

DOI: 10.5846/stxb202104160986

石秀东, 姚忠祎, 文冠男, 傅金钟, 谢锋, 齐银. 横断山区龙蜥属 (*Diploderma*) 物种生境偏好和形态分化. 生态学报, 2022, 42(7): 2614-2625.

Shi X D, Yao Z Y, Wen G N, Fu J Z, Xie F, Qi Y. Habitat preference and morphological differentiation of *Diploderma* in Hengduan Mountainous Region. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2614-2625.

横断山区龙蜥属 (*Diploderma*) 物种生境偏好和形态分化

石秀东^{1,2}, 姚忠祎^{1,2}, 文冠男^{1,2}, 傅金钟¹, 谢 锋¹, 齐 银^{1,3,*}

1 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 芒康生态站, 西藏生态安全屏障生态监测站网, 昌都 854500

摘要:横断山区是全球 25 个生物多样性热点之一, 其生态安全和生物多样性保护备受国内外关注。经济社会发展给横断山区特有龙蜥属动物带来许多新的挑战, 大量原始生境被道路修建和水电工程彻底破坏, 有些物种甚至在局部地区灭绝。因此及时开展龙蜥保护生态学相关研究, 对准确制定保护行动计划非常关键。生境偏好与形态分化是保护生态学研究的重要内容。采用样线和样方法, 对横断山区 9 个龙蜥属物种生境因子进行了测量。同时借助野外标本采集和标本馆标本测量, 对 19 个龙蜥属物种进行了形态量化。采用广义线性混合模型 (Generalized Linear Mixed Model, GLMM) 和基于系统发育的广义最小二乘法 (Phylogenetic Generalized Least-Squares, PGLS) 对龙蜥生境偏好和形态学分化进行了分析。结果表明, 来自不同生境的龙蜥对生境因子具有特殊的偏好。灌丛型龙蜥更偏好石块灌丛、阳坡、较陡、平均石块粒径较大、温度适中的生境, 偏好生境中往往有两头毛 (*Incarvillea arguta*) 分布; 林地型龙蜥偏好乔木、较陡的上坡位和植被覆盖率高的生境, 偏好生境中往往有红花羊蹄甲 (*Bauhinia × blakeana*) 分布。从形态分化方面看, 灌丛型和林地型龙蜥在体型大小和运动形态方面均发生了明显地分化, 对雄性而言, 林地型龙蜥尾长、鼻眼距、第 4 指长以及第 4 趾爪长大于灌丛型龙蜥, 而灌丛型龙蜥吻长和胫骨长大于林地型龙蜥。对雌性而言, 尾长、头长、吻长、鼻眼距、第 4 指长、第 4 趾爪长以及第 4 趾爪长均为林地型龙蜥大于灌丛型。研究为横断山区龙蜥生境偏好和形态分化提供了直接证据, 有助于理解龙蜥对干热河谷生境的适应策略, 同时为科学制定龙蜥保护计划提供重要支撑。

关键词:龙蜥属; 横断山区; 生境偏好; 形态分化; 生物多样性保护

Habitat preference and morphological differentiation of *Diploderma* in Hengduan Mountainous Region

SHI Xiudong^{1,2}, YAO Zhongyi^{1,2}, WEN Guannan^{1,2}, FU Jinzhong¹, XIE Feng¹, QI Yin^{1,3,*}

1 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Mangkang Ecological Station, Tibet Ecological Safety Monitor Network, Changdu 854500, China

Abstract: Hengduan Mountainous Region (HMR) is one of the top 25th biodiversity hotspots in the world, and its ecological security and biodiversity conservation have increasingly attracted much attention from China and other countries. Economic and social development has brought many new challenges to the survival of *Diploderma*, the endemic species of the HMR. The original habitats of several *Diploderma* species have completely been destroyed because of road construction

基金项目:生态环境部“生物多样性调查与评估”项目 (2019HJ2096001006); 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK04020202, 2019QZKK050100503)

收稿日期: 2021-04-16; 采用日期: 2021-11-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qiyin@cib.ac.cn

and hydropower projects, and what made us worrying was some species that have become extinct in local areas. Therefore, timely research on the conservation ecology of *Diploderma* is very important and urgent to the design of conservation plan. Habitat preference and morphological differentiation are important contents of conservation ecology research. In this study, the habitat factors including habitat type, vegetation coverage, vegetation height, stone size, distance road, interference factor, slope direction, slope position, gradient, temperature, and humidity of 9 *Diploderma* species in HMR were measured by line and square to transect. At the same time, the morphological characters of 19 *Diploderma* species were quantified using field sampling and herbarium specimen. Habitat preference and morphological differentiation were analyzed using Generalized Linear Mixed Model (GLMM) and Phylogenetic Generalized least-squares (PGLS). The results showed that *Diploderma* from different habitat types had special preferences for habitat factors. The species distributed in shrub preferred the habitats with stone, brush, steeper sunny slopes, large stone size, and suitable temperature (25—35 °C), with *Incarvillea arguta*. The species distributed in forest preferred the habitats with big trees, steeper hill and high vegetation coverage, with *Bauhinia × blakeana*. Our results also showed much differentiation in body size and locomotion characters between shrub-type and forest-type lizard. For males, forest distributing species possessed large size in tail length, nose-eye distance, 4th finger length and claw length of the 4th toe compared with shrub distribution species, meanwhile snout length and shin length were just the opposite. While for females, forest distribution species possessed large size in tail length, head length, snout length, nose-eye distance, 4th finger length, 4th toe length and claw length of the 4th toe compared with shrub distribution species. Taken together, our study provides direct evidence for habitat preference and morphological differentiation of the endemic lizards' species in HMR, while it would greatly contribute to the understanding of adaptation tactics towards the dry-hot valley habitat in *Diploderma*, as well as provide important support for the design of conservation plan.

Key Words: *Diploderma*; Hengduan Mountain Region; habitat preference; morphological differentiation; biodiversity conservation

横断山区是国家“两屏三带”生态安全战略格局中“青藏高原生态屏障”和“黄土高原-川滇生态屏障”核心区域,也是全球 25 个生物多样性热点之一,其生态安全和生物多样性保护备受国内外关注^[1-2]。该区域是龙蜥属(*Diploderma*)物种集中分布区,在已报道的 34 种龙蜥中^[3-6],有 18 种分布于横断山区及比邻区域,占有所有龙蜥属物种的 52.94%。随着横断山区经济社会发展,许多龙蜥属物种面临诸多挑战,大量原始生境被道路修建和水电工程彻底破坏,有些物种甚至在局部地区灭绝。2021 年新修订的《国家重点保护野生动物名录》中,横断山区有 5 种龙蜥被列为国家二级保护动物,表明该区域龙蜥保护已经到刻不容缓的地步。

生境偏好是保护生态学研究的重要方面。动物与生境的关系是长期进化选择的结果^[7],生境质量的优劣对物种生存和繁衍具有重要影响^[8]。物种保护成效很大程度依赖于关键生境的发现和保护^[9-10]。对保护区和放牧区 4 种哺乳动物数量研究表明,物种数量与生境质量密切相关,高质量的生境拥有更丰富的食物资源和更多的个体数^[11]。而两栖动物在通过保护或建立新的适宜生境后,繁殖和变态效率同样得到有效提高^[12]。因此探明动物的生境偏好性,有助于发掘关键生境要素以及与栖息地选择相关的驱动因素^[13-14],这对生境保护和恢复非常关键。

形态分化研究是准确评估物种受威胁程度的关键。形态特征与物种生态位大小密切相关^[15],也与栖息地特征密切相关^[16-17]。栖息地差异会驱动形态特征分化^[18],并且这种分化会存在种内和种间差异^[19-21]。当生境与形态特征相适应时,物种会获得较高的适合度,反之,则物种的适合度会受到威胁^[22-23]。对物种的形态分化进行研究,有助于评估栖息地破坏对物种的影响。

本研究对横断山区龙蜥物种生境偏好与形态分化进行了研究。采用样线和样方法,对横断山区 9 个龙蜥物种生境因子进行了测量。同时借助野外测量和标本馆标本测量,对 19 个龙蜥物种进行了形态量化。采用

广义线性混合模型 (Generalized Linear Mixed Model, GLMM) 和基于系统发育的广义最小二乘法 (Phylogenetic Generalized Least-Squares, PGLS) 对龙蜥生境偏好和形态特征分化进行了分析。

1 研究地概况

本研究所涉及龙蜥物种位于青藏高原东南部横断山区 (图 1), 地理坐标为 26—32°N, 98—104°E。区域内山高谷深, 海拔落差极大 (291—7556 m)。龙蜥分布范围自西向东跨越怒江、澜沧江和金沙江, 属亚热带季风气候, 植被垂直分异明显, 从河谷至顶部依次为干热河谷稀树灌木草丛、常绿阔叶林、针阔叶混交林、常绿针叶林、高寒常绿草叶灌丛、高寒草甸、流石滩植被^[24], 其中, 稀树灌木草丛是我国干热河谷的景观生态特征和生物多样性的标志, 也是我国非地带性植被类型的重要类型^[25]。

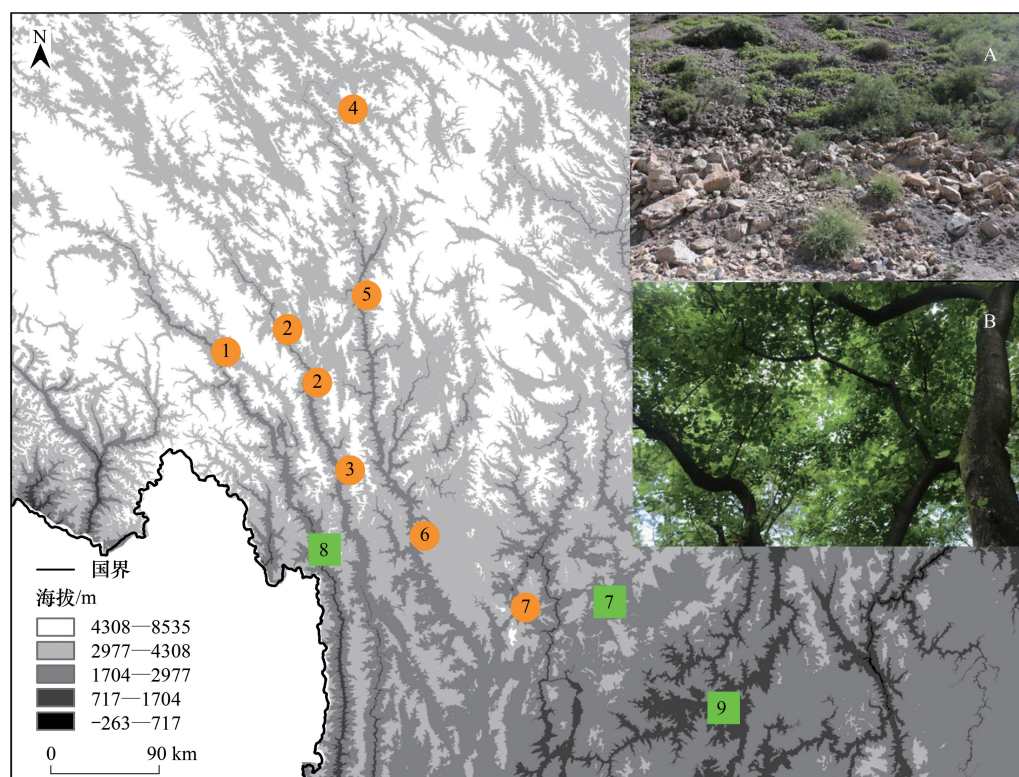


图 1 龙蜥属生境类型和生境偏好研究采样点

Fig.1 Habitat types and sampling site of habitat preferences research in *Diploderma*

橙色圆圈代表灌丛型生境 (A): The orange circles represent the shrub habitat (A); 绿色方框代表林地型生境 (B): The green boxes represent the forest habitat (B); 1. 滑腹龙蜥: *D. laeiventre*, 2. 帆背龙蜥: *D. vela*, 3. 翡翠龙蜥: *D. iadinum*, 4. 黄唇龙蜥: *D. flavilabre*, 5. 巴塘龙蜥: *D. batangense*, 6. 麒麟龙蜥: *D. qilin*, 7. 玉龙龙蜥: *D. yulongense*, 8. 贡山龙蜥: *D. slowinskii*, 9. 裸耳龙蜥: *D. dymond*

2 研究方法

2.1 数据采集

2020 年 6 月至 9 月, 采用样线和样方法对横断山区 9 个龙蜥物种的生境特征进行了测量。在生境调查之前, 根据文献资料^[3–6], 将龙蜥生境分为灌丛型 (Shrub) 和林地型 (Forest) 两类 (图 1)。在调查过程中, 以蜥蜴发现点为生境偏好位点, 设置 2 m × 2 m 实验样方, 测量生境类型、植被、石块、温度等 12 个生境因子 (测量标准见表 1)^[26–27]。然后以偏好位点为中心, 采用随机抛石法 (以实验样方为中心, 由一人随机抛石确认对照样方中心点) 设置对照样方, 并测量相应生境因子。对照样方和实验样方距离至少 10 m 以上, 若在对照样方内

发现龙蜥,则重新设置对照样方。

表 1 龙蜥微生境测量标准
Table 1 Microhabitat measurement standards in *Diploderma*

序号 Number	类型 Type	测量标准 Measurement standards
1	生境类型	依据植物生长类型和地貌分为 3 个等级。a: 杂草土壤, 包括大量禾本科 Poaceae 等其它一年生低矮草本植物, 或含有大面积裸露土壤; b: 石块灌丛, 主要包括能支撑龙蜥攀爬的灌木和多年生草本植物, 如两头毛 <i>Incarvillea arguta</i> 、灰毛蕨 <i>Caryopteris forrestii</i> 、戟叶酸模 <i>Rumex hastatus</i> 等, 或存在大量石块的生境类型; c: 乔木, 主要包括云南松 <i>Pinus yunnanensis</i> 、红花羊蹄甲 <i>Bauhinia × blakeana</i> 、芒果 <i>Mangifera indica</i> 等高大乔木
2	植被覆盖率/%	采用目测估值的方法估计 2m × 2m 样方内植被的覆盖面积, 范围为 0—100%, 0 即代表样方内无植被
3	植被高度/cm	使用钢卷尺实际测量样方内植被高度, 植被株树较多时测量最高的 3 株取平均值; 测量范围以地表至植被冠层顶端为准
4	平均石块粒径	使用钢卷尺实际测量单个石块量取石块最大直径, 多个石块时选取最大的 3 块测量后计算平均值
5	距道路距离/m	小于 10m 使用钢卷尺实际测量值, 大于 10m 使用目测法估值, 结果保留整数
6	干扰因子	依据不同干扰类型来源, 划分为两类。a: 自然灾害, 包括泥石流、滑坡等; b: 人为干扰, 包括种植业、道路、放牧等
7	坡向	持手机背向样方站立, 使用 APP 奥维 V8.7.4 测量实际坡向, 依据显示坡向划分为 3 类。a: 阴坡 (292.5°—22.5°); b: 半阴半阳坡 (22.5°—122.5°, 202.5°—292.5°); c: 阳坡 (122.5°—202.5°)
8	坡位	实地估计样方位于山坡上的位置, 分为 3 个等级。a: 上坡位 (位于山坡上部, 即上 1/3); b: 中坡位 (位于山坡中部); c: 下坡位 (位于山坡下部, 即下 1/3)
9	坡度/(°)	将手机沿样方坡度平置, 打开 APP 奥维 V8.7.4 测量样方实际坡度。a: 平坡 (坡度 ≤ 10°); b: 缓坡 (坡度在 11—45°); c: 陡坡 (坡度 ≥ 46°)
10	环境温度/℃	使用携带式温湿计 SMART SENSOR AS808 测量实际温度值
11	环境湿度/%	使用携带式温湿计 SMART SENSOR AS808 测量实际湿度值

通过野外测量和标本馆标本测量完成 19 个龙蜥物种形态测量(样本量见表 2)。野外测量涉及 12 个物种, 每个物种采用套索法捕捉至少 6 只(3 雄和 3 雌)个体, 测量结束后放归原始位点, 对分类存疑物种经 95% 酒精注射安乐死后, 采集肝脏和肌肉样品, 用以物种鉴定及构建系统发育关系(图 2), 标本经 10% 福尔马林固定 24h 后长期保存至 10% 中性福尔马林中。标本馆标本来源于中科院成都生物研究所(CIB)和中科院昆明动物研究所(KIZ), 共涉及 18 种 197 号标本。对每个物种测量 20 个表型特征(测量标准见表 3)。为提高形态估算的准确性, 每个物种雄性和雌性样本数量大于 3, 且测量工具为同一把游标卡尺(Pro skit), 精度达 0.01mm。

表 2 龙蜥生境偏好和形态分化研究样本量
Table 2 Sampling size of habitat preference and morphological differentiation research in *Diploderma*

序号 Number	物种 Species	雌 Female	雄 Male	实验 Experiment	对照 Control	生境类型 Habitat
1	帆背龙蜥 <i>D. vela</i>	22	33	48	48	灌丛
2	巴塘龙蜥 <i>D. batangense</i>	18	21	22	22	灌丛
3	汶川龙蜥 <i>D. zhaermii</i>	13	13	—	—	灌丛
4	滑腹龙蜥 <i>D. laeiventre</i>	7	3	5	5	灌丛
5	翡翠龙蜥 <i>D. iadinum</i>	7	19	26	26	灌丛
6	麒麟龙蜥 <i>D. qilin</i>	7	7	5	5	灌丛
7	黄唇龙蜥 <i>D. flavilabre</i>	6	3	4	4	灌丛
8	草绿龙蜥 <i>D. flaviceps</i>	6	10	—	—	灌丛
9	米仓山龙蜥 <i>D. micangshanense</i>	13	13	—	—	灌丛
10	敖闰龙蜥 <i>D. aorun</i>	5	5	—	—	灌丛
11	细纹龙蜥 <i>D. angustelinea</i>	5	5	—	—	灌丛

续表

序号 Number	物种 Species	雌 Female	雄 Male	实验 Experiment	对照 Control	生境类型 Habitat
12	昆明龙蜥 <i>D.varcoae</i>	15	—	—	—	灌丛
13	蟠螭龙蜥 <i>D.panchi</i>	5	—	—	—	灌丛
14	玉龙龙蜥 <i>D.yulongense</i>	—	—	35	35	灌丛
				15	15	林地
15	裸耳龙蜥 <i>D.dymondi</i>	5	20	15	15	林地
16	贡山龙蜥 <i>D.slowinskii</i>	9	8	11	11	林地
17	山地龙蜥 <i>D.swild</i>	6	—	—	—	林地
18	台湾龙蜥 <i>D.swinhonis</i>	3	—	—	—	林地
19	云南龙蜥 <i>D.yunnanense</i>	5	6	—	—	林地
20	丽纹龙蜥 <i>D.splendidum</i>	4	25	—	—	林地

“—”表示数据缺失

表 3 龙蜥形态测量标准

Table 3 Morphology measurement standards in *Diploderma*

序号 Number	形态 Morphology	测量标准 Measurement standards
1	头体长(Snout Vent Length, SVL)	吻端到泄殖肛孔前缘的长度
2	头长(Head Length, HL)	吻端到耳孔或鼓膜隐蔽处
3	头宽(Head Width, HW)	头部最宽处的直线长度
4	吻长(Snout Length, SNL)	吻端至最后一枚上唇鳞末缘
5	眼径(Eye Diameter, ED)	眼睛直径长度
6	鼻眼距(Nose-Eye Distance, NED)	鼻孔至眼睛前缘的距离
7	眼间距(Interorbital Space, IOS)	眼眶之间的距离,以眼眶中间位置为准
8	尾长(Tail Length, TL)	指完整尾部从泄殖肛孔前缘到尾尖的长度
9	前肢长(Fore Limb Length, FLL)	腋下到最长指端(不包括爪)的长度 46°)
10	肱骨长(Oboro Length, OL)	肱骨(大臂)全长
11	尺骨长(Ulno Length, UL)	尺骨(小臂)全长
12	第 4 指长(4th Finger Length, F4L)	第 4 指与掌部连接处至指末端,不包括爪
13	第 4 指爪长(Claw Length of the 4th Finger, F4CL)	第 4 指末端至爪末端
14	肱骨宽(Oboro Width, OW)	肱骨最宽处
15	后肢长(Hind Limb Length, HLL)	后肢基部到最长趾端(不包括爪)的长度
16	股骨长(Femur Length, FL)	股骨(大腿)全长
17	胫骨长(Shin Length, SL)	胫骨(小腿)全长
18	第 4 趾长(4th Toe Length, T4L)	第 4 趾与足部连接处至趾末端,不包括爪
19	第 4 趾爪长(Claw Length of the 4th Toe, T4CL)	第 4 趾末端至爪末端
20	股骨宽(Femur Width, FW)	股骨最宽处

2.2 系统发育关系构建

为了反映系统发育关系对龙蜥物种形态分化的影响,以树蜥属(*Calotes*)、棘蜥属(*Acanthosaura*)和拟树蜥属(*Pseudocalotes*)物种为外群,对相关龙蜥物种构建了系统发育关系。参考 Wang 等^[28]获取新采集个体的线粒体 ND2 基因序列(1022bp),并通过 GenBank 下载其它龙蜥物种和外群物种的 ND2 基因序列。采用 JModeltest^[29–30]进行系统发育树模型筛选,并基于每个模型进行 ML 系统发育树构建和评估,在确定最优模型后,基于 MrBayes^[31]进行系统发育树构建(图 2)。

2.3 数据分析

2.3.1 生境偏好分析

采用广义线性混合模型(Generalized Linear Mixed Model, GLMM)进行生境偏好分析。在建立模型之前,对所有生境因子进行 pearson 相关分析,以降低因子之间的自相关性对模型分析结果的影响,并对所有连续变量采用 scale 函数进行标准化处理,以提高模型之间的可比性。在模型建立过程中,将实验和对照样方变量分

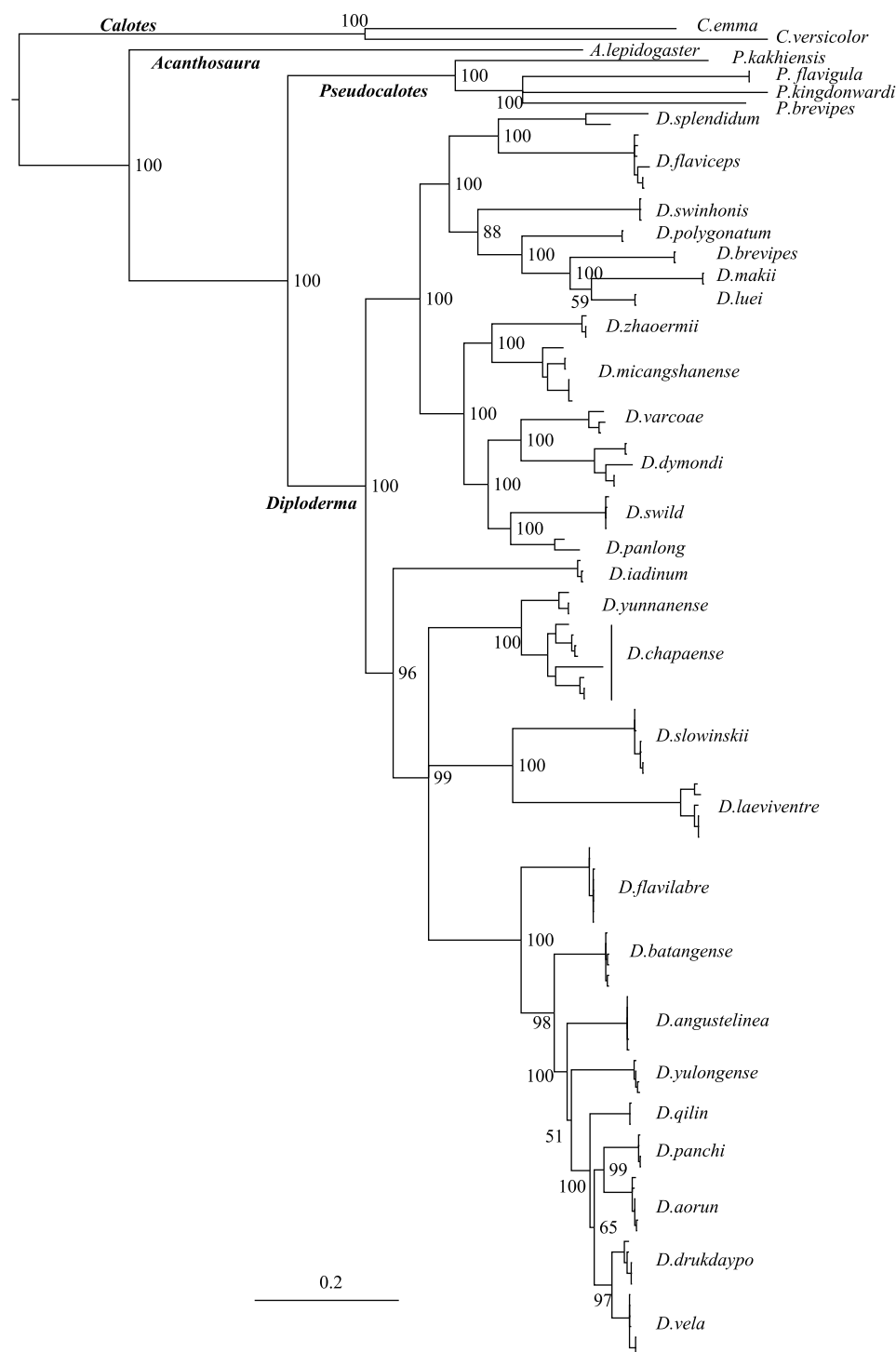


图 2 龙蜥属系统发育树

Fig.2 Phylogenetic tree of *Diploderma*

别记为“1”和“0”,并作为因变量,以生境因子为自变量,以物种为随机变量,建立 logistic 广义线性混合模型。采取逐步后退法(Step-back),按照赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)选择最优模型^[32],并最终确定龙蜥生境偏好性。数据分析使用 R(vision3.6.3)lme4 包完成,并采用 visreg 函数绘制最优模型中选择概率相对于每个预测因子的分布趋势,以显示龙蜥对生境因子的偏好方向^[33-34]。为了反映龙蜥偏好生境的植被组成,对样方内出现的优势灌木和多年生草本植物进行频次统计,并进行卡方分析(chi-square test)。

2.3.2 形态分化分析

采用基于系统发育关系的广义最小二乘法 (Phylogenetic Generalized Least-Squares, PGLS) [35] 分析龙蜥表型与生境之间的相关性。在正式分析之前,采取头体长 (Snout vent length, SVL) 对所有物种表型数据进行标准化,即各表型与头体长的比值。然后以表型为因变量,生境类型为自变量,在考虑物种系统发育关系影响情况下,采取 R 软件中的 caper 包构建 PGLS 模型,分析表型与生境类型的相关性,并以 lamda (λ) 作为表型特征系统发育信号强弱的指示 [36–37]。若 $\lambda=0$,表明表型的变化与系统发育没有显著相关性;若 $0<\lambda<1$,表明表型变化与系统发育关系具有一定相关性;若 $\lambda=1$,表明表型变化与系统发育关系密切相关。为了反映形态适应的两性差异,分别分析了雌性和雄性表型与生境的相关性。

为进一步分析表型变化与生境的相关性,通过 ape [38]、geiger [39]、phytool [40] 软件包的 phyANOVA 函数,在考虑系统发育关系影响的情况下,比较了表型在不同生境类型之间的差异。为了简化分析,首先对头部大小和肢体大小相关的形态指标做主成分分析,并各自提取一个主成分作为头部大小和肢体大小的量度,然后分别比较了头体长、尾长、头部大小、肢体大小在不同生境下的差异。

3 结果

3.1 生境偏好

共计完成 372 个实验和对照样方的生境测量,其中灌丛型 290 个,林地型 82 个 (表 2)。经 pearson 相关性分析发现,各生境因子间相关性均不显著。

对灌丛型龙蜥而言,生境偏好最优模型包含生境类型 (Habitat type, HT)、坡向 (Slope direction, SD)、坡度 (Gradient, Gr)、平均石块粒径 (Stone size, SS) 和环境温度 (Temperature, Te) (表 4),其中平均石块粒径 ($P=0.014$)、坡向 ($P=0.037$)、坡度 ($P=0.043$) 和平均石块粒径 ($P<0.001$) 的影响显著 (表 5),表明灌丛型龙蜥偏好有石块灌木、阳坡、陡坡、较大的石块和适宜的环境温度的生境。

表 4 龙蜥生境偏好模型选择

Table 4 Model selection of habitat preference for *Diploderma*

模型编号 Model ID	模型 Model	AIC	Δ AIC
灌丛 1 Shrub 1	HT+SD+SP+Gr+IF+DR+SS+VC+VH+Te+Hu	377.3861	10.29
灌丛 1 Shrub 2	HT+SD+SP+Gr+IF+DR+SS+VH+Te+Hu	375.4564	8.36
灌丛 1 Shrub 3	HT+SD+Gr+IF+DR+SS+VH+Te+Hu	373.5712	6.47
灌丛 1 Shrub 4	HT+SD+Gr+IF+DR+SS+VH+Te	371.8109	4.71
灌丛 1 Shrub 5	HT+SD+Gr+IF+SS+VH+Te	370.0687	2.97
灌丛 1 Shrub 6	HT+SD+Gr+IF+SS+Te	368.3259	1.23
灌丛 1 Shrub 7	HT+SD+Gr+SS+Te	367.101	0.00
灌丛 1 Shrub 8	HT+SD+Gr+SS	367.7464	0.65
灌丛 1 Shrub 9	HT+SD+SS	368.571	1.47
灌丛 1 Shrub 10	HT+SS	369.7659	2.67
森林 1 Forest 1	HT+SD+SP+Gr+IF+DR+SC+VC+VH+Te+Hu	106.5807	10.36
森林 2 Forest 2	HT+SD+SP+Gr+DR+SC+VC+VH+Te+Hu	104.7764	8.55
森林 3 Forest 3	HT+SD+SP+Gr+DR+SC+VC +Te+Hu	102.8098	6.58
森林 4 Forest 4	HT+SD+SP+Gr+DR+SC+VC +Te	100.849	4.62
森林 5 Forest 5	HT+SD+SP+Gr+DR+VC +Te	99.0607	2.84
森林 6 Forest 6	HT+SP+Gr+DR+VC +Te	97.97969	1.75
森林 7 Forest 7	HT+SP+Gr+VC +Te	97.3902	1.17
森林 8 Forest 8	HT+SP+Gr+VC	96.225	0.00
森林 9 Forest 9	HT+SP+Gr	96.77203	0.55
森林 10 Forest 10	HT+SP	96.87214	0.65
森林 11 Forest 11	HT	98.13668	1.91173

HT:生境类型 Habitat Type;VC:植被覆盖率 Vegetation Coverage;VH:植被高度 Vegetation Height;SS:平均石块粒径 Stone Size;DR:距道路距离 Distance Road;IF:干扰因子 Interference Factor;SD:坡向 Slope Direction;SP:坡位 Slope Position;Gr:坡度 Gradient;Te:环境温度 Temperature;Hu:环境湿度 Humidity

对林地型龙蜥而言,生境偏好最优模型包含生境类型 HT、坡位 (Slope position, SP)、坡度 Gr、植被覆盖率 (Vegetation coverage, VC) (表 4),其中生境类型 ($P=0.002$) 影响显著 (表 5),表明林地型龙蜥偏好选择高大乔木、较陡的上坡位和植被覆盖率高的生境。

表 5 龙蜥属物种生境偏好
Table 5 Habitat preference of *Diploderma*

生境类型 Habitat type	生境因子 Environmental factor	估值 Estimate	标准误 Std. Error	<i>z</i>	<i>P</i>
灌丛型 Shrub	生境类型	0.8763	0.3579	2.448	0.014 *
	坡向	0.4367	0.2096	2.084	0.037 *
	坡度	0.3575	0.177	2.02	0.043 *
	平均石块粒径	0.9774	0.2438	4.01	0.000 **
	环境温度	-0.2154	0.1333	-1.616	0.106
林地型 Forest	生境类型	1.3776	0.4457	3.091	0.002 *
	坡位	0.7305	0.4182	1.747	0.081
	坡度	0.5199	0.3551	1.464	0.143
	植被覆盖率	0.4816	0.366	1.316	0.188

灌丛型龙蜥偏好生境中,优势植物种为两头毛 *Incarvillea arguta*、戟叶酸模 *Rumex hastatus* 和灰毛茛 *Caryopteris forrestii*,林地型龙蜥偏好生境中,优势植物为云南松 *Pinus yunnanensis* 和红花羊蹄甲 *Bauhinia × blakeana* (表 6)。卡方分析发现灌丛型龙蜥仅对两头毛 ($P=0.027$) 有偏好性,而对戟叶酸模 ($P=0.087$) 和灰毛茛 ($P=0.328$) 偏好性不显著。林地型龙蜥对红花羊蹄甲 ($P=0.034$) 有偏好性,对云南松 ($P=0.052$) 偏好性不显著。

表 6 龙蜥属偏好生境中优势植物占比

Table 6 Percentage of dominant plants in the preferred habitat of *Diploderma*

样方 Quadrat	两头毛 <i>Incarvillea arguta</i>	戟叶酸模 <i>Rumex hastatus</i>	灰毛茛 <i>Caryopteris forrestii</i>	云南松 <i>Pinus yunnanensis</i>	红花羊蹄甲 <i>Bauhinia × blakeana</i>
实验 Experiment	24.83	13.79	11.72	21.95	19.51
	75.17	86.21	88.28	78.05	80.49
对照 Control	14.48	7.59	8.28	4.88	2.44
	85.52	92.41	91.72	95.12	97.56
χ^2	4.913	2.9256	0.95785	5.1447	4.4932
<i>df</i>	1	1	1	1	1
<i>P</i>	0.027 *	0.087	0.328	0.052	0.034 *

3.2 形态分化

共完成 352 号样本形态测量,涉及雌性龙蜥物种 19 种 161 只,雄性龙蜥 15 种 191 只 (表 2)。PGLS 分析显示:雄性龙蜥相对尾长 (Relatively tail length, RTL; $P=0.011$)、吻长 (Relatively snout length, RSNL; $P=0.016$)、鼻眼距 (Relatively nose-eye distance, RNED; $P<0.001$)、第 4 指长 (Relatively 4th finger length, RF4L; $P=0.029$)、胫骨长 (Relatively femur length, RFL; $P=0.031$) 以及第 4 趾爪长 (Relatively claw length of the 4th toe, RT4CL; $P=0.035$) 与生境类型显著相关 (图 3),除相对胫骨长和相对吻长外,其它形态指标均为林地型大于灌丛型;雌性龙蜥相对尾长 ($P=0.007$)、头长 (Relatively head length, RHL; $P=0.047$)、吻长 ($P=0.038$)、鼻眼距 ($P<0.001$)、第 4 指长 ($P=0.018$)、第 4 趾长 (Relatively 4th toe length, RT4L; $P=0.042$) 以及第 4 趾爪长 ($P=0.009$) 与生境类型显著相关,所有形态指标均为林地型大于灌丛型 (图 3)。

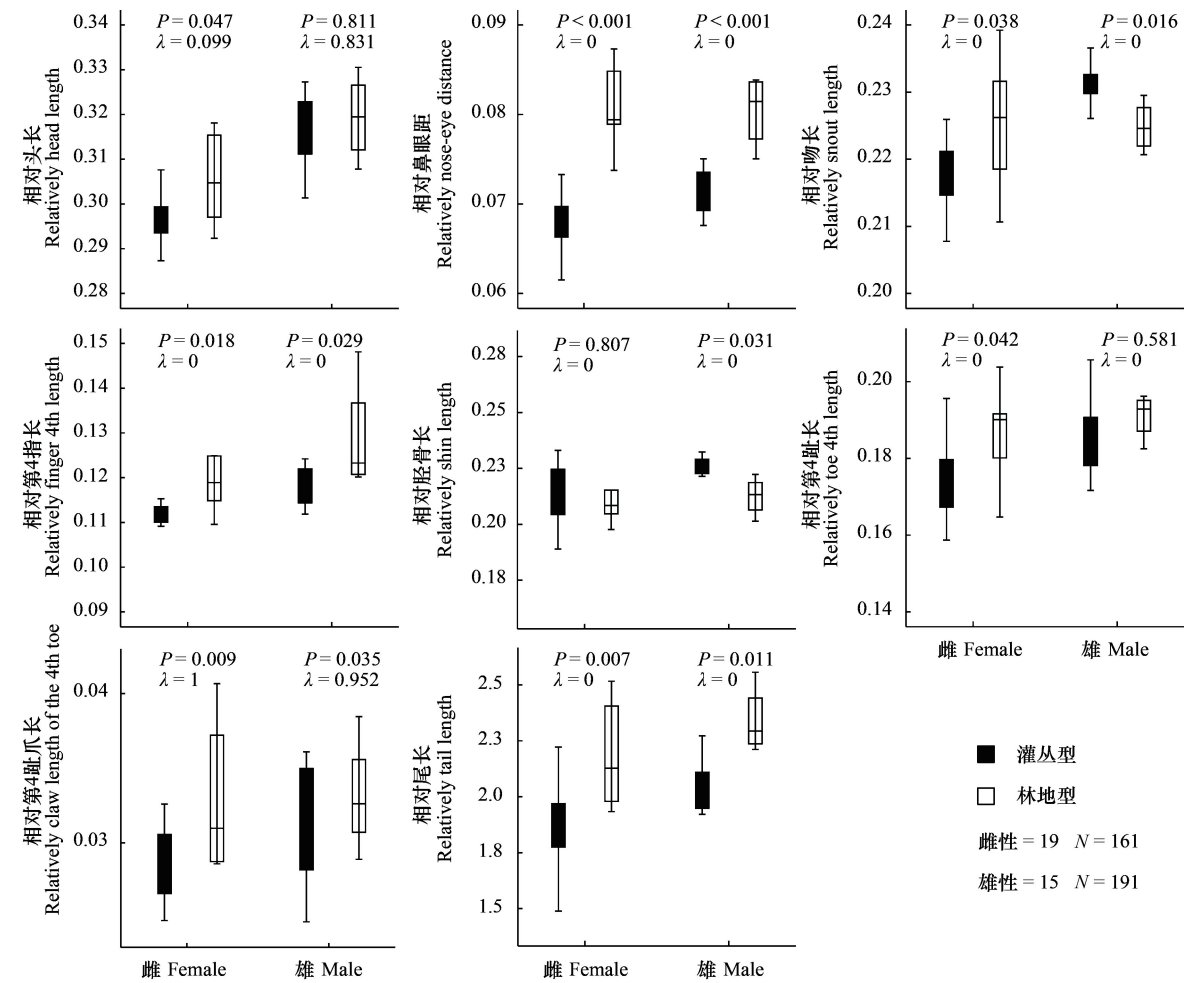


图3 龙蜥属物种形态分化 PGLS 分析

Fig.3 PGLS analysis of *Diploderma* morphological differentiation

表 7 龙蜥属物种形态分化 phyANOVA 分析

性状 Trait	雌性 Female			雄性 Male		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
头体长 SVL	18	7.768	0.038 *	14	14.246	0.007 *
尾长 Tail length	18	19.515	0.004 *	14	33.702	0.001 *
头部 Head	18	19.782	0.005 *	14	15.572	0.003 *
肢体 Limb	18	11.233	0.012 *	14	11.340	0.004 *

phyANOVA 分析结果与 PGLS 分析结果类似,林地型龙蜥头体长(SVL; $F_p=0.038$, $M_p=0.007$, F_p 代表雌性显著性, M_p 代表雄性显著性)、尾长(Tail length, TL; $F_p=0.004$, $M_p=0.001$)、头部大小(Headpc1; $F_p=0.005$, $M_p=0.003$)和肢体大小(Limbpc1; $F_p=0.012$, $M_p=0.004$)均大于灌丛型龙蜥(表 7)。

4 讨论

本研究揭示了横断山区特有物种龙蜥生境偏好和形态分化,结果显示:来自不同生境的龙蜥对生境因子具有特殊的偏好。灌丛型龙蜥更偏好阳坡、石块覆盖率和植被覆盖率较高的生境,喜好生境中往往有两头毛分布;林地型龙蜥偏好乔木生境,偏好生境中往往有红花羊蹄甲分布。从形态分化来看,灌丛型和林地型龙蜥

在体型大小和运动形态方面发生了明显地分化,林地型龙蜥拥有更大的头部和更长的指趾和尾巴。本研究有助于理解龙蜥对干热河谷生境的适应策略,同时为科学制定龙蜥保护计划提供重要支撑。

横断山区龙蜥生境偏好可能与热调节和捕食效率密切相关。灌丛型龙蜥往往沿河谷分布,谷底至林地下缘的灌丛为主要栖息生境,海拔落差较大,生境主要由石块和灌丛组成。阳坡位置能提供更多有效的晒背区域,会对龙蜥热调节提供有利条件;较高的石块和植被覆盖率则有利于龙蜥在正午高温条件下遮荫或躲避天敌^[41]。林地型龙蜥则往往分布于森林边缘或间隙,个体较大,需要更多的食物来维持日常活动,高大的树木一方面有助于龙蜥攀爬至乔木冠层或间隙处晒背,同时也能为龙蜥提供更充足的猎物^[42]。此外,灌丛型龙蜥偏好有多年生草本植物两头毛的区域,这可能是由于两头毛是组成龙蜥食物网的重要一环,也可能是由于该物种特殊的气味和颜色能够吸引更多的猎物。林地型龙蜥偏好有红花羊蹄甲分布的区域,这可能是由于这种植物是所在区域的优势植物物种,也可能是由于这种植物能够为龙蜥提供更好的捕食环境。类似的研究发现:安乐蜥(*Anolis carolinensis*)偏好有露兜树属(*Pandanus*)分布的生境,因为该类植物即是该地区的优势种,又拥有特殊的裸露茎干和基部间隙,有助于蜥蜴晒太阳、观察猎物等生理和行为需求^[43]。

生境差异会促使动物形态发生相应变化,相应地,形态变化也反映出物种对生境的适应^[44—47]。关于兽类研究发现物种的形态变化和生境类型密切相关,树栖松鼠较陆栖松鼠足部更短、更宽、更厚^[48],森林环境猫科动物比开阔陆地环境猫科动物前臂骨更短,这可能与面对的复杂环境有关^[49]。林地型龙蜥在个体大小、头部大小、四肢长度和尾巴长度方面比灌丛型龙蜥更大、更长,这可能与林地型龙蜥需要依赖攀爬来完成捕食和资源竞争有关,较大的体型、较灵活的运动能力、较好的身体平衡能力能够提高林地型龙蜥的适合度,这与飞蜥属 6 个物种肢体功能形态适应的研究结果一致^[50]。此外,林地型龙蜥尾巴显著长于灌丛型,这可能与身体平衡相关。尾巴在脊椎动物运动中发挥重要作用,鱼类^[51]和水生哺乳类^[52]尾巴是重要的运动推进器,陆生灵长类在林间运动时使用尾巴抓握树枝^[53],有袋目 *Marsupialia* 动物将尾巴当作第 5 条腿^[54],猫科动物在高速行进时则依赖尾巴保持平衡^[55]。蜥蜴的尾巴可以使其在高速奔跑和跳跃时保持平衡,准确高效地抵达目标地点,同时在自由落体或跳跃时辅助调整身体姿态^[56—57],失去尾巴后的安乐蜥,跳跃时就无法控制身体平衡^[58]。

总之,本研究揭示了横断山区龙蜥的生境偏好和形态分化,这一方面有助于理解龙蜥对高山峡谷环境的适应性,同时也为龙蜥保护提供重要支撑。对偏好生境的调查和保护能够有效提升龙蜥保护成效,同时对形态分化的研究能够指导迁地保护策略的制定。下一步将结合行为学和遗传学手段研究龙蜥对生境变化和人为干扰的抵御能力,揭示龙蜥对干扰的自适应能力和趋利避害能力。

致谢:感谢黄坤、付磊、李凌及相关保护区在野外调查中提供的帮助,感谢王凯博士在建立系统发育树时提供的帮助,感谢车静研究员、陈竞峰副研究员、丁利副研究员、吴亚勇副教授、中国科学院成都生物研究所两栖爬行动物标本馆在查阅馆藏标时给予的帮助,感谢徐波副研究员帮助植物鉴定。

参考文献 (References):

- [1] Xing Y W, Ree R H. Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(17): E3444-E3451.
- [2] Ye X, Liu G H, Li Z S, Wang H, Zeng Y. Assessing local and surrounding threats to the protected area network in a biodiversity hotspot: the Hengduan Mountains of Southwest China. *PLoS One*, 2015, 10(9): e0138533.
- [3] Liu S, Hou M, Wang J, Ananjeva N B, Rao D Q. A new species of *Diploderma* (Squamata: Sauria: Agamidae) from Yunnan Province, China. *Russian Journal of Herpetology*, 2020, 27(3): 127-148.
- [4] Wang K, Gao W, Wu J W, Dong W J, Feng X G, Shen W J, Jin J Q, Shi X D, Qi Y, Siler C D, Che J. Two new species of *Diploderma* Hallowell, 1861 (Reptilia: Squamata: Agamidae) from the Hengduan Mountain region in China and rediscovery of *D. brevicaudum* (Manthey, Wolfgang, Hou, Wang, 2012). *Zootaxa*, 2021, 4941(1): 1-32.
- [5] Wang K, Ren J L, Wu J W, Jiang K, Jin J Q, Hou S B, Zheng P Y, Xie F, Siler C D, Che J. Systematic revision of mountain dragons (Reptilia: Agamidae: *Diploderma*) in China, with descriptions of six new species and discussion on their conservation. *Journal of Zoological Systematics and*

- Evolutionary Research, 2020, 59(1): 222-263.
- [6] 王凯, 任金龙, 蒋珂, 巫嘉伟, 杨春华, 徐会明, Messenger K, 雷开明, 余辉亮, 杨敬元, Siler C D, 李家堂, 车静. 龙蜥属 *Diploderma* (爬行纲 Reptilia: 鬣蜥科 Agamidae) 部分物种的分类及分布记录修订. 四川动物, 2019, 38(5): 481-495.
- [7] Grismer L L, Wood P L Jr, Le M D, Quah E S H, Grismer J L. Evolution of habitat preference in 243 species of Bent-toed geckos (Genus *Cyrtodactylus* Gray, 1827) with a discussion of karst habitat conservation. Ecology and Evolution, 2020, 10(24): 13717-13730.
- [8] Werner E E, Gilliam J F, Hall D J, Mittelbach G G. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. Ecology, 1983, 64(6): 1540-1548.
- [9] 魏辅文, 冯祚建, 王祖望. 野生动物对生境选择的研究概况. 动物学杂志, 1998, 33(4): 48-52.
- [10] 颜忠诚, 陈永林. 动物的生境选择. 生态学杂志, 1998, 17(2): 43-49.
- [11] Corbalán V, Tabeni S, Ojeda R A. Assessment of habitat quality for four small mammal species of the Monte Desert, Argentina. Mammalian Biology, 2006, 71(4): 227-237.
- [12] Rothenberger M B, Vera M K, Germanoski D, Ramirez E. Comparing amphibian habitat quality and functional success among natural, restored, and created vernal pools. Restoration Ecology, 2019, 27(4): 881-891.
- [13] Marzluff J M, Millsbaugh J J, Hurvitz P, Handcock M S. Relating resources to a probabilistic measure of space use: forest fragments and Steller's Jays. Ecology, 2004, 85(5): 1411-1427.
- [14] Millsbaugh J J, Nielson R M, McDonald L, Marzluff J M, Gitzen R A, Rittenhouse C D, Hubbard M W, Sheriff S L. Analysis of resource selection using utilization distributions. Journal of Wildlife Management, 2006, 70(2): 384-395.
- [15] Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities: research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. Science, 1974, 185(4145): 27-39.
- [16] Irschick D J. Evolutionary approaches for studying functional morphology: examples from studies of performance capacity. Integrative and Comparative Biology, 2002, 42(2): 278-290.
- [17] Zhang Q, Holyoak M, Goodale E, Liu Z F, Shen Y, Liu J J, Zhang M, Dong A Q, Zou F S. Trait-environment relationships differ between mixed-species flocking and nonflocking bird assemblages. Ecology, 2020, 101(10): e03124.
- [18] Goodman B A, Miles D B, Schwarzkopf L. Life on the rocks: habitat use drives morphological and performance evolution in lizards. Ecology, 2008, 89(12): 3462-3471.
- [19] Yuan M L, Jung C, Wake M H, Wang I J. Habitat use, interspecific competition and phylogenetic history shape the evolution of claw and toepad morphology in Lesser Antillean anoles. Biological Journal of the Linnean Society, 2020, 129(3): 630-643.
- [20] Elstrott J, Irschick D J. Evolutionary correlations among morphology, habitat use and clinging performance in Caribbean *Anolis* lizards. Biological Journal of the Linnean Society, 2004, 83(3): 389-398.
- [21] Herrel A, Meyers J J, Vanhooydonck B. Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. Biological Journal of the Linnean Society, 2002, 77(1): 149-163.
- [22] Goodman B A, Schwarzkopf L, Krockenberger A K. Phenotypic integration in response to incubation environment adaptively influences habitat choice in a tropical lizard. The American Naturalist, 2013, 182(5): 666-673.
- [23] Taylor J N, Ternes W M, Lattanzio M S. Natural selection favors local specialization in a widespread habitat generalist. Evolution, 2018, 72(10): 2090-2099.
- [24] 刘伦辉, 余有德, 张建华. 横断山地区植被分布规律的探讨. 云南植物研究, 1985, 7(3): 323-335.
- [25] 苏文华, 彭建生. 从热带到温带 横断山地森林的垂直景观. 森林与人类, 2014, (5): 84-91.
- [26] Martín J, Salvador A. Microhabitat selection by the Iberian rock lizard *Lacerta monticola*: effects on density and spatial distribution of individuals. Biological Conservation, 1997, 79(2/3): 303-307.
- [27] 刘鹏. 蛇岛蝮种群动态、生境选择及其保护[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008.
- [28] Wang K, Jiang K, Wang Y F, Poyarkov N A Jr, Che J, Siler C D. Discovery of *Japalura chapaensis* Bourret, 1937 (Reptilia: Squamata: Agamidae) from Southeast Yunnan Province, China. Zoological Research, 2018, 39(2): 105-113.
- [29] Guindon S, Gascuel O. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. Systematic Biology, 2003, 52(5): 696-704.
- [30] Darriba D, Taboada G L, Doallo R, Posada D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. Nature Methods, 2012, 9(8): 772.
- [31] Huelsenbeck J P, Ronquist F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. Bioinformatics, 2001, 17(8): 754-755.
- [32] Akaike H. A new look at the statistical model identification. IEEE Transactions on Automatic Control, 1974, 19(6): 716-723.
- [33] Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. Journal of Statistical Software, 2015, 67(1): 1-48.
- [34] Stabach J A, Wittemyer G, Boone R B, Reid R S, Worden J S. Variation in habitat selection by white-bearded wildebeest across different degrees of human disturbance. Ecosphere, 2016, 7(8): e01428.
- [35] Symonds M R E, Blomberg S P. A primer on phylogenetic generalised least squares//Garamszegi L Z, ed. Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology. Berlin: Springer, 2014: 105-130.
- [36] Orme D, Freckleton R, Thomas G, Petzoldt T, Fritz S, Isaac N, Pearse W. caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. R

- package version 1.0.1, 2018, <https://CRAN.R-project.org/package=caper>.
- [37] Pagel M. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 1999, 401(6756): 877-884.
- [38] Paradis E, Claude J, Strimmer K. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 2004, 20(2): 289-290.
- [39] Harmon L J, Weir J T, Brock C D, Glor R E, Challenger W. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics*, 2008, 24(1): 129-131.
- [40] Revell L J. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(2): 217-223.
- [41] Howes B J, Lougheed S C. The importance of cover rock in northern populations of the five-lined skink (*Eumeces fasciatus*). *Herpetologica*, 2004, 60(3): 287-294.
- [42] Fischer J, Lindenmayer D B, Barry S, Flowers E. Lizard distribution patterns in the Tumut fragmentation "Natural Experiment" in south-eastern Australia. *Biological Conservation*, 2005, 123(3): 301-315.
- [43] Mitani N, Kishimoto T, Sugo N, Odaohara F, Ito Y. Tree species preference of the green Anole (*Anolis carolinensis*) and perch selection. *Current Herpetology*, 2020, 39(2): 137-146.
- [44] Collins C E, Russell A P, Higham T E. Subdigital adhesive pad morphology varies in relation to structural habitat use in the Namib Day Gecko. *Functional Ecology*, 2015, 29(1): 66-77.
- [45] Herrel A, Measey G J, Vanhooydonck B, Tolley K A. Functional consequences of morphological differentiation between populations of the Cape Dwarf Chameleon (*Bradypodion pumilum*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2011, 104(3): 692-700.
- [46] Hopkins K P, Tolley K A. Morphological variation in the Cape Dwarf Chameleon (*Bradypodion pumilum*) as a consequence of spatially explicit habitat structure differences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2011, 102(4): 878-888.
- [47] Gifford M E, Herrel A, Mahler D L. The evolution of locomotor morphology, performance, and anti-predator behaviour among populations of *Leiocephalus* lizards from the Dominican Republic. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2008, 93(3): 445-456.
- [48] Mintsa R A, Berge C, Picard N. Foot morphology and locomotor behaviour of squirrels in Gabon rainforests. *Comptes Rendus Biologies*, 2009, 332(1): 43-51.
- [49] Schellhorn R, Sanmugaraja M. Habitat adaptations in the felid forearm. *Paläontologische Zeitschrift*, 2015, 89(2): 261-269.
- [50] Tan W C, Vanhooydonck B, Measey J, Herrel A. Morphology, locomotor performance and habitat use in southern African agamids. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2020, 130(1): 166-177.
- [51] Steinhausen M F, Steffensen J F, Andersen N G. Tail beat frequency as a predictor of swimming speed and oxygen consumption of saithe (*Pollachius virens*) and whiting (*Merlangius merlangus*) during forced swimming. *Marine Biology*, 2005, 148(1): 197-204.
- [52] Hickman G C. The mammalian tail: a review of functions. *Mammal Review*, 1979, 9(4): 143-157.
- [53] Young J W, Russo G A, Fellmann C D, Thatikunta M A, Chadwell B A. Tail function during arboreal quadrupedalism in squirrel monkeys (*Saimiri boliviensis*) and tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Experimental Zoology Part A-Ecological Genetics and Physiology*, 2015, 323(8): 556-566.
- [54] Windsor D E, Dagg A I. The gaits of the Macropodinae (Marsupialia). *Journal of Zoology*, 1971, 163(2): 165-175.
- [55] Kiley-Worthington M. The tail movements of ungulates, Canids and Felids with particular reference to their causation and function as displays. *Behaviour*, 1976, 56(1/2): 69-114.
- [56] Jusufi A, Goldman D I, Revzen S, Full R J. Active tails enhance arboreal acrobatics in geckos. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(11): 4215-4219.
- [57] Libby T, Moore T Y, Chang-Siu E, Li D, Cohen D J, Jusufi A, Full R J. Tail-assisted pitch control in lizards, robots and dinosaurs. *Nature*, 2012, 481(7380): 181-184.
- [58] Gillis G B, Bonvini L A, Irschick D J. Losing stability: tail loss and jumping in the arboreal lizard *Anolis carolinensis*. *Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(5): 604-609.