryanus</i>														
副铗蚋科														
Parajapygidae														
爱媚副铗蚋	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	14	3	21	44.68
<i>Parajapyx emeryanus</i>														
铗蚋科														
Japygidae														
索氏铗蚋	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2.13
<i>Japyx swerbyi</i>														
杜氏印铗蚋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	4.26
<i>Indjapyx duporti</i>														
尖峰海南铗蚋	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2.13
<i>Hainnanjapyx jianfengensis</i>														
八孔蚋科														
Octostigmatidae														
中国八孔蚋	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2.13
<i>Octostigma sinensis</i>														
总数	0	4	3	1	2	1	5	1	9	4	14	3	47	100
total individual														
密度 density(ind./m ²)		44.35				33.03				106.16				
种类数		4				4				4				
species numbers														

四. 讨论和小结

4. 1 影响土壤跳虫群落多样性的环境因素

环境因素与土壤跳虫生态关系的研究不多 (Ruseck, 1989, Hagvar and Abrahamsen, 1984), 常用的参数主要有湿度、温度、CO₂、pH 和土壤有机质含量。Dehanrveng and Bedos (1993) 对泰国北部 Doi Inthanon 地区热带山地雨林的土壤跳虫多样性的影响因素进行了比较全面的研究, 他们以跳虫的物种丰富度

为多样性参数,对山地雨林 5 个样地的海拔高度、凋落物层的 CO₂、土壤温度、干重、有机质含量、土壤 pH 等为参数,分析了凋落物层和土壤层的跳虫物种丰富度与这些环境参数的关系。结果表明,海拔高度、土壤温度以及有机质的含量与跳虫的丰富度有一定的相关性,但这些影响关系又是非常复杂的,在不同海拔的样地以及在凋落物层和土壤层是不一样的,因此土壤跳虫的多样性受一系列复杂的无机环境的影响,并没有一个主导因数。我们对热带和亚热带土壤跳虫的种类和数量与环境因素相关分析表明,在尖峰岭山地雨林,跳虫的密度受降雨量的影响较大 ($r=-0.59, P=0.30$),而与土温和土壤湿度关系较小 ($r=-0.36, r=-0.15$)。在亚热带森林,跳虫种类和密度与土壤湿度呈显著正相关($r=0.89, p=0.031; r=0.95, p=0.77$)。

跳虫种类繁多,形态各异,口器类型不同,营养型也多样,对食物的要求不同(Hopkin, 1997)。Steven (2002)对加拿大南部森林跳虫和螨类的种群动态变化的研究指出,跳虫的种群密度与土壤温度和湿度有关系,但土壤动物之间的捕食关系也是影响跳虫种群变化的重要因素。因此,分析在不同环境跳虫群落多样性的差异和变化,除了气候等无机环境,还要综合考虑植被、跳虫的食性以及与其它土壤动物的取食关系。但是有关对于跳虫生理型、营养型以及生态型的多样性研究较少,也将是我们今后的研究方向之一。

4. 2 热带森林不同植被类型跳虫群落组成的变化

在自然生态系统中,从长期的观察结果来看(5—10 年),土壤跳虫的群落组成是基本稳定的,短期的波动,主要是气候因素对其数量消长的影响,而群落结构的特征,如优势类群及优势类群的相对丰富度的变化不超过 51%(Takeda, 1987, Bengtsson 1994, Chernova, 2000)。但是跳虫对环境的变化是敏感的并且缺乏稳定的种间联系。严重的干扰对土壤跳虫群落的改变和演替是非常明显的(Bazzaz, 1975, Usher, 1985, Hagvar, 1994)。Petersen(2002)对健康的砂质土壤的长期的研究表明,因无节制的耕种,两年后土壤跳虫的密度,物种组成以及群落的空间分布都发生了改变,耕作使跳虫数量增加以及优势种类的改变在群落演替第 8 年都还未恢复到耕作前的状态。

尖峰岭热带雨林土壤跳虫的调查,以位于不同海拔的 3 类林型为代表,对 3 对林型跳虫群落的群落结构的分析发现,常绿季雨林和山地雨林海拔相差 500m 左右,但土壤跳虫的群落组成基本相似,种类和数量都是以长角蚱科为优势,热带雨林的典型科爪蚱科在这两类林型的群落中都占有一定比例。而与常绿季雨林临近的半落叶季雨林,跳虫的物种丰富度远低于前两者,但跳虫的密度大,优势类群被在亚热带最常见的等节蚱科所代替,优势种小裔符蚱的个体数量占到群落总数的 70%以上,群落中缺乏广泛分布在热带雨林的爪蚱科。半落叶季雨林群落

组成的这些变化,与林地的植被、海拔以及土壤温、湿度有关系,而该林地中经济林的种植与其土壤动物群落结构变化的是否存在重要的联系,有待更长期的观察和更多的数据进行分析讨论。

4.3 热带森林低等六足动物的群落特征和物种多样性

对热带和亚热带森林的3类低等六足动物(跳虫、原尾虫和双尾虫)的群落多样性的调查研究可以看出,热带森林的跳虫、原尾虫和双尾虫的物种丰富,与亚热带森林相比,多样性较高。

从群落的组成比较看,热带森林的跳虫主要以长角跳科为优势;在物种分布上,有60%以上为热带分布种,而在这些热带分布的成分中,又以热带亚洲的成分最多。在热带和亚热带森林都有分布的种类占32.22%。原尾虫群落主要为E型,有2种为海南特有,21.89%的种类在热带和亚带有分布。双尾虫的热带分布种占62.50%,有1种为海南特有,而亚热带森林双尾虫种类和数量都很少,

1989年Denharveng对泰国北部的Doi Inyhanon热带雨林的跳虫进行调查,共获得跳虫标本11122只,隶属于11科58属,112种,种类和数量以疣跳科占优势。香农-维纳多样性分析显示,尖峰岭山地雨林的跳虫群落多样性低于东亚热带雨林,热带雨林特有的爪跳科所占比列也较后者低。因此,尖峰岭热带雨林的多样性与亚热带联系较广,热带性稍弱。

已有的研究表明,热带雨林的跳虫群落具有低密度而高多样性(Greenslade,1968, Brown 1981)的特点,Denharveng认为多样性高的主要原因在于热带雨林环境的稳定性好以及食物源的多样性,而热带雨林物种的多样性有其特殊性,这种特有的多样性主要是由环境的分离导致的。

海南岛被琼洲海峡与大陆隔离,但从地质发生来看,海南岛是一个较为年青的海岛,它在第四纪以前长期与大陆相连,直到早更新世琼州海峡出现才与大陆分离。此后由于海平面的下降,又曾一度与大陆连接过。因此,岛上的植物完全可以通过陆路与大陆相互渗透。从植物区系组成可知,作为中国亚热带常绿林的主要组成科也是热带山地雨林的主要组成科,说明热带山地雨林是一个广泛分布于东亚的常绿阔叶林的原始代表类型,两者的生物区系有紧密的联系(邢福武等,1995)。有关热带雨林与亚热带常绿阔叶林动物区系的比较研究较少,我们的研究也只从物种多样性的水平上对热带、亚热带跳虫和原尾虫进行了比较分析。

近年来,随着系统地理学研究方法上的拓展和分子生物学实验技术的渗透,使得在分子水平上探讨种内和种间的系统地理格局(Phylogeographic pattern)的形成机制成为可能,出现了一门新的交叉学科—分子系统地理学(Molecular phylogeography)。分子系统地理学已成为国际上相当活跃的研究领域,研究进展

十分迅速 (Palumbi,1997)。

低等六足动物因原始无翅,多生活在枯枝落叶和土壤中,活动能力弱,不同地区的同种发生基因交流的机会少。因此,今后的研究可利用分子生物学的方法,在基因水平上研究它们的遗传多样性,探讨地理隔离等因素对物种形成的影响,进一步了解热带雨林生物多样性的起源和发展,为热带森林多样性的保护和研究提供更多依据。

第二部分 土壤跳虫、原尾虫新种

第四章 土壤跳虫、原尾虫新种鉴定和描述

一. 中国低等六足动物分类学研究

1. 跳虫

1684年, Spielenberger 首次报道了雪地上的跳虫, 1873年英国昆虫学家 Lubbock 成立了弹尾目 Collembola, 目前, 全球已记录跳虫 6500种 (Hopkin, 1997)。

中国跳虫的最早研究始于二十世纪二十年代。1929年法国昆虫学家 Denis 描述了在北京、汉口、广东和云南采集的 10 个新种和 5 个新记录。1935年周明鳧发表了 3 种中国的跳虫害虫, 1948年 Uchida 报道了来自山西的两个新种。1947年 Stach 发表了 1 个中国新记录, 1954年和 1963年又分别发表了 4 个新种。以上这些报道都是零星的, 且大多出于偶然。1962年波兰昆虫学家 Kowalski 到中国进行专门研究, 主要在北京、南京和杭州采集标本, 不仅采到了当时已经发表过的所有中国种类, 还报道了 11 个新种和 9 个新记录。

1964年波兰昆虫学家 Stach 对中国的跳虫进行了第一次总结, 共 21 属, 47 种。在这 47 个种中, 只有 9 个种是中国和欧洲共有的。60~70 年代, Yosii 等又分别报道了采自中国台湾、香港和浙江、上海、江苏、广东等地的跳虫。1971年, Rusek 总结中国跳虫共 72 种。80 年代初期, 林善祥、黄复生和陈本荣等陆续发表了一些种类, 至 1984 年, 陈本荣统计的中国跳虫为 120 种。1997 年, 上海昆虫研究所赵立军和日本的昆虫学家田村先生对中国的跳虫种类和分布做了比较全面的统计和总结, 中国已知跳虫为 193 种隶属 66 属 13 科。主要分布在上海、浙江、江苏、安徽、江西、湖南、湖北、河南、甘肃、新疆、西藏、云南、贵州、四川、广西、广东、福建、香港、台湾、陕西、山西、河北、北京、吉林、海南、辽宁、内蒙古、宁夏、青海和天津六地至今还没有跳虫的记录。

2. 原尾虫

原尾虫最早由意大利的昆虫学家 Doderò 于 1907 年第一次发现记述, 并由此创建了昆虫纲的一新科 Acerentomidae 和新目 Protura。1964 年丹麦著名的昆虫学家 Tuxen 出版了他的专著《原尾虫》, 其中包括 2 总科、3 科、16 属和有效种 148 种。自欧洲首次发现原尾虫以后约 50 年, 杨集昆于 1956 年在北京和陕西分别采到了原尾虫, 1963 年尹文英首次记述了我国的 2 种原尾虫, 1965 年她在我国发现并发表了形态独特、具有气管系统的红华蛭 *Sinentomon erythranum*, 并从而建立了华蛭科 Sinentomidae, 此后 30 年, 她和同事们在全国各地进行采集调查, 至今已记录了 164 个种, 其中包括 100 多个新种, 17 个新属并建立了 1 个新科。

3. 双尾虫

双尾虫最早属于缨尾目 Thysanura。Westwood 于 1842 年首先报道并命名了一个新属 *Campodea*，1873 年 Lubbock 根据双尾虫尾部结构的明显不同，将其分为具有 1 对长形多节尾须的康蚋类和具有 1 对几丁质化单节尾铗的铗蚋类，由此建立了康蚋科 Campodeidae 和铗蚋科 Japygidae。Grassi (1888) 把双尾虫命名为双尾类 Entotrophi。1904 年 Börner 将它们正式定名为双尾目 Diplura。1957 年 Paclt 把当时世界已知的双尾虫整理成 4 科 12 亚科 64 属的分类系统。至今已记录双尾虫 800 种，隶属 1 目，9 科，84 属。中国目前报道的双尾虫有 6 科，25 属，52 种。

二. 材料方法

1. 材料：采自于海南尖峰岭热带雨林、东寨港红树林、广东鼎湖山季风长绿阔叶林和浙江天童常绿阔叶林。标本采集和分离方法见第二章，模式标本均保存于中国科学院上海生命科学院植物生理生态所昆虫标本馆。

2. 标本制作和鉴定

低等六足动物个体微小，分类鉴定前需制作成玻片标本，具体方法如下：

标本从 75%酒精中取出，在解剖镜下用酒精清洗数次，去掉虫体上的泥土和粘液，然后用 Hoyer 氏封固液封片后，在 50-60 烘箱内烘干，时间为 24-48h，使虫体透明和肢体展开。有些标本因虫体的几丁质较厚，封片前要先经过 10%的乳酸酒精混合液处理。体表色素较多的标本，要在 5-10%KOH 溶液中处理后封片，时间 3-5 分。

玻片标本在显微镜下鉴定，制图或拍照。

三. 新种描述

3. 1 中国颚毛蚋属二新种（疣蚋科）

疣蚋科 Neanuridae 体壁粗糙具颗粒，具体节疣，表皮网状，身体后缘呈明显两叶状。触角 4 节，短，一般圆锥状；第 III 节感受器由 2 根生长在表皮浅凹陷中的小感觉棒和其外侧的 1-2 根感觉毛组成；第 IV 节顶端可收缩感觉乳突呈三叶状。刺吸式口器，下颚针状，上颚细长无颚白盘。无角后器，无弹器、握弹器和臀刺。颚毛蚋属 *Crossodontina* 口器具有纤毛缘，很容易与其他属区分。目前，世界上该属仅记录 7 种，其中有 3 种在中国有分布，它们是 *alatoserrata* Yosii 1965, *formosana* Yosii 1965 and *tridentiens* Yue & Yin 1999。

3. 1. 1 新种 海南颚毛蚧 *Crossodonthina hainana* sp. nov. (图版一: 1-12)

体长达 2.0mm。

体色: 生活时鲜红色, 酒精固定后为白色。

头部: 触角短于头, 第 III, IV 节背面愈合, 第 IV 节顶端具三叶状乳突和 8 根钝状感觉毛, 第 III 节感觉器由一对位于 1 表皮凹陷内的感觉棒和 1 根护卫毛组成。小眼 2+2, 无色素, 前后分离 (图 4, 7)。上颚由 2 只向内弯曲的羽状分枝构成, 每只内侧由基部到顶端具缘饰。短的一枝基部具 3 个明显的齿 (图 3)。下颚呈针状, 分支, 内颚叶具 2 齿和 1 薄片, 外颚叶具 1 齿, 1 小刺和 1 薄片 (图 8)。

胸部: 爪背面隆起, 具 1 内齿, 基部和内侧具许多条纹, 小爪缺 (图 9)。

腹部: 腹管 4+4 刚毛, 弹器痕具 6 根小刚毛。雌性生殖板具 22 根刚毛, 雄性生殖板有 34 根刚毛 (图 12, 5, 10, 11)。

体节疣和毛序: 体节疣球形, 背侧体节疣不退化, 腹部第 V 节体节疣圆形刚毛 2+2, 外侧具 1 感觉毛。第 VI 上右 1 对体节疣, 彼此分离, 其上有 3 根长刚毛, 体节疣的分布和毛序见图 1, 2。大刚毛长, 无色, 光滑, 顶端圆形 (图 6), 普通刚毛较短, 尖而光滑。小刚毛的长度为大刚毛的 1/5, 感觉毛光滑而细长。4 种类型的刚毛表示为 I, II, III……, 1, 2, 3……, i, ii, iii…… 和 S, 背部毛序为:

th. I: I----- (1+I) ----- (I)

th. II, III: i (1+I) ----- (i+1+I+s) ----- (1+I+s) ----- (2+I)

abd. I-III: (1+I) ----- (i+1+I+s) ----- (1+I) ----- (2+I)

abd. IV: (1+I) ----- (i+I+s) ----- (i+1+I) ----- (3+III)

abd. V: (i+1+I) ----- (1+II+s)

abd. VI: (4+III)

新种每侧具眼 2 只, 弹器痕具 6 根刚毛, 很容易与已知种区别。

新种命名: 新种由采集地点命名。

观察标本: 正模, ♀, 采自于海南省东寨港红树林自然保护区(19° 55'N, 110° 34'E), 采集人熊燕, 采集时间 2004 年 1 月 23 日。副模, 6♀♀, 6♂♂, 采集资料与正模相同。

3.1.2 新种 天童颚毛蚧 *Crossodonthina tiantongshana* sp. nov. (图版二: 13-24)

体长达 3.0mm。

颜色: 生活时亮红色, 酒精固定后为白色。

头部: 触角比头短, 第 III 节与第 IV 节背面愈合, 第 IV 节具一个明显的三叶

状感觉乳突和 8 根弯曲的长感觉毛和一些直立的刚毛，第 III 节感觉器在 2 个小的分别位于不同表皮皱褶内的感觉棒和 1 根护卫毛组成，眼 3+3，具浅色素，2 只位于体节疣前，只位于其后，前面 2 只彼此靠近（图 16，22）。上颚发达，由 2 只羽状分支和 1 薄片组成，薄片基部有 5 个明显的齿，中间齿分叉，基部齿比其它齿长而细，下颚尖笔状，内颚叶具 1 端齿和 1 小基齿。外颚叶分支，内支具纤毛，外支针状（图 15，19）。

胸部：爪背面隆起，具 3 内齿，爪内侧基部具颗粒和许多横纹，小爪缺（图 20）。

腹部：腹管刚毛 4+4，弹器痕低，圆形，其上具 3 根刚毛，雄性生殖板具 19 根刚毛，雌性生殖板具 14 根刚毛（图 17，18，23，24）。

体节疣和毛序：中部疣不退化。腹部第 V 节具 3+3 体节疣。背侧疣圆形，具 2 根小刚毛，1 大刚毛，亚中侧疣半球形，具 1 感觉毛。第 VI 节疣球形，彼此分离，体节疣分布的毛序见图 13-14。

身体大刚毛长，端部尖，具小锯齿（图，22）。小刚毛长度为大刚毛长度的 1/6。背部毛序为：

th. I: I----- (i+I) ----- (I)

th. II, III: (i+I) ----- (i+1+I+s) ----- (1+II+s) ----- (2+I)

abd. I-III: (1+I) ----- i(1+I+s)----- (1+I)----- (1+II)

abd. IV: (i+I) ----- (i+I+s) ----- (1+II) ----- (2+III+s)

abd. V: (ii+I) ----- (s) ----- (III)

abd. VI: (4+III)

新种与采自中国上海的三齿颚毛有许多相似的地方，二者的主要区别是：新种的上颚有两条长的、羽毛状分支和具 5 齿的片状突起，且基部齿长而细；下颚的内颚叶端部有 1 齿，近基部有 1 小刺；新种的腹部第 5 节有 3+3 个疣状突起，而 *C. tridentiens* 有 2+2 个疣状突起；新种的爪部内侧有 2 个小齿，1 个大齿，*C. tridentiens* 只有 1 个大齿。二者区别见表 3

新种命名：新种由采集地点命名

观察标本：正模，♀，采自浙江天童山常绿阔叶林(29° 48'N, 121° 47'E)，海拔，350 m；采集时间，2003 年 9 月 23 日，采集人，熊燕；副模，7♀♀, 1♂♂，采集资料与正模相同。

表 1 新种 *C. tiantongshana* 与三齿颚毛蚧 *C. tridentiens* Yue & Yin 1999 区别Table 1. Comparison of *C. tiantongshana* sp. nov. and *C. tridentiens* Yue & Yin 1999.

Characters	<i>C. tridentiens</i> Yue & Yin 1999	<i>C. tiantongshana</i> sp. nov.
Mandible		
rami	3 ciliate	2 feathered
lamella teeth	3	5, basal teeth thin and long
Maxilla lacinia		
apical teeth	2	1
basal teeth	0	1
Unguis inner teeth	1, large	1 large and 2 minute
Abd. V tubercles	2+2	3+3

3. 2 中国原尾虫新记录属和一新种(槩蚧科)

兼蚧属 *Amphientulus* 是 Tuxen(1981)主要依据第Ⅷ腹节腰带上的栅纹、前跗感觉毛 b' 以及第Ⅱ-Ⅲ腹足上的刚毛等特征, 从槩蚧科 *Berberentulidae* 槩蚧属 *Berberentulus* 中分出一些种类建立的一个新属, 因为其兼有槩蚧属和巴蚧属 *Baculentulus* 的特征, 所以取名兼蚧。兼蚧属的主要特征是颚腺的萼常为心形, 简单无花饰, 颚腺管平直, 较长; 下唇须有 3 刚毛 1 感觉器; 前跗节内侧面有 b' 感觉器, 第Ⅷ腹节腰带上退化的栅纹似勾状, 腹面毛序为 4/0。目前, 此属包括澳大利亚的 6 种, 韩国 1 种, 马达加斯加 1 种。中国没有该属的记录。

新种, 中国兼蚧 *Amphientulus sinensis* sp.nov (图版三、四: 1-17)

体长为 883.4 μ m(830-908 μ m, n=8), 宽度为 165.2 μ m (152-176 μ m, n=10)。

头部: 椭圆形, 长为 94.5 μ m(88-98 μ m n=10), 宽为 66.9 (59-72 μ m n=10)。不具附加毛, 背部感觉毛短而细, 2+2, 腹部无感觉毛。下唇须有 2 感觉器, 细小, 等长。下唇须有 3 刚毛 1 棒状感觉器。假眼扁圆形, 长为 7.8 μ m, 宽为 8.2 μ m, 有假眼后毛。头眼比=11.8 μ m。颚腺简单, 萼为心形, 颚腺管较平直, 末端略膨大, 浅分 2 叶, 长为 15.6 μ m (13.9-16.8 μ m n=10), 长度为舌骨的一半 (图 1, 2, 5, 7, 8)。

胸部: 中胸和后胸有前排刚毛 *A2*, *A4*, *P1a* 和 *P2a* 和 *P5* 非常短, 长度为 2.1 μ m, 仅为 *P1* 的 1/10, *P2a* 离 *P3* 更近。刚毛 *P4a* 在中胸背板, *P3a* 在后胸背板, 胸部腹板无孔(图.3, 4)。

前跗节长 84.0 μ m(80-87 μ m, n=10); 爪长 26.3 μ m(24-27 μ m, n=10), 细长, 无内齿。跗爪比=3.2。爪垫短小, 长为 3.9 μ m, EU=0.15。S 毛几乎与爪等长。背面感觉毛 *t-1* 为棍棒状, *t-2* 细长, *t-3* 较小, 呈坛状, BS0.4-0.5。内侧感觉毛 a' 较宽, 剑状, 与 *t-1* 较近。b' 细长, 末端超过基部 $\delta 5$ 。c' 也细长, 与 b' 等长,

末端达 $\delta 6$ 基部。刚毛 $\delta 4$ 与 c' 基部近, 并与 $\beta 1$ 等长。 a' 、 b' 、 c' 长度分别为 $19.3\mu\text{m}$ 、 $21.0\mu\text{m}$ 、 $19.7\mu\text{m}$ 。外侧感觉毛 a 细长, 其端部达到 $\gamma 3$ 基部, b 与 a 几乎等长, 末端达 $\gamma 4$ 基部; c 与 d 靠的很近, c 比 d 长; e 与 f 较近, 长度到 $\gamma 5$ 基部, g 短, 但其末端达爪基。前跗节外侧感觉毛的比为 $b > a > e > f > c > d > g$ (图 11, 14)。

腹节背板第 I 节缺前刚毛 A1, 只有 A2, 4。第 II-VI 每节有 3 对前刚毛 A1, 2, 5, 缺 P3a, P1a 和 P2a 短小, 长度不到 P1 长度的 1/5 (图 6, 9)。第 VII 节前排有 A4, 5, 后排缺 P3a。第 VIII 节有中央毛 Mc, 有 P3a。第 IX-X 节有刚毛 6 对, $1a$ 比 1 短。第 XI 节有 2 对刚毛, 短小。第 II-V 背板的孔 al 在 A5 背面, 第 VI 和 VII 在腹面。腹节腹板第 VII 节缺 Mc, 紧临 P1a 基部的孔不对称, VIII 无后刚毛, IX-XI 刚毛为 2 对 (图 12, 13, 15, 16)。毛序见表 3 所示。

腹足生有 2 刚毛, 无端囊, 顶端刚毛亚顶端刚毛比短。第 II 腹足的顶端刚毛的长度是亚顶端刚毛的 1/2 左右, 而第 III 腹足的顶端刚毛的长度仅为亚顶端刚毛的 1/3 左右 (Fig. 10)。第 VIII 腹节腰带上的栅纹退化, 有 1 条较模糊的波状纹。栉梳斜长方形, 后缘生有 6-8 个大小不一的小齿。雌性生殖器的端阴器有一锥状突出物 (图 17)。

1973 年, Imadaté 报道了产自韩国的 *Amphientulus durumag*, 该种与新种的区别是在腹部第 VI 背板有 A4 毛, 第 VIII 节腹板有 2 排刚毛。本新种与产自马达加斯加的 1 种 *Amphientulus rusek* (Nosek, 1978) 在许多方面相似, 两种的主要区别在于前跗感觉毛的相对长度和着生部位, 腹节背、腹面的毛序等。两种的主要区别特征见表 2:

新种命名: 兼蛭属在中国南方首次被记录, 因此新种定名为中国兼蛭。

观察标本: 正模, 1 ♀, 采自与广东省鼎湖山自然保护区季风长绿阔叶林 ($23^{\circ} 9'N$, $112^{\circ} 30'E$), 海拔为 290 m, 采集人, 刘强, 熊燕, 采集时间, 2002 年 9 月 21 日。副模, 6 ♂, 1 ♀, 采集资料与模式标本相同, 另有标本 1 ♂, 1 ♀, 采自与海南省尖峰岭自然保护区热带常绿季雨林 ($18^{\circ} 23'N$, $108^{\circ} 36'E$), 海拔为 340 m, 采集人, 刘强, 熊燕, 采集时间, 2002 年 12 月 17 日。

表2 新种 *Amphientulus sinensis sp.nov* 的毛序
Table 2 Chaetotaxy of *Amphientulus sinensis* new species

		Dorsal		Ventral	
		Formula	Composition of setae	Formula	Composition of setae
Thorax	I	4	A 2, 4	$\frac{4-4}{6}$	A1, 2, M1, 2 P1, 2, 3
	II	$\frac{6}{16}$	A2, 4, M P1, 1a, 2, 2a, 3, 4, 4a, 5	$\frac{7-2}{4}$	Ac, 2, 3, 4, M P1, 2
	III	$\frac{6}{16}$	A2, 4, M P1, 1a, 2, 2a, 3, 3a, 4, 5	$\frac{7-2}{4}$	Ac, 2, 3, 4, M P1, 2
Abdomen I		$\frac{4}{10}$	A1, 2 P1, 1a, 2, 2a, 3	$\frac{3}{4}$	P1, 2 P1, 2
	II-III	$\frac{6}{16}$	A1, 2, 5 P1, 1a, 2, 2a, 3, 4, 4a, 5	$\frac{3}{5}$	Ac, 2 Pc, 1, 2
IV-VI		$\frac{6}{16}$	A1, 2, 5 P1, 1a, 2, 2a, 3, 4, 4a, 5	$\frac{3}{8}$	Ac, 2 P1, 1a, 2, 3
	VII	$\frac{4}{16}$	A4, 5 P1, 1a, 2, 2a, 3, 4, 4a, 5	$\frac{3}{8}$	Ac, 2 P1, 1a, 2, 3
VIII		$\frac{6}{15}$	A1, 3, 5 Mc, P1, 1a, 2, 2a, 3, 3a, 5	$\frac{4}{0}$	1, 2
IX		12	1, 1a, 2, 2a, 3, 4	4	
X		12	1, 1a, 2, 2a, 3, 4,	4	
XI		4	2, 4	4	
XII		9		6	

表 3 新种 *A. sinensis* 与 *A. ruseki* 的区别Table 3 Comparison of the new species with *Amphientulus ruseki* (Nosek, 1978)

	<i>Amphientulus sinensis</i> , new species	<i>Amphientulus ruseki</i> (Nosek, 1978)
The ratio of exterior sensilla	$b > a > e > f > c > d > g$	$a > b > d > e > c > f > g$
Foretarsal sensillum <i>b</i>	distally to level of <i>c</i>	nearly on level of <i>c</i>
Foretarsal sensillum <i>c</i>	nearly on level of <i>d</i>	distally to level of <i>d</i>
Foretarsal sensillum <i>e</i>	nearer to <i>f</i>	half way of <i>f</i> and <i>g</i>
Foretarsal sensillum <i>g</i>	reaching base of empodium	not reaching base of empodium
Urotergite setae	<i>A5</i> absent	<i>A5</i> present
Urotergite setae	<i>A2</i> absent	<i>A2</i> present
Urotergite setae	<i>Mc</i> present	<i>Mc</i> absent
Urosternite XI	2+2 setae	3+3 setae
TR=	3.2	2.8
PR=	11.8	19

第三部分 弹尾纲分子系统发生

第五章 弹尾纲系统发生研究进展

弹尾纲(Collembola)是一类小型的六足动物,因有弹器而能跳跃,又称为“跳虫”。它与原尾虫、双尾虫一样属于低等无翅的六足动物,是从节肢动物低等类群向陆生有翅类昆虫演化的中间环节,是节肢动物进化研究中的关键类群之一。

跳虫的化石在所有昆虫化石中年代最早,它形成于四亿年前的泥盆纪时期的老红砂岩中,距今 4 亿年,但这一古老类群在其形态多样性上未表现出比其它各目昆虫更为显著的演化辐射,因而一直将其作为目而隶属昆虫纲。近年来,从比较形态学、化石结构、个体发育和序列分析来看,跳虫并非隶属于昆虫纲,而似乎应与原尾虫和双尾虫并列,并与昆虫纲呈平行演化关系。跳虫在六足动物和节肢动物的系统演化上也是颇有争议的类群,特别是有关跳虫在节肢动物系统进化中的地位以及与现生动物的关系如何,已日益成为人们关注和争论的问题。

1. 跳虫的起源

跳虫的单系性已经被广泛接受,但跳虫的起源是一个具有争论性的问题。Salmon(1964)从跳虫的胚胎发育过程推断,跳虫的祖先有一个前口式的头和一个完全分节的躯干。在胚胎发育过程中,体节分化最早。原足期头区体节分化,多足期胸腹部体节分化,各节出现附肢,寡足期腹部部分附肢退化,胚胎分节发育完成,形成一个前口式的头和一个完全分节的躯干部的后期胚胎,而这些特点与多足类的综合纲十分相似;另外,其胚胎期有背器,体分节、触角分节、口器构造等也与综合纲相似,因此跳虫起源于多足类的综合纲是一个很多学者接受的观点(Sharov 1966)。另外有一些证据却支持跳虫与甲壳动物亲缘关系更近的观点。如跳虫的复眼减少,与甲壳类复眼的结构相似(Paulus,1972; Hopkin, 1997),还有些类群的胚胎发育过程中出现一对可能与甲壳类第二触角同源的附肢(Tamarelle, 1984)。

近年来的分子生物学方面的研究,也认为含跳虫与甲壳类比与多足类关系更密切,例如, Cook *et al.* (2001) 对含跳虫在内的几种六足动物代表类群的控制体节发育的 Hox 基因与其它节肢动物:多足类、甲壳类和螯肢类的代表类群进行比较分析,认为六足动物与甲壳动物近缘,多足动物与螯肢动物近缘。还有很多学者(Frati *et al.*, 1997; Nardi *et al.*, 2003)认为,跳虫并非隶属于单源的昆虫纲,而似乎应与原尾虫,双尾虫相并列,并与昆虫纲呈平行演化关系。

Nardi *et al.* (2003) 通过 mtDNA 全序列的比较分析得出 2 种跳虫位于甲壳

总纲+昆虫纲分支以外的观点,认为跳虫的起源比甲壳类与昆虫之间的分歧时间还要早,而且它们能够独立适应于陆地的生境。

2. 跳虫的分类系统

不同的分类学家对跳虫的分类系统持不同的观点,其中比较经典的、被普遍接受和应用的有三种,分别由 Salmon (1964), Yosii (1977), Christiansen & Bellinger (1980) 建立。Salmon 的分类系统,能明确反映类群间的亲缘关系,但比较复杂,当人们遇到其它系统不易解决的问题时,往往借助于此系统。Yosii 和 Christiansen 的分类系统很相似,都将弹尾目分为两个亚目,系统比较简洁,相似性归类明显。但 Yosii 在属及属以上阶元较多采用毛序和上、下颚等较难掌握的特征,因此在鉴定高级阶元时,多采用 Christiansen 的系统。在进行种类鉴定时,由于地区的差别,亚洲地区多采用 Yosii 的分类系统,而北美则多采用 Christiansen 的分类系统,分类系统见表 1。

近年来,一些新的分类特征和新方法的应用,经典的分类系统也有了一些重要的变化。学者们通过形态学和分子系统学的研究对分类系统提出了一些新的看法,并得到了大家的认可 (Gassagnau's, 1989, Dell'ampio *et al.*, 2002)。最明显的变化是疣跳亚科内的一些属提升为亚科或科,变化最多的主要在原跳总科内部。另外,节腹亚目中的原跳总科和长角跳总科分别提升为目;愈腹亚目内的短角跳科,由于其头大,无眼,触角短于头长径等特征,从愈腹亚目中分出短角跳目,这样弹尾纲则分为原跳目、长角跳目、圆跳目和短角跳目 (表 2)。

3. 跳虫的分类地位

六足总纲 Hexapoda 等同于传统的、广义的昆虫纲,包括弹尾纲 (目)、原尾纲 (目) (Protura)、双尾纲 (目) (Diplura)、石蛎目 (Microcoryphia)、衣鱼目 (Zygentoma)和有翅类(Pterygota)。近来的研究表明,石蛎目、衣鱼目和有翅类起源于共同的祖先,他们形成一自然的单系分枝,由于石蛎目、衣鱼目和有翅类已被证明是一很好的单系类群,而广义的昆虫纲的单系性目前尚有不少疑问,越来越多的学者使用狭义昆虫纲 (Insecta *s.str.*) 代表单系的石蛎目+衣鱼目+有翅类,将其作为六足总纲中的一个纲。但对于弹尾目、原尾目、双尾目分类的系统地位一直存在很大的争议。Hennig (1953) 根据口器结构将原尾目、弹尾目和双尾目归为内颚亚纲 Entognatha, 石蛎、衣鱼和有翅类归为外颚亚纲

Ectognantha。后来他(1969,1981)认为,在内颚亚纲中,弹尾目和原尾目是一对姐妹群,二目形成单系的缺尾纲 Ellipura,双尾目是它们的姐妹群(图 1A)。这一关系假设也得到了其他一些学者的支持(Tuxen 1970; Boudreaux 1979)。Kukalova-Peck(1987)根据古生物资料将弹尾目和原尾目归为近昆虫纲 Parainsecta 与昆虫纲并列,双尾目则作为昆虫纲中最原始的类群(图 1B)。Kristensen(1981)依据形态比较认为原尾目、弹尾目和双尾目应属于近昆虫纲,区别于狭义昆虫纲 *Insecta s.str.*, 后来由于对双尾虫系统地位有争议, Kristensen(1991)又作修正,把它单独作为一支,放在近昆虫纲和狭义昆虫纲之间(图 1C)。

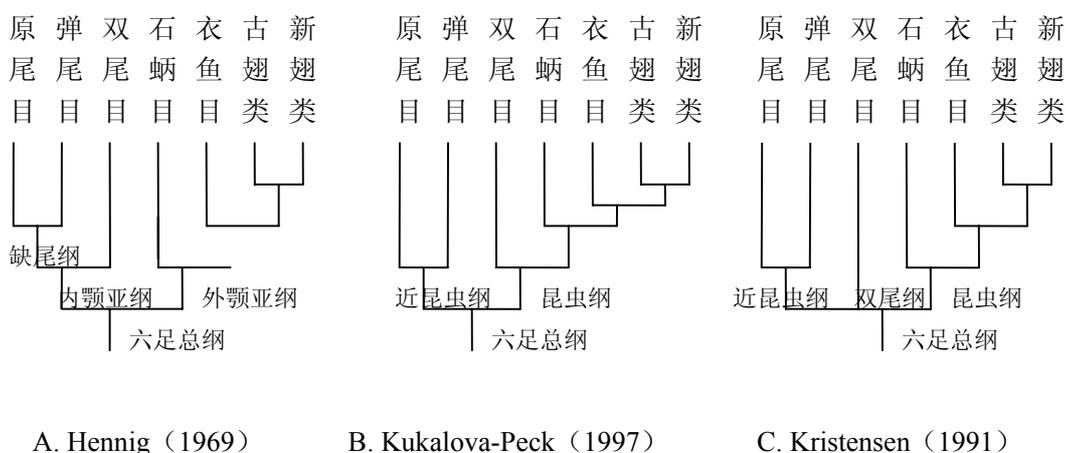


图 1 六足总纲主要类群之间的系统发育关系假说

Fig.1 Hypotheses of phylogenetic relationships of the higher taxa of Hexapoda

Hennig(1969, 1981)及 Boundreaux(1979)提出的内颚亚纲的主要衍征有:口器内口式;复眼退化(弹尾目)或消失(原尾目和现生的双尾目);马氏管数量减少;下颚须和下唇须高度退化。Manton(1977)认为,内口式口器在原尾目、弹尾目和双尾目中是独立起源的,是三个目的趋同进化,因为它们在上颚长度和肌肉支配上不同,而它们之间的其它相似之处也在其它节肢动物中出现过,因而不能看作是三个目的共有衍征,主张将弹尾目、原尾目、双尾目分别提升为纲并与昆虫纲(狭义)并列。随着各方面研究的深入,内颚亚纲这个类群是否成立已经受到越来越多的置疑(尹文英, 1983, 2004; Dallai, 1991; Giribet & Ribera, 2000; 栾云霞等, 2002)。原尾目、弹尾目和双尾目这三个目在许多形态特征、生物学和生态习性方面与外颚亚纲明显不同,在一些特征上与多足纲乃至其它节肢动物类群相似,一些学者认为他们在系统发育关系上远离其它六足类,与多足纲或综合纲亲缘更近(Sharov, 1966; Manton, 1972,1997; Rasnissyn, 1980; Yin,1983; Dallai,1991)。

近年来分子系统学的研究对跳虫的系统地位有以下几种观点,邵红光等

(1999)对原尾虫、跳虫和双尾虫的线粒体 DNA 细胞色素 b 基因序列的比较分析认为原尾虫、跳虫和双尾虫均形成单系群,原尾虫和跳虫为姊妹群,双尾虫则与有翅类昆虫亲缘相近。2000 年邵红光等又对跳虫、原尾虫、双尾虫的线粒体 CO 基因序列进行测定分析,所得的结果与形态学、化石资料及其它线粒体基因序列分析等得到的结论一致,不同的是跳虫与原尾虫未形成姊妹群。Carapelli *et al.* (2000)用核延伸因子-1 α (EF-1 α)对线粒体 12SrDNA 数据(约 300bp)探讨低等六足动物系统发生,在 EF-1 α 基因(约 500bp)的分析中,跳虫和双尾虫形成姐妹群关系,但支持率都不够高;对 12S rDNA+ EF-1 α 基因进行结合分析,无法确定原尾虫的系统地位和姐妹群关系。Giribet 和 Ribera (2000)对 42 种昆虫(23 目)进行了 18S 和 28SRNA 的序列分析,结果却认为六足动物不是单系群,原尾虫或综合类是双尾虫的姊妹群。同时也发现原尾虫和跳虫无论如何都不应该组成一个类群(Ellipura Parainsecta)。栾云霞等(2004)从核糖体 RNA 基因的高度保守区段着手,对 18S 和 28SRNA 的序列分析显示,双尾虫与原尾虫形成姊妹群,并且与狭义昆虫平行,但跳虫的系统地位并不十分明确。总的来看,不支持传统的高级分类阶元内颚亚纲 Entognatha (原尾虫+跳虫+双尾虫)和缺尾纲 Ellipura (原尾虫+跳虫)的单系性,从目前的研究来看,不同的研究方法得到的结果不一致,因而跳虫的分类地位仍难以确定。

4. 跳虫的系统发生

4.1 Salmon 和 Yosii 的观点

关于跳虫的系统发生,不同的学者持不同的观点,被大多数学者接受的主要是 Salmon 和 Yosii 的观点。

Salmon 认为,外部形态可以指示类群分化的早晚和亲缘关系的远近,但关键在于特征的选择。他认为在胚胎期出现最早的特征,在生物进化过程中也可能出现较早,因而是较基本的特征;相反,在胚胎较后期出现的特征,在生物进化过程中出现也较迟。

在跳虫的胚胎发育中,头区体节首先分化,接着是胸腹部体节分化,然后是附肢的分化,而在附肢当中,口器附肢最先分化。当胚胎发育完成时,如前所述,胚胎的头为前口式,胸腹部长形分节,头纵轴方向与胸腹部一致。根据上述观点,体分节方式就为第一原基型特征,但因头部分节早于胸腹分节,所以头部特征更基本;附肢为第二原基型特征,但因口器附肢最先分化,所以口器类型较其它附肢更基本。前口式的头为原始特征,对于这一特征的任何变化,必定是后期得来的进化特征,那么,下口式头就是进化而来的。

Salmon(1964)认为头的取向和口器是指示、区分大类群的最基本的特征,因

此将弹尾目分为 4 亚目 17 科，在弹尾目进化的早期，有两条路线，一条进化成节腹亚目 (*Arthropleona*)，另一条则是通过原跳属 (*Podura*) 和海岸跳属 (*Actaletes*) 进化成愈腹亚目 (*Symphyleona*)。根据口器的类型和功能，原节腹亚目分为两个类群，具咀嚼式口器的仍叫节腹亚目，具刺吸式口器的则叫新节腹亚目 *Neoarthropleona*。原跳属、海岸跳属两个很特殊的类群，和愈腹亚目一样都是咀嚼式口器，头是下口式，但腹部长形分节。从形态上讲，原跳属、海岸跳属放在愈腹亚目中任何位置都很困难，因此建立了一个新亚目—间腹亚目 (*Metaxyleona*) (图 2)。

Yosiii(1977)不是以胚胎发育判断系统发育过程，而主要根据外部结构、毛序等形态特征，他的进化思想是：简单的、特化程度低的为较原始的特征；复杂的、特化程度高的为较进化的特征。Yosii 将弹尾目分为 2 亚目 13 科，进化路线不是两条，而是三条，外加单独一支，共四分支。原跳科 (*Poduridae*) 和球角跳科 (*Hypogastruridae*) 是较原始的类群。原跳科是一个特殊类群，在进化上单独一支；球角跳科的头部结构与化石相似。口器咀嚼式，身体长形分节，弹器退化，毛序简单，这些都是原始特征，说明其与节腹亚目亲缘关系接近。但它有发达的白齿，且中胸背板亚分节很发达，这些又与愈腹亚目相似，说明其与愈腹亚目亦有一定的亲缘关系。因此，球角跳科的早期形式很可能是节腹亚目和愈腹亚目的共同祖先。

长角跳科 (*Entomobryidae*)、疣跳科 (*Neanuridae*) 和圆跳科 (*Sminthuridae*) 是 3 个较完善的类群，他们分别为 3 条进化路线上的顶端类群。棘跳科 (*Onychiuridae*)、等节跳科 (*Isotomidae*)、鳞跳科 (*Tomoceridae*) 和阔跳科 (*Oncopoduridae*) 是较为相似的几个类群，但发育不够完善，被认为是从球角跳科的较原始阶段进化到上述三个较特化类群间的过渡阶段；海岸跳科是个特殊类群，放在等节跳科附近；短角跳科 (*Neelidae*) 是圆跳科这条进化线上的中间过渡阶段，是圆跳科的较原始的类群 (图 3)。

4. 2 支序分析

Lee & Thibaud (1998) 以原尾虫为外群，将触角 III 感受器的有无、角后器的形状、假眼的有无、眼及弹器的发达情况等 28 个形态特征进行描述分析，利用 PAUP 软件进行分析，形成节腹亚目的 7 个科的支序图。它表现的系统关系与传统的分类大体上是一致的，将节腹亚目分为原跳总科和长角跳总科，但对于分类地位争论较大的原跳科以及节腹亚目其他常见科的系统发生关系没有提出很好的见解。

D'Haese (2003) 对跳虫主要科的 67 个种，利用 131 个形态分类特征进行支序分析，以四个目的分类系统探讨目的单系性以及各科和亚科间的系统关系。结果显示，原跳目是单系群，是跳虫其余类群的姐妹群；长角跳目也是单系群，

是短角蛸目+愈腹目的姐妹群。原蛸目内部，土蛸亚科和棘蛸亚科是单系，Tetrodontophorinae+Onychiurinae 是原蛸目其余类群的姐妹群，Tetrodontophorinae 是并系群，Onychiurinae 是多系群。具齿蛸科是单系群，与疣蛸科+短吻蛸科构成姐妹群。球角蛸科不是单系群，是多系群长角目内部，海岸蛸科是其余各科的姐妹群。

岳巧云(1999)对中国跳虫常见的 13 科 35 个属的体型、口器、体分节、头、胸、腹部的 30 个在形态分类中常用的外部形态特征和呼吸系统是否具有器官系统进行了原始特征与进化特征的划分，并进行支序分析，结果认为：节腹亚目中长角蛸科与愈腹亚目的亲缘关系最近；其次为驼蛸科、鳞蛸科、阔蛸科、长角长蛸科；等节蛸科中的原等蛸亚科与等节蛸亚科关系更近；疣蛸科与拟亚蛸亚科构

表 1 跳虫的分类系统

Table 1 Systematics of Collembola

Salmon, 1964	Yosii, 1977	Christiansen, 1980
I. 节腹亚目 Arthropleona	I. 节腹亚目 Arthropleona	I. 节腹亚目 Arthropleona
1. 球角蛸总科	1. 原蛸总科	1. 原蛸总科 Poduromorpha
<i>Hypogastruridae</i>	Poduromorpha	原蛸科 Poduridae
棘蛸科 Onychiuridae	原蛸科 Poduridae	棘蛸科 Onychiuridae
球角蛸科 Hypogastruridae	棘蛸科 Onychiuridae	球角蛸科 Hypogastruridae
2. 长角蛸总科 Entomobryoidea	球角蛸科 Hypogastruridae	球角蛸亚科 Hypogastrurinae
始长蛸科 Protentomobryidae	疣蛸科 Neanuridae	疣蛸亚科 Neanurinae
长角蛸科 Entomobryidae	2. 长角蛸总科	2. 长角蛸总科
等节蛸科 Isotomidae	Entomobryoidea	Entomobryoidea
阔蛸科 Oncopoduridae	长角长蛸科 Orchesellidae	等节蛸科 Isotomidae
鳞蛸科 Tomoceridae	鳞蛸科 Tomoceridae	长角长蛸科 Orchesellidae
II. 新节腹亚目	等节蛸科 Isotomidae	鳞蛸科 Tomoceridae
Neoarthropleona	阔蛸科 Oncopoduridae	阔蛸科 Oncopoduridae
短吻蛸科 Brachystomellidae	长角蛸科 Entomobryidae	长角蛸科 Entomobryidae
无尾蛸科 Anuridae	爪蛸科 Paronellidae	爪蛸科 Paronellidae
始亚蛸科 Protahorutidae	驼蛸科 Cryphoderidae	驼蛸科 Cryphoderidae
毛无尾蛸科 Setanuridae	II. 愈腹亚目	II. 愈腹亚目 Symphypleona
疣蛸科 Neanuridae	Symphypleona	短角蛸科 Neelidae
内田无尾蛸科 Uchidanuridae	短角蛸科 Neelidae	圆蛸科 Sminthuridae
III. 间腹亚目 Metaxypleona	圆蛸科 Sminthuridae	
原蛸科 Poduridae		
海岸蛸科 Actaletidae		
IV. 愈腹亚目 Symphypleona		
短角蛸科 Neelidae		
圆蛸科 Sminthuridae		

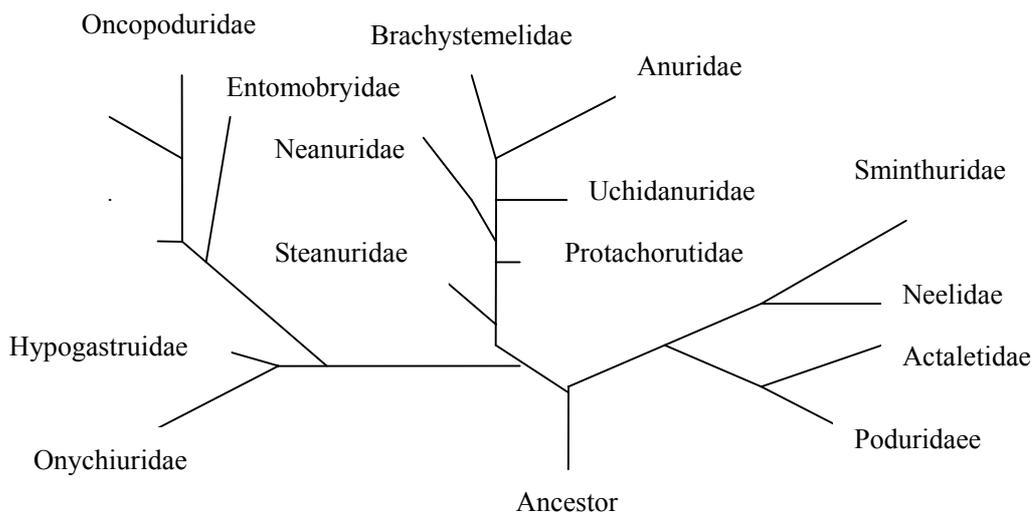


图 2 Salmon 的进化树

Fig. 2 Salmon's view on the phylogenetic relationship of Collembola

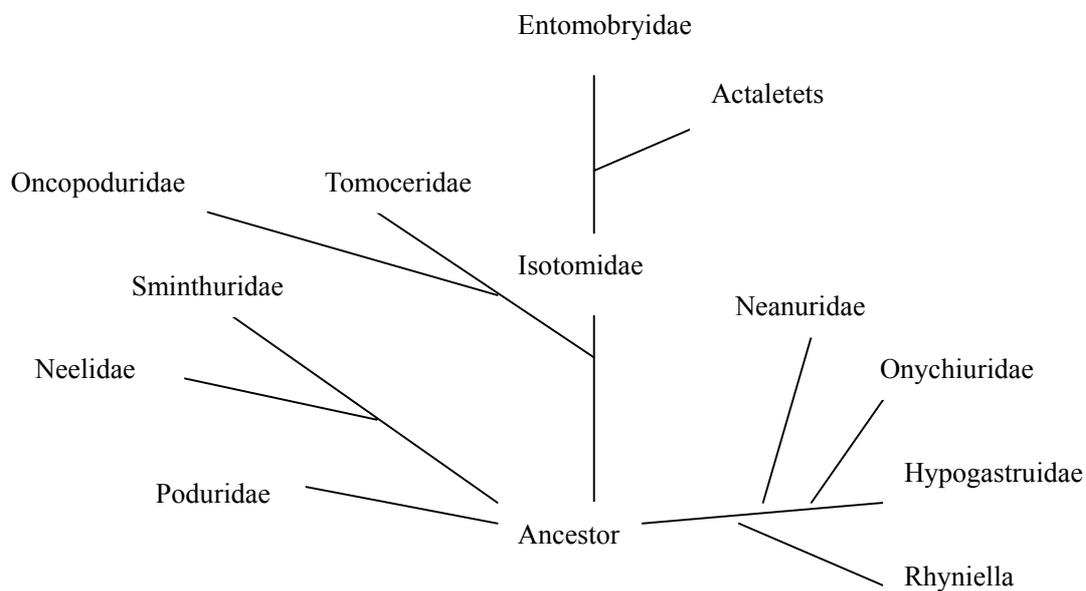


图 3 Yosii 的进化树

Fig. 3 Yosii's view on the phylogenetic relationship of Collembola

表 2 跳虫的现代分类系统 (Leharveng, 2004)

Table 2 A modern taxonomic hierarchy of Collembola

Poduromorpha 原蛭目	Entomobryomorpha 长角蛭目	Symphyleona 愈腹目	Neelipleona 短角蛭目
Hypogastruroidea 球角蛭总科	Isotomoidea 等节总科	Arrhopalitidae 齿棘圆蛭科	Neelidae 短角蛭科
Gulgastruridae 球道蛭科	Isotomidae 等节蛭科	Bourletiellidae 勃氏圆蛭科	
Hypogastruridae 球角蛭科	Tomoceroidea 鳞蛭总科	Dicyrtomidae 羽圆蛭科	
Pachytullbergiidae 厚皮土蛭科	Oncopoduridae 阔蛭科	Katiannidae 卡天圆蛭科	
Paleotullbergiidae 古土蛭科	Tomoceridae 鳞蛭科	Mackenziellidae 马肯子圆蛭科	
Neanuroidea 疣蛭总科	Entomobryoidea 长角蛭总科	Sminthuridae 圆蛭科	
Brachystomellidae 短吻蛭科	Cyphoderidae 驼蛭科	Sminthurididae 附圆蛭科	
Neanueidae 疣蛭科	Entomobryidae 长角蛭科	Spinothecidae 具刺蛭科	
Odontelladae 具齿蛭科	Mictofalculidae 微钩蛭科	Sturmiidae	
Onychiuroidea 棘蛭总科	Paronellidae 爪蛭科		
Onychiuridae 棘蛭科	Incertae sedis 地位未定		
Tullbergiidae 土蛭科	Actaletidae		
Incertae sedis 地位未定	Coenaletidae		
Acherongia			
Isotogastuuridae			
Poduridae			

成姊妹群。愈腹亚目较节腹亚目更进化，短角蛭科为愈腹亚目中最原始的类群，钩圆蛭亚科为愈腹亚目中最进化的类群。

4. 3 分子系统学的研究

Fрати (1997) 对弹尾目中 4 个科, 11 种跳虫的 mtDNA COII 基因进化分析表明, 弹尾目是一类相当古老的类群, 其分类单元之间分歧之久远, 遗传分化程

度之高，均远为有翅类昆虫所不及。其科间的分歧值高于有翅类昆虫目之间的分歧值，这对将弹尾目提升为弹尾纲，相应的科上升为目的的观点作了有力的支持。2000年他们又利用 COII 和 28S rRNA 基因对疣蚰科内部的部分类群的系统关系进行了探讨，发现 28S D3-D5 区基因序列和二级结构在该水平上非常保守，提供信息较少。对于根据两个分子标记构建的系统关系不一致，以及分子数据分析与形态数据分析结果有矛盾的问题，他们认为可能是分析类群太少，以及趋同进化的存在导致的。

D'Haese (2002) 为探讨跳虫是否起源于半水生类群，分析对比了 55 种跳虫的 28S rDNA (D1 和 D2 区) 序列，构建了跳虫分子系统树，其中原蚰总科呈单系，分为两支：棘蚰科+球角蚰科和原蚰科+疣蚰科；水生原蚰嵌在原蚰总科内部而不是基部，因此认为是跳虫陆生的一支到水生，而不是水生起源进化到陆生。因为没有涉及到短角蚰的类群，愈腹亚目的单系性以及短角蚰的分类地位并未确定。

栾云霞 (2004) 通过对中国跳虫几个代表类群的 18S rDNA 全序列和 28S rDNA(D3-D5)部分序列的分析支持上述结论，水生原蚰与疣蚰近缘，总是优先聚为一支，位于节腹亚目内部。(水生原蚰+疣蚰)+棘蚰+球角蚰又形成支持率较高的一支，因此支持该四科组成的原蚰总科是个好的单系。而愈腹亚目两科不形成单系，或者即使形成一支支持率也较低。

综上所述，跳虫在六足动物以及节肢动物中的分类地位仍然有争议，而跳虫内部的系统关系，形态学研究与分子系统学的工作有差异。由于跳虫种类非常多，要对其内部系统关系进行探讨，有待于对更多类群进行全面的分析。

第六章 基于核糖体 RNA 基因序列探讨弹尾纲的系统发生

一. 引言

Yosii (1977) 和 Christiansen (1981) 的分类系统将弹尾目分为节腹亚目和愈腹亚目两个亚目。节腹亚目包括原蚰总科和长角蚰总科, 愈腹亚目分为短角蚰科和圆蚰科。两亚目之间的分类地位和各科间的系统演化关系一直是学者们争论的焦点。而有关弹尾目的原始类群, 节腹亚目和愈腹亚目的单系性, 以及愈腹亚目和节腹亚目之间是否存在过渡类群—间腹亚目 (Massoud, 1971) 等问题更是悬而未决。

随着近代进化生物学和生物系统学理论和方法的迅速发展, 生物系统学与分子生物学的融合, 从 DNA 分子遗传信息探讨生物演化已成为可能。近来大量新的分子特征信息的涌现, 使许多传统的系统演化概念发生了根本性的变化。线粒体 DNA、核糖体 DNA 及核 DNA 等基因相继用于跳虫系统发育的研究 (Fanciulli *et al.*, 2000; Frati *et al.*, 1997, 1999, 2000), 但多数工作仅限于跳虫内部某些类群或者跳虫与其它节肢动物关系的研究, 很少有通过分子标记对整个弹尾纲内部各类群系统演化关系进行全面的探讨。

2002 年 D'Haese 分析对比了 55 种跳虫的 28S rDNA (D1 和 D2 区) 序列, 构建了跳虫的分子系统树, 其中原蚰总科呈单系, 分为两支: 棘蚰科+球角蚰科和原蚰科+疣蚰科; 水生原蚰嵌在原蚰总科内部而不是基部, 因此认为是跳虫陆生的一支到水生, 而不是水生起源进化到陆生。但长角蚰目和愈腹目的单系性未能确定, 形态学的工作与分子系统学的研究结果也不一致。栾云霞 (2004) 通过对中国跳虫几个代表类群的 18S rDNA 全序列和 28S rDNA (D3-D5) 部分序列的分析支持原蚰总科是个好的单系, 但因研究的类群较少, 也没有涉及到短角蚰科的种类, 愈腹亚目的单系性未能确定。因此短角蚰目能否成立, 长角蚰目和愈腹目是否单系以及各科的系统关系, 是目前有待解决的问题。

本研究收集了分布在我国 13 科 20 属 22 种跳虫, 涉及了节腹亚目的原蚰总科、长角蚰总科以及愈腹亚目的短角蚰科和圆蚰科四大类群, 分析测定了 18S rDNA 全序列和 28S rDNA (D6-D7) 部分序列, 结合其他六足动物和节肢动物的代表类群。在分子水平上对我国弹尾纲的系统发生进行探讨, 以求对弹尾纲各类群间的亲缘关系, 长角蚰目和愈腹目的单系性, 以及弹尾纲在六足动物和节肢动物中的系统地位提供更多、更有力的证据。

二. 材料和方法

1. 实验材料

用 Tullgren 漏斗法分离收集跳虫标本于 75%酒精中, 鉴定后在无水酒精中 -20°C 保存。本研究涉及跳虫 24 种, 双尾虫 2 种, 原尾虫 2 种, 其中 22 种跳虫和 1 种双尾虫、1 种原尾虫分别为本研究测定(表 1), 其余六足动物和节肢动物序列引自 GenBank(表 2 和附录 1)。

2. 实验方法

2.1 总 DNA 的提取

采用改进的快速提取单只果蝇 DNA 的方法(Gloor *et al.*, 1993)提取单只虫体标本的总 DNA, 方法如下:

取单只虫体置于离心管中, 用移液枪取 30 μ l 的 SB 抽提缓冲液(10 mM Tris-Cl, pH8.2, 1 mM EDTA, pH8.0, 25 mM NaCl, 200 μ g/ml Proteinase K)加入离心管内。用特制的枪头(用酒精灯烧枪头尖端, 将枪头封口), 将虫体磨碎。在磨好了的匀浆液中加入一滴石蜡油封盖(以免匀浆液挥发), 放入 37-56°C 温箱中消化 1-6 个小时。期间不时摇晃使其受热均匀, 最后在 95°C 加热 2 分钟, 即可作为模板进行 PCR 反应。

另有部分标本也通过标准酚/氯仿法从单个虫体中提取总 DNA。

在两种方法提取过程中均以无菌水作空白提取对照, 所有的提取对照在 PCR 过程中作为 PCR 阴性对照的模板, 以防止提取和扩增过程中外源 DNA 的污染。

2.2 PCR 扩增

2.2.1 基因的选择和引物设计

基因的选择:

RNA 是合成蛋白质的装置—核糖体的主要成分, 蛋白质的合成是一切生命存在的先决条件, 所以 rRNA 及相关的 rDNA 广泛存在于所有生命系统, 且在进化过程中表现出高度的保守性, 目前成为研究生命起源和早期生物进化、高级阶元系统发育的最主要的分子标记之一。目前在系统发育研究中应用最多的 rDNA 片段是 18S rDNA 基因, 这主要是基于以下几点: (1) 18S rDNA 大小适中, 既能提供足够的信息, 又便于实验室操作; (2) 两端序列在许多物种里是非常保守的, 有利于设计通用的引物进行序列扩增; (3) 18S rDNA 也是 rDNA 中保守性最好的部分, 适于高级分类单元和远缘物种关系的分析。28S 是 rDNA 中最长的片段, 可为系统发育提供大量信息, 但在高保守区中含有一些高变区, 总体比较系列之间的差异还比较大, 在 28S 序列分析中要根据不同的目的对其全序列加以筛选, 以保证在系统发育中所分析序列的合理性。因此, 根据本研究的目的, 选取了高度保守的 18S rDNA 全序列和 28S rDNA (D6-D7) 部分序列作为研究的目的片段。

表 1 跳虫代表物种

Table 1 Information of representative species of Collembola

分类 Classification	种类 Species	GeneBank 序列号		采集地点、时间 Location、 Time	引用文献 Reference
		28S rDNA (D6-D7 区)	18S rDNA 全序列		
节腹亚目 Arthropleona					
原蛭科 Poduridae					
原蛭属 <i>Podura</i>	<i>P.aquatica</i>	AY210838	AY59363		Luan 2004
棘蛭科 Onychiuridae					
棘蛭 <i>onychiurus</i>	<i>O.hangchowensis</i>	DQ016572	DQ016554	宁波 21/12/03	本研究
	杭州棘蛭				
	<i>O.yodai</i>		AY037171	上海	Luan 2004
	东洋棘蛭				
土蛭属 <i>Tullbergia</i>	<i>T.yosii</i>	DQ016554	DQ016556	上海 24/11/04	本研究
	吉井氏土蛭				
球跳蛭科 Hypogastruridae					
球角蛭属 <i>Hypogastrura</i>	<i>H.duplicispinosa</i>	DQ016570	DQ016555	苏州 10/4/04	本研究
	四刺球角蛭				
	<i>Hypogastrur sp</i>	DQ016571	AY59362	上海 2/9/01	本研究
	球角蛭 1 种				Luan ,2004
具齿蛭科					
Odontellidae					
具齿蛭属 <i>Odontell</i>	<i>Odontella sp</i>	DQ016576	DQ016559	海南 15/4/04	本研究
	具齿蛭 1 种				
疣蛭科 Neanuridae					
本研究					
颚毛蛭属 <i>Crosssdonthina</i>	<i>C.tiantong</i>	DQ016574	DQ016557	宁波 21/12/03	
	天童颚毛蛭				
奇刺蛭属 <i>Friesea</i>	<i>F.japonica</i>	DQ016575	DQ016558	上海 26/9/04	本研究
	日本奇刺蛭				
疣蛭属 <i>Neanur</i>	<i>N.latio</i> 宽疣蛭		AY037172	上海 2/9/01	Luan ,2004
等节蛭科 Isotomidae					
陷等节蛭属 <i>Isotomuru</i>	<i>I.palustri</i>	DQ016577	DQ016560	上海 2/11/04	本研究
	沼生陷等节蛭				
符蛭属 <i>Folsomia</i>	<i>F.octoculata</i>	DQ016579	DQ016561	苏州 10/4/04	本研究
	八眼符蛭				
等节蛭属 <i>Isotoma</i>	<i>I.viridis</i>	DQ016578	AY59361	上海 2/9/01	本研究
	绿等节蛭				Luan ,2004
长角长蛭科 Orchesellides					
异蛭属 <i>Heteromurus</i>	<i>H.tenuicornis</i>	DQ016582	DQ016564	海南 15/7/04	本研究
	细角异蛭				
鳞蛭科 Tomoceridae					
鳞蛭属 <i>Tomocerus</i>	<i>T.violaceus</i>	DQ016580	DQ016562	宁波 21/12/03	本研究
	紫鳞蛭				

阔跗科 <i>Oncopoduridae</i>						
阔跗属 <i>Oncopodura</i>	<i>O. crassicornis</i>	DQ016581	DQ016563	上海 26/9/04	本研究	
	厚角阔跗					
长角跗科 <i>Entomobryidae</i>						
裸长跗属 <i>Sinells</i>	<i>S. curviseta</i>	DQ016583	DQ016565	上海 30/9/04	本研究	
	曲毛裸长跗					
长跗属 <i>Entomobrya</i>	<i>E. dorsosignata</i>	DQ016584	AY5930	上海 9/2/01	本研究	
	背斑长跗					Luan ,2004
爪跗科 <i>Paronellidae</i>						
丽跗属 <i>Callyntrurn</i>	<i>Callyntrurn sp</i>	DQ016585	DQ016566	海南 15/7/04	本研究	
	丽跗 1 种					
愈腹亚目 <i>Symphyleona</i>						
短角跗科 <i>Neelides</i>						
短跗属 <i>Neelides</i>	<i>N. minutu</i>	DQ016586	DQ016567	海南 15/4/04	本研究	
	微小短跗					
圆跗科 <i>Sminthuridae</i>						
拟勃氏圆跗属 <i>Pseudobourletiell</i>	<i>P. spinata</i>	DQ016587	DQ016568	上海 2/11/04	本研究	
	刺拟勃氏圆跗					
异圆跗属 <i>Papirinus</i>	<i>P. prodigiosus</i>	DQ016588	DQ016569	海南 15/7/04	本研究	
	奇异圆跗					
球圆跗属 <i>Sphaeridi</i>	<i>S. pumilis</i>	DQ016589	AY145149	上海 9/2/01	本研究	
	短足球圆跗					Luan ,2004
握角圆跗属 <i>Sminthurides</i>	<i>S. aquaticu</i>	DQ016590	AY59364	上海 24/11/04	本研究	
	水生握角圆跗					Luan ,2004

引物设计:

扩增和测序的引物设计根据文献(Giribet & Ribera, 1998; Frati & Dell'Ampio, 2000; Mallatt *et al.*, 2004) 及 GenBank 序列。引物 18S1L/18S1R, 18SL500/18SR1470, 18SL1210/18SR1790 和 18S3L/18S3R 分别扩增前后各约 800bp 序列, 覆盖了 18S 全序列。引物 AS1/ PA 和 PA2603/ OP4 扩增 28S rDNA 的 D6-D7 区段中约 900bp 序列。对于难扩增的片段, 我们对不同的样品使用不同的引物组合, 以及针对初步测序结果设计专一引物, 以获得目的片段。引物信息见表 3

2.2 .2PCR 扩增和产物回收

常规 PCR 扩增标本 DNA, 每 25 μ l 反应体积中含有大约 40ng 的标本 DNA。反应条件如下: 94 $^{\circ}$ C 预变 1min; 46~54 $^{\circ}$ C 退火 (因不同引物而定), 1min10sec; 72 $^{\circ}$ C 延伸 1min10sec, 运行 35 个循环。最后一个循环结束后于 72 $^{\circ}$ C 充分延伸 10min。实验中, 对于常规 PCR 方法扩增困难的样品, 利用 Hotstar PCR 技术(98 $^{\circ}$ C 预变性 8 分钟后加 Taq 酶)和 Touchdown PCR 技术(退火温度每个循环降低 0.5 $^{\circ}$ C

表 2 其他六足动物代表种类

Table 2 Information of representative species of arthropods

分类 Classification	种类 Species	GeneBank 序列号 28S rDNA 18S rDNA (D6-D7 区) 全序列		采集时间、地点 Location、Time	引用文献 Reference
原尾目 Protura					
Acerentomata 蛭目					
Berberentulidae 槩蛭科					
<i>Baculentulus</i> 巴蛭属	<i>B. tianmushanensis</i>	DQ016591	AY037169	上海 24/11/04	本 研 究
Eosentomata 古蛭目	天目巴蛭				Luan 2004
Eosentomidae 古蛭科					
<i>Eosentomon</i> 古蛭属	<i>E. sakura</i>		AY59355		Luan 2004
双尾目 Diplura					
Campodeoidea 康蚋类					
Campodeidae 康蚋科					
<i>Lepidocampa</i> 鳞蚋属	<i>L. weberi</i>				Mallatt 2004
	韦氏鳞蚋	DQ016592	AY037167	上海 24/11/04	本研究 Luan 2004
狭义昆虫 Insecta <i>s.str</i>					
衣鱼目 Zygentoma					
Lepismatidae 衣鱼科					
<i>Ctenolepisma</i> 栉衣鱼属	<i>C.longicaudata</i>		AY210811		Mallatt <i>et al.</i> , 2004
Microcorphia 石蛎目	南非栉衣鱼				
Machilidae 石蛎科					
Dilta	<i>D. littoralis</i>		AF005457		Edgecome <i>et al.</i> , 1999
Ephemeroptera 蜉蝣目					
Leptophlebiidae 细裳蜉科					
<i>Habrophlebiodes</i> 柔裳蜉属	<i>H. zijinensis</i>		AY59370		Luan <i>et al.</i> , 2004
	紫金柔裳蜉				
Orthoptera 直翅目					
Catantopidae 斑腿蝗科					
<i>Oxya</i> 稻蝗属	<i>O. chinensis</i>		AY037173		Luan <i>et al.</i> , 2004
Odonata 蜻蜓目	中华稻蝗				
Aeschnidae 蜓科					
<i>Anax</i>	<i>A. junius</i>		AY555526		Giribet,G. <i>e. al.</i> , 2004

从 65℃左右降到合适的温度后, 再进行 20 个循环) 优化 PCR 扩增产物。

PCR 产物用 1.5-2.0%的琼脂糖凝胶进行检测。检测时, 每个样品取 1μl, 对于扩增效果良好且足量的样品进行回收。回收时制备 2%的琼脂糖凝胶, 将剩余样品全部点上, 100V 电压电泳一小时左右, 在紫外灯下用解剖刀将目的片段切下放入 1.5ml Eppendorf 管, 切时尽可能靠近目的带, 然后用小量胶回收纯化试剂盒(上海华舜生物试剂公司, W5212) 进行回收和纯化。

表 3 引物名称和序列

Table 3 The information of the primers in this study

	引物名称	5' to 3'	碱基数 (bp)
18s	1L	TACCTGGTTGATCCTGCCAGT	21
	1R	TAATATACGCTATTGGAGCTGG	22
	L500	GTTTCGATTCCGGAGAGGGAG	20
	R1470	TTAGAACTAGGGCGGTATCTG	21
	L1210	CCTTGAGAAAATTGGAGTGCT	21
	R1790	CGTTACCGGAATGAACCAGAC	21
	3L	AGGAATTGACGGAAGGGCAC	20
	3R	CCTACGGAAACCTTGTTACG	20
28s	AS1	CCG CAG CAG GTC TCC AAG GT	20
	PA	TGA CGA GGC ATT TGG CTA CC	20
	PA2603	GGT AGC CAA ATG CCT CGT CA	20
	OP4	CCG CCC CAGTCAAAC TCC C	19

2.3 序列测定

纯化后的 PCR 产物直接作为模板进行测序, 测序引物为 PCR 所用引物, 所有序列至少经过正反两次重复测定, 以保证序列的准确性。

测序反应使用 Perkin-Elmer/Applied Biosystems Division(PE/ABD) BigDye™ Terminator Cycle Sequencing Kit (Foster city, CA, USA)。测序反应条件严格根据厂家建议条件进行。测序反应产物用 CentriSep spin columns (Princeton Separations, Inc., Adelphia, NJ) 进行纯化, 去除未参与测序反应的引物以及 ddNTP, dNTP 和测序酶等试剂。部分样品通过 ABI 377 全自动测序仪(PE Biosystems, Perkin-Elmer, Foster City, CA, USA) 测定 DNA 序列。

3. 数据分析

3.1 序列编辑及排序

用DNASTar软件包 (DNASTAR, Inc.1996) 中的Editseq和Seqman进行编辑, 用Megalign中Clustal W方法, 对所得序列以及从GenBank中选用的序列进行同源排序。利用Dialign进行同源排序 (Morgenstern 1999)。将二者排序结果进行比对, 参照跳虫的18S rRNA和28S rRNA的二级结构 (Fрати, 2000; Mallatt *et al.*, 2004; Luan, 2004) 进行校正。鉴于所分析的是高级阶元间的系统关系, 对于排序中变异过大的区段予以舍弃。通过网上递交序列。

用 MEGA3.0 (Kumar, Tamura & Nei, 2004) 计算序列的碱基组成和两两序列间的转换/颠换比值。

3. 2 序列信息检验

对给定的数据集来说, 在进行系统发育关系分析之前, 首先应该确定其是否含有对系统发育有价值的信息 (Hillis *et al.* 1992)。

3. 2. 1 g1 statistic (Hillis *et al.* 1992)

g1 statistic 为一随机抽取树长的分布检验, 如分布图为非正态分布, 则该数据集含有较强的对系统发育分析有价值的信息, 反之亦然。g1 值一般为抽取 10,000 棵树进行运算后的值。如果 $g1 < 0$, 则符合简约假设, 即含有较强的对系统发育有价值的信息。该分析利用 PAUP 4.0b10 (Swofford 2002) 完成, 参数设置为: 简约条件下随机抽取 10000 棵树进行运算。

3. 2. 2 PTP test (permutation tail probability test, Faith & Cranston 1991)

PTP test 是序列随机突变排列概率检验, 进行 N 次重复检验, 即根据原始数据集随机生成 N-1 个与原始数据集等长的随机数据, 一般运行 1000 次重复检验, 通过构建简约树, 比较随机数据与原始数据的简约树的树长, 推断数据是否含有对系统发育有价值的信息。一般认为 $p < 0.05$ 时所分析的数据有意义。

本分析使用 PAUP 4.0b10 的 PTP test 进行序列信息检验, 参数设置如下: heuristic search、100 random-addition sequences, TBR branch swapping, 1000 replicates。

4. 外群选取

对于系统发生分析, 要比较物种之间的亲缘关系, 需要选择外类群(outgroup) 进行分析比较, 而外群的选择非常重要, 不适当地选取外群有时会造成错误的分析结果。现今普遍认可的原则是: 选取前人研究证明与内群最具亲缘关系的类群; 条件许可, 尽可能选取 1 个以上的外群以证实内群间树型拓扑结构的稳定性。栾云霞 (2004) 的研究结果表明跳虫与原尾虫和双尾虫三类亲缘关系较近, 适合互作外群。因此, 我们在分析跳虫的系统发生关系时, 分别选取另外两类作为外群。

传统形态学研究表明,六足总纲与多足纲最为近缘,也就是说六足类起源于多足类或者两者源于共同的直系祖先(Sharov,1966; Manton,1972,1977)。而近年来分子系统学的研究提出六足动物与甲壳动物的系统关系比其与多足动物更近(Friedrich & Tautz,1995; Zrzavy & Štys,1997; Giribet *et al.*,2001; Nardi *et al.*,2003),我们要分析探讨跳虫在六足动物中的分类地位以及与多足动物和甲壳动物的关系,所以我们选取螯肢动物的代表类群作为外群。

5 系统发生关系树的构建

分别应用 PAUP 4.0b10 和 MrBayes (version3.0B4) 软件,使用最大简约法(maximum-parsimony, MP)、最大似然法(maximum likelihood, ML)和贝叶斯法(Bayesian Inference, BI)构建跳虫以及六足动物代表物种的系统发育关系。在构建系统发育关系的过程中,核苷酸位点被认为是具有四种状态(A、T、C、G)的无序位点,所有位点等权赋值。排序中的裂缝(Gap)作为缺失(missing data)处理。

5.1 最大简约法(maximum parsimony MP)

构建最大简约树的理论依据是 Ockham's razor 原则:对数据最好的解释也是最简单的,而最简单的所需要的特别假定也最少。MP 方法利用的只是对简约分析能提供信息的特征。如在 DNA 序列数据中,利用的只是存在核苷酸序列差异(至少有 2 种不同类型的核苷酸序列)的位点,这些位点称为简约信息位点(parsimony informative sites)。利用 MP 方法重建系统发生树,实际上是一个对所有可能的树进行比较的过程。通过比较所有可能树,选择其中长度最小的树作为最终的系统发生树,即最大简约树(maximum parsimony tree)。

用 MP 法构建系统发育关系时,对搜索最简约树的参数如下:heuristic search, 100 random-addition sequences, TBR branch swapping。

用 Bootstrap (1000 replications; Felsenstein 1985) 来检验各节点的置信度,使用的参数与搜索最简约树相同。

5.2 最大似然法(maximum likelihood ML)

最大简约树的构建是根据进化路径最简约(节省)——即树长最短的原则。而最大似然树的构建根据的是获得观测数据最大概率的树,这些似然率的获得是通过数据集与事先假设的序列转换的进化过程的具体模型的拟合来估算的。因此,利用最大似然法来推断一组序列的系统发生树,需首先确定序列进化的模型。

利用 Modeltest 3.06 (Posada & Crandall 1998) 软件进行模型选择,并且估计相关参数。这个过程需要寻找在某一进化距离上由第一种序列真正转换成第二种序列的可能性,并确定在最大可能下的进化距离,接着将所有可能树作为最佳

树,对重建每个树的统计量进行似然估计,最后通过对树长度的优化,从而获得最佳树各参数的最大似然估计。

我们检验从简单到复杂的 14 种进化模型: JC, F81, K80, HKY, TrNef, TrN, K81, K81luf, TIMef, TIM, TVMef, TVM, SYM, GTR, 同时考虑参数 G (Gamma Distribution, Gamma 分布) 和 I (Proportion of Invariable Sites, 假设的不变位点的比例), 以寻求最合适的模型和参数构建 ML 树。

模型和参数确定后应用最大似然法构建 ML 树, 然后用 Likelihood ratio test 对得到的 ML 树按照确定的模型重新进行分析以估计参数。然后根据估计的参数再次进行 ML 树的构建, 反复至 ML 树的拓扑结构不变为止。搜索 ML 树的参数如下: heuristic search, 10 random-addition sequences, TBR branch swapping。

5.3 贝叶斯 (Bayesian) 分析

最大似然法计算复杂费时, 由于现行计算机的能力尚达不到其要求而实用性差。而新近提出的贝叶斯法 (Bayesian) (Rannala *et al.* 1996; Yang *et al.* 1997) 既保留了最大似然法的基本原理, 又引进了马尔可夫链的蒙特卡洛方法 (Markov chain Monte Carlo process, MCMC), 将运算的效率提高了, 又大大地缩短了计算的时间。MrBayes (Huelsenbeck & Ronquist 2001) 是一个利用 Bayesian 预测种系发生史的程式, 它使用模拟技术 MCMC 方法模拟演化树的较晚期可能性分布。贝叶斯法最终获得由一组似然率最大树构成的合意树, 估算后验概率

(Posterior probability) 直观地表示系统进化关系的分析结果, 而不需要用自引导法 (Bootstrap) 进行检验。

本研究利用 MrBayes3.0b4 软件, MCMC 设置为 4 条链同时运行, 3 条热链 1 条冷链, 分析采用 Modeltest 3.06 软件选择的最佳模型, 以随机树为起始树, 运行 1,000,000 代, 在舍弃老化样本 (Burnin samples) 后, 根据剩余的样本构建一致树 (Consensus tree) 并计算相关参数。每个数据集重复运算至少一次, 如果得到的树形一致, 对数似然值接近, 则表明马尔可夫链是收敛的, 分析结果是可靠的。构建 BI 树主要参数设置如下: lst nst=6 rates=gamma; mcmc ngen=1000,000 nchains=4 savebrlens=yes; sumt burnin=2000.

三. 结果与分析

1. 跳虫的系统发生分析

1.1 跳虫 DNA 序列及排序结果

目前中国已记录弹尾目 13 科, 69 属, (Lijun Zhao *et al.* 1997), 本研究包括其中 12 个科, 并有一新记录科-阔跳科 (Oncopoduridae)。标本分别采自海南尖峰

岭、浙江天童山、苏州天平山和上海钟贾山、植物园等地。分析共涉及 24 种，22 属。其中 28s rDNA (D6-D7)，全部由本研究测定，18S rDNA 全序列有 8 条来自 Genbank(Luan,2004)

以原尾虫天目巴蚘 (*B. tianmushanensis*) 和樱花古蚘 (*E. sakura*)，双尾虫韦氏鳞蚘 (*L. weberi*) 和 Campodeidae sp 康蚘为外群，利用 Clustal W 和 Dialign 方法对 18S rDNA 序列和 28S rDNA 序列参照二级结构标准模型对 24 种跳虫进行同源排序。排序后，18SrDNA 得到 1992 个碱基位点 (含缺失 / 插入)，其中有 1100 个是不变位点，638 个简约信息位点 (Parsim-Information sites)，单态位点 (Singleton) 254 个。28SrDNA 得到 860 个碱基位点，其中不变的位点有 440 个，307 个简约信息位点，113 个可变位点。对变异过大的 28SrDNA 的 151-179，228-262 和 871-883 区段予以舍弃，其余区段进行序列分析和分子系统树构建。

1.2 序列信息检验

1) g1 statistic 的结果为，18S: $g1 = -2.649489$; 28S : $g1 = -2.001847$; 18S+28S: $g1 = -3.111003$ 。g1 均小于 0，说明数据集含有较强的对系统发育有价值的信息。

2) PTP test: 18S、28S 和 18S+28S 片段的 PTP 检验均为 $P = 0.001$ 。PTP 检验结果表明：用三个原始数据集构建简约树的树长 (18S: 1915; 28S: 1140; 18S+28S: 2784) 均明显比随机数据构建的树长 (18S: 2775-2822; 28S: 1514-1557; 18S+28S: 3833-3876) 短，说明我们的数据符合简约假设，所有的原始数据均含有较强的发育信息，可以用于系统发育分析的研究。

1.3 碱基组成和转换/颠换值

跳虫 18S rDNA 碱基的平均含量分别 $T = 25.6$ 、 $A = 24.6$ 、 $C = 22.0$ 、 $G = 27.9$ ，28S rDNA 的组成为 $T = 23.2$ 、 $A = 24.4$ 、 $C = 22.5$ 、 $G = 29.9$ ，其中碱基 G 的平均含量最高，GC 含量与 AT 含量相近，各物种碱基组成和序列长度见附录 2。

分别对三个数据集进行两两序列间的转换和颠换数计算，18S 转换/颠换的比值平均为 1.742，28S 转换/颠换的比值平均为 1.3478，18S+28S 的比值平均为 1.749。其中两两序列间转换发生的次数均大于颠换次数，碱基替换未达到饱和，适合于系统分析 (见附录 3)。

1.4 系统发育关系分析

1.4.1 最简约树 (MP tree)

对 18S 进行 Heuristic search 搜索，得到 2 棵树长为 933 步的最简约树，CI

=0.6443, RI=0.6416, RC=0.4135。图 1 为严格一致树。

对 28S 进行 Heuristic search 搜索, 得到 1 棵树长为 1140 步的最简约树, CI=0.5772, RI=0.5700, RC=0.32909 (图 3)。

对合并的数据集, 进行 Heuristic search 搜索, 得到 1 棵树长为 2784 步的最简约树 CI=0.6203, RI=0.5935, RC=0.3681 (图 5)。

1.4.2 最大似然树 (ML tree)

经 Modeltest 3.06 对 18S、28S 和 18S+28S 数据进行分析, 18S 和 18S+28S 构建 ML 树的最佳模型为 GTR+G+I, 28S 的最佳模型是 TVM+I+G。分别三个数据构建 ML 树, 反复进行 Likelihood ratio test 检验, 重构 ML 树, 直到 ML 树的拓扑结果稳定为止。

根据 18S 构建得到的 ML 树 (图 2) 得到参数如下: 碱基频率: A=0.2201 C=0.2459 G=0.2900 T=0.2441; 碱基替代速率: R[A-C]=0.8685, R[A-G]=2.8901, R[A-T]=1.4142, R[C-G]=0.4094, R[C-T]=4.4364, R[G-T]=1.0000; I=0.2184; G=0.5257; 其似然率为 $-\ln L=11785.448$ 。

根据 28S 构建得到的 ML 树 (图 4) 所用的参数如下: 碱基频率: A=0.2016 C=0.2479 G=0.3257 T=0.2248; 碱基替代速率: R[A-C]=1.2039, R[A-G]=4.5175, R[A-T]=2.8226, R[C-G]=0.2470, R[C-T]=4.5175, R[G-T]=1.0000; I=0.1840; G=0.4226; 其似然率为 $-\ln L=6211.5122$ 。

根据 18S+28S 构建得到的 ML 树 (图 5) 得到的参数如下: 碱基频率: A=0.2094 C=0.2471 G=0.3087 T=0.2348; 碱基替代速率: R[A-C]=1.0701, R[A-G]=3.8144, R[A-T]=2.0041, R[C-G]=0.3260, R[C-T]=5.0142, R[G-T]=1.0000; I=0.2393; G=0.4320; 其似然率为 $-\ln L=16178.6406$ 。

1.4.3 贝叶斯分析 (Bayesian inference, BI)

在 ML 分析的基础上, 对 18S、28S 和 18S+28S 数据利用 GTR+G+I 模型和 TVM+I+G 分别进行贝叶斯分析, 分析起始于随机树, 似然对数值很快达到饱和, 将开始的 2000 棵树代作为老化数据舍弃, 估算得到的合意树及后验概率。

根据 18S、28S 和 18S+28S 进行 BI 分析得到的系统树的拓扑结构同其 ML 树 (图 2, 4, 5) 一致, 得到的参数如下:

18S: 似然率为 $-\ln L = 11667.90$; 碱基频率: $A = 0.2185$ $C = 0.2473$ $G = 0.2913$ $T = 0.2430$; 碱基替代速率: $R[A-C] = 0.8872$, $R[A-G] = 3.0630$, $R[A-T] = 1.4973$, $R[C-G] = 0.4051$, $R[C-T] = 4.6815$, $R[G-T] = 1.0000$; $I = 0.2226$; $G = 0.5383$ 。

28S: 似然率为 $-\ln L = 6221.28$; 碱基频率: $A = 0.2064$ $C = 0.2437$ $G = 0.3273$ $T = 0.2227$; 碱基替代速率: $R[A-C] = 1.1687$, $R[A-G] = 4.3483$, $R[A-T] = 2.8087$, $R[C-G] = 0.2579$, $R[C-T] = 4.8632$, $R[G-T] = 1.0000$; $I = 0.1773$; $G = 0.4545$ 。

18S+28S: 似然率为 $-\ln L = 16712.93$; 碱基频率: $A = 0.2089$ $C = 0.2478$ $G = 0.3087$ $T = 0.2347$; 碱基替代速率: $R[A-C] = 1.0734$, $R[A-G] = 3.8057$, $R[A-T] = 2.0142$, $R[C-G] = 0.3209$, $R[C-T] = 5.0149$, $R[G-T] = 1.0000$; $I = 0.2308$; $G = 0.4364$ 。

1.5 小结

1.5.1 根据不同数据、不同方法分析得到的系统树，跳虫都形成一个很好的单系群，MP 分析中 bootstrap 值均为 100%，BI 分析中后验概率均为 1.00。

1.5.2 原蛭总科的类群总是聚为一支，在 MP 分析中 bootstrap 值分别为 90% (18S)、96% (28S) 和 100% (18S+28S)，在 BI 分析中后验概率均为 1.00。支持原蛭总科从节腹亚目中分出，成立原蛭目 (Deharveng, 2004)。

在原蛭总科内部，水生原蛭与疣蛭科聚成一支，但支持率不够高，在 MP 分析中 bootstrap 值分别为 59% (18S)、53% (28S) 和 56% (18S+28S)，在 BI 分析中后验概率分别为 0.55 (18S)、0.90 (28S) 和 0.57 (18S+28S)。

1.5.3 长角蛭目不形成单系。长角蛭目内部，等节蛭科形成单系，在 MP 分析中 bootstrap 值分别为 97% (18S)、90% (28S) 和 100% (18S+28S)，在 BI 分析中后验概率均为 1.00。长角长蛭和爪蛭科总是与长角蛭科互为姐妹群。而阔蛭科和鳞蛭科在不同的树上位置有差异，在 18S 所构建的树中，阔蛭科和鳞蛭科分别与等节蛭科和圆蛭科有交叉，在和 28S 和 18S+28S 所构建的系统树中，二者聚为一支 (MP 分析 28S 和 18S+28S 数据的 bootstrap 值分别为 78% 和 83%，BI 分析中后验概率分别为 0.91 和 0.82)。

1.5.4 短角蛭科在基于 28S 和 18S+28S 所构建的系统树中都在愈腹亚目之外。在 18S 构建的树中，聚在愈腹亚目内部，但支持率较低 (MP 分析中 bootstrap 值为 66%，BI 分析中后验概率均为 0.57)。

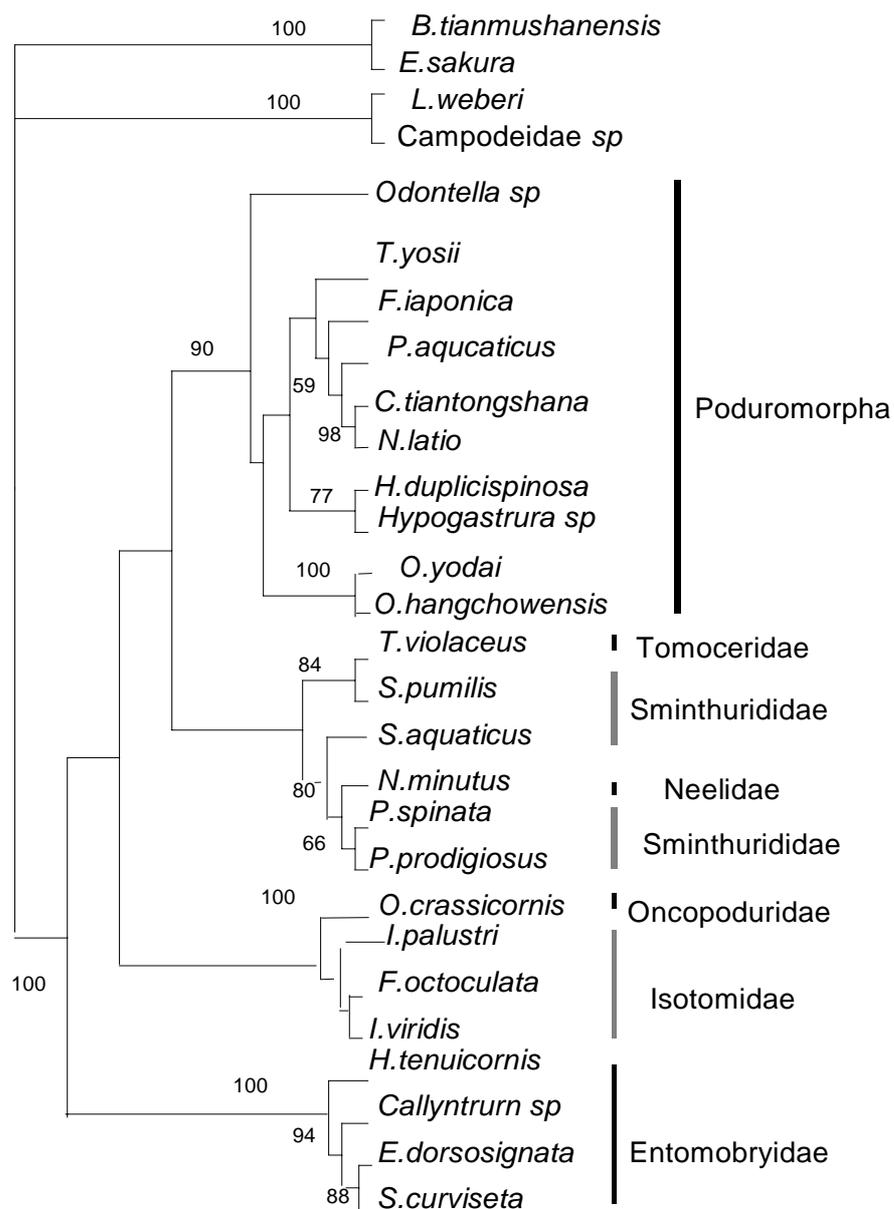


图 1 基于 18S rDNA 数据构建的跳虫 MP 系统树(分支上的数字为 MP bootstrap 值)

Fig. 1 The MP tree of Collembola based on 18S rDNA (Numbers on the nodes are bootstrapping value)

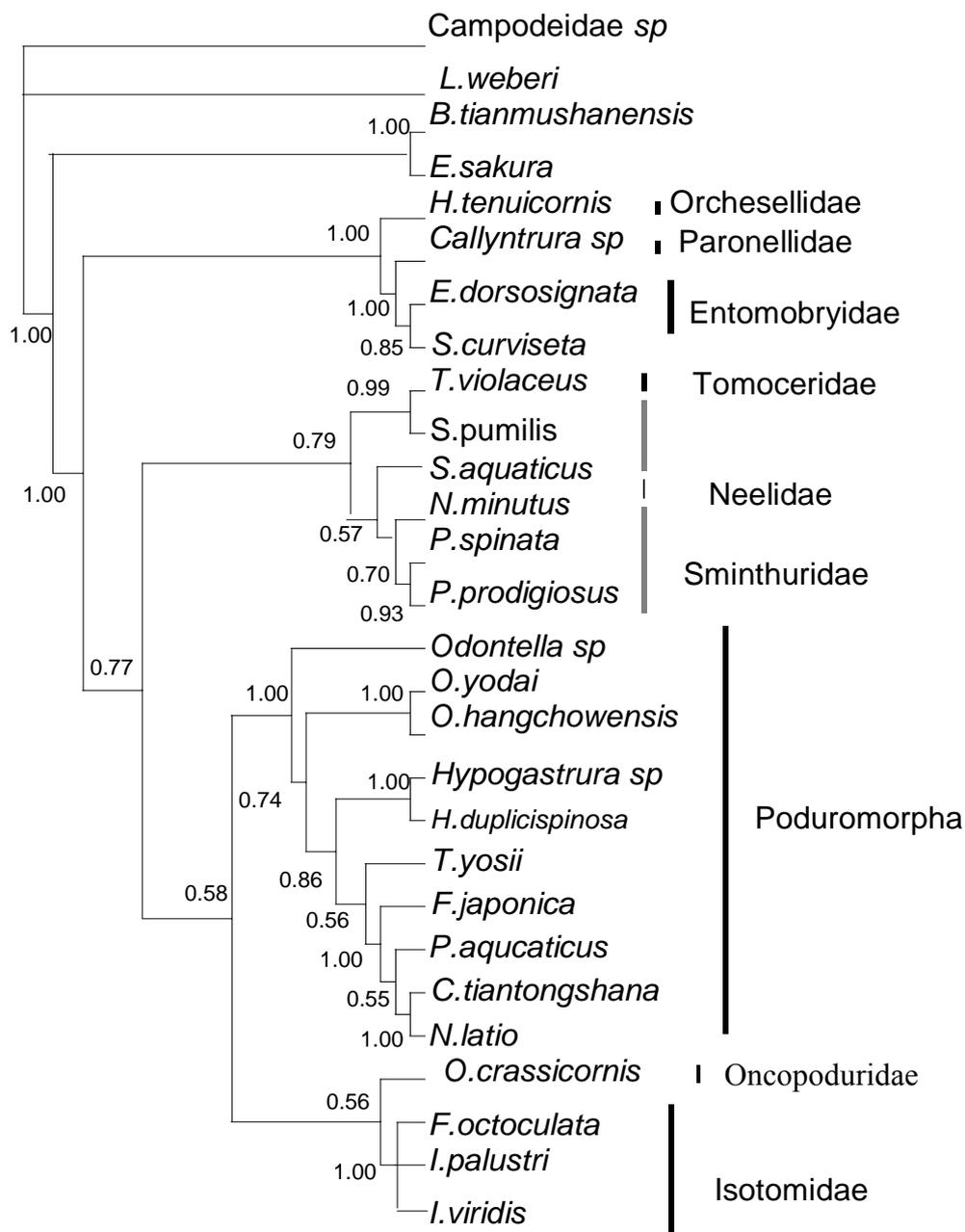


图 2 基于 18S rDNA 跳虫的 ML 和 BI 树 (分支上的数字 BI 分析的后验概率)

Fig. 2 The ML and BI tree of Collembola based on 18S rDNA (Numbers on the nodes are posterior probability value)

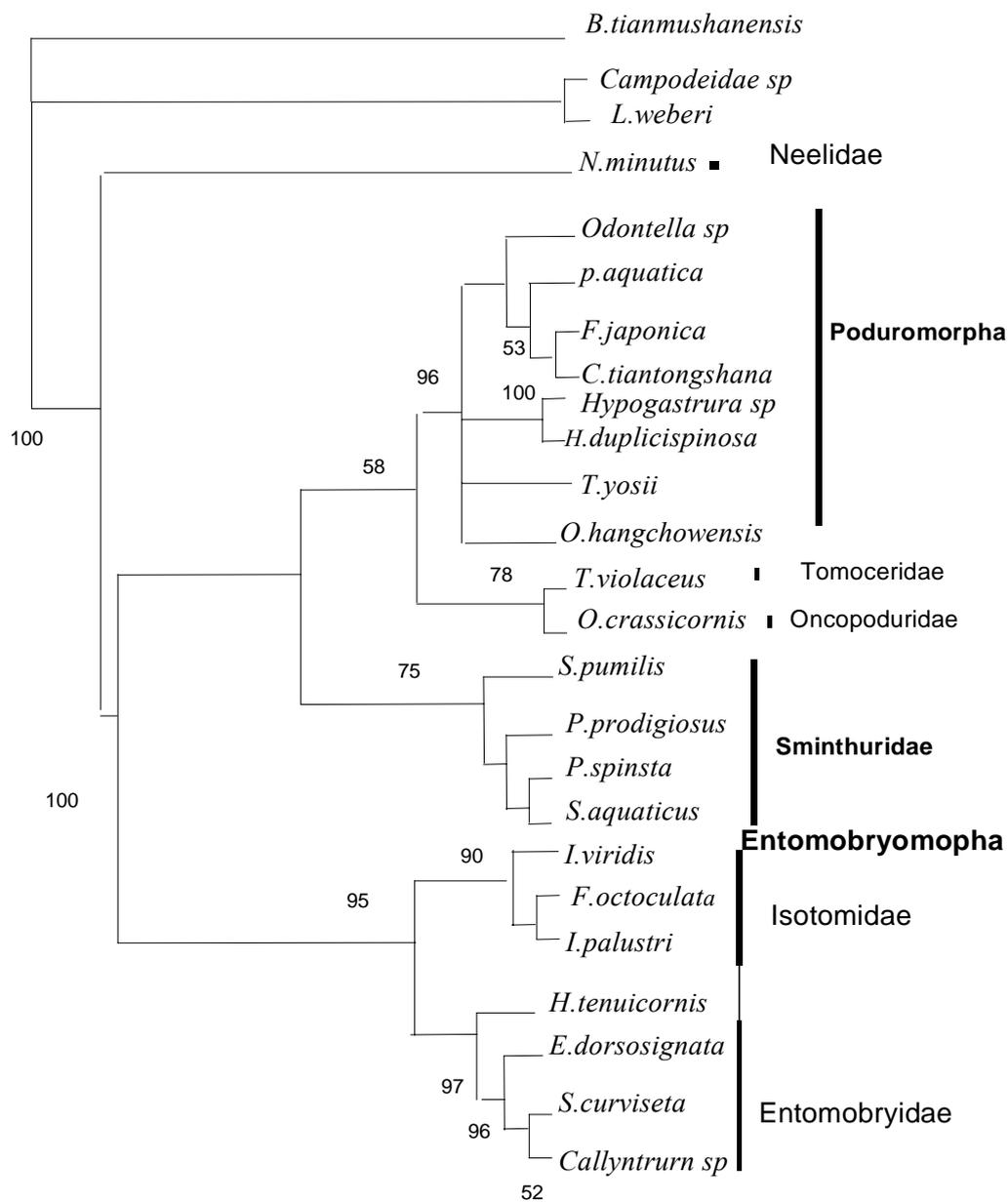


图 3 基于 28S rDNA 构建的跳虫 MP 树 (分支上的数字为 MP bootstrap 值)

Fig. 3 The MP tree of Collembola based on 28S rDNA (Numbers on the nodes are bootstrapping value)

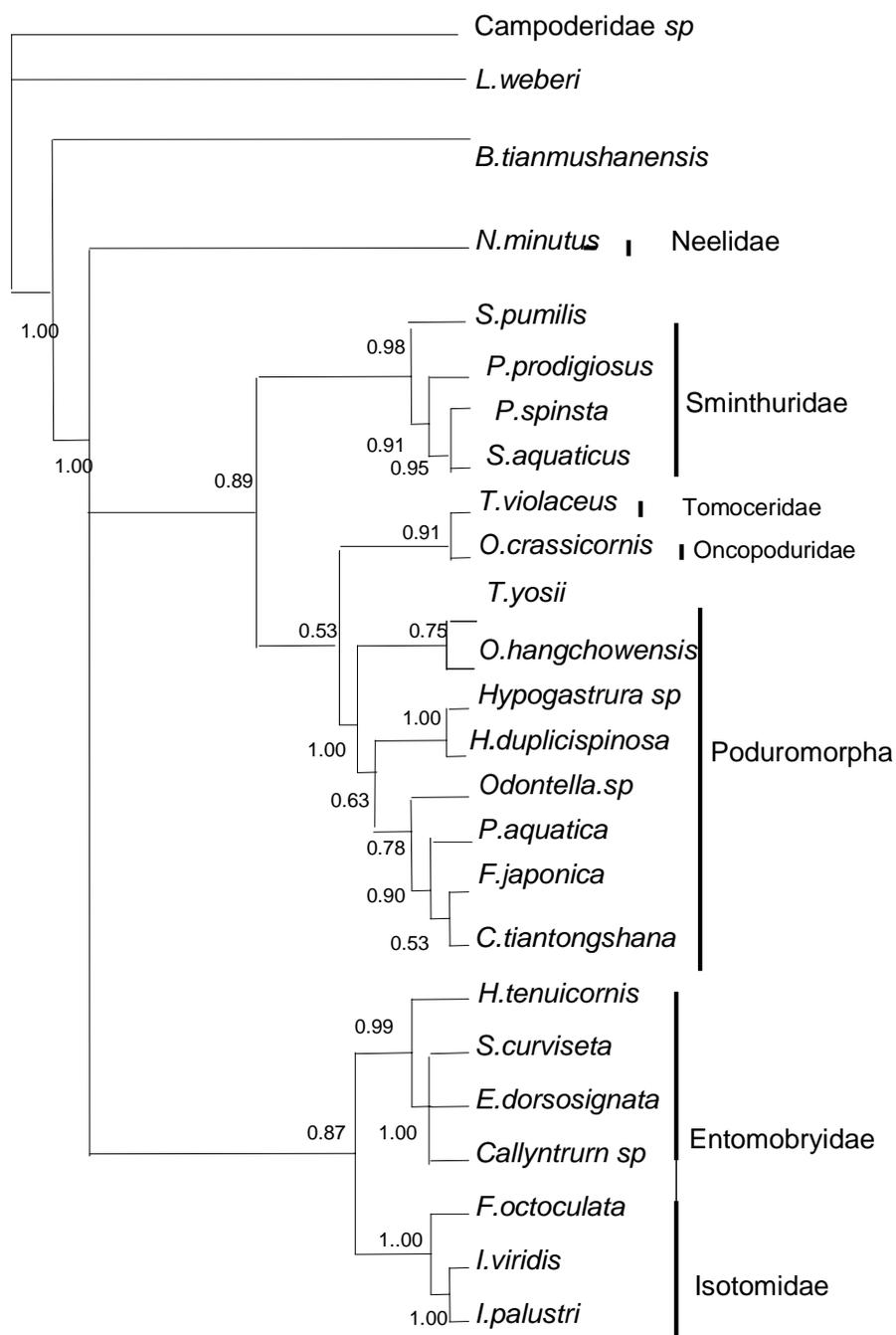


图 4 基于 28S rDNA 构建跳虫的 ML、BI 树 (分支上的数字 BI 分析的后验概率)

Fig. 4 The ML and BI tree based on 28S rDNA (Numbers on the nodes are posterior probability value).

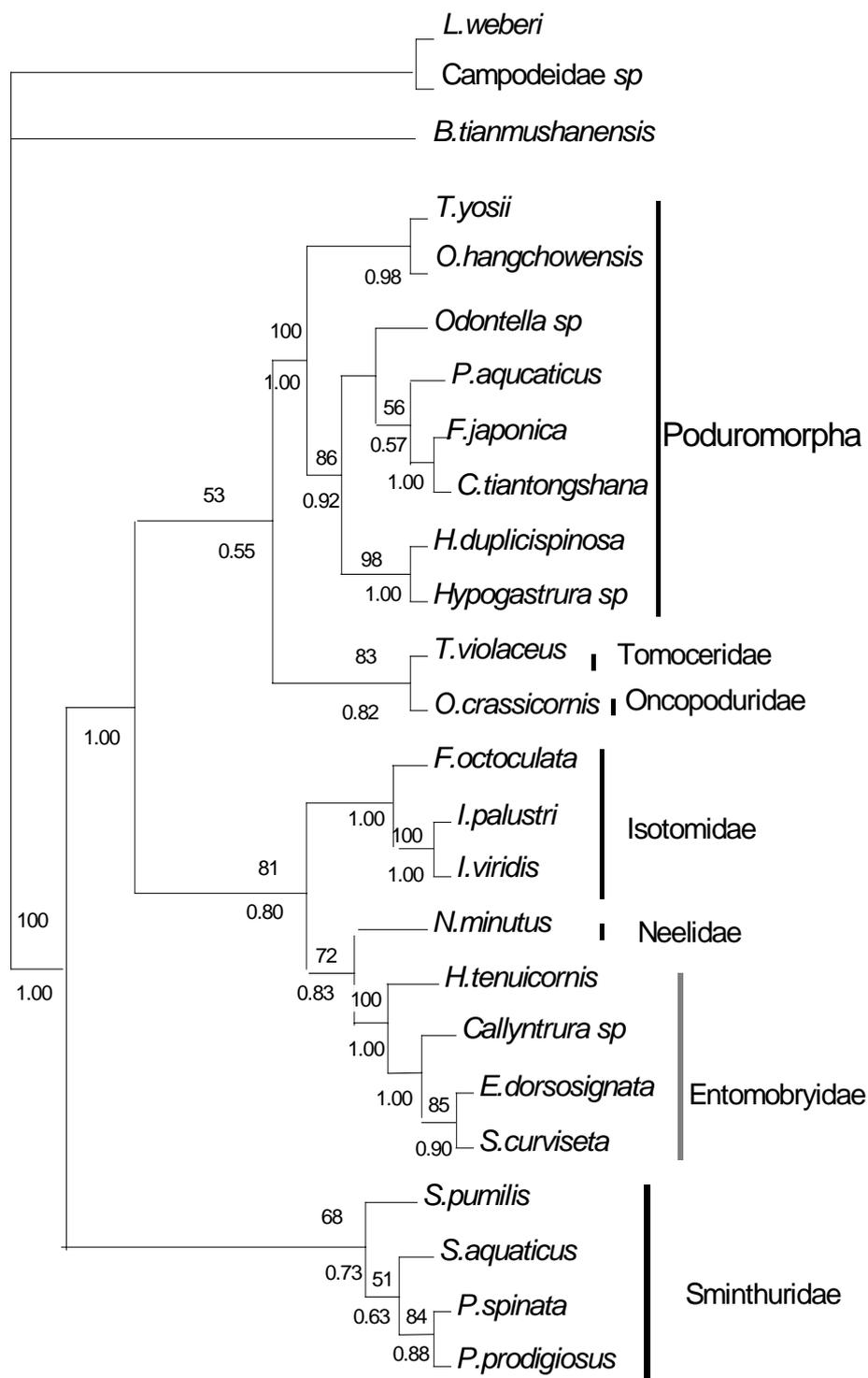


图 5 基于 18s+28S 构建的跳虫 MP、ML 和 BI 树 (分支上的数字为 MP bootstrap 值; 分支下的数字为 BI 分析的后验概率)

Fig. 5 The MP, ML and BI tree of Collembola based on 18S+28S rDNA (Numbers above branches is bootstrapping value; numbers below branches is posterior probability value)

2. 跳虫的系统地位分析

形态学研究表明六足类起源于多足类或者两者源于共同的直系祖先 (Sharov 1966; Manton 1972, 1977), 而近年来分子系统学的研究提出六足动物与甲壳动物的系统关系更近 (Friedrich & Tautz 1995; Zrzavy & Štys 1997; Giribet *et al.* 2001; Nardi *et al.* 2003), 因此我们以螯肢动物的代表类群作为外群, 选取 14 种跳虫、2 种原尾虫、2 种双尾虫, 5 种昆虫, 17 种甲壳动物以及多足动物代表类群 (倍足类、唇足类) 的 18S rDNA 序列进行对比分析, 以探讨跳虫在六足动物内部以及在节肢动物中的系统地位。

2.1 排序

利用 Clustal W 和 Dialign 方法对 42 条 18S rDNA 序列参照二级结构标准模型分别进行同源排序, 得到 2247 个碱基位点, (均含缺失 / 插入)。在排序后, 18S rDNA 片段序列中有 971 个位点是不变的, 926 个简约信息位点, 350 个可变位点; 变异过大的 1551-1833 区段予以舍弃, 对其余区段进行序列分析和分子系统树构建。

2.2 序列信息检验

2. 2. 1 g_1 statistic: $g_1 = -0.734043$, g_1 小于 0, 说明含有较强的对系统发育有价值的信息。

2. 2. 2 PTP test: PTP 检验为 $P = 0.001$ 。PTP 检验结果表明: 用原始数据集构建简约树的树长 (4528) 均明显比随机数据构建的树长 (6761-6852) 短, 说明我们的数据符合简约假设, 所有的原始数据均含有较强的发育信息, 可以用于系统发育分析的研究。

2.3 转换/颠换值

对数据集进行两两序列间的转换和颠换数计算, 转换/颠换的比值平均为 1.676。其中两两序列间转换发生的次数均大于颠换次数, 碱基替换未达到饱和, 适用于系统分析 (附录 2)。

2.4 系统发育关系分析

2.4.1 最简约树 (MP tree)

对 18S 进行 Heuristic search 搜索, 得到 2 棵树长为 4528 步的最简约树。CI

=0.4814, RI=0.5860, RC=0.2821, 图 6 为严格一致树。

2.4.2 最大似然树 (ML tree)

经 Modeltest 3.06 对 18S 数据进行分析, GTR+G+I 为构建 ML 树的最佳模型。对 18S 数据分别构建 ML 树, 反复进行 Likelihood ratio test 检验, 重构 ML 树, 直到 ML 树的拓扑结果稳定为止。

根据 18S 构建得到的 ML 树所用的参数如下: 碱基频率: A=0.2084 C=0.2573 G=0.3005 T=0.2339; 碱基替代速率: R[A-C]=1.0249, R[A-G]=2.4308, R[A-T]=1.1400, R[C-G]=0.6307, R[C-T]=3.9697, R[G-T]=1.0000; I=0.0870; G=0.4785; 其似然率为 $-\ln L=22904.7129$ 。

2.4.3 贝叶斯分析 (Bayesian inference, BI)

对 18S 数据利用 GTR+G+I 模型分别进行贝叶斯分析, 分析起始于随机树, 似然对数值很快达到饱和, 将开始的 2000 棵树代作为老化数据舍弃, 构建一致树。根据 BI 分析得到系统树的拓扑结构同 ML 树一致 (图 6)。得到的参数如下, 似然率为 $-\ln L=22879.39$; 碱基频率: A=0.2057 C=0.2594 G=0.3010 T=0.2340; 碱基替代速率: R[A-C]=1.0701, R[A-G]=2.5490, R[A-T]=1.1993, R[C-G]=0.6377, R[C-T]=4.0651, R[G-T]=1.0000; I=0.0881; G=0.4838。

2.5 小结

根据不同数据、不同方法分析得到的系统树拓扑结构基本一致。我们可以得出以下系统关系:

2.5.1 跳虫形成很好的单系群 (MP 分析中 bootstrap 值均为 100%, BI 分析中后验概率均为 1.00), 这与前面分析一致;

2.5.2 原尾虫总是与双尾虫优先聚为一支 (MP 分析中 bootstrap 值均为 100%, BI 分析中后验概率均为 1.00)。原尾虫+双尾虫形成的一支, 与甲壳动物头虾纲和颚足纲的类群聚为一支, 但支持率不高 (MP 分析中 bootstrap 值为 59%, BI 分析中后验概率为 0.66)。

2.5.3 狭义昆虫的蜻蜓 *Anax junius* 与甲壳动物鳃足类的 *Cyclestheria hislopi* 聚为一支, MP 分析中 bootstrap 值均为 100%, BI 分析中后验概率均为 1.00。

2.5.4 所有六足动物类群与甲壳动物与形成一支 (MP 分析中 bootstrap 值为 91% 和 BI 分析中后验概率均为 1.00), 而将多足动物排除在外, 因此支持六足

动物与甲壳动物亲缘关系最近的观点。

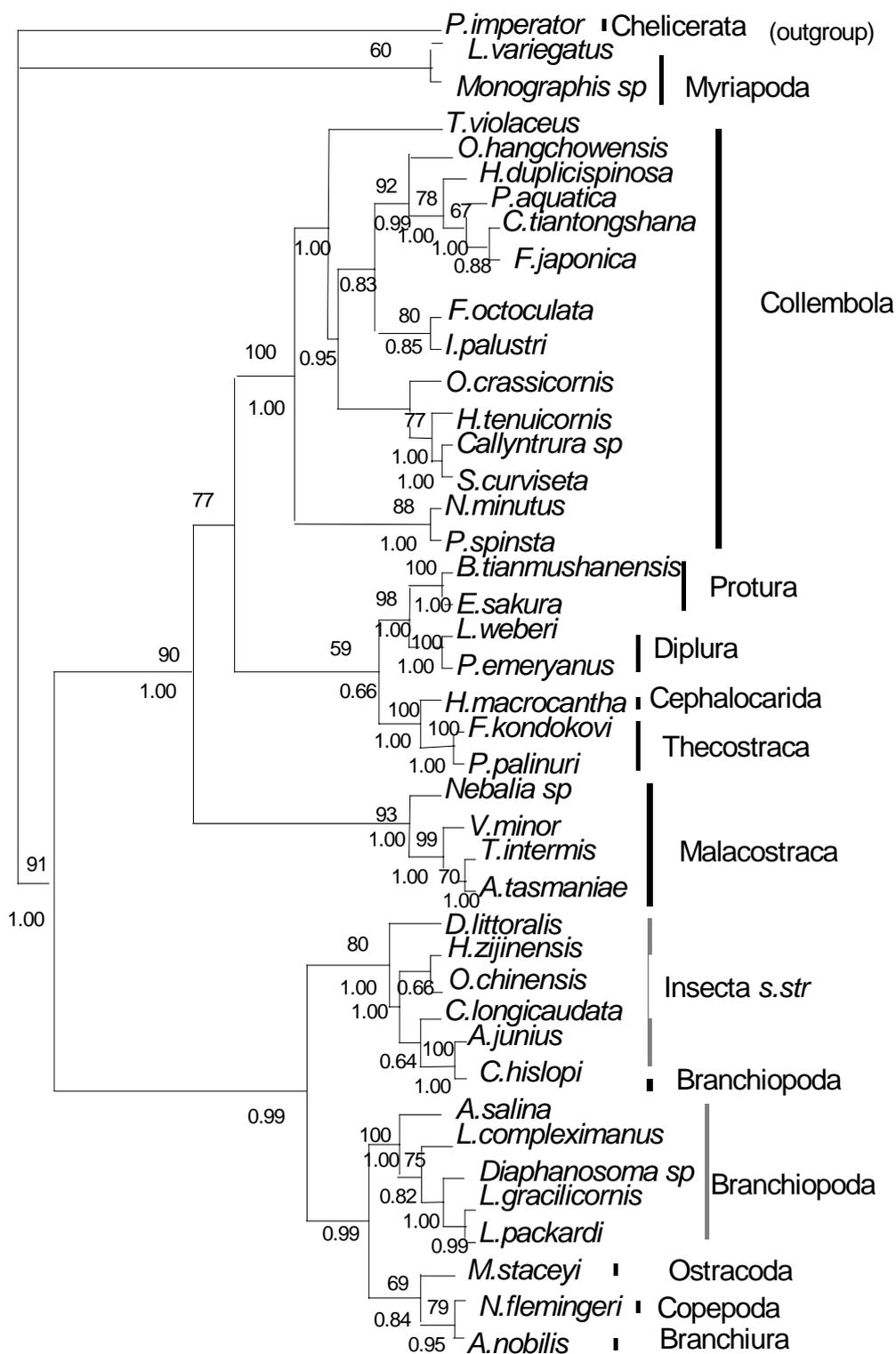


图 6 基于 18S rDNA 构建的低等六足动物 MP、ML、BI 树 (分支上的数字为 MP bootstrap 值; 分支下的数字为 BI 分析的后验概率)

Fig. 6 The MP, ML and BI tree of basal hexapods based on 18s rDNA (Numbers above branches is bootstrapping value; numbers below branches is posterior probability value)

四. 讨论

4.1 原蛭目的单系性及原蛭科的分类地位

原蛭总科与长角蛭总科的主要区别是胸部第一节明显,背板具刚毛。从形态学和分子系统学的研究都证明,原蛭总科是一个单系群(D'Haese 2002, 2003)。两总科分别建立原蛭目和长角蛭目已被大家接受(Deharveng, 2004)。我们的结果也显著支持原蛭目的单系性,其主要类群分为两支,一支是原蛭科+疣蛭科+具齿蛭科,另一支是球角蛭科+棘蛭科。

原蛭科仅 1 属 1 种,半水生,口器为下口式。Salmon (1964) 认为原蛭科和愈腹亚目均为下口式,因此原蛭科与愈腹亚目的亲缘关系最近。Moen & Ellis (1984) 也认为原蛭科不同于原蛭总科的其他类群,提出成立与愈腹亚目+短角蛭亚目为姐妹群的间腹亚目(Metaxypleona),但这个观点并没有被广泛接受(Hopkin, 1997)。Yosii (1977) 根据原蛭科外部形态结构、毛序简单等原始特征,具下口式、弹器发达等进化特征,提出原蛭科是一个特殊的类群,难以确定它与其它类群的亲缘关系,在进化上为单独的一支。D'Haese (2002) 通过对跳虫的 28S rDNA (D1 和 D2 区) 的分析对比认为原蛭嵌在原蛭总科内部,与疣蛭科+短吻蛭科为姐妹群。Deharveng (2004) 总结前人的研究结果提出原蛭科归入原蛭目,但其在原蛭目内部的分类地位并不确定(incertae sedis)。我们的研究结果显示,原蛭科在原蛭总科内部与疣蛭科聚为一支,尽管支持率并不高。

4.2 长角蛭目是否单系?

D'Haese (2003) 从形态特征的支序分析认为长角蛭目是单系群,但其 2002 年对跳虫的 28S rDNA (D1 和 D2 区) 序列的分析并未得到以上的结果。我们的研究结果显示,长角蛭目并不形成单系,在其内部等节蛭科形成很好的单系群,长角长蛭科+爪蛭科+长角蛭科总是聚为一支,鳞蛭科、阔蛭科并不总在长角蛭总科内部,在基于 28S 和 18S+28S 的系统树上聚在原蛭目内部,但支持率并不高。形态分类系统中,长角蛭总科是节腹亚目除原蛭总科以外的所有类群,包括有等节蛭科、长角长蛭科、鳞蛭科、阔蛭科、长角蛭科、爪蛭科和驼蛭科。对触角、身体有无鳞片、腹部各节的长度等主要特征加以比较(表 6),各科间具有较大的差异。从腹部第 III、IV 节的比列来看,鳞蛭科和阔蛭科第 III 节略长于 IV 节,不同与其余各科,在长角蛭目中是比较特殊的类群(Hopkin, 1997)。因此,对类群繁多,结构多样的长角蛭目的单系性还有待更多的证据进行分析讨论。

表 5 长角蚱目各科的主要特征比较

Table 5 Comparison of the characters of several families of Entomobryomorpha

	等节蚱科	长角长蚱科	长角蚱科	鳞蚱科	阔蚱科	爪蚱科	驼蚱科
触角	不分节	I、II 分节	不分节，	III、IV 分节	不分节	不分节，	不分节
角后器	有	无	长	节	有或无	无	无
鳞片	无	多数无	有或无	无	有 I	无	有
腹部第 III、IV 节	等长	IV 长于 III	IV 是 III 的 3 倍	有 IV 短于 III	V 短于 III	IV 长于 III	IV 长于 III
齿节	无刺或环		具钝齿或环	有刺或无	宽，具鳞具齿	无刺或环	无刺或环，
端节	2-3 齿	2 齿	1-2 齿	多齿		5-6 齿	

4.3 短角蚱目能否成立

愈腹亚目包括短角蚱科和圆蚱科，Yosiii(1977)认为短角蚱科是圆蚱科这条进化线上的中间过渡阶段，是圆蚱科的较原始的类群。最近的形态研究结果认为短角蚱科的种类体小，头大，无眼，触角短于头长径，与圆蚱科的种类相比有较大的差异，应从愈腹亚目中分出成立短角蚱目 (D'Haese, 2003, Deharveng, 2004)。由于短角蚱科种类少，个体小，采集困难，目前未见任何分子系统学的报道。本研究首次对产于中国的短角蚱科的代表种类微小短跳的 rDNA 序列进行了测定分析，结果显示短角跳科并不在愈腹亚目内部，即使与与圆跳科的类群聚为一支，支持率也较低。

4.4 弹尾纲高级阶元的系统演化关系

弹尾纲 (目) 由于种类繁多，存在很多分类体系。其中比较经典的、被普遍接受和应用的有三种，分别由 Salmon (1964)，Yosii (1977)，Christiansen & Bellinger (1980) 建立。Salmon 将弹尾目分为 4 亚目，其分类系统能明确反映类群间的亲缘关系，但比较复杂。Yosii 和 Christiansen 的分类系统很相似，都将弹尾目分为两个亚目，系统比较简洁，相似性归类明显。亚洲地区多采用 Yosii 的分类系统，中国也沿用至今 (Lijin Zhao *et al.*, 1997)。近年来，学者们通过形态学和分子系统学的综合研究提出了一些新的观点，并得到了大家的认可 (Gassagnau's, 1989, Dell'ampio *et al.*, 2002)。从高级阶元的变化来看，节腹亚

目中的原跳总科和长角跳总科分别提升为目；愈腹亚目内的短角跳科从愈腹亚目中分出成立短角跳目，这样弹尾目则分为原跳目、长角跳目、愈腹目和短角跳目。另外，在原跳目内部，一些属提升为亚科或科。通过本研究的结果，可以认为将节腹亚目两总科分别提升为原跳目、长角跳目。研究结果显示短角跳科不在愈腹亚目内部，但因涉及的种类较少，其分类地位有待于更多的类群和数据加以分析探讨。

4.5 跳虫的系统地位

4.5.1 跳虫和其它六足动物的关系

长期以来，昆虫学家一直将跳虫和原尾虫归并为缺尾纲（*Ellipura*）或近昆虫纲（*Parainsecta*）（*Börner, 1910; Kukalová-Peck, 1987*）。但是从形态特征、内部结构、比较精子学、变态类型和胚后发育等的特征进行比较，显示跳虫与原尾虫之间存在很多差异，亲缘关系并不密切（*Yin 1983; Dallai 1991; Baccetti 1996; Bitsch 2000;*）。近年来，分子系统学的研究对跳虫的分类地位有以下几种观点：*Frati et al. (1997)* 对弹尾目中 4 个科 11 种跳虫的 mtDNA COII 基因进化分析表明，弹尾目遗传分化程度非常，其科间的分歧值高于有翅类昆虫目之间的分歧值。*邵红光等 (1999)* 测定了 3 种原尾虫、4 种跳虫和 2 种双尾虫线粒体 *cytb* 约 450bp 的基因序列，认为跳虫与原尾虫形成姐妹群关系。*Carapelli et al. (2000)* 在用核延伸因子-1 α （EF-1 α ）和线粒体 12S rDNA 基因探讨低等六足动物系统发生，在利用 12S rDNA 序列构建的系统树中，缺尾纲（原尾虫+跳虫）和内颚亚纲（原尾虫+跳虫+双尾虫）得到较高的支持；但在 EF-1 α 基因的分析中，跳虫和双尾虫形成姐妹群关系，而把原尾虫排除在外。*Edgecombe et al. (2000)* 利用形态特征，并结合组蛋白 H3 和 U2 snRNA 基因序列探讨节肢动物的系统关系，在他们构建的系统树中，原尾虫与跳虫成姐妹群关系；但在形态数据+分子数据的整合分析中，支持原尾虫与狭义昆虫的近缘关系，而跳虫和双尾虫聚类在（原尾虫+狭义昆虫）之外。*栾云霞 (2004)* 分析测定了三类低等六足动物的 18S rDNA 全序列和 28S rDNA 部分序，结果认为原尾虫总是和双尾虫关系更近。

我们的研究结果也显示双尾虫和原尾虫优先聚为一支，不支持将跳虫与原尾虫组成缺尾纲或近昆虫纲的观点，跳虫，双尾虫+原尾虫与狭义昆虫没有交叉，呈平行关系。因此，进一步支持跳虫与其他两类低等六足类各自独立成纲的观点。

4. 5. 2 跳虫和甲壳动物的关系

早在 20 世纪初就曾有人提出甲壳动物的软甲亚纲与六足动物是近亲 (Lankester 1904; Börner 1909)。Hanström (1926) 也曾把昆虫和软甲类当作一个单系群。1991 年 Turbeville 等从 18S rRNA 基因序列数据分析, 提出六足动物可能与甲壳动物是近亲。以后 10 多年来, 相继从发育和分子系统学方面展开了对六足动物和甲壳动物之间系统关系的研究 ((Friedrich & Tautz 1995; Zrzavy & Štys 1997; Giribet *et al.* 2001; Nardi *et al.* 2003, Mallatt *et al.* 2004)。Giribede 整合了 8 个分子标记, 并结合形态学数据分析节肢动物的系统发生, 其系统树表明六足动物就是陆生甲壳动物, 而和低等六足动物双尾虫关系最近的甲壳动物藤壶科 (Balanidae) 的类群。因此, 提出用“泛甲壳纲 Pancrustacea”取代传统的“六足总纲”与“甲壳纲”分类阶元。

本研究结果也认为六足动物与甲壳动物亲缘关系最近, 狭义昆虫与甲壳动物鳃足类有交叉, 低等六足动物与甲壳动物软甲类关系更近, 提示六足动物的发生可能是多源的。

综观近年来的研究, 不论是跳虫内部的系统发生还是六足动物的系统演化关系, 选择不同的类群, 应用不同方法的分析, 结果并不一致。目前看来, 不论是线粒体基因序列、核糖体基因序列数据, 还是核蛋白基因分析, 所包含的信息量都不足以对如此复杂的节肢动物进化历史, 给出令人满意的解释来。今后的工作还应拓展思路, 从细胞学、遗传学、发育生物学等多种方法入手, 获得更多的证据, 进一步探讨这些类群的系统演化关系。

结论

本文调查了海南尖峰岭热带雨林和浙江天童亚热带常绿阔叶林土壤动物的群落结构,对热带、亚热带森林的土壤跳虫、原尾虫和双尾虫的多样性进行了分析比较,探讨了土壤动物群落结构与环境的关系,为两地带生物多样性的研究积累资料,并为今后长期监测打下基础。在调查的基础上,选择了分布我国热带、亚热带的 13 科, 20 属, 22 种跳虫,测定了 18S rDNA 全序列和 28S rDNA (D6-D7) 部分序列,结合其它六足动物和节肢动物的代表类群的相关序列,进行系统发生分析,为多年来对跳虫形态分类的争议提供了更为可靠的分子佐证。研究结果如下:

1. 尖峰岭热带雨林共获得土壤动物 33 目,隶属于 4 门, 11 纲,膜翅目、双翅目、鞘翅目、原尾目以及综合纲是土壤动物群落的常见类群,稀有类群占总数的 3.79%。亚热带天童常绿阔叶林获得土壤动物 26 目,隶属于 4 门, 8 纲,常见类群是双翅目、膜翅目和综合纲,稀有类群占 2.57%。蜚蠊目和弹尾目是各气候带的优势类群,二者之比 A/C 值,由南到北逐渐降低。

2. 对土壤动物群落多样性分析表明,热带山地雨林土壤动物类群数和密度-类群指数 DG 最高,由南到北有逐渐降低的趋势。对多样性的季节变化分析显示,同一林地的不同季节或同一季节在不同林地,土壤动物多样性的变化表现出较大的差异性和复杂性。热带半落叶季雨林的变化趋势为:秋季>冬季>春季>夏季,常绿季雨林和山地雨林的变化相似,其趋势为夏季>春季>秋季>冬季。亚热带常绿阔叶林的变化为:夏季>秋季>冬季>春季。

3. 热带雨林共记录土壤跳虫 12 科、43 属、90 种,长角蚋科在热带山地雨林和常绿季雨林占优势,而半落叶季雨林以等节蚋科为优势。热带雨林三类林型的跳虫种类数量差异显著。天童常绿阔叶林获得跳虫 11 科, 34 属, 56 种,等节蚋科占优势。热带山地雨林土壤跳虫的种类最为丰富,热带常绿季雨林的 Shannon Wiener 多样性指数最高,其次是南亚热带森林,中亚热带较低。密度-类群指数 (DG) 分析不同地带、不同林型跳虫群落的季节变化,热带山地雨林和南亚热带季风常绿阔叶林的 DG 值春季最高,热带常绿季雨林和中亚热带常绿阔叶林夏季最高,而热带半落叶季雨林冬季最高,

4. 热带雨林共获得原尾虫 3 科, 7 属, 17 种,个体数百分比的 EBP 分析(I)为 E 型(古蛭群),天童亚热带森林中有原尾虫 2 科, 3 属, 7 种,EBP 分析(I)为 B 型(孪蛭群)。热带雨林的原尾虫多样性指数 H' 均高于南亚热带和中亚热带森林。

热带雨林获得双尾虫 4 科, 7 属, 8 种, 亚热带森林种类、数量稀少。

5. 热带雨林的跳虫、原尾虫和双尾虫的物种丰富, 多样性较高, 热带分布种类多。热带雨林丰富的多样性与雨林环境的稳定性以及食物源的多样性有关。跳虫群落的种类组成、密度和多样性与植被、土壤和气候等因素有关, 而人类干扰越强的生境, 群落多样性越低。

6. 调查共记录土壤跳虫 124 种, 其中 13 种为新种。对颚毛蚧属 (*Crossodontina*) 的 2 新种, 即海南颚毛蚧 (*C. hainana*) 和天童颚毛蚧 (*C. tiantongshana*) 进行了报道。调查获得原尾虫 24 种, 其中有 3 新种。兼蚧属 (*Amphientulus*) 在中国没有记录, 对该属 1 新种-中国兼蚧 (*Amphientulus sinensis*) 进行了报道。

7. 跳虫系统发生的分析结果支持原蚧总科从节腹亚目中分出, 成立原蚧目; 其主要类群分为两支, 一支是原蚧科+疣蚧科+具齿蚧科, 另一支是球角蚧科+棘蚧科。水生原蚧在原蚧目内部, 与疣蚧科优先聚成一支。长角蚧目和愈腹目不形成单系, 长角蚧目内部, 等节蚧科形成单系, 长角长蚧科+爪蚧科与长角蚧科互为姐妹群; 短角蚧科在愈腹目之外, 但其分类地位有待更多的类群进行分析补充。跳虫与原尾虫不形成姐妹群, 原尾虫与双尾虫关系更近。节肢动物中, 狭义昆虫与甲壳动物鳃足类有交叉, 跳虫、原尾虫与双尾虫与甲壳动物软甲类关系更近, 并与狭义昆虫并行。

参考文献

1. Al-Assiuty, A.I.M. Khalil, M.A, Effect of herbicide ayrazine on *Entomobrya musstica* (Collembola) in field and laboratory experiments, *Applied Soil Ecology*, 1996, 4:139-146.
2. Andren O., Lindberg T., Bostrom U., et al., Organic carbon and nitrogen flows. In: Andren O., Lindberg T., Paustian K(Eds) *Ecology of Arable Land-organisms, carbon and nitrogen cycling*. Ecol. Bull. 1990, 40:85-126.
3. Averof M & Akam M. Hox genes and the diversification of insect and crustacean body plans. *Nature*, 1995, 376: 420-423.
4. Bengsson, J. Temporal predictability in forest soil communities. *Journal Animal Ecology* 1994, 63, 653-665.
5. Bitsch J. The morphological groundplan of Hexapoda: critical review of recent concepts. *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 1994, 30: 103-129.
6. Bitsch C & Bitsch J. The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterygote hexapods. *Zool. Scr.*, 2000, 29: 131-156.
7. Boore J L, Lavrow D V & Brown W M. Gene translocation links insects and crustaceans. *Nature*, 1998, 392: 667-668.
8. Börner C. Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beissmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. Archi-und Metapterygota. *Zool. Anz.*, 1909, 34: 100-125.
9. Boudreaux H B. *Arthropod phylogeny, with Special Reference to Insects*. J. Wiley & Sons, New York. 1979, 320pp.
10. Kim, B.J., Lee B.H., Springtail and Ant Population from Three Western Seashore Areas of Korea, *Korean J. Environ. Biol.*, 2000, 18(4):411-424.
11. Carapelli A, Frati F, Nardi F, *et al.*, Molecular phylogeny of apterygotan insects based on nuclear and mitochondrial genes. *Pedobiologia*, 2000, 44: 361-373.
12. Cassagnau P. Le polymorphisme des femelles d'*Hydroisotoma schaeffer* (Krausb.): un nouveau cas d'épitoquie les Collemboles. *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 1985, 21: 287-279.
13. Cassagnau P. Des Hexapodes vieux de 400 millions d'années: les Collemboles. I. Biologie et evolution. *Année Biol.*, 1990, 29: 1-37.
14. Chen, J. The Genus *Sinella* with special reference to *Sinella* s.s (Collembola: Entomobryidae) of China. *Oriental Insects*, 1993, 27:1-54.
15. Chernova N. M. and Kuznetsova N. A. Collembola community organization and its temporal predictability, *Pedobiologia*, 2000, 44, 451-466.
16. Christiansen K & Bellinger P. *Insect of Hawaii*. Volum 15 Collembola. University of Hawaii Press, Honolulu, 1992, pp1-445.

17. Christiansen K & Bellinger P. The Collembola of North America north of the Rio Grand. *Grinnell College, Grinnell, Iowa*.1998, pp1-1518.
18. Cook O F. Brandtia: a series of occasional papers on Diplopoda and other Arthropoda. Huntington, N.Y. 1896.
19. Cook C E, Smith M L, Telford M J, *et al.*. Hox genes and the phylogeny of the arthropods. *Curr. Biol.*, 2001, 11: 759–763.
20. Couteaux MM., Mousseau M., Celerier ML, *et al.* Increased atmospheric CO₂ and litter quality: decomposition of sweet chestnut litter with animal food webs of different complexities. *Oikos* 1991, 61:54-64.
21. Dallai R. Consideration on Apterygota phylogeny. *Boll. Zool.*, 1980, 47(suppl): 35-48.
22. Dallai R. Are Protura really insects. In: Simonetta A M & S C Morris (eds.), *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematical Taxa*. Cambridge University Press, Cambridge. 1991, pp263-269.
23. Deharveng, L. Bedos A. and Leksawasdi P. Diversity on Tropical Forest Soils:The Collembola Of Doi Inthanon (Thailand), 3nd International Seminar On Apterygota , 1989, p, 317-328.
24. Deharveng, L. Bedos A., Factors Influencing Diversity of Soil Collembola in a Tropical Mountain Forest (Doi Inthanon, Northern Thailand), *Soil Biota, Nutrient Cycling, and Farming System*, 1993, pp91-111.
25. Delamare D C & Massoud Z. Révision de *Protentomobrya walkeri* Folsom, Collembole du Crétacé, et remarques sur sa position systématique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 1968, 4: 619-630.
26. D’Haese C A. Were the first springtails semi-aquatic? A phylogenetic approach by means of 28S rDNA and optimization alignment. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 2002, 269: 1143-1151.
27. D’Haese C A. Morphological appraisal of Collembola phylogeny with special emphasis on Poduronomorpha and a test of the aquatic origin hypothesis. *Zoologia Scripta*, 2003,32: 563-566.
28. Doran JW., Jones AJ. *Methods for Assessing soil quality*. New York:SSA.1-409
29. Edgecombe G D, Wilson G D F, Colgan D J, *et al.*, Arthropod Cladistics: Combined Analysis of Histone H3 and U2 snRNA Sequences and Morphology. *Cladistics*, 2000, 16: 155-203.
30. Filser J., The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil, *Pedobiologia*, 2002, 46:234-245.
31. Folgarait PJ. Ant bio diversity and its relationship to ecosystem functioning: a review . *Biodiver Conser*; 1998,7:1221-1244
32. Frati F., Simon C., Sullivan J., Swoford D.L., 1997 Evolution of the mitochondrial cytochrome oxidase II gene in Collembola. *J. Mol. Evol.*, 44:143-158.

33. Frati F., Fanciulli P., Carapelli A., Dell'ampio E., Nardi F., Spinsanti G., Dallai R., 2000 DNA sequences analysis to study the evolution of Antarctic Collembola. *Ital. J. Zool.*, 1:133-139.
34. Frati F & Dell'Ampio E. Molecular phylogeny of three subfamilies of the Neanuridae (Insecta, Collembola) and the position of the antarctic species *Friesea grisea* Schäffer. *Pedobiologia*, 2000, 44: 342-360.
35. Fraciulli P. P., Melegari D., Carapelli A., Frati F., Dallai R., 2000 Population structure, gene flow and evolutionary relationships in four species of genera *Tomocerus* and *Pogonognathellus* (Collembola, Tomoceridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 70:221-23.
36. Fridrich M & Tautz D. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature*, 1995, 376: 165-167.
37. Chiba. S.*et al.*, Studies on the productivity of soil animals in the pasoh forest research, west Malaysia. 1, Seasonal change in the density of soil mesofauna: acari, Collembola and others, Sci.Rep, Hirosaki Univ., 1975, 22:87-124.
38. Giribet G & Ribera C. The position of arthropods in the animal kingdom: a search of reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 1998, 9: 481-488.
39. Giribet G & Ribera C. A review of Arthropoda phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. *Cladistics*, 2000, 16: 204-231.
40. Giribet G, Edgecombe G D & Wheeler W C. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, 2001, 413: 157-161.
41. Gloor G B, Preston C R, Johnson-Schlitz D M, *et al.*. Type I repressors of P element mobility. *Genetics*, 1993, 135: 81-95. 16.
42. Gonzalez, G. and Seastedt, T.R. 2000. Comparison of the abundance and composition of litter fauna in tropical and subalpine forests. *Pedobiologia*, 44: 545-555.
43. Goralczyk K. Nemato desinacoastaldune succession: Indicators of soil properties? *Applied Soil Ecology*. 1998,9:471-475
44. Grassi B. I progenitori degli dei Miriapodi e dei Insetti. VII. Anatomia comparata dei Tisanurie considerazioni generali sull'organizzazione degli Insetti. *Atti. R. Accad. Lincei, Mem.*, 1888, 4: 543-606.
45. Gutell R R. Collection of small subunit (16S- and 16S-like) ribosomal RNA structures *Nucleic Acids Res.*, 1994, 22: 3502-3507.
46. Hagvar, s. Log-normal distribution of dominance as an indicator of stressed soil microarthord communities? *Acta Zoologica Fennica*, 1994, 195:71-80.
47. Hamers T., Krogh PH., Predator preylationships in a two species toxicitytest system. *Ecolotoxicology and Environmental Safety*. 1997, 37: 203-212

48. Hassall M., Parkinson D., Visser S., Effect of the Collembola *Onychiurus subtenuis* on decomposition process of pine needles. *Pedobiologia*, 1986, 29:219-225.
49. Heneghan, L, Coleman D.c, Zou, X, 1998, Soil microarthropod community structure and litter decomposition dynamics: A study of tropical and temperate sites, *Applied soil Ecology*, 9:33-38.
50. Hessler R R & Newman W A. A trilobitomorph origin for the Crustacea. *Foss. Strata*, 1975, 4: 437-459.
51. Henning Petersen, General aspects of Collembola ecology at the turn of the millennium, *Pedobiologia*, 2002, 46, 246-260.
52. Hillis D M & Dixon M T. Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference. *Q. Rev. Biol.*, 1991, 66: 411-453.
53. Hillis D M & Huelsenbeck J P. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analyses. *J. Hered.*, 1992, 83:189-195.
54. Hiroshi Tamura, Collembola of the central region of Ou Mountains, northeast Japan 1. Two new species of the genus *Pseudachorutes* from Mt.Yakeishi (Collembola: Hypogastruridae). *Natural History Bulletin of Ibaraki University*, 2001, 5: 23-26.
55. Hopkin S P. Biology of the springtails (Insecta: Collembola). School of Animal and Microbial Sciences, University of Reading, Oxford University Press. 1997.
56. Hopkin S P. Collembola: the most abundant insects on earth. *Antenna*, 1998, 22: 117-121.
57. House G.J.& Parmelee RW. Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no-tillage agroecosystems. *Soil and Tillage Research*, 1985, 5:351-360.
58. House G.J.& Stinner RE., Decomposition of plant residues in no-tillage agroecosystems: influence of litterbag mesh size and soil arthropods. *Pedobiologia* 1987, 30:351-360.
59. Huelsenbeck J P & Ronquist F. MrBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 2001, 17: 754-755.
60. Imadaté, G., Contribution to the Proturan Fauna of Korea, *Annales Historico-naturales Musei Nationalis Hungarici*, 1973, 65: 151-155.
61. Jerome C. Regier and Jeffrey W. Shultz, Molecular phylogeny of the Major Arthropod Groups Indicates Polyphyly of Crustaceans and a new Hypothesis for the origin of Hexapods, *Mol. Biol. Evol.* 1997, 14(9): 902-913.
61. Jiha, Wu, Guizhang, Fu, Shanshan, *et al*, Soil faunal response to land use: effect of estuarine tideland reclamation on nematode communities, *Applied Soil Ecology*, 2002,21:131-147.
62. José G. Palacios-Vargas and Gabriela Castano-Meneses, Seasonality and community composition of springtails in Mexican forests, *Arthropods Of Tropical Forest* Cambridge University Press, 2003,p 159-169.

63. Keiko Nijjima , Seasonal changes in Collembola populations in a warm temperate forest of Japan, *Pedobiologia* ,1971, Bd. 11, S. 11-26.
64. Klironomos JN, Rillig Mc, Allen MF, Below- ground microbial and microfaunal response to *Artemisia tridentate* grown under elevated Co₂, *Functional Ecology*, 1996, 10:527-534.
65. Kopeszki H., An active biondication method for the diagnosis of soil properties using Collembola, *Pedobiologia* , 1997,41: 159-166.
66. Kristensen N P. The phylogeny of hexapod “orders”. A critical review of recent accounts. *Z. Zool. Syst. Evol.*, 1975, 13: 1-44.
67. Kristensen N P. Phylogeny of insect orders. *Ann. Rev. Ent.*, 1981, 26: 135-157.
68. Kristensen N P. Phylogeny of extant hexapods. In: Naumann I D, ed. *The Insects of Australia*, Vol. 1, 2nd ed. Carlton: CSIRO, Melbourne University Press, 1991, p125-140.
69. Kukulová-Peck J. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Can. J. Zool.*, 1987, 65: 2327-2345.
70. Kukulová-Peck J. Fossil history and the evolution of hexapod structures. In Naumann, I D, ed. *The Insects of Australia*, Vol. 1, 2nd ed. Carlton: CSIRO, Melbourne University Press, 1991, p141-179.
71. Kukulová-Peck J. Arthropod phylogeny and “basal” morphological structure. In: Fortey R A and Thomas R H. *Arthropod Relationships*. London: Chapman & Hall Press. 1997. p249-268.
72. Kumar S, Tamura K & Nei M. MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics*, 2004, 5: In press.
73. Lankester E R. The structure and classification of the Arthropoda. *Q. J. Microsc. Sci.*, 1904, 47: 523-576.
74. Lee B H. Comparative morphology and cytology of salivary glands in Neanurid Collembola. *Korean J. Genetic.*, 1985, 7: 177-183.
75. Lee B H & Thibaud J M. New Family Gaulgastruridae of Collembola (Insecta) based on Morphological, ecobiological and molecular Data. *Korean J. Biol. Sci.*, 1998, 2: 451-454.
76. Lijun Zhao, Hiroshi TAMURA and Xin KE , Tentative Checklist Collembola Species From China (insect), *Publ. Itako Hydrobiol. Stn.*, 1997, 9: 15-40.
77. Lokke H., Gestel C. *Hand book of siol invertebrate toxicity tests*. Chichester: Wiley. 1998, pp1-218
78. Louis Deharveng, *Soil Collembola Diversity, Endemism, and Reforestation: A case study in the Pyrenees (France)*, *Conservation Biology*, 1996, 1: 47-84.
79. Louis Deharveng, Recent advance in Collembola Systematics , *Pedobiologia* , 2004, 48: 415-433.

80. Lubbock J. Monograph of the Collembola and Thysanura. Ray Soc. London. 1873, 276pp.
81. Mallatt J M, Garey J R & Shultz J W. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28S and 18S rRNA gene sequences to classify the arthropods and their kin. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2004, 31: 178-191.
82. Manton S M. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 10. Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 1972, 51: 203-400.
83. Manton S M. The Arthropoda, Habits, Functional Morphology, and Evolution. Oxford: Oxford University Press. 1977.
84. Manton S M & Anderson D T. Polyphyly and the evolution of the arthropods. pp.269-322. In: House M R. The origin of major invertebrate groups. Systematics Association Special Volume 12, Clarendon Press, Oxford, England. 1979.
85. Martin k., Scott D.W., Litter decomposition and nitrogen dynamics in aspen forest and mixed-grass prairie, *Ecology*, 1997,78:732-739.
86. Massoud Z. Contribution à l'étude de *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik 1926, Collembole fossile du Dévonien. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol.*, 1967, 4: 497-505.
87. Minako Terada, Zhao XiaoXia, Faunal Composition, Density and Biomass of Soil Animals in the Grasslands of Inner Mongolia ,*Bull. Sugadaira Montane Res. Cen.* 1988,9-39-54.
88. Nardi F, Spinsanti G, Boore J L, *et al.*. Hexapoda Origins: Monophyletic or Paraphyletic? *Science*, 2003, 299: 1887-1889.
89. Neher DA., Nematode communities: indicators of soil health. In: Proceeding s of the VII international Congress of ecology Florence, Italy, 1998, 308
90. Nosek, J., Madagascarian Protura I. Taxonomy, *Bulletindes Muséum national d Histoire Naturelle. Paris. Écologie Générale*, 1978,41: 3-28.
91. Rannala B & Yang Z. Probability distribution of molecular evolutionary trees: a new method of phylogenetic inference. *J. Mol. Evol.*, 1996, 43: 304-311.
92. Runion G.B, Curl E.A, Rogers H.H et al, Effect of CO₂ enrichment on microbial populations in the rhizosphere and phyllosphere of cotton, *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 70:117-130.
93. Rusek, J. Beitrag zur Kenntnis der Collembola (Apterygota) Chinas. *Acta Ent. Bohemslovaca*, 1967, 64: 184-194.
94. Rusek, J. Second contribution to knowledge of Collembola (Apterygota) of China. *Acta Ent. Bohemslovaca*, 1971, 68 (2): 108-137.
95. Rusek J. Biodiversity of collembola and the functional role in the ecosystem. *Biodiver and Conser.* 1998, 7:1207-1219

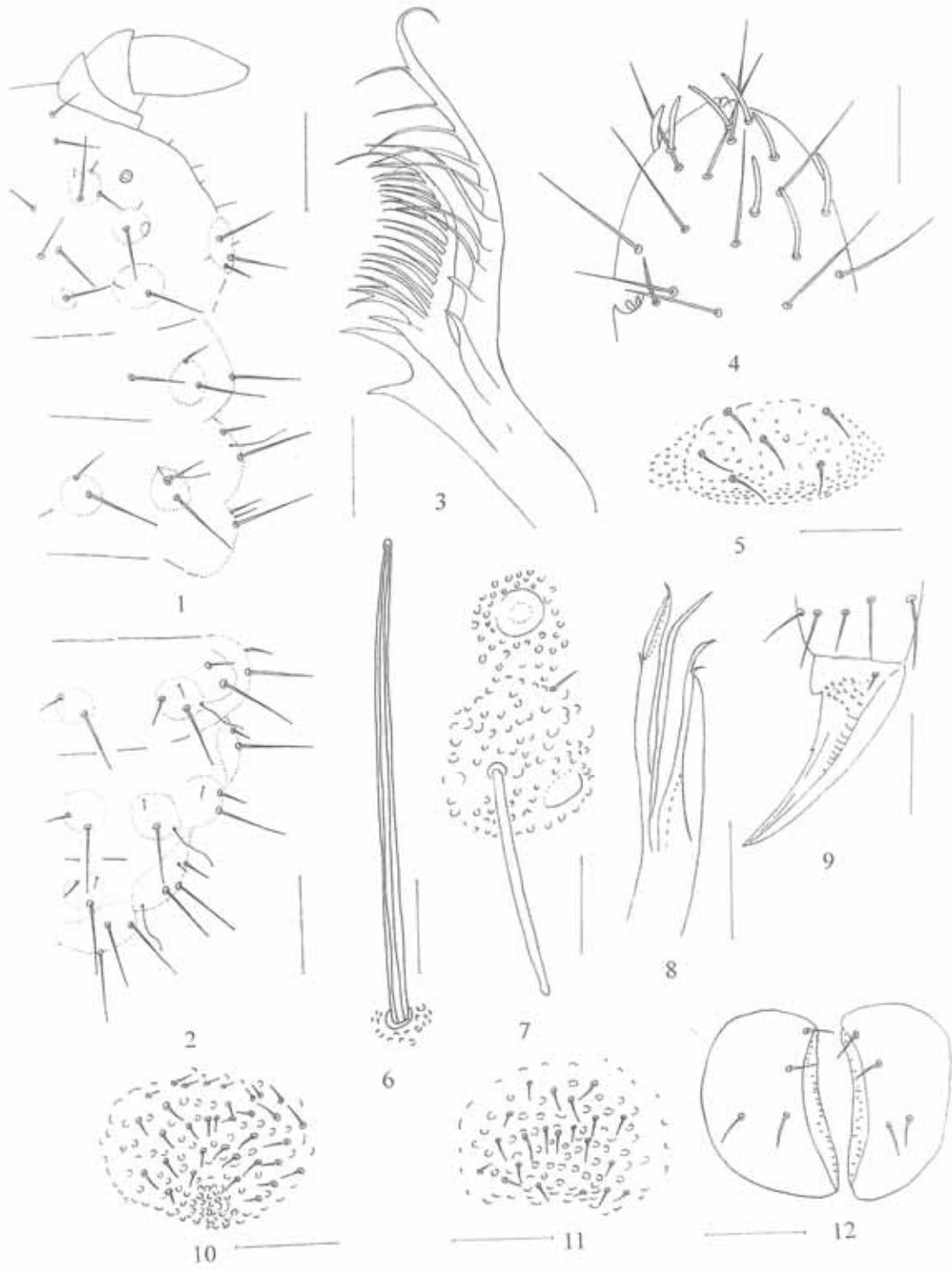
96. Salmon J T. An index to the Collembola. *Bull. Royal Soc.*, New Zealand, 1964, 7: 1-651.
97. Salmon J T. Some Pararellinae (Collembola) from India. *Acta Zool. Cracov*, 1957, 2(14): 313-362.
98. Scott, H. G., Collembola from Japan, I. Onychiurinae, *Ent. News*, 1959, 70 (6): 161-163.
99. Scott, H. G., Collembola from Japan, II. Isotominae, *Ent. News*, 1959, 70 (9):241-243.
- 100.Scott, H. G., Collembola from Japan, III .Hypogastrurinae and Neanurinae , *Ent. News*, 1961, 72 (5): 121-126.
- 101.Setl H., Haimia J., Siira P., et al. Sensitivity of soil processes in northern forest soils: a remanagement practices a threat. *Forest Ecology and Management*. 2000,1331(1-2):5-11
- 102.Seastedt T.T., Therole of microarthropods in decomposition and mineralization processes . *Annual Review of Entomology*, 1984, 29:25-46.
- 103.Sharov A G., Basic Arthropodan Stock with Special Reference to Insects. New Yock: Pergamon Press. 1966.
- 104.Shear W A & Kukalová-Peck J. The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. *Can. J. Zool.*, 1990, 68: 1807-1834.
- 105.Steven H. Ferguson and Damieno. Joly, Dynamics of springtail and mite populations: the role of density dependences, predation, and weather, *Ecological Entomology*, 2000, 27,565-573.
- 106.Shultz J W & Regier J C. Phylogenetic analysis of arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustacean+hexapod clade. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 2000, 267: 1011-1019.
- 107.Sjögren M. Dipersal rates of Collembola in metal polluted soil ,*Pedobiologia* 1997, 41:506-513.
- 108.Spears T & Abele L G. Crustacean phylogeny inferred from 18S rDNA. In: Fortey R A and Thomas R H (Eds.), *Arthropod Relationships*. Chapman Hall. 1997, pp169-187.
- 109.Stach, J. Meterials to the Knowledge of Chinese Collembola fauna, *Acta Zool.Cracov.Nr.*, 1964, 1:1-26.
- 110.Stach, J. On some Collembola of North Vietnam. *Acta Zool.Cracov.*, 1965, 10:345-372.
- 111.Steven,H. F., Damien O. J., Dynamics of spingtail and mite populations: the role of density dependence, predation,and weather, *Ecological Entomology*, 2002,27:565-573.
- 112.Swofford D L. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 2002. 23.
- 113.Szeptycki, A., Remarks on the prelarva and postembryonic development of Protura. 2nd *International Seminar on Apterygota*, Siena, 1986, Pp. 243-247.
- 114.Takeda, H. Dynamics and maintenance of Collembola community structure in forest soil system. *Reseachs on Population Ecology*, 1987, 29, 291-346.

115. Takeda H, Changes in the Collembolan community during the decomposition of needle litter in a coniferous forest . *Pedobiologia*, 1995, 39:304-317.
116. Tamura, H. and Zhao L. Two new species of the family Pseudachorutidae from Mt. Jizu, Western Yuunan, southwest China (insect: Collembola). *Nat. Hist. Bull. Ibaraki Univ.*, 1997a, 1: 45-50.
117. Tamura, H. and Zhao L. Two new species of the genus *Odontella* Xishuangbanna, Yuunan, Southwest China (Collembola: Pseudachorutidae). *Jpn. J. Ent.*, 1997c, 65(2): 384-389.
118. Treonis, A. M and Lussenhop J.F., Rapid response of soil protozoa to elevated CO₂, *Biology and Fertility of Soils*, 1997, 25:60-62.
119. Tuxen, S.L., Australian Protura, heir phylogeny and zoogeography, *Zeitschrift für zoologischen Systematik und Evolutionsforschung*, 1967,5 (1/2): 1-53.
120. Tuxen, S.L., The systematic importance of “the striate band” and the abdominal legs in Acerentomidae (Insecta: Protura). With a tentative key to acerentomid genera. *Entomologica scandinavica*, 1981, 15: 125-140.
121. Turbeville J M, Pfeifer D M, Field K G *et al.*, The phylogenetic status of arthropods, as inferred from 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.*, 1991, 8: 669-686.
122. Uchida H. Apterygota of Shansi, China. *Mushi*, 1948, 19(1): 1-5.
123. Uchida H. Tentative key to the Japanese genera of Collembola in relation to the world genera of this order. *I. Sci. Rep. Hirosaki Univ.*, 1971, 18: 64-76.
124. Usher, M.b. Population and community dynamics in the soil ecosystem. Ecological interaction in soil. Blackwell Scientific Publication, Oxford, 1985, pp.243-265.
125. Viswanathan, R., Physiological basis in the assessment of ecotoxicity of pesticides to soil organisms *Chemosphere*, 1997, 35(1-2):323-334.
126. Whalley P. Unfair to ancient fossil sprintails, *Antenna*, 1995, 19: 2-3.
127. Wheeler W C, Cartwright P & Hayashi C Y. Arthropod phylogeny: A combined approach. *Cladistics*, 1993, 9: 1-39.
128. Wheeler W C, Whiting M, Wheeler Q D *et al.*. The phylogeny of the extant Hexapod Orders. *Cladistics*, 2001, 17: 113-169.
129. Womersley H. Primitive insects of South Australia. Silverfish, Springtails and Their Allies. Government Printer, Adelaide, 1939, 322pp.
130. Yang Z & Rannala B. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: A Markov 101. chain Monte Carlo method. *J. Mol. Evol.*, 1997, 14: 717-724.
131. Yeates G.W, Tate K.R, Newton P.C.D, Response of the fauna of a grassland soil to doubling of atomospheric carbon dioxide level, *Biology and Fertillity of soils*, 1997, 25:305-317.
132. Yeates GW., Newton PCD., Ross DJ. Response of soil nematode faunato naturally elevated

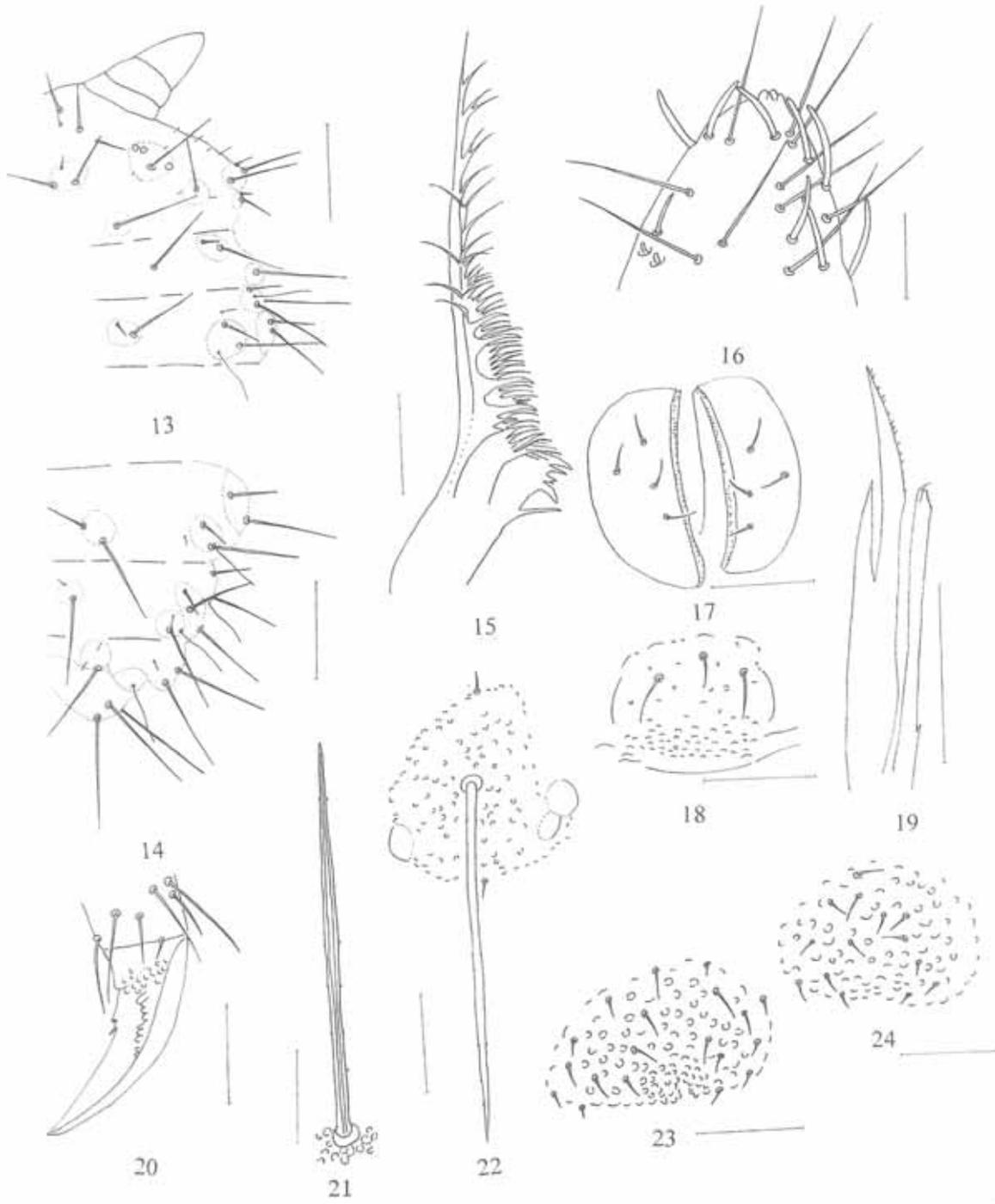
- CO₂ levels in fluenced by soil pattern. *Nematol*, 1999, 1:285-293.
133. Yosii R. Studies on the Collembola fauna of Malay and Singapore , with special reference to the genera: Lobella, Lepidocyrtus and Callyntrura. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.* 1959, 10:1-65.
134. Yosii R. On some Collembola from Thailand, *Nat. Life Southeast Asia*, 1961, 1:171-200.
135. Yosii R. Phylogenetische bedeutung der chaetotaxie bei den Collembolen. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 1961, 12: 1-37.
136. Yosii, R.. On some Collembola of Japan and adjacent countries. *Contr. Biol. lab. Kyoto Univ*, 1965, 19: 17-20.
137. Yosii R. Collembola of Himalaya, *J. Coll. Arts Sci., Chiba Univ.* 1966, 4:461-531.
138. Yosii R. Critical check list of the Japanese species of Collembola. *Conti. Biol. Lab. Kyoto. Univ.*, 1977 , 25: 141-170.
139. Yue Q-Y and Yin W-Y. 1999. Two new species of Collembola (Arthropleona: Neanuridae, Pseudachorutidae) from Shanghai, China. *Entomologia Sinica*, 6 (3): 222-226.
140. Zaller J.G, Aroneiii J.A, Earthworm response to plant species loss and elevated CO₂ in a calcareous grassland, *Plant and Soil*, 1999, 208:1-8.
141. Zrzavy J & Štys P. The basic body plan of arthropods: Insights from evolutionary morphology and developmental biology. *J. Evol. Biol.*, 1997, 10: 353-367.
142. 陈鹏, 田中真悟, 长春净月潭地区土壤跳虫的生态分布, *昆虫学报*, 1990, 33(2): 219-225。
143. 将有绪, 卢俊培等, 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统, 1991, 科学出版社。
144. 柯欣, 岳巧云, 傅荣恕等, 浦东滩涂中型土壤动物群落结构及土质酸碱度生物评价分析, *动物学研究*, 2002, 23 (2):129-135。
145. 梁文举, 黄国宏, 土壤动物对大气 C O₂ 浓度升高响应研究的进展, *世界科技研究与发展*, 2002, 23 (1): 69-73.
146. 梁文举、闻大中, 土壤生物及其对土壤生态学发展的影响, *应用生态学报* , 2001, 12(1):137-14。
147. 陈茂乾, 廖崇惠, 鼎湖山森林土壤动物研究 II, 不同生境的群落组成, *热带亚热带森林生态系统研究*, 1990, 7:90。
148. 廖崇惠 ,林少明 ,李耀泉等, 土壤动物生物量与森林凋落物分解的关系 *生态学报*, 1995, 15(增刊):156 -164。
149. 廖崇惠 ,李健雄 ,黄海涛等, 南亚热带森林土壤动物群落多样性的研究, *生态学报*, 1997, 17 (5): 449-555。
150. 廖崇惠 ,李健雄 ,杨悦屏等, 海南尖峰岭热带土壤动物群落一群落的组成及其特征 , *生态学报* , 2002, 22: 1866-1872。
151. 廖崇惠, 李健雄, 杨悦屏等, 海南尖峰岭热带林土壤动物群落-群落结构的季节变化及

- 气候因素, 生态学报, 2003, 23 (1): 139-147。
- 152.刘红,袁兴中, 中国东部山地森林土壤动物多样性, 山地学报, 2000, 18(3):221-225
- 153.刘强, 热带亚热带森林凋落物交互分解的生态学实验研究, 2003, 中国科学院博士研究生毕业论文.
- 154.栾云霞, 通过核糖体 RNA 基因序列分析探讨低等六足动物的系统发生, 2004, 中国科学院博士学位论文。
- 155.青木淳一, 森林の土壤动物, 遗传 1978, 32 (11): 2-7。
- 156.邵红光, 张亚平, 柯欣等, 南极隐蛭线粒体 CO II 基因序列及无翅类昆虫分子进化, 中国科学(C 辑), 2000, 30: 330-336.
- 157.邵红光, 张亚平, 谢荣栋等. 原尾虫 DNA 序列变异及无翅类昆虫的系统进化, 科学通报, 1999, 44: 1836-1841
- 158.宋永昌, 王祥荣等, 浙江天童国家森林公园的植被和区系, 1995, 上海: 上海科学技术文献出版社。
- 159.王振中, 张友梅, 衡山自然保护区森林土壤动物群落研究, 地理学报, 1989, 44 (2): 205-213。
- 160.王宗英, 朱永恒, 路有成等, 九华山土壤跳虫的生态分布, 生态学报, 2001, 21 (7): 1142-1147。
- 161.仲伟彦, 殷秀琴, 陈鹏, 帽儿山森林落叶分解消耗与土壤动物关系的研究. 应用生态学报, 1999, 10 (4): 511-512。
- 162.邢福武, 吴德邻, 李泽贤等, 海南岛特有植物的研究, 热带亚热带植物学报, 1995, 3 (1):1-12。
- 163.杨效东, 余宇平, 西双版纳热带森林雨季土壤动物群落组成与分布特征, 东北林业大学学报, 1998, 26(6):65-70。
- 164.杨效东, 唐勇, 唐建维, 热带次生林刀耕火种过程中土壤节肢动物群落结构及多样性的变化, 生物多样性, 2001, 9(3):222-227。
- 165.尹文英, 从泛甲壳动物新假说评述节肢动物系统进化的研究进展, 动物学研究, 2003, 24 (1): 11-16。
- 166.尹文英, 土壤动物学的研究近况, 生命科学, 1993, 5(3):1-4。
- 167.尹文英, 中国动物志, 节肢动物门, 原尾纲, 1999,北京: 科学出版社。
- 168.尹文英, 任秉孚, 金根桃等, 上海佘山竹林土壤原尾虫区系和生态调查, 生态学报, 1981, (2): 126-138。
- 169.尹文英, 谢荣栋, 栾云霞, 从弹尾纲和原尾纲的亲缘关系质疑缺尾纲(近昆虫纲)的有效性, 昆虫学报, 2004, 47 (6): 821-829。
- 170.尹文英, 有关六足动物(昆虫)系统分类中的争论热点, 生命科学, 2001, 13 (2):49-53。
- 171.尹文英等, 中国亚热带土壤动物, 1992, 北京: 科学出版社。

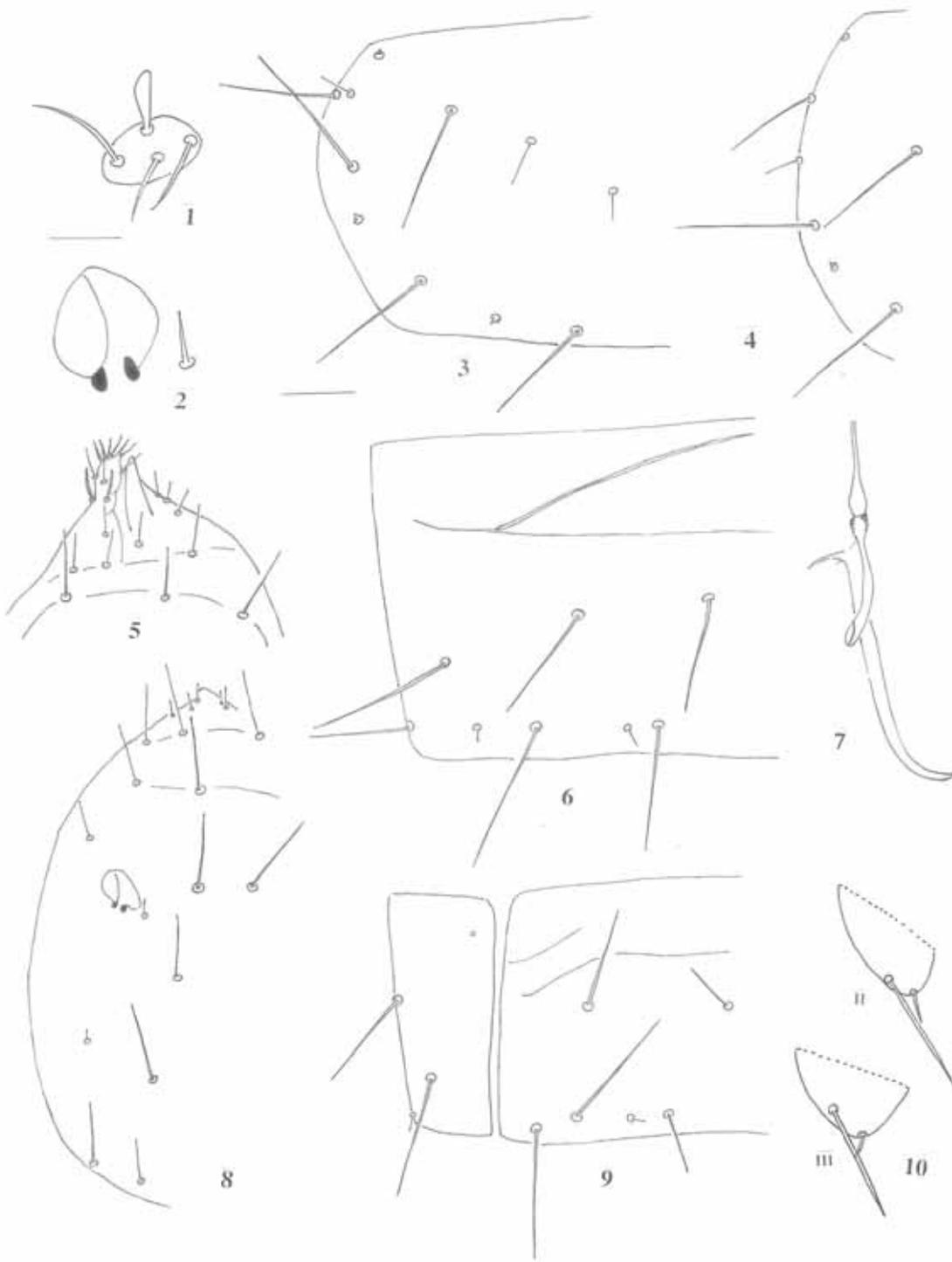
- 172.尹文英等, 中国土壤动物, 2000, 北京: 科学出版社。
- 173.尹文英等, 中国土壤动物检索图鉴 1998, 北京: 科学出版社。
- 174.由文辉, 我国土壤动物学研究概况与展望, 土壤学进展, 1994, 22 (4):11-17。
- 175.岳巧云, 上海园林花卉弹尾目的分类学研究, 1999, 中国科学院博士研究生学位论文。
- 176.章家恩, 土壤生物多样性的研究内容及持续利用展望, 生物多样性, 1999, 7 (2): 140-144。
- 177.赵立军, 尹文英, 西天目山森林土壤弹尾目昆虫变动规律的初步研究, 昆虫学集刊, 1988, 8: 53-60。
- 178.张雪萍, 张毅, 侯威岭等, 小兴安岭针叶凋落物的分解与土壤动物的作用, 地理科学, 2000, 20 (6): 552-556。
- 179.郑乐怡, 归鸿, 昆虫分类, 1999, 南京:南京师范大学出版社。



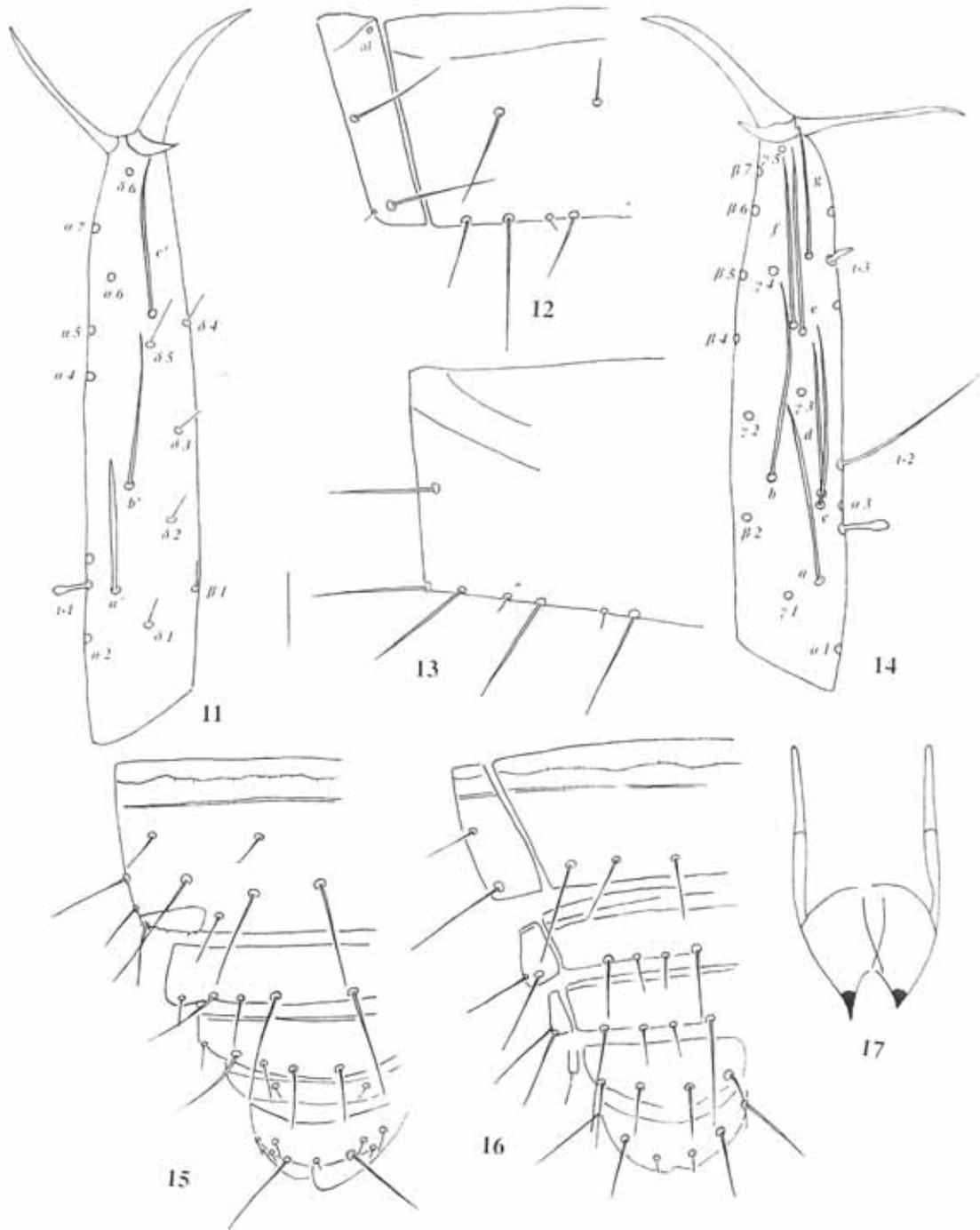
图版一



图版二



图版三



图版四

图版注释:

海南颚毛蚧 *Crossdonthina hainana* sp.nov. (图版一)

1. 头部-胸部第 II 节 (Head to th.II.); 2. 腹部第 III-VI 节 (Abd. III-VI); 3. 下颚 (Mandible); 4. 触角第 IV 节背面观 Ant. IV (dorsal view); 5. 后爪 (Hind claw); 6. 眼和疣 (Eyes and tubercles); 7. 上颚 (Maxilla); 8. 雌性生殖板 (Female genital aperture); 9. 雄性生殖板 (Male genital plate); 10. 弹器痕 (Furcular hump); 11. 背部体节疣上的刚毛 (Seta from the dorsal body tubercle); 12. 腹管 (Ventral tube) 标尺 (Scale bars): 1=240um, 2, 6, 11=20um, 3-5, 7-9=40um, 10=70um.

天童颚毛蚧 *Crossodonthina tiantonshana* sp.nov. (图版二)

13. 头部-胸部第 II 节 (Head to th. II); 14. 腹部第 III-VI 节 (Abd. III-VI); 15. 下颚 (Mandible); 16. 触角第 IV 节背面观 Ant. IV (dorsal view); 17. 腹管 (Ventral tube); 18. 弹器痕 (Furcular hump); 19. 上颚 (Maxilla); 20. 后爪 (Hind claw); 21. 背部体节疣上的刚毛 (Seta from the dorsal body tubercle); 22. 眼和疣 (Eyes and tubercle); 23. 雄性生殖板 (Male genital plate); 24. 雌性生殖板 (Female genital aperture). 标尺 (Scale bars): 12=400um, 13, 20=40um, 14, 15, 18=50um, 16, 17=25um, 19, 21, 22=60um.

中国兼蚧 *Amphientulus sinensis*, sp.nov. (图版三)

1. 下唇须 (labial palpus); 2. 假眼 pseudoculus; 3. 中胸背板 (mesonotum); 4. 后胸背板 (metanotum); 5. 头部前端背面观 (anterior part of head, dorsal view); 6. 腹节背板第 VI 节 urotergite VI; 7. 颚腺 (filamento di sostegno); 8. 头部毛序 (head chaetotaxy); 9. 腹节腹板第 VI 节 (urosternite VI); 10. (第 II- 腹足) abdominal legs II, . 标尺 Scales bar: Figs. 1-2=5 um; Figs. 3-10=10µm.

中国兼蚧 *Amphientulus sinensis*, sp.nov. (图版四)

11. 前跗内侧观 (foretarsus in interior view); 12. 腹节腹板第 VII 节 (urosternite VII); 13. 前跗外侧观 (foretarsus in exterior view); 14. 腹节背板第 VII 节 (urotergite VII); 15. 腹节背板第 VIII-XII 节 (urotergite VIII-XII); 16. 腹节腹板第 VIII-XII 节 (urosternite VIII-XII); 17. 雌性外生殖器 (female squama genitalis) 标尺 Scale bar: Figs. 11-17=10µm.

在读期间论文发表及获奖情况

1. **Yan Xiong**, Rongdong Xie and Wenying Yin, FIRST RECORD OF THE GENUS *AMPHIENTULUS* TUXEN, 1981 (PROTURA: ACERENTOMIDAE) FROM CHINA, WITH DESCRIPTION OF A NEW SPECIES, **THE RAFFLES BULLETIN OF ZOOLOGY**, 2005,53(1):1–5. (SCI 收录)
2. **Xiong Yan**, Chen Li–Qiao, Yin Wen–Ying TWO NEW SPECIES OF THE GENUS *CROSSODONTHINA* (COLLEMBOLA: NEANURIDAE) FROM CHINA, *动物分类学报*, 2005,30(3). (in press)
3. **熊燕**, 刘强, 彭少麟等, 鼎湖山季风常绿阔叶林凋落叶分解与土壤动物群落动态和多样性, *生态学杂志*, (2005, 已接受)
4. 卫青, **熊燕**, 栾云霞等, 中国跳虫染色体和雄性减数分裂的首次观察, *动物学研究*, 2005, 26 (1): 96–100。
5. **Yan Xiong**, L.Q Chen, Y.M Yang, R.D Xie and W.Y Yin, Diversity and seasonal changes of Collembola in the tropical montane rain forest, Hainan, China 获国际动物学大会优秀墙报奖, 2004, 北京.

附录 1 (Appendix)

表 1 节肢动物代表种类

Table 1 Representative species of arthropods

分类	种类	序列号	
		18S rDNA 序列	引用文献
螯肢动物 Chelicerata			
Arachnida 蛛形纲			
Scorpiones 蝎目			
Scorpionidae 蝎科			
<i>Pandinus</i>	<i>P.imperator</i>	AY210831	Mallatt <i>et al.</i> , 2004
多足动物 Myriapoda			
Diplopoda 倍足纲			
Polyxenida 毛马陆目			
<i>Monographis</i>	<i>Monographis sp</i>	AY59371	Luan <i>et al.</i> , 2004
Chilopoda 唇足纲			
Lithobiomorpha			
石蜈蚣目			
Lithobiidae			
石蜈蚣科			
<i>Lithobius</i>	<i>L. variegates</i>	AF000773	Giribet & Ribera, 2000
Crustacea 甲壳动物			
Branchiopoda 鳃足纲			
Anostraca			
Artemiidae			
<i>Artemia.</i>	<i>A. salina</i>	X01723	Nelles,L <i>et al.</i> ,1984
Sididae			
<i>Diaphanosoma</i>	<i>Diaphanosoma sp</i>	AF144210	Spears,T, <i>et al.</i> ,2000
Lynceidae			
<i>Lynceus</i>	<i>L. gracilicornis</i>	AF144215	Spears,T, <i>et al.</i> ,2000
Leptestheriidae			
<i>Leptestheria</i>	<i>L. compleximanus</i>	AF144213	Spears,T, <i>et al.</i> , 2000
Triopsidae			
<i>Lepidurus</i>	<i>L. packardi</i>	L34048	Spears,T, <i>et al.</i> , 2000
Cyclestheriidae			
<i>Cyclestheria</i>	<i>C. hislopi</i>	AF144209	Spears,T, <i>et al.</i> ,2000
Cephalocarida 头虾纲			
Brachypoda			
Hutchinsoniellidae			
<i>Hutchinsoniella</i>	<i>H.macrocantha</i>	L81935	Spears,T 1997

Ostracoda (介形纲)				
Podocopa				
Punciidae				
<i>Manawa</i>	<i>M. staceyi</i>	AF363295	Oakley,T.H. <i>et al.</i> , 2002	
Maxillopoda (颚足纲)				
Thoracica				
Pedunculata				
Heteralepadidae				
<i>Paralepas</i>	<i>P. palinuri</i>	AF0575561	Perl-Traves,R., <i>et al.</i> , 2000	
Sessilia				
Balanidae				
<i>Fustilobalanus</i>	<i>F. kondokovi</i>		本研究	
Branchiura				
泥管藤壶				
Argulidae				
<i>Argulus</i>	<i>A. nobilis</i>	M271187	Abele,L.G., <i>et al.</i> , 1989	
Copepoda				
Calanidae				
<i>Neocalanus</i>	<i>N. flemingeri</i>	AF514339	Ikeda,T., <i>et al.</i> , 2002	
Malacostraca 软甲纲				
Phyllocarida 叶虾亚纲				
Leptostraca				
Nebaliidae				
<i>Nebalia</i>	<i>Nebalia sp</i>	L81945	Spears,T. <i>et al.</i> ,1997	
Eumalacostrac				
真软甲亚纲				
Syncarida				
Anaspididae				
<i>Anaspides</i>	<i>A. tasmaniae</i>	L81948	Spears,T. <i>et al.</i> ,1997	
Peracarida				
Bodotriidae				
<i>Vaunthompsonia</i>	<i>V. minor</i>	AY743938	Babbitt,C.C. <i>et al.</i> , 2004	
Eucarida				
Euphausiidae				
<i>Thysanoessa</i>	<i>T. inermis</i>	AY141012	Takahashi,T., <i>et al.</i> ,	

附录 2: 碱基组成% (Bases of composition)

Domain: 18s complete sequense

	T	C	A	G	Total
弹尾纲 Collembola					
吉井氏土蚘 <i>Tullbergia yosii</i>	27.1	20.4	25.7	26.8	1750
东洋棘蚘 <i>onychiurus yodai</i>	26.9	20.6	25.9	26.6	1747
杭州棘蚘 <i>Onychiurus hangchowensis</i>	26.7	20.6	25.8	26.9	1739
日本奇刺蚘 <i>Friesea japonica</i>	27.0	20.2	26.3	26.4	1747
具齿蚘1种 <i>Odontell sp</i>	26.7	20.4	25.5	27.3	1746
天童鹦毛蚘 <i>Crosssdonthina tianton</i>	26.9	20.7	25.5	26.9	1748
宽疣蚘 <i>Neanura latio</i>	26.9	20.7	25.5	26.9	1748
水生原蚘 <i>Podura aquatica</i>	27.6	19.6	26.8	26.0	1744
四刺球角蚘 <i>Hypogastrura duplicispinosa</i>	26.2	21.3	25.3	27.2	1749
球角蚘1种 <i>Hypogastrura sp</i>	26.3	21.2	25.1	27.5	1748
八眼符蚘 <i>Folsomia octoculata</i>	26.2	21.4	25.0	27.4	1744
沼生等节蚘 <i>Isotomurus palustri</i>	26.1	21.2	25.3	27.3	1748
绿等节蚘 <i>Isotoma viridis</i>	25.7	21.7	24.9	27.7	1748
背斑长蚘 <i>Entomobrya dorsosignata</i>	26.0	21.5	24.9	27.5	1745
曲毛裸长蚘 <i>Sinells curviseta</i>	25.8	21.7	25.0	27.5	1745
丽蚘1种 <i>Callyntrurn sp</i>	25.4	22.1	25.0	27.5	1733
紫鳞蚘 <i>Tomocerus violaceus</i>	26.1	21.2	25.3	27.3	1748
细角异蚘 <i>Heteromurus tenuicorni</i>	25.7	21.8	24.5	28.0	1745
厚角阔蚘 <i>Oncopodura crassicorni</i>	27.7	19.9	26.5	25.9	1742
短足球圆蚘 <i>Sphaeridia pumilis</i>	25.9	21.2	25.2	27.7	1748
水生握角圆蚘 <i>Sminthurides aquaticus</i>	25.8	21.5	25.0	27.8	1746
刺拟勃氏圆蚘 <i>Pseudobourletiella spinata</i>	25.3	22.0	24.9	27.8	1748
奇异圆蚘 <i>Papirinus prodigiosus</i>	25.9	21.6	24.8	27.7	1746
微小短蚘 <i>Neelides minutu</i>	26	21.3	25.3	27.3	1748
原尾纲 Protura					
天目巴蚘 <i>Baculentulus tianmushanensis</i>	23.0	25.6	20.3	31.1	1931
樱花古蚘 <i>Eosentomon sakura</i>	23.8	24.7	22.0	29.5	1948

双尾纲 Diplura

韦氏鳞蚋 <i>Lepidocamp weberi</i>	19.2	28.8	19.1	32.9	1836
康蚋1种 <i>Campodeida sp</i>	19.3	28.9	18.8	32.9	1815

Domain: 18s complete sequense

	T	C	A	G	Total
狭义昆虫 Insecta s.str.					
<i>Habrophlebiode zijinensis</i>	23.7	24.2	23.7	28.3	1766
<i>Oxya chinensis</i>	24.0	23.7	24.1	28.2	1806
<i>Anax junius</i>	24.4	23.8	24.0	27.8	1760
<i>Dilta littoralis</i>	22.2	24.9	23.5	29.4	1744
<i>Ctenolepisma longicaudata</i>	25.2	23.1	24.8	27.0	1684
甲壳动物 Crustacea					
<i>Artemia salina</i>	23.9	23.1	25.2	27.7	1717
<i>Cyclestheria hislopi</i>	24.3	24.0	24.1	27.7	1760
<i>Diaphanosoma sp</i>	23.9	24.3	24.1	27.8	1859
<i>Fustilobalanus kondokovi</i>	23.6	24.1	23.5	28.9	1728
<i>Thysanoessa inermis</i>	24.1	24.2	24.7	27.1	1744
<i>Hutchinsoniella macrocanth</i>	23.4	23.7	23.6	29.2	1799
<i>Leptestheria compleximanus</i>	23.8	23.5	24.8	28.0	1717
<i>Lynceus gracilicornis</i>	24.2	23.0	25.6	27.1	1713
<i>Manawa staceyi</i>	24.7	22.7	24.7	27.9	1708
<i>Nebalia sp</i>	25.1	22.6	25.9	26.4	1709
<i>Paralepas palinuri</i>	24.2	22.4	24.6	28.9	1771
<i>Anaspides tasmaniae</i>	24.1	23.9	24.9	27.1	1731
<i>Neocalanus flemingeri</i>	22.9	24.1	24.2	28.8	1691
<i>Lepidurus packardi</i>	23.6	23.6	25.2	27.6	1713
<i>Vaunthamponia minor</i>	25.1	22.9	25.2	26.8	1688
<i>Argulus nobilis</i>	24.7	22.5	25.3	27.5	1748
多足动物 Myriapoda					
<i>Lithobiu variegates</i>	22.9	24.9	23.9	28.2	1721
<i>Monographis sp</i>	24.2	23.1	25.0	27.7	1716
螯肢动物 Chelicerata					
<i>Pandinus imperator</i>	23.5	23.4	25.4	27.7	1715

Domain: 28s partial sequense

	T	C	A	G	Total
弹尾纲 Collembola					
吉井氏土蚘 <i>Tullbergia yosii</i>	23.5	22.5	24.7	29.4	810
杭州棘蚘 <i>Onychiurus hangchowensis</i>	24.0	22.2	25.3	28.5	775
日本奇刺蚘 <i>Friesea japonica</i>	25.6	19.5	28.4	26.5	820
具齿蚘1种 <i>Odontell sp</i>	24.0	22.2	25.1	28.7	821
天童鹦毛蚘 <i>Crosssdonthina tiantongshana</i>	24.8	21.0	25.9	28.4	820
水生原蚘 <i>Podura aquatica</i>	25.6	19.9	28.0	26.5	820
四刺球角蚘 <i>Hypogastrura duplicispinosa</i>	22.6	23.2	24.4	29.7	818
球角蚘1种 <i>Hypogastrura sp</i>	23.1	22.6	24.7	29.6	818
八眼符蚘 <i>Folsomia octoculata</i>	24.0	21.8	24.8	29.3	815
沼生等节 <i>Isotomurus palustri</i>	23.5	22.5	24.6	29.5	814
绿等节蚘 <i>Isotoma viridis</i>	23.2	22.7	24.1	30.0	814
背斑长蚘 <i>Entomobrya dorsosignata</i>	22.8	23.2	23.4	30.6	816
曲毛裸长蚘 <i>Sinells curviseta</i>	22.4	23.3	23.2	31.1	816
丽蚘一种 <i>Callyntrurn sp</i>	22.9	23.3	23.4	30.3	815
紫鳞蚘 <i>Tomocerus violaceus</i>	23.4	22.6	24.2	29.7	817
细角异蚘 <i>Heteromurus tenuicorni</i>	22.7	23.3	23.4	30.6	816
厚角阔蚘 <i>Oncopodura crassicorni</i>	24.5	21.7	25.2	28.6	817
短足球圆蚘 <i>Sphaeridia pumilis</i>	23.5	21.3	26.1	29.0	820
水生握角圆蚘 <i>Sminthurides aquaticus</i>	22.9	22.3	24.7	30.1	813
刺拟勃氏圆蚘 <i>Pseudobourletiella spinata</i>	22.8	22.5	24.5	30.2	815
奇异圆蚘 <i>Papirinus prodigiosus</i>	23.2	22.4	24.0	30.4	818
微小短蚘 <i>Neelides minutu</i>	25.3	20.5	26.6	27.6	809
原尾纲 Protura					
天目巴蚘 <i>Baculentulus tianmushanensis</i>	21.4	25.5	20.8	32.3	777
双尾目 Diplura					
韦氏鳞蚘 <i>Lepidocamp weberi</i>	19.3	24.9	19.9	36.0	784
康蚘1种 <i>Campodeida sp</i>	18.7	25.6	20.0	35.6	780

附录 3 两两序列间的转换/颠换值

跳虫 18S rDNA 两两序列间的转换/颠换值

Ti/Tv ratio in 18S rDNA of Collembola

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1												
2	1.787											
3	2.117	1.898										
4	2.585	1.638	2.453									
5	1.787	1.606	2.088	2.144								
6	2.829	1.738	2.489	2.494	2.612							
7	2.731	1.738	2.489	2.306	2.612?							
8	1.761	2.158	2.161	1.859	2.016	2.424	2.344					
9	2.245	1.592	2.239	2.991	2.101	2.744	2.744	1.737				
10	2.364	1.828	2.504	3.395	2.251	3.559	3.559	1.930	5.536			
11	2.040	2.217	2.471	2.633	2.221	2.969	2.969	2.426	2.657	3.153		
12	1.846	1.883	2.180	2.344	2.110	2.438	2.438	2.183	2.293	2.470	4.109	
13	2.414	2.144	2.464	2.810	2.224	3.221	3.221	2.360	2.627	3.066	7.432	3.679
14	2.330	1.757	2.239	2.058	1.762	2.294	2.294	1.923	1.848	2.065	1.898	2.08
15	2.327	1.742	2.267	2.002	1.772	2.217	2.217	1.907	1.786	1.991	1.788	2.019
16	2.491	1.757	2.347	2.011	1.668	2.051	2.051	1.985	1.859	1.976	1.688	2.094
17	2.604	1.828	2.289	2.268	1.636	2.810	2.810	1.872	2.301	1.990	2.190	1.922
18	3.321	2.048	2.591	2.937	1.955	2.999	2.999	2.147	2.633	2.951	2.518	2.376
19	1.310	1.369	1.545	1.301	1.335	1.360	1.333	1.341	1.352	1.284	1.245	1.379
20	2.036	1.843	2.146	2.344	1.683	2.434	2.434	1.893	2.100	2.004	1.721	1.929
21	1.726	1.513	2.276	2.001	1.352	1.694	1.694	1.921	1.229	1.398	1.649	1.785
22	1.972	2.147	2.488	2.648	1.606	2.705	2.705	2.091	2.251	2.050	2.052	1.986
23	2.462	2.618	3.362	3.522	2.531	4.172	4.172	2.999	2.782	3.295	3.089	2.912
24	2.701	3.129	3.073	3.073	2.113	3.472	3.472	2.449	3.94	3.458	3.163	3.091

13	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
14	1.679											
15	1.573	4.010										
16	1.644	2.819	2.331									
17	1.899	1.828	1.744	1.675								
18	2.205	1.143	1.007	2.042	2.070							
19	1.278	1.358	1.342	1.338	1.187	1.355						
20	1.765	1.837	1.756	1.687	1.416	2.109	1.267					
21	1.594	1.171	1.119	1.435	1.046	1.430	1.170	1.121				
22	1.880	1.965	1.797	1.744	1.223	2.065	1.172	1.552	0.821			
23	3.083	2.453	2.331	2.391	1.533	2.941	1.278	1.750	1.386	1.455		
24	3.555	2.497	2.453	2.333	1.996	3.064	1.225	2.227	1.728	2.907	3.535	

Note:

- 1 吉井氏土蚩 *Tullbergia yosii*
- 2 东洋棘蚩 *onychiurus yodai*
- 3 杭州棘蚩 *Onychiurus hangchowensis*
- 4 日本奇刺蚩 *Friesea japonica*
- 5 具齿蚩1种 *Odontell sp*
- 6 天童颚毛蚩 *Crosssdonthina tiantonshana*
- 7 宽疣蚩 *Neanura latio*
- 8 水生原蚩 *Podura aquatica*
- 9 四刺球角蚩 *Hypogastrura duplicispinosa*
- 10 球角蚩1种 *Hypogastrura sp*
- 11 八眼符蚩 *Folsomia octoculata*
- 12 沼生等节蚩 *Isotomurus palustri*
- 13 绿等节蚩 *Isotoma viridis*
- 14 背斑长蚩 *Entomobrya dorsosignata*
- 15 曲毛裸长蚩 *Sinells curviseta*
- 16 丽蚩1种 *Callyntrurn sp*
- 17 紫鳞蚩 *Tomocerus violaceus*
- 18 细角异蚩 *Heteromurus tenuicorni*
- 19 厚角阔蚩 *Oncopodura crassicorni*
- 20 短足球圆蚩 *Sphaeridia pumilis*
- 21 水生握角圆蚩 *Sminthurides aquaticus*
- 22 刺拟勃氏圆蚩 *Pseudobourletiella spinata*
- 23 奇异圆蚩 *Papirinus prodigiosus*
- 24 微小短蚩 *Neelides minutu*

跳虫 28S rDNA 两两序列间的转换/颠换值

Ti/Tv ratio in 28SrDNA

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1												
2	4.706											
3	4.029	3.611										
4	4.142	2.162	2.703									
5	3.140	2.006	2.311	1.301								
6	2.944	2.117	2.235	2.636	2.367							
7	3.32	2.162	2.759	1.418	1.08	1.648						
8	5.003	2.459	3.365	2.251	2.017	2.298	1.127					
9	2.857	1.775	2.296	1.361	1.400	1.972	2.097	1.700				
10	2.615	1.881	2.305	1.283	1.207	1.775	2.077	1.618	5.462			
11	2.94	1.746	2.238	1.292	1.333	1.851	2.038	1.786	7.073	3.834		
12	3.672	2.048	2.987	1.512	1.026	1.833	2.161	1.706	1.625	1.818	1.500	
13	3.349	2.516	3.45	1.65	1.124	2.066	1.801	2.367	2.048	2.237	1.94	2.891
14	3.477	2.067	2.838	1.65	0.984	1.911	1.928	1.594	1.468	1.871	1.370	5.074
15	3.267	2.684	3.365	1.822	1.542	2.201	1.700	2.238	1.914	2.110	1.83	1.908
16	3.468	1.822	2.729	1.483	0.934	1.762	2.358	1.565	1.774	2.046	1.630	2.006
17	3.672	2.048	3.140	1.799	1.124	1.972	2.161	1.706	1.803	2.052	1.660	/
18	1.797	1.625	1.718	1.586	1.499	1.757	1.485	1.377	1.819	1.413	1.640	1.696
19	2.703	1.648	1.842	1.198	0.731	1.969	1.647	2.657	1.263	1.292	1.120	1.586
20	3.334	1.968	2.488	1.801	1.337	2.498	1.914	1.724	1.611	1.579	1.470	1.753
21	2.095	1.499	1.753	1.121	1.032	1.738	1.347	1.753	1.724	1.532	1.600	1.521
22	2.312	1.618	1.718	1.185	0.980	2.083	1.738	1.635	1.246	1.372	1.180	1.654

	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
14	2.398									
15	1.908	1.822								
16	2.583	2.357	1.740							
17	3.076	5.590	2.038	4.023						
18	1.349	1.782	1.445	1.594	1.654					

19	1.914	1.590	1.327	1.437	1.714	1.537			
20	1.796	1.648	1.910	1.622	1.860	1.479	2.272		
21	1.579	1.439	1.499	1.594	1.622	1.512	1.134	1.263	
22	1.700	1.420	1.321	1.553	1.654	1.491	1.119	1.456	1.381

Note:

- 1 日本奇刺蚱 *Friesea japonica*
- 2 具齿蚱跳一种 *Odontell sp*
- 3 天童颚毛蚱 *Crosssdonthina tiantonshana*
- 4 球角蚱一种 *Hypogastrura sp*
- 5 四刺球角蚱 *Hypogastrura duplicispinosa*
- 6 水生原蚱 *Podura aquatica*
- 7 吉井氏土蚱 *Tullbergia yosii*
- 8 杭州棘跳 *Onychiurus hangchowensis*
- 9 绿等节跳 *Isotoma viridis*
- 10 八眼符蚱 *Folsomia octoculata*
- 11 沼生等节蚱 *Isotomurus palustri*
- 12 曲毛裸长蚱 *Sinells curviseta*
- 13 紫鳞蚱 *Tomocerus violaceus*
- 14 厚角阔蚱 *Heteromurus tenuicorni*
- 15 厚角阔蚱 *Oncopodura crassicorni*
- 16 背斑长蚱 *Entomobrya dorsosignata*
- 17 丽蚱一种 *Callyntrurn sp*
- 18 微小短蚱 *Neelides minutu*
- 19 刺拟勃氏圆蚱 *Pseudobourletiella spinata*
- 20 水生握角圆蚱 *Sminthurides aquaticus*
- 21 短足球圆蚱 *Sphaeridia pumilis*
- 22 奇异圆蚱 *Papirinus prodigiosus*

跳虫 18S+28SrDNA 两两序列间的转换/颠换值

Ti/Tv ratio in 18S+28S rDNA of Collembola

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1												
2	1.745											
3	2.85	3.191										
4	1.886	2.197	2.847									
5	2.793	2.790	3.183	2.891								
6	1.724	2.201	2.197	2.048	2.344							
7	1.721	2.149	3.034	2.063	2.462	1.932						
8	1.992	2.411	3.695	2.22	3.070	2.130	2.241					
9	2.051	2.151	2.611	2.081	2.639	2.179	1.933	2.189				
10	1.906	2.024	2.573	1.952	2.33	2.052	1.824	1.881	4.035			
11	2.298	2.129	2.801	2.018	2.704	2.201	1.902	2.018	6.438	3.982		
12	2.335	2.007	2.507	1.781	2.442	1.867	1.445	1.849	1.933	1.957	1.708	
13	2.285	2.083	2.507	1.853	2.466	1.882	1.465	1.824	1.796	1.874	1.590	3.008
14	2.410	2.143	2.498	1.776	2.377	1.980	1.571	1.920	1.766	1.981	1.689	2.936
15	2.309	2.314	2.687	1.901	3.054	1.936	1.699	1.825	2.204	1.925	1.957	2.035
16	2.854	2.217	3.129	1.991	2.923	2.063	1.774	2.353	2.308	2.024	1.902	1.345
17	1.376	1.672	1.629	1.525	1.639	1.505	1.387	1.367	1.398	1.471	1.409	1.420
18	1.769	1.993	2.219	1.601	2.128	1.834	1.521	1.553	1.636	1.783	1.733	1.745
19	1.787	2.059	2.473	1.564	1.974	2.110	1.272	1.553	1.610	1.637	1.589	1.322
20	1.854	2.542	2.658	1.619	2.301	2.041	1.426	1.657	1.689	1.578	1.538	1.767
21	2.106	2.466	2.822	2.061	2.638	2.528	1.568	1.885	1.962	1.837	1.812	2.000
22	2.557	2.508	3.284	2.089	3.330	2.273	2.393	2.704	2.804	2.587	2.804	2.520
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22		
14	2.936											
15	2.035	2.003										
16	1.459	2.397	2.175									
17	1.431	1.446	1.303	1.436								
18	1.666	1.663	1.486	1.810	1.325							

19	1.322	1.575	1.318	1.513	1.318	1.179			
20	1.722	1.734	1.494	1.868	1.205	1.372	1.163		
21	2.000	2.045	1.600	2.091	1.290	1.524	1.411	1.247	
22	2.621	2.299	2.308	3.227	1.355	1.947	1.776	2.308	2.373

Note:

- 1 日本奇刺蚱 *Friesea japonica*
- 2 具齿蚱跳 1 种 *Odontell sp*
- 3 天童颚毛蚱 *Crosssdonthina tiantonshana*
- 4 球角蚱 1 种 *Hypogastrura sp*
- 5 四刺球角蚱 *Hypogastrura duplicispinosa*
- 6 水生原蚱 *Podura aquatica*
- 7 吉井氏土蚱 *Tullbergia yosii*
- 8 杭州棘跳 *Onychiurus hangchowensis*
- 9 绿等节跳 *Isotoma viridis*
- 10 八眼符蚱 *Folsomia octoculata*
- 11 沼生等节蚱 *Isotomurus palustri*
- 12 曲毛裸长蚱 *Sinells curviseta*
- 13 紫鳞蚱 *Tomocerus violaceus*
- 14 厚角阔蚱 *Heteromurus tenuicorni*
- 15 厚角阔蚱 *Oncopodura crassicorni*
- 16 背斑长蚱 *Entomobrya dorsosignata*
- 17 丽蚱 1 种 *Callyntrurn sp*
- 18 微小短蚱 *Neelides minutu*
- 19 刺拟勃氏圆蚱 *Pseudobourletiella spinata*
- 20 水生握角圆蚱 *Sminthurides aquaticus*
- 21 短足球圆蚱 *Sphaeridia pumilis*
- 22 奇异圆蚱 *Papirinus prodigiosus*

节肢动物 18SrDNA 两两序列间的转换/颠换值

Ti/Tv ratio in 18s rDNA of arthropods

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1												
2	2.623											
3	2.207	1.956										
4	2.552	2.295	1.667									
5	3.253	2.419	2.668	2.354								
6	15.16	3.896	2.058	2.035	3.453							
7	2.903	2.620	2.205	1.897	2.619	2.461						
8	2.814	2.357	2.473	4.76	2.207	2.517	2.428					
9	4.968	3.67	2.847	2.989	3.916	4.927	2.998	3.395				
10	1.346	1.359	1.303	1.249	1.605	1.300	1.277	1.329	1.183			
11	2.461	2.268	1.813	1.312	2.879	1.964	1.856	1.923	3.173	1.09		
12	2.058	1.825	2.019	1.506	2.233	1.634	1.191	2.157	2.517	1.244	1.492	
13	3.077	2.047	1.825	1.700	2.521	2.501	1.791	1.816	2.175	1.09	1.173	1.516
14	1.923	1.634	1.73	2.517	2.243	1.933	2.053	2.07	3.586	1.161	2.156	1.679
15	2.013	1.883	1.893	1.827	1.936	1.972	1.794	2.064	2.059	1.395	1.737	1.852
16	1.746	1.718	1.674	1.647	1.638	1.674	1.577	1.799	1.712	1.337	1.515	1.586
17	2.159	2.136	1.938	2.058	1.951	2.095	1.922	2.084	2.073	1.536	1.981	1.879
18	2.098	2.063	1.942	2.016	1.942	2.036	1.861	2.097	2.07	1.611	1.982	1.884
19	1.573	1.508	1.296	1.382	1.483	1.460	1.235	1.240	1.530	1.065	1.128	1.229
20	2.201	2.097	1.635	1.706	2.006	1.977	1.609	1.681	1.928	1.252	1.518	1.578
21	1.523	1.392	1.370	1.358	1.477	1.454	1.275	1.378	1.502	1.052	1.168	1.284
22	2.431	2.198	2.071	2.049	2.247	2.431	2.125	2.06	2.497	1.709	2.081	2.029
23	2.660	2.488	1.994	2.234	2.264	2.529	1.945	2.048	2.785	1.278	2.081	1.896
24	2.621	2.485	1.933	2.003	2.642	2.627	2.135	2.056	2.363	1.661	1.869	1.840
25	1.795	1.649	1.585	1.594	1.624	1.736	1.474	1.530	1.795	1.136	1.431	1.494
26	2.028	1.961	1.900	1.665	1.876	1.978	1.624	1.624	1.885	1.473	1.415	1.751
27	1.389	1.342	1.398	1.343	1.45	1.402	1.564	1.389	1.484	1.264	1.311	1.399
28	2.315	2.032	1.757	1.928	2.29	2.259	1.786	1.880	2.105	1.394	1.656	1.724
29	1.301	1.358	1.272	1.182	1.404	1.291	1.291	1.200	1.350	1.152	1.172	1.244
30	2.654	2.619	2.006	1.972	2.412	2.604	1.959	2.006	2.314	1.488	1.782	1.883

31	2.667	2.544	2.224	2.017	2.387	2.647	2.314	2.100	2.530	1.563	2.096	2.135
32	2.422	2.193	2.363	2.092	2.109	2.369	2.288	1.981	2.654	1.495	2.001	2.198
33	2.386	2.364	1.608	1.893	2.323	2.296	1.694	1.809	1.852	1.297	1.556	1.561
34	1.446	1.386	1.348	1.363	1.491	1.459	1.530	1.320	1.525	1.247	1.265	1.349
35	2.341	2.024	1.875	2.092	2.27	2.157	1.959	1.982	2.289	1.360	1.762	1.845
36	3.158	2.744	2.502	2.537	2.603	3.030	2.673	2.611	2.877	1.585	2.314	2.387
37	2.051	1.961	1.779	1.741	1.876	2.023	1.764	1.702	1.984	1.302	1.553	1.656
38	2.393	2.141	2.314	2.168	2.411	2.395	2.112	1.942	2.39	1.516	1.791	2.100
39	3.155	2.911	2.621	2.526	2.787	3.144	2.473	2.314	3.385	1.515	2.456	2.339
20	2.488	2.260	2.000	2.26	2.081	2.405	2.124	2.079	2.529	1.496	1.755	1.818
41	3.113	2.913	2.295	2.675	2.686	3.037	2.441	2.750	2.780	1.490	2.287	2.247
42	1.752	1.715	1.810	1.728	1.601	1.598	1.981	1.634	2.021	1.193	1.378	1.735

	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
14	1.797											
15	1.730	2.093										
16	1.480	1.892	1.931									
17	1.907	1.945	1.589	1.643								
18	1.897	1.926	1.524	1.596	1.991							
19	1.352	1.792	1.370	1.397	1.395	1.311						
20	1.792	2.162	1.432	1.470	1.612	1.591	1.360					
21	1.398	1.608	1.359	1.387	1.475	1.469	1.021	1.088				
22	2.106	2.514	1.567	1.320	1.678	1.593	1.507	1.969	1.468			
23	2.23	2.66	1.727	1.592	1.899	1.88	1.138	1.772	1.201	1.831		
24	2.314	2.409	1.83	1.648	1.713	1.807	1.551	1.818	1.635	1.999	1.881	
25	1.680	1.877	1.550	1.560	1.557	1.538	1.414	1.58	0.86	1.702	1.367	1.785
26	1.621	2.066	1.596	1.333	1.509	1.520	1.143	1.303	1.158	1.403	1.300	1.877
27	1.426	1.449	1.452	1.364	1.562	1.715	1.143	1.279	1.255	1.503	1.413	1.398
28	2.043	2.201	1.702	1.787	1.783	1.713	1.108	1.200	1.209	1.553	1.613	1.826
29	1.370	1.273	1.275	1.002	1.557	1.495	1.282	1.301	1.237	1.266	1.338	1.416
30	2.083	2.699	1.711	1.492	1.676	1.658	1.275	1.382	1.184	1.684	1.620	2.160
31	2.190	2.502	1.729	1.412	1.867	1.862	1.809	1.909	1.420	1.948	1.857	2.120

32	2.032	2.158	1.749	1.633	1.764	1.709	0.972	1.197	1.108	1.693	1.625	1.885
33	1.947	2.303	1.458	1.257	1.769	1.756	1.419	1.411	1.316	1.560	1.589	1.786
34	1.398	1.493	1.427	1.346	1.569	1.699	1.203	1.287	1.213	1.466	1.419	1.439
35	2.074	2.121	1.835	1.848	2.036	1.953	1.229	1.336	1.235	1.482	1.782	1.759
36	2.526	2.815	1.689	1.638	2.163	2.109	1.314	1.454	1.312	1.960	1.573	2.301
37	1.601	2.215	1.658	1.394	1.575	1.619	1.251	1.356	1.210	1.476	1.517	1.821
38	2.260	2.412	1.983	1.799	1.832	1.807	1.327	1.394	1.320	1.517	1.680	1.884
39	2.488	2.616	1.59	1.516	1.708	1.695	1.021	1.227	1.020	1.531	1.755	1.840
20	2.016	2.653	1.641	1.538	1.632	1.494	1.157	1.179	1.193	1.380	1.884	1.606
41	2.452	2.744	1.827	1.661	2.003	1.848	1.297	1.420	1.300	1.570	1.704	1.774
42	1.656	2.168	1.595	1.522	1.580	1.538	0.999	1.029	1.034	1.436	1.620	1.410

	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
26	1.256											
27	1.355	1.295										
28	1.425	1.527	1.247									
29	1.300	1.31	1.392	1.357								
30	1.346	1.411	1.357	1.613	1.379							
31	1.670	1.908	1.340	1.722	1.378	2.712						
32	1.281	1.378	1.320	1.311	1.319	1.735	2.011					
33	1.49	1.554	1.268	1.802	1.397	1.589	1.469	1.669				
34	1.294	1.294	1.742	1.160	1.409	1.397	1.413	1.316	1.330			
35	1.468	1.495	1.044	1.415	1.309	1.569	1.790	1.317	1.394	1.057		
36	1.481	1.827	1.509	1.797	1.356	2.029	2.139	2.262	1.843	1.455	1.611	
37	1.358	1.273	1.455	1.392	1.428	1.137	1.676	1.692	1.436	1.471	1.581	1.824
38	1.556	1.660	1.245	1.756	1.447	1.795	1.702	1.461	1.645	1.255	1.566	2.056
39	1.245	1.356	1.318	1.589	1.31	1.848	1.982	1.585	1.75	1.253	1.551	1.988
20	1.514	1.034	1.306	1.378	1.173	1.338	1.703	1.459	1.406	1.338	1.302	1.468
41	1.591	1.515	1.323	1.736	1.146	1.928	2.180	2.341	1.635	1.330	1.392	2.217
42	1.209	1.026	1.408	1.168	1.208	1.223	1.425	1.300	1.220	1.346	1.308	1.501

	37	38	39	40	41	42
38	1.546					
39	1.476	1.494				
20	1.236	1.598	1.621			
41	1.611	1.833	2.087	2.085		
42	1.215	1.509	1.402	1.021	1.538	

Note:

- 1 *Crosssdonthina tiantongshana*
- 2 *Friesea japonica*
- 3 *Callyntrurn sp*
- 4 *Folsomia octoculata*
- 5 *Onychiurus hangchowensis*
- 6 *Hypogastrura duplicispinosa*
- 7 *Heteromurus tenuicorni*
- 8 *Isotomurus palustri*
- 9 *Neelides minutu*
- 10 *Oncopodura crassicorni*
- 11 *Pseudobourletiella spinata*
- 12 *Sinells curviseta*
- 13 *Tomocerus violaceus*
- 14 *Podura aquatica*
- 15 *Baculentulus tianmushanensi*
- 16 *Eosentomon sakura*
- 17 *Lepidocamp weberi*
- 18 *Parajapyx emeryanus*
- 19 *Habrophlebiode zijinensis*
- 20 *Oxya chinensis*
- 21 *Anax junius*
- 22 *Dilta littoralis*
- 23 *Ctenolepisma longicaudata*
- 24 *Artemia salina*
- 25 *Cyclestheria hislopi*
- 26 *Diaphanosoma sp*
- 27 *Fustilobalanus kondokovi*
- 28 *Thysanoessa inermis*
- 29 *Hutchinsoniella macrocanth*
- 30 *Leptestheria compleximanus*
- 31 *Lynceus gracilicornis*

32 *Manawa staceyi*

33 *Nebalia sp*

34 *Paralepas palinuri*

35 *Anaspides tasmaniae*

36 *Neocalanus flemingeri*

37 *Lepidurus packardi*

38 *Vaunthamponia minor*

39 *Argulus nobilis*

40 *Lithobiu variegates*

41 *Monographis sp*

42 *Pandinus imperator*

附录 4

尖峰岭和天童样地的气象和土壤环境参数

Several environmental parameters in Jiangfengling and Tiantong

	尖峰岭山地雨林				天童常绿阔叶林			
	Oct.03	Jan.04	Apr.04	Jul.04	Oct.03	Jan.04	Apr.04	Jul.04
降雨量 (mm)	18.8	1.4	55.8	386.7	182.9	38.4	84.8	140.1
土壤温度(°C)	20.1	15.3	21.0	23.2	25.9	9.2	10.6	27.7
土壤湿度(%)	19.7	13.5	18.5	16.2	16.7	28.2	21.3	26.3

致 谢

时光流逝，岁月匆匆，回首三年难忘而艰辛的求学生活，令我感慨万千。

首先，我要衷心感谢我的导师尹文英先生和陈立侨教授，是他们给我提供了再次学习和研究的机会。两位导师渊博的学识、严谨的治学态度、敏锐的思维、独到的见解、谦逊宽容的待人风格深深地感染和影响着我，是我一生学习的榜样。

我的论文得以完成，和中科院植物生理生态所昆虫分类研究室的老师和同学的支持、帮助分不开。感谢谢荣栋、杨毅明，夏云帆老师不辞辛苦帮我采集、鉴定标本，感谢他们三年来在生活上的关心和爱护。感谢栾云霞博士、岳巧云博士、卫青和余道坚同学，是他们陪我度过了这段忙碌而美好的时光，正是他们无私的帮助和鼓励让我克服种种困难，走出困境。没有他们的支持，我的论文难以完成。

感谢柯欣博士提供统计分析软件，不厌其烦，一次次帮助我处理数据，修改论文。

衷心感谢华东师范大学生命科学学院堵南山先生、赖伟先生、赵云龙、周忠良、王群、唐思贤、李恺老师在论文的设计和 implementation 过程中提出的宝贵建议。

衷心感谢徐美娟、徐俊美和赵旌旌老师一直以来给予的关心和帮助。

很幸运我能学习生活在在一个友爱、融洽的研究组，这是一个团结、上进、充满活力的集体。我要衷心感谢唐伯平、江洪波、曾晓茂、蔡春芳、刘影、宋兵、李康、刘其根、刘立鹤、禹娜、杨频、李二超、彭士明、张天澍、赵小勤、于丰军等师兄姐妹们在学习、工作中给予的极大帮助。感谢我的同学王正寰，鲁庆斌，好朋友万祥不远千里帮我采集标本。同窗之谊，手足之情，令我难忘。

特别感谢华东师范大学环境科学学院的王希华老师，易兰、施家月同学为我采集调查工作提供的帮助。

浙江天童生态站的王良衍，王阿昌，海南尖峰岭自然保护区的蒋忠亮，陈焕强、郭宁等同志在我野外采集过程中为我生活和工作提供便利，在此表示衷心的感谢。

特别感谢海南师范大学人事处的马文儒处长，生物系的史海涛、李玉春、刘强、王力军、洪美玲、梁伟、马文辉、付丽蓉、王瑞萍老师提供的大力支持和帮助。没有他们，我在海南的采集、调查和实验工作难以完成。

我的学生王志伟、王拾月、周洋等也给予了很多帮助，在此谢谢他们！

感谢意大利西耶那大学 Dallai 教授、Frati 博士帮助解决实验中的技术难题并馈赠资料。

真诚的谢意给我的室友徐萍同学，三年来在我挫折和迷茫时，是她的关心和鼓励让我度过难关，真挚的友谊令我一生难忘！

最后，我要感谢我亲爱的丈夫，是他在百忙之中陪我翻山越岭，挖土采样，

是他默默的支持和理解，使我在孤独和疲惫时，充满信心和希望！

深深的歉意给我可爱的女儿，缺少母亲的陪伴让她度过了一个个孤单的周末和假日。三年了，让我道一声，对不起！

太多的感谢和愧疚无以言表，谨以此文献给所有关爱我的亲人、老师和同学！

熊燕

2005 年 5 月