

# 青藏高原蝙蝠蛾科物种多样性 与环境演化的关系

杨大荣

(中国科学院昆明动物研究所, 昆明, 650223)

## 摘要

从青藏高原自然环境的演化对蝙蝠蛾科昆虫的物种多样性、区系和生态学分布特征的影响进行了分析与探讨;提出了高原内分布的6属46种蝙蝠蛾名录及分布图。主要分布特征为:南北物种交混明显、特有物种丰富、物种分布呈小岛屿状态、高寒草甸物种密集、物种分化活跃、地理替代和垂直分布明显。在青藏高原,不同自然环境的蝙蝠蛾组成的丰富性、多样性、均匀性都不相同,其规律是:高寒灌丛草甸带>高山暗针叶林带>高寒荒漠草原带>山地针、阔叶混交带>河谷灌丛林带>高山砾石和永久冰雪带。

研究青藏高原地质与环境的演化是探讨蝙蝠蛾物种多样性的关键,从现代该虫分布的特征结合古地质、古地理等资料研究表明:青藏高原的发生、隆起、形成和复杂多样的环境与蝙蝠蛾物种多样性丰富有着密切的关系,古大陆不同板块相撞与结合,有利于不同区系的蝙蝠蛾物种相互交混;高原环境的反复变动与演化,有利于蝙蝠蛾物种的分化与特化。特别是高原东部和东南部的横断山地区,自有蝙蝠蛾昆虫分布以来,在高原内部其它地区的环境反复变动的过程中,横断山地区相对变动较小,该区成为蝙蝠蛾天然的避难所,形成了现代蝙蝠蛾物种的分布和分化中心。

关键词: 青藏高原; 蝙蝠蛾科; 物种; 多样性; 自然环境演化

1983—1994年,作者等对青海、西藏、甘肃、四川、云南等省(区)青藏高原内的蝙蝠蛾科进行了全面地考察与研究,发现了一些新种和发表了有关分类、生态学、生物学、生理学等系列研究报告(杨大荣等,1987—1994)。本文主要探讨青藏高原蝙蝠蛾物种多样性形成原因与自然环境演变的关系。

• 国家自然科学基金资助项目。

致谢:开展本研究工作中,承蒙澳大利亚 E. S. Nielsen, N. Pkirstensen; 美国 D. L. Wagner, T. L. McCabe 等和国内的朱弘复、印象初、黄复生、杨兵等先生提供资料并提出宝贵建议与帮助,谨此致谢。

本文1994年12月25日收到。

## 一、地理位置和自然条件

青藏高原是我国最高的地区，素有“世界屋脊”和“地球第三极”之称。它北起昆仑山、祁连山，南至喜马拉雅山，西自帕米尔，东抵横断山系，整个区域幅员辽阔，地势高亢，高原平均海拔4 000米以上，跨越新疆、西藏、青海、甘肃、四川、云南六省(区)。面积二百多万平方公里，约占全国领土的四分之一。

青藏高原的纬度位置虽然主要属于亚热带范围，但在高原面内部则以高海拔的地势和封闭的地形，发展成为内陆性很强的高寒环境(侯学煜, 1988)。北面的昆仑山为暖温带荒漠和高寒荒漠的分界线；藏北和青海高原主要属高寒草甸草原和部分高寒荒漠；藏南喜马拉雅山地区处于雨影区，气候寒冷干燥，分布着许多不连片的山地草甸和草原(张新时, 1978)；高原的东部和东南部因受到季风气候的影响，气候由湿润到半湿润，在切割很深的横断山系出现了山地垂直带森林，从下到上分布有：干热河谷灌丛林带、亚热带常绿阔叶林带、针、阔叶混交林带、暗针叶林带、高寒灌丛草甸带、高寒荒漠及砾石滩带、裸石和永久冰雪带。

青藏高原气候，由于受横亘南侧的喜马拉雅山(海拔：8 848米)和西部念青唐古拉山(海拔：7 117米)以及东部横断山(海拔：7 556米)的气候屏障作用，阻碍太平洋季风从东南方向吹来，特别是印度洋湿润气流不能直接自南向北进入，而是绕道横断山深切峡谷(峡谷最低海拔：1 500米，最高海拔：7 556米)，吹向高原；形成大气水分状况自东南向西北逐渐递减的明显气候特点，高原上的动植物从物种数量和分布密度上也自东南向西北依次递减，蝙蝠蛾类群最为明显。

青藏高原复杂多样的自然条件，孕育着丰富、独特的蝙蝠蛾物种多样性，它是中国及至全世界蝙蝠蛾物种结构最为复杂、物种分化最为活跃的地区。

## 二、蝙蝠蛾物种组成与区系特征

青藏高原的蝙蝠蛾科计有6属46种，占全国已知属85.7%和已知种的76.7%；其中有3属，37种是近年来发现和发表的新属新种；有42种是青藏高原的特有种(表1)。

表1 青藏高原蝙蝠蛾科昆虫种群的组成

Table 1 Component of species of Hepialidae in Qinghai-Xizang Plateau

序号 No.	种类 Species	海拔 Elevation (m)	分布地区 Distribution of area
1	云南双栉蝠蛾 <i>Bipectilus yunnanensis</i>	2 500—3 500	云南(丽江) Yunan (Lijiang)
2	西藏二岔蝠蛾 <i>Forkalus xizangensis</i>	2 000—2 500	西藏(樟木) Xizang (Zham)
3	白纹蝠蛾 <i>Hepialus albipictus</i>	4 600—4 800	云南(德钦) Yunan (Deqen)
4	异翅蝠蛾 <i>H. anomopterus</i>	2 800—3 100	云南(剑川) Yunan (Jianchuan)

序号 No.	种 类 Species	海 拔 Elevation (m)	分 布 地 区 Distribution of area
5	虫草蝙蝠蛾 <i>H. armoricanus</i>	3 600—4 500	四川 (康定, 巴塘, 泸定) Sichuan (Kangding, Batang, Luding)
6	白马蝠蛾 <i>H. baimaensis</i>	4 500—4 900	云南 (德钦) Yunan (Deqen)
7	白带蝠蛾 <i>H. cingulatus</i>	3 200—4 000	甘肃 (文县) Gansu (Wenxian)
8	大卫蝠蛾 <i>H. davidi</i>	3 600	四川 (宝兴) Sichuan (Baoping)
9	德钦蝠蛾 <i>H. deqinensis</i>	4 400—4 800	云南 (德钦) Yunan (Deqen)
10	东隅蝠蛾 <i>H. dongyuensis</i>	4 400—4 700	云南 (德钦), 西藏 (芒康) Yunan (Deqen), Xizang (Markam)
11	锈色蝠蛾 <i>H. ferrugineus</i>	4 500—4 600	云南 (德钦) Yunan (Deqen)
12	贡嘎蝠蛾 <i>H. gonggaensis</i>	3 800—4 500	四川 (康定, 泸定) Sichuan (Kangding, Luding)
13	甲郎蝠蛾 <i>H. jialangensis</i>	4 000—4 600	西藏 (左贡) Xizang (Zogang)
14	剑川蝠蛾 <i>H. jianchuanensis</i>	3 000—3 500	云南 (剑川, 丽江) Yunan (Jianchuan, Lijiang)
15	金沙蝠蛾 <i>H. jinshaensis</i>	4 600	云南 (德钦) Yunan (Deqen)
16	康定蝠蛾 <i>H. kangdingensis</i>	3 800—4 500	四川 (康定) Sichuan (Kangding)
17	康姬蝠蛾 <i>H. kangdingroides</i>	4 200	四川 (康定) Sichuan (Kangding)
18	丽江蝠蛾 <i>H. lijiangensis</i>	3 500—4 200	云南 (丽江) Yunan (Lijiang)
19	理塘蝠蛾 <i>H. litangensis</i>	4 350—4 700	四川 (理塘) Sichuan (Litang)
20	碌曲蝠蛾 <i>H. luquensis</i>	4 276	甘肃 (碌曲) Gansu (Luqu)
21	芒康蝠蛾 <i>H. markamensis</i>	4 500—4 700	西藏 (芒康) Xizang (Markam)
22	梅里蝠蛾 <i>H. meiliensis</i>	4 200—4 500	云南 (德钦) Yunan (Deqen)
23	门源蝠蛾 <i>H. menyuanicus</i>	4 200	青海 (门源, 化隆, 同仁) Qinghai (Menyuan, Hualong, Tongren)
24	暗色蝠蛾 <i>H. nebulosus</i>	4 500—4 800	西藏 (那曲), 青海 (玉树) Xizang (Nagqu), Qinghai (Yushu)
25	斜脉蝠蛾 <i>H. oblifurcus</i>	4 000—4 500	四川 (康定), 青海 (玉树) Sichuan (Kangding), Qinghai (Yushu)
26	草地蝠蛾 <i>H. pratensis</i>	4 350	云南 (德钦) Yunan (Deqen)
27	人支蝠蛾 <i>H. renzhiensis</i>	4 400—5 100	云南 (德钦) Yunan (Deqen)
28	四川蝠蛾 <i>H. sichuanus</i>	3 600	四川 (峨眉) Sichuan (Emei)
29	异色蝠蛾 <i>H. varians</i>	4 500	西藏 (昌都), 四川 (巴塘) Xizang (Qamdo), Sichuan (Batang)
30	循化蝠蛾 <i>H. xunhuaensis</i>	3 800	青海 (循化) Qinghai (Xunhua)
31	叶日蝠蛾 <i>H. yeriensis</i>	4 500—4 700	云南 (德钦) Yunan (Deqen)

续表 1

序号 No.	种 类 Species	海 拔 Elevation (m)	分布地区 Distribution of area
32	玉龙蝠蛾 <i>H. yulongensis</i>	4 200—4 500	云南 (丽江) Yunan (Lijiang)
33	云龙蝠蛾 <i>H. yunlongensis</i>	3 600—4 200	云南 (云龙, 大理) Yunan (Yunlong, Dali)
34	云南蝠蛾 <i>H. yunnanensis</i>	3 600—3 900	云南 (丽江, 剑川, 兰坪) Yunan (Lijing, Jiangchuan, Langping)
35	玉树蝠蛾 <i>H. yushuensis</i>	4 500—4 900	青海 (玉树); 西藏 (索县) Qinghai (Yushu), Xizang (Sogxian)
36	樟木蝠蛾 <i>H. zhangmoensis</i>	2 200—3 500	西藏 (樟木) Xizang (Zham)
37	察隅蝠蛾 <i>H. zhayuensis</i>	4 200—4 400	西藏 (察隅), 云南 (德钦). Xizang (Zayu), Yunan (Deqen)
38	察里蝠蛾 <i>H. zaliensis</i>	4 600—4 900	西藏 (芒康). Xizang (Markam)
39	中支蝠蛾 <i>H. zhongzhiensis</i>	4 000—4 600	云南 (德钦) Yunan (Deqen)
40	丫纹类蝠蛾 <i>Hepialicus sylvinus</i>	3 000	四川 (康定); 欧洲 Sichuan (Kangding); Europe
41	尼泊尔类蝠蛾 <i>H. nepalensis</i>	2 250	西藏 (聂拉木); 尼泊尔、Xizang (Nyalam); Nepal; 印度、锡金. India; Sikkim
42	黄类蝠蛾 <i>H. flavus</i>	2 200	西藏 (聂拉木) Xizang (Nyalam)
43	六点长须蝙蝠蛾 <i>Palpifer sexnotatus</i>	1 600	四川 (峨眉), 台湾; Sichuan (Emei), Taiwan; 印度, 日本. India; Japan
44	西藏蝙蝠蛾 <i>Phassus xizangensis</i>	2 000	西藏 (樟木). Xizang (Zham)
45	点蝙蝠蛾 <i>P. signifer sinensis</i>	1 400	四川 (峨眉), 云南 (丽江); Sichuan (Emei), Yunan (lijiang); 日本, 印度, 斯里兰卡. Japan; India; SriLanka
46	云南蝙蝠蛾 <i>P. yunnanensis</i>	600—950	云南 (泸水, 勐腊, 芒市, 景洪) Yunan ( Lushui, Mengla, Mangshi, Jinghong)

从蝙蝠蛾区系成分来看, 形成了古北区与东洋区两大物种互相交混和地区特有种丰富的特点。由于整个地区生态地理环境复杂而特殊, 又形成了不同水平地带有不同的蝙蝠蛾区系性质。同一个水平地带, 由于海拔的不同, 其蝙蝠蛾种类、区系组成及结构也不相同的特殊区系特点。在高原内一般分布在拉萨以北、以西地区的种类, 基本上属于古北成分; 拉萨以南和以东地区, 海拔 3 000 米以下的蝙蝠蛾物种, 基本属于东洋和印度-马来亚成分; 而海拔 3 000 米以上的物种又以古北成分为主。

### 三、复杂的生态环境造就了蝙蝠蛾丰富多样的生态分布

青藏高原具有构造复杂的地质和奇特而多样的现代自然地理条件, 孕育着多样性极

其丰富的蝙蝠蛾地理生态分布特征。

### 1. 种类丰富是高原蝙蝠蛾分布的重要特征

中国已知的蝙蝠蛾科昆虫，绝大部分种属都分布于青藏高原境内，目前全国已知蝙蝠蛾科7属60种，青藏高原占6属46种；其中，中国特有珍贵药材冬虫夏草真菌 *Cordyceps sinensis* 的寄主昆虫——蝠蛾属 *Hepialus* 种类占主导地位，共有37种，占高原蝙蝠蛾科总数的80.4%，它是整个青藏高原的优势种属，该属昆虫在高原内的分布中心是青海的玉树、果洛；西藏的那曲、昌都；四川的甘孜、阿坝；云南的迪庆、丽江等地区（自治州）范围中，所以这些地区也就成为了我国冬虫夏草的主产地区。其次是类蝠蛾属 *Hepialiscus* 和蝠蛾属 *Phassus* 各有3种，各占总数的6.5%；二岔蝠蛾属 *Forkalus*、双栉蝠蛾属 *Bipectilus* 和长须蝠蛾属 *Palpifer* 各有1种，各占该地区总数的2.2%。然而，青藏高原的蝙蝠蛾科的种属绝非仅以上这些类群，随着深入考察研究，将可能会不断有新属新种的发现。

### 2. 物种分布呈明显的岛屿状分布特征

青藏高原峰峦重叠，山势陡峭，江河交错；尤其是东与东南部的横断山地区座座山峰被河流和峡谷切割成似海洋中的岛屿状态，从而有效地限制了蝙蝠蛾物种间迁移、扩散与交流；再加上蝙蝠蛾雌虫由于蛹后期卵粒即发育成熟，一羽化，拖着沉重的腹部，难以长距离飞翔，扩散时只能作近距离（3—5米）飞行，所以产卵繁殖后代时呈典型的核芯分布型，更加剧了物种形成点状和岛屿状分布。例如：双栉蝠蛾属、二岔蝠蛾、蝠蛾属3属各种群的分布均呈明显的岛屿状分布，每个群体常分布在数十至数百平方米的范围内，分布中心点密度常高达1平方米20—40头虫，而分布边沿地区每平方米常常不足0.5头虫；到了生态环境稍有差异的地区则无一虫分布或者由其它蝠蛾种类占领的特点。

### 3. 高寒草甸分布物种多样性丰富、特化明显

蝙蝠蛾科在青藏高原内分布的物种，具有一个十分明显的特点：高寒草甸分布的种类构成本地蝙蝠蛾分布的主体，在该地区分布的类群之中，有4属42种分布于高寒草甸的土壤内，如蝠蛾属、类蝠蛾属、二岔蝠蛾属和双栉蝠蛾属的种类都是高山草甸土壤分布类群。此外，这些类群由于长期生长在高寒草甸之中，在形态构造和生活习性上都特化成适应高寒草甸环境中生存的高级阶段，如成虫的翅开始退化，活动及飞翔能力减弱，但繁殖力高；体形小，体色深，毛被密集；为适应高原低温、气候恶劣等环境，卵、幼虫、蛹全营地下生活，成虫寿命短等明显特征；与青藏高原地区以外和国外的蝙蝠蛾生活于地面植物枝杆上，成虫个体大、色泽鲜艳，飞翔迅速，寿命长，神出鬼没（国外俗称：鬼蛾子 ghost moths 或神速飞蛾 swift moths）形成了鲜明的对照（蔡邦华 1973；朱弘复 1985；Nielsen, 1983）。

### 4. 地区特有种丰富、物种分化活跃

青藏高原特殊的自然地理环境给蝙蝠蛾的传播造成了巨大障碍，阻挠了种间的接触、竞争与对抗，对蝙蝠蛾物种的隔离与分化起着重要的作用，从而形成了特有种属十分富

有的特点。在该地分布的6属46种中,仅分布于青藏高原的特有属3个,特有种42种,占分布于该区域已知属的50%和已知种的91.3%;如:蝠蛾属、二岔蝠蛾属、双栉蝠蛾属、类蝠蛾属的全部种类都是青藏高原特有种。

表2 横断山系蝠蛾属 *Hepialus* 狭域分布代表种

Table 2 The narrow distribution of typical species of *Hepialus* in the Hengduan mountains

组序 No.	蝠蛾种类 Species	地点 Area	海拔 Elevation (m)	坡向 Slope direction	生境差异 Habitat difference
1	草地蝠蛾 <i>Hepialus pratensis</i>	德钦白马雪山 Deqen baima snow mountain	4 350	西坡 West slope	在水沟两旁的草地和砾石中分布 Distributes at gutter edge and gravel
	白马蝠蛾 <i>H. baimaensis</i>	德钦白马雪山 Deqen baima snow mountain	4 500—4 900	西坡 West slope	分布于植物稀疏的斜坡中 Distributes at the slope of sparse in flora
	锈色蝠蛾 <i>H. ferrugineus</i>	德钦白马雪山 Deqen baima snow mountain	4 500—4 600	西坡 West slope	分布于潮湿低洼的草甸中 Distributes the damp and lowlying in alpine
2	康定蝠蛾 <i>H. kangdingensis</i>	康定虫草坪 Kangding chongcao lawn	3 600—4 200	西北 Northwest slope	分布于缓坡草甸中 Distributes the gentle slope in alpine
	康妮蝠蛾 <i>H. kangdingoides</i>	康定虫草坪 Kangding chongcao lawn	4 200	西北 Northwest slope	分布于潮湿平地草甸中 Distributes the damp and ground in alpine
3	丽江蝠蛾 <i>H. lijiangensis</i>	丽江玉龙雪山 Lijiang yulong snow mountain	3 500—4 200	东坡 East slope	分布于斜坡中 Distributes the flore in alpine
	玉龙蝠蛾 <i>H. yulongensis</i>	丽江玉龙雪山 Lijiang yulong snow mountain	4 200—4 500	东坡 East slope	分布于高山洼地四周 Distributes all around of low-lying the peak
4	剑川蝠蛾 <i>H. jianchuanensis</i>	剑川老君山 Jianchuan laojun mountain	3 000—3 500	西北坡 Northwest slope	分布高寒草地中 Distributes in alpine
	异翅蝠蛾 <i>H. anomopterus</i>	剑川老君山 Jianchuan laojun mountain	2 800—3 100	西北坡 Northwest slope	与剑川蝠蛾分布于同一生境 Distributes in alpine

青藏高原蝙蝠蛾另有一个明显的特征,物种分化活跃,物种空间占领狭小,90%的物种仅发现于极其狭窄的生态地带内,形成了不同物种在个体活动容易传播的距离内则不互相混杂,各自占据着极小的生态环境,这种现象在青藏高原的东和东南部的横断山

脉地区尤其明显，目前该区已知种中，在横断山就有 38 种之多，占青藏高原总数的 82.6%，所以这里成为蝙蝠蛾物种最为密集的分化中心，也成为了我国珍贵的特产药材冬虫夏草的分布中心；该地常是一山一水之隔，就形成完全不同的物种，甚至是同一山同一坡面，海拔高差有不大的差异或仅在坡洼地及平地之差，就形成不同的物种，以冬虫夏草真菌的寄主昆虫蝙蝠蛾属为例（表 2）。

### 5. 物种的地理替代明显

青藏高原的蝙蝠蛾由于受辽阔区域、群峰林立、峡谷割裂深切和南北、东西生态环境的特殊差异等自然地理环境的影响，从而异致蝙蝠蛾物种分布的疏密完全不相同，形成了南部分布物种高于北部，东部分布物种密度显著高于西部的特征（图 1）。

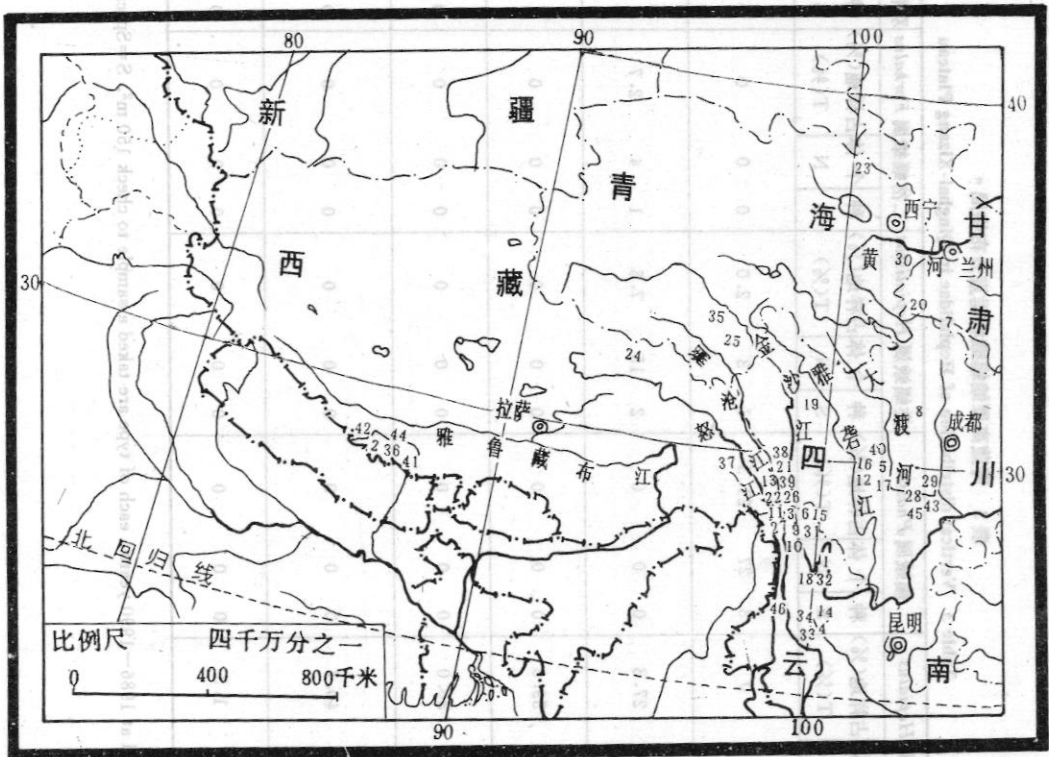


图 1 蝙蝠蛾科在青藏高原的分布状况

Fig. 1 The distribution of Hepialidae in Qinghai-Xizang plateau

注：图内编号代表蝙蝠蛾种类，种类名称和序号与表 1 一致。

Note: The number in figure are represented the species of Hepialidae; the name of Hepialidae and ordina number are identical with table 1.

### 6. 垂直分布格局明显

在青藏高原中，由于山峰、峡谷、河流、草甸和草原等生态环境的立体变化十分明显，不同自然条件也就形成了明显的垂直变化，从而导致蝙蝠蛾群落之中属与属间、种

表3 青藏高原蝙蝠蛾科垂直分布格局\*

Table 3 Vertical distribution of Hepialidae in Qinghai-Xizang Plateau

生境 Habitat (m)	蝠蛾属 <i>Hepialus</i>			蝙蛾属 <i>Phassus</i>			类蝠蛾属 <i>Hepialiscus</i>			二岔蝠蛾属 <i>Forkalus</i>			双带蝠蛾属 <i>Bipecticus</i>			长须蝙蛾属 <i>Palpifer</i>		
	种 S	个体 N	占样地(%) T(%)	种 S	个体 N	占样地(%) T(%)	种 S	个体 N	占样地(%) T(%)	种 S	个体 N	占样地(%) T(%)	种 S	个体 N	占样地(%) T(%)	种 S	个体 N	占样地(%) T(%)
河谷常绿阔叶林 500—2 500 River valley and every green broad-leaf forest	0	0	0	3	27	21.3	1	3	2.0	0	0	0	0	0	0	1	12	6.0
针、阔混交林 2 500—3 200 Valley scrubs Meedle and broad-leaf mixed foret	2	59	27.3	0	0	0	2	15	7.3	1	4	2.7	1	6	3.3	0	0	0
暗针叶林带 3 200—4 000 Coniferous forest	13	271	59.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	4.7	0	0	0
高寒草甸带 4 000—4 600 Alpine meadow	28	1282	80.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
稀疏草丛、荒漠 4 600—5 000 Thin a thick growth of grass and desert	11	166	40.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
高山裸石、冰雪带 5 000 以上 Alpine exposed stone and ice and snow	1	5	1.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

\* : The table of date are investigated at 1986—1990 years, each of type are taked a sample to check 150 m<sup>2</sup>. S=Species; N=Individual number; T=Own the type plot (%).



与种间对环境的适应和占领能力的明显差异；为了适应垂直生态环境，生活于不同海拔的蝙蝠蛾明显地出现了形态的特化（从体形、毛被、体色等）和行为的特化（习性等），形成了明显的垂直分布格局：低海拔地区蝙蝠蛾物种数量稀少，但个体大，体色鲜艳；分布广而散，多以木本和藤本植物杆内生活为主。随着海拔不断增高，蝙蝠蛾由中、小体型的属种占了绝对优势，它们毛被加密，体色加深，物种数和个体数量增加；地栖性物种取代了木本和藤本生活的物种，群体明显地呈现核心型分布（表3）。

### 7. 蝙蝠蛾群落多样性组织特征

青藏高原地区分布的蝙蝠蛾，由于生态环境的差异性，每一个种属的数量都有十分明显的差异。MacArthur (1955) 认为：物种组成的多样性与群落的稳定性有关，因为一个具有较大的种多样性，或种丰富的群落，有着更复杂的营养通道，密度所依存的种群控制机制可以通过它起作用。

对青藏高原中不同生态环境分布的蝙蝠蛾科昆虫多样性组织特征，采用以下有关计算公式：

(1) Shannon-Wiener 信息论的多样性指数公式：

$$H' = -\sum P_i \ln P_i$$
 (式中  $H'$  为多样性指数； $P_i$  为第  $i$  种的个体比例)。

表 4 青藏高原蝙蝠蛾物种多样性的几项重要指标

Table 4 The species diversity important indexes of Hepialid moths in Qinghai-Xizang Plateau

生 境 Habitat	样面积 m <sup>2</sup>	种数 S	个体数 N	多样性 H'	均匀性 e	优势度 C
河谷灌木林带 Valley scrubs	400	5	103	1.0796	0.6708	0.3787
针、阔叶混交林带 Needle and broad-leaf mixed forest	400	6	52	1.4660	0.8182	0.2522
暗针叶林带 Coniferous forest	400	14	3175	1.4986	0.5678	0.2631
高寒草甸带 Alpine meadow	400	28	15622	3.0562	0.0172	0.1005
高寒荒漠草原带 Alpine desert grass	400	11	2664	1.4945	0.6233	0.3156
高寒砾石滩带 Alpine gravel	400	1	16	0.1733	—	—

(2) 均匀度测定公式：
$$e = H' / \ln S$$
 (式中  $e$  为均匀度； $S$  为种类数； $H'$  为多样性指数)。

(3) 优集势中性指标公式：

$C = \sum (N_i/N)^2$  (式中:  $N_i$  = 每一个体数;  $N$  = 总个体数)。

分析计算青藏高原不同生境分布的蝙蝠蛾多样性特征, 从表 4 看出: 青藏高原分布的蝙蝠蛾群落多样性指数值, 最高是高寒灌丛草甸, 说明该种生境最适应青藏高原分布的蝙蝠蛾生活与繁殖; 其次是暗针叶林带和高寒荒漠草原带, 这两个地带都紧接高寒灌丛草甸带, 暗针叶林带在高原南部、东部出现于草甸带下沿, 在林内部分地区有一些块状草甸, 为蝙蝠蛾生存繁殖提供了有利的条件; 高寒荒漠草原带处于青藏高原北部较干旱地区, 与高寒草甸带仅有干旱、寒冷、沙化度更高, 灌木丛更稀少的区别, 所以不少地区也十分适合蝙蝠蛾生存。再其次是针、阔叶林混交带和河谷灌丛林带, 这两地属于亚热带生境, 与前三类完全不相同, 所以蝙蝠蛾的种属和生活方式也不同, 前三类生境分布的全部栖息于地下, 而后二类生境分布的主要栖息于植株枝杆内; 由于高寒砾石滩带的风化石造成恶劣的生境, 不利于蝙蝠蛾及取食植物的生存, 所以多样性指数最低。

#### 四、物种多样性与青藏高原地质及环境演化的关系

每一地域的蝙蝠蛾分布都有一个来源与发展问题, 青藏高原蝙蝠蛾起源、进化、演替及物种多样性丰富与高原的陆地形成, 高原的抬升以及独特的自然地理条件的影响有着密切相关。根据古地质、地理、气候等大量资料, 推测就其原因有:

##### 1. 青藏高原的发生与变迁造成丰富的蝙蝠蛾物种多样性

在喜马拉雅山形成以前漫长的地质时期里, 青藏高原大部分地区曾经是一片汪洋大海, 被波涛汹涌、一望无际的特提斯古海所淹没。根据古地磁资料研究认为, 在中生代晚期以前, 南亚次大陆仍在遥远的南方, 同非洲和澳大利亚连在一起。根据地质方面的研究在距今二亿四千万年至二亿八千万年前的古生代晚期, 在青海西部造山运动时, 昆仑山已经褶皱升起。随后由印支和燕山运动的结果逐渐形成了唐古拉山和冈底斯山, 到中生代末期, 广阔的冈底斯-拉萨地区, 便成了特提斯古海的北岸, 南亚次大陆与欧亚大陆仅一海之隔; 大约在中生代的白垩纪, 冈瓦纳古陆开始分裂, 次大陆(即印度板块)与冈瓦纳古陆分开后, 渐渐向东北漂移。到始新世末期, 南亚次大陆便与欧亚大陆发生了直接的碰撞, 特提斯海消失, 喜马拉雅及整个青藏地区陆地形成。自此以后, 喜马拉雅和青藏高原由印度板块的继续向北推进而逐渐隆起(常承法等, 1973,); 喜马拉雅山由于两大板块运动加剧, 而不断隆起, 同时影响了青藏高原东部东西向的康滇地台, 使其不断错动、褶皱和上升, 逐步形成南北走向的横断山系。在该时期, 由于两大板块的运动, 一部分原始生物随着环境变迁而退化直至灭绝, 随之又由于青藏高原的形成而出现更多的生物种群(黄复生, 1981)。根据昆虫纲鳞翅目原始种群的进化资料, 蝙蝠蛾起源于白垩纪中、后期(Carpenter, 1976)。在板块运动使南亚次大陆向东漂移时, 也把南亚次大陆上的原始蝙蝠蛾带到青藏地区, 而欧亚大陆的原始蝙蝠蛾同时在青藏地区与南亚种群相混。由于地壳大幅度上升与变化形成高原和独特的气候环境, 众多的小生景和地理环境为蝙蝠蛾物种的发展、演化和多样化产生了巨大的影响, 以及由此产生的一系列变化, 一些物种的地理分布也随之发生新的变化。它们可能随着板块的挤压和结合, 在

新陆地上很快形成一个南北、东西相混合的多源而复杂的蝙蝠蛾区系的雏形；一些古老物种从一地扩散或渗透到另一地，在新的环境中互相勾通和得以繁衍及发展，或在漫长的进化道路上，经过变异、遗传、演化成新种群。

## 2. 青藏高原自然环境的多变加速了蝙蝠蛾物种多样化

青藏高原的强烈隆起导致其本身自然的巨大变化和自然区域的明显分异，从而加速了蝙蝠蛾种属多样化。根据地质历史资料，从上新世以来，青藏地区由低海拔亚热带环境向高寒环境的演化和受全球多次气候的冷暖波动的影响，高原出现了冷暖反复波动：上新世至晚更新世时，高原环境从亚热带气候渐变为冰川期；到了全新世又渐为温暖湿润期，冰川普遍退缩；进入晚全新世气候又逐渐变冷（郑度等，1985，1990）。据高原上的孢粉分析显示出全新世高原植被的演替规律，在全新世，藏南和藏东南地区木本成分增加，晚全新世，高海拔的木本逐渐消失而被草本替代；在藏北和青海大部分地区全新世均以草本和半灌木为主，在晚全新世海拔从低向高出现了小灌木、草原、荒漠草原和荒漠的植被演替（郑度等，1990）。反映在蝙蝠蛾区系演变和种类分化上，可以看出，高原的强烈抬升和自然环境的变化，迫使典型的热带与亚热带成分向南撤或者据于低海拔的河谷地带；目前青藏高原蛀食木本枝杆的蝙蝠蛾属和长须蝙蝠蛾属都在海拔2000米以下的河谷亚热带区分布，即说明了这一点。另一部分蝙蝠蛾物种则因地形和海拔的阻隔，为了生存，它们随着高原环境的变化而不断地演化，形成了适应高原的种类不断地分化和发展，长期的适应和分化的结果，逐渐成为高山高原草甸及草原的占领者，分化和特化为高原种和特有种，例如：高寒草甸内分布物种众多的冬虫夏草真菌的寄主昆虫蝙蝠蛾属就是典型的种属。据印象初（1984）研究蝗虫指出，高山种聚集的地区，地壳隆起较早。黄复生（1981）也指出：高山物种的密集，是区系古老的反映。根据他们以上结论：说明高原内分布密集的蝙蝠蛾种类，它们是随着地壳上升而向高处分布的古老的种群。另外，高海拔地区分布的蝙蝠蛾种类都具有个体小、毛被密、体色深、飞翔力明显减弱；全部营地栖性生活种类的特点，这些特点也是蝙蝠蛾在高山隆起后逐渐适应高原环境而进化的结果。

特别是，高原东部和东南部的横断山地区蝙蝠蛾种属最为密集的现象表明：该地区的蝙蝠蛾不但具有悠久的历史；而且还是一些类群现代分布中心或发生中心，如蝙蝠蛾属和双栉蝙蝠蛾属等属绝大部分种类唯一分布于横断山地区。据（常承法等，1973）的地质学资料，青藏高原的北部及东部早在古生代二迭纪及中生代晚侏罗纪后即成了陆地，当时的川西和滇西北地区已有狭窄的川滇古陆地，未受海浸，成为古代昆虫长期生息繁衍的场所。而在后来高原抬升、气候反复出现冷暖变化的过程中，横断山地区由于地形和地理位置特殊，得天独厚地受到最小的影响，给高原古老的蝙蝠蛾创造了优越的天然避难地和物种分化与繁衍中心。

再加上横断山高峰隆起、峡谷深切、江河平流等形成了自然环境变异极大，既出现了水平的差异，又有垂直明显的立体差异，形成了“十里不同天”、较小范围内同期具有春、夏、秋、冬景的奇特自然环境。这些小地形、小环境、小气候的差异又加深了蝙蝠蛾分布的狭隘性，出现同一山就会具有完全不同的多个种类和物种。这些特殊多样的生态环境不仅使一些古老的蝙蝠蛾物种保存下来，并不断分化出一系列新种新属，从而形

成了蝙蝠蛾物种多样性特别丰富的状况。

### 3. 青藏高原隆起，东部山系的横向，加速了物种的相互交汇

青藏高原在强烈隆起过程中，于早更新世（希夏邦马冰期）至晚全新世（小冰期）之间出现了多次冰期与间冰期的反复交替。冰期时高山和部分平地被冰雪覆盖，间冰期时冰雪融化，气温升高（李吉均等，1986）。因此，在冰期的影响下，整个高原的蝙蝠蛾物种的区系经历了不断地变动、分化和组合。

随着冰期的到来，温度降低，高原北部的蝙蝠蛾逐渐向南迁移；高海拔的物种往低海拔迁移。当冰期过后，温度渐回升，耐寒的一部分蝙蝠蛾又向高原北部转移；一部分则向高山、高原攀登，经过长期的适应和进化，形成高山内特殊类群。前面所述的蝠蛾类群即是一个典型的种属，该属在我国大部分种类都分布于青藏高原，构成目前我国和全球的分布中心。对于原来喜热的种类，冰期来临时，也随之南迁，冰期过后，随着温度上升，它们又向北方渗透，例如：长须蝙蝠属和蝙蝠属的种类就如此，它们是热带和亚热带典型种属，但在青藏高原腹地的河谷区也能看到其物种的分布。

横断山脉由于受喜马拉雅山造山运动地层的强烈折皱，致使原东西走向的山脉，转变成南北走向的山系，与之平流的怒江、澜沧江、金沙江等江河深切成世界罕见的大峡谷，从而有利于古北区的欧亚蝙蝠蛾物种向南渗透；印度-马来亚的物种又向北渗透，从而加速了南北蝙蝠蛾物种的互相交混；出现了寒带与热带两大类群混杂相处的现象，更增加了蝙蝠蛾昆虫在青藏高原的丰富度。

青藏高原的隆起，使高原北部的蝙蝠蛾逐渐向南迁移；高海拔的物种往低海拔迁移。当冰期过后，温度渐回升，耐寒的一部分蝙蝠蛾又向高原北部转移；一部分则向高山、高原攀登，经过长期的适应和进化，形成高山内特殊类群。前面所述的蝠蛾类群即是一个典型的种属，该属在我国大部分种类都分布于青藏高原，构成目前我国和全球的分布中心。对于原来喜热的种类，冰期来临时，也随之南迁，冰期过后，随着温度上升，它们又向北方渗透，例如：长须蝙蝠属和蝙蝠属的种类就如此，它们是热带和亚热带典型种属，但在青藏高原腹地的河谷区也能看到其物种的分布。

横断山脉由于受喜马拉雅山造山运动地层的强烈折皱，致使原东西走向的山脉，转变成南北走向的山系，与之平流的怒江、澜沧江、金沙江等江河深切成世界罕见的大峡谷，从而有利于古北区的欧亚蝙蝠蛾物种向南渗透；印度-马来亚的物种又向北渗透，从而加速了南北蝙蝠蛾物种的互相交混；出现了寒带与热带两大类群混杂相处的现象，更增加了蝙蝠蛾昆虫在青藏高原的丰富度。

青藏高原的隆起，使高原北部的蝙蝠蛾逐渐向南迁移；高海拔的物种往低海拔迁移。当冰期过后，温度渐回升，耐寒的一部分蝙蝠蛾又向高原北部转移；一部分则向高山、高原攀登，经过长期的适应和进化，形成高山内特殊类群。前面所述的蝠蛾类群即是一个典型的种属，该属在我国大部分种类都分布于青藏高原，构成目前我国和全球的分布中心。对于原来喜热的种类，冰期来临时，也随之南迁，冰期过后，随着温度上升，它们又向北方渗透，例如：长须蝙蝠属和蝙蝠属的种类就如此，它们是热带和亚热带典型种属，但在青藏高原腹地的河谷区也能看到其物种的分布。

## 参 考 文 献

- 印象初, 1984, 青藏高原蝗虫, 科学出版社, 256—259。
- 朱弘复、王林瑶, 1985, 冬虫夏草与蝙蝠蛾, 动物学集刊, (3): 121—124。
- 李吉均、郑本兴、杨锡金、谢应钦、张林源、马正海、徐叔鹰, 1986, 西藏冰川, 科学出版社。
- 张新时, 1978, 青藏高原植被的高原地带性, 植物学报, 20 (2): 140—149。
- 郑 度、杨勤业, 1985, 青藏高原东南部山地垂直自然带的几个问题, 地理学报, 4 (1): 60—69。
- 郑 度、李炳元, 1990, 青藏高原自然环境的演化与分异, 地理研究, 9 (2): 1—10。
- 郑 度、李炳元, 1990, 青藏高原自然地理研究的进展, 地理学报, 45 (2): 235—244。
- 杨大荣, 1993, 蝠蛾属二新种记述, 动物分类学报, 18 (2): 184—187。
- 杨大荣, 1994, 云南、西藏蝠蛾四新种, 动物学研究, 15 (3): 5—11。
- 杨大荣、龙勇诚、沈发荣、杨跃雄, 1987, 云南虫草蝠蛾生态学研究 I. 区域分布和生态地理分布, 动物学研究, 8 (1): 1—11。
- 杨大荣、李朝达、舒 畅、杨跃雄, 1992, 虫草蝠蛾的分布与高寒草甸植物的关系, 西南农业学报, 5 (2): 68—73。
- 杨大荣、杨跃雄、张三元, 1995, 青海和甘肃蝠蛾属三新种记述, 昆虫学报, 38 (3): 359—362。
- 侯学煜, 1988, 中国自然地理, 植物地理 (下册), 科学出版社, 205—270。
- 常承法、郑锡澜, 1973, 中国西藏南部珠穆朗玛地区地质构造特征及青藏高原东西向诸山系形成的探讨, 中国科学, (2): 190—201。
- 黄复生, 1981, 西藏高原的隆起和昆虫区系, 《西藏昆虫》(第一册), 科学出版社, 1—34。
- 蔡邦华, 1973, 昆虫分类学 (中册), 科学出版社, 154—186。
- Carpenter, F. M. 1976, Geological history and evolution of the insects. *proc. XV. Inter. Congress. Ent.*, 63—70。
- Macarthur, R. H. 1955, Fluctuation of Animal Population, and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36: 533—536。
- Nielsen, E. S. & G. S. Robinson, 1983, Ghost moths of southern South America (Lepidoptera: Hepialidae). *Entomograph*, 4: 1—192。
- Odonm, E. P. 1983, Basic Ecology. Saund, Col. Publ. 1983。

RELATIONSHIP BETWEEN SPECIES DIVERSITY OF HEPIALIDAE  
AND ENVIRONMENTAL EVOLUTION IN  
QINGHAI-XIZANG PLATEAU (INSECTA: LEPIDOPTERA)

Yang Darong

(*Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica, Kunming, 650223*)

In this paper the effects of the environmental evolution in Qinghai-Xizang Plateau on the fauna, geographic distribution and species diversity of Hepialidae are discussed, and forty six swift moths of six genera occurring in the area are listed. The Hepialidae in this plateau occur with some main characters, the areas of concern include remarkable inter-occurrence among Oriental and Palaearctic species, richness of endemic species, islandlike distribution, concentration of Alpine meadow species, active speciation, and obvious geo-graphical replacement and vertical distribution, and also in this plateau the species abundance, diversity and homogeneity differ among different environmental conditions, the regularity is: Alpine shrubby meadow zone > Subalpine dark coniferous forest zone > Alpine wilderness zone > Mountain broad-leaved and coniferous forest zone > Valley bottom shrubby zone > Alpine boulder nival zone.

The study on the geographic and environmental evolution in Qinghai-Xizang plateau is crucial for better understanding of species diversity of Hepialidae. The data so far obtained of Hepialines distribution and historical geography of the plateau indicates: there is a strong relationship between the environmental evolution in Qinghai-Xizang plateau and the rich species diversity of Hepialidae, especially the Transhimalayan Mountains (Southeast part of plateau) becomes the refuge and eventually the modern distributional center of Hepialidae for its favorable natural conditions during the intense uplifting of the plateau.

**Key words:** Qinghai-Xizang Plateau; Hepialidae; Species; Diversity; Evolution of natural environment