

黄土高原及周边地区间齿螺 (*Metodontia*) 种类的数量分布及其温度和降水量最适范围的定量估算*

李丰江^① 吴乃琴^① 董亚杰^{①②} 吕厚远^{①③} 陈晓云^④
张 丹^{①②} 张月婷^{①②} 黄林培^⑤ 伍 斌^⑥

(①中国科学院地质与地球物理研究所, 新生代地质与环境重点实验室, 北京 100029; ②中国科学院大学, 北京 100049; ③中国科学院青藏高原地球科学卓越创新中心, 北京 100101; ④中国地质博物馆, 北京 100034; ⑤云南师范大学旅游与地理科学学院, 高原湖泊生态与全球变化重点实验室, 昆明 650500; ⑥中国环境科学研究院, 环境基准与风险评估国家重点实验室, 北京 100012)

摘要 间齿螺 (*Metodontia*) 是我国现生陆生蜗牛的常见属, 也是黄土地层中常见的蜗牛化石, 汉山间齿螺 (*Metodontia huaiensis*) 和烟台间齿螺 (*Metodontia yantaiensis*) 是该属的两个常见种。我国现生间齿螺的地理分布调查取得了丰硕的成果, 为间齿螺化石作为夏季气候变化的代用指标提供了依据, 但对现生间齿螺的数量分布和生态因子最适区域, 还缺少系统的研究, 限制了对间齿螺古生态古气候意义的深入理解。通过对黄土高原及周边地区 356 个表土蜗牛组合的研究, 揭示了间齿螺及其优势种的数量分布与气候参数的关系, 以及与经纬度和海拔高度的关系, 并利用加权平均方法定量估算了汉山间齿螺和烟台间齿螺的温度和降水量最适范围。结果表明, 在我们的研究区域内, 含量大于 20% 的间齿螺, 主要分布在年均温大于 11℃、年降水量 550~850mm 的地区, 36°N 以南、110°E 以东的地区, 海拔在 750m 以下的地区; 含量低于 10% 的间齿螺, 在年均温 5~15℃、年降水量 380~700mm 的地点都有分布, 主要分布在 33°~40.5°N、103.7°~117.5°E 范围内, 海拔在 2000m 以下的地区; 年均温低于 5℃、年降水量低于 380mm 的地区, 海拔 2000m 以上的地区, 基本上没有间齿螺生长; 汉山间齿螺和烟台间齿螺年均温度最适范围分别为 10.2~14.1℃ 左右和 8.9~14.0℃ 左右 (实测值与推导值 $R^2 = 0.70$, 推导误差 RMSEP = 1.99), 年降水量最适范围分别为 530~800mm 左右和 470~750mm 左右 ($R^2 = 0.81$, RMSEP = 90.87)。上述结果为间齿螺的古生态古气候研究和物种多样性保护提供了基础生态数据。

主题词 蜗牛 生态 间齿螺 (*Metodontia*) 生态幅 定量估算 黄土 黄土高原

中图分类号 P941.74, Q959.212, Q958, P534.63⁺2 **文献标识码** A

1913 年, 美国生态学家谢尔福德 (V. E. Shelford) 发现, 生物对环境非生物生态因子的耐受性不只具有最低限, 还具有最高限^[1], 这个规律被称为谢尔福德“耐受性定律”^[2,3]。根据这个定律, 生态学上把生物对每一个非生物生态因子耐受的最高限和最低限之间的范围称为耐受范围, 也称生态幅, 包括最适区域、适宜区域和限制区域^[2]。

生态幅反映了生物对环境的适应能力, 与生物的数量分布 (包括数量分布) 有密切关系^[2,3], 通常情况下, 宽幅的生物对环境的适应能力比窄幅的生物强^[2,3]。生态幅也是认识生态因子 (如温度、湿度) 变化对生物具有怎样影响的重要量度指标。当生态

因子的变化幅度超出了生物的生态幅, 生物的生长繁殖就会受到抑制, 甚至导致生物死亡。因此, 揭示生物的生态幅, 对于研究环境变化对生物的影响以及生物对环境的适应、保护有益生物防治有害生物, 都具有重要意义。

研究生态幅有很多方法, 比较常用的方法可以总结出 3 种: 1) 实验观察^[4,5]。在实验室培养, 通过调控单一或少量生态因子的变化来观察生物的生长活动情况, 进而获得该种生物对该生态因子的耐受范围。该方法容易操作容易实现, 但多是通过改变单一生态因子来研究, 不能真实地反映自然状态下多个生态因子共同作用的情况, 因此难以准确反映

第一作者简介: 李丰江 男 40 岁 副研究员 第四纪地质学专业 E-mail: fengjiangli@mail.iggcas.ac.cn

* 国家自然科学基金项目 (批准号:41430103、41272205 和 41372186)、全球变化研究重大科学研究计划课题 (批准号:2015CB953803) 和中国科学院战略性先导科技专项项目 (批准号:XDA05120203) 共同资助

2015-11-29 收稿, 2016-03-03 收修稿稿

自然状况^[6]。2)野外观察^[7,8]。该方法能够反映自然界多个生态因子对生物生长活动的共同作用,但对于分布范围很广泛、种类数量很丰富的生物来说,工作量之大限制了其可行性。3)定量估算^[9]。利用生物属种的数量分布和生态因子参数,通过统计学方法和模型计算,估算出每个种对不同生态因子的耐受范围。该方法虽然有一定的计算误差,但克服了实验培养通过调控单一或少量生态因子很难真实反映自然状况的弱点,也较野外观察方法的工作量小得多。该方法的关键是要获得生物属种的数量分布和生态因子数据。

迁徙能力极弱的蜗牛,是黄土区常见的现生无脊椎动物,也是黄土地层中最为丰富的动物化石^[10]。蜗牛对温度和湿度等生态因子的变化响应敏感^[4,5,7,10-25],是黄土古环境的指示性动物^[10],也是当今物种多样性受到严重威胁的生物类群之一。蜗牛的生长活动要求有合适的温度和湿度范围,在过高或过低的温度或湿度条件下蜗牛生物会发生休眠而停止生长活动甚至死亡^[4,5,7,8]。揭示蜗牛的生态幅,无论对于利用蜗牛恢复过去气候变化过程,还是对于蜗牛生物多样性保护,都是十分重要的。

长期以来,我国现生蜗牛种类分类和地理分布的研究积累了丰硕的成果,明确了我国主要的蜗牛种类组成和地理分布^[7,12,26-29]。但以往的研究对于蜗牛的地理分布多是采用大的行政区域来描述,而行政区域可能跨越了多个气候带,因此常常不易准确地揭示不同蜗牛种类的生态要求;另外,由于物种的数量分布是生态学研究的基础资料之一,缺少不同蜗牛种类数量变化的地理分布资料,限制了对蜗牛种类地理分布及生态要求的深入理解。虽然后来的研究给出了一些种类的温度和湿度范围^[20,22],但涉及到的种类和研究样本数量很少,没有基于大量表土样点的统计学方法定量估算,而且极少针对具体种类开展专门研究,特别是缺少对间齿螺类(*Metodontia*)的专门研究。

间齿螺是我国常见的现生蜗牛种类,其化石种类在第四纪黄土-古土壤序列中也常见^[10],在上新世风成沉积的某些层段甚至成为优势种^[25],刘东生等在《黄土与环境》中将其作为暖湿气候变化的代用指标^[10]。不论现生种还是化石种,该属常见的种类均为汉山间齿螺(*Metodontia huaiensis*)和烟台间齿螺(*Metodontia yantaiensis*)^[7,10,12-14,16,17,19,26,27,29]。揭示间齿螺生态幅中最适宜的温度和降水区域,可为间齿螺古生态古气候研究提供定量依据。

黄土高原及其周边地区蜗牛种类丰富,常见的种类有数十至上百种^[7,10,12],其中许多种类在我国北方新近纪以来的风成沉积中大量出现^[10-25]。受篇幅限制,本研究仅对间齿螺类的数量分布开展研究,揭示间齿螺常见种类的数量分布,优势种与气候参数的关系,以及与经纬度和海拔的关系,在此基础上定量估算优势种的年均温度和年降水量最适区域。

1 材料与方 法

研究区涵盖了整个黄土高原,另外还涉及到了青藏高原东部、内蒙古高原东部、长江中下游平原等的一部分周边区域(图1)。该区域年均温大致在1.2~16.4℃(梯度15.2℃),年均降水量约210~1630mm(梯度1420mm),7月平均温度12.8~28.0℃(梯度15.2℃),7月降水量45~233mm(梯度188mm)。植被为温带草原和暖温带落叶林^[30]。

研究材料来自中国科学院地质与地球物理研究所古生态学科组近年来积累的表土蜗牛数据库。该数据库已有表土蜗牛组合样品356个,样品点分布的纬度范围是29.75°~43.70°N,经度跨度是98.23°~120.34°E,海拔从13m到3350m(见图1)。每个表土蜗牛组合样品的采集尽可能选择不受或很少受人类活动影响的地点,在大致1m²范围内,采集表层2~5cm厚的所有土样和枯枝落叶。每个样品的采样量大致在10kg左右,采样时记录采样点的经纬度、海拔、地貌、坡向、植被、土壤等地理和生态环境信息。

所有样品采用水筛析法^[13-24]获取蜗牛个体。用孔径0.5mm的筛网对所有样品进行水冲洗,冲洗后烘干,挑出所有蜗牛个体,在显微镜下鉴定统计。蜗牛挑样工作平均每人每天能完成0.5~1.0个样品,蜗牛鉴定统计通常每人每天完成1个样品的工作。为减少挑样和鉴定统计工作量,对于蜗牛个体极其丰富的样品,将整个样品混合均匀后缩分,取其中一份用于蜗牛鉴定统计。蜗牛属种鉴定主要参考中国科学院地质与地球物理研究所新生代地质与环境重点实验室软体动物实验室保存的标本和工具书^[10,12,26-29,31,32]。对于标本和工具书里没有的种类,则种名暂定为sp.、sp.1、sp.2、…;对于每个蜗牛组合样品,统计出所有蜗牛种类的个体数,计算出百分含量。本文只讨论间齿螺属的蜗牛种类。

采样点的气候参数通过对中国气象局722个气象站点40年的现代气象数据,参考林忠辉等^[33]的

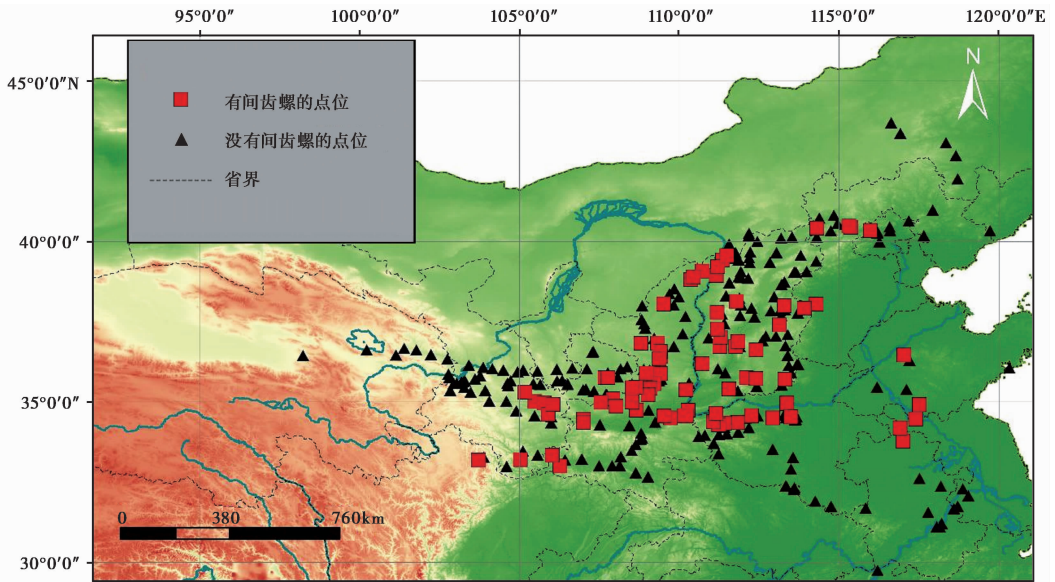


图1 研究区地理位置及表土蜗牛组合样品点分布

Fig. 1 Map showing the Chinese Loess Plateau and adjacent regions and showing the sampling sites of surface-soil land snail assemblages

方法进行空间插值获得。本研究选取4个气候参数,分别是年均温度、年降水量、7月平均温度和7月降水量。

本研究应用加权平均回归与校正模型进行蜗牛生态幅最适区域的定量估算。该模型是基于属种对环境变量的单峰响应的生态学原理设计的,蜗牛属种最大出现率应该在生态因子最佳值或该值附近。蜗牛生态因子最佳值通过蜗牛属种所在区域该因子值与该蜗牛属种的丰度值(百分含量)加权计算而得,蜗牛生态因子的忍耐值通过标准偏差来获得^[34]。通过生态因子最佳值和忍耐值求得生态因子最适区域。

本研究采用4种加权平均回归与校正模型,即反向还原加权平均(WA_Inv)、传统还原加权平均(WA_Cla)、反向还原耐度降权加权平均(WATOL_Inv)和传统还原耐度降权加权平均(WATOL_Cla),来估算间齿螺的生态幅最适区域。依据各模型的推导值与实测值的相关系数(R^2)和推导误差(RMSEP)来选择最终采用的模型。采用脱靴法(Bootstrapping)进行模型检验和定量结果评估。

在356个表土蜗牛组合中,有13个没有发现蜗牛,在定量估算时,首先去掉这13个样品,再根据模型的残差结果和推导值与实测值的相关系数删除异常样品。

2 结果

间齿螺是我国现生蜗牛的常见属。在此次研究

的356个样品中,有87个样品发现了间齿螺,共统计出间齿螺2131个个体,分属于7个种(图2),分别是汉山间齿螺(*Metodontia huaiensis*)、烟台间齿螺(*Metodontia yantaiensis*)、狭长间齿螺(*Metodontia beresowskii*)、汉山间齿螺相似种(*Metodontia cf. huaiensis*)、文县间齿螺(*Metodontia wenxianensis*)、间齿螺未定种(*Metodontia sp.*)、间齿螺未定种2(*Metodontia? sp.2*)。

从间齿螺的数量分布(图3)来看,汉山间齿螺和烟台间齿螺是两个优势种,最高含量分别超过了40%和20%,在安徽北部的一个样品中,两者合计甚至超过了50%(见图3中32号样品);狭长间齿螺只在山西、陕西、甘肃和河南西部的9个样品里出现,最高含量小于2%;间齿螺未定种只在5个地点发现,最高含量只有1%。汉山间齿螺相似种、文县间齿螺和间齿螺未定种2仅在1个样品里出现,含量分别为10.1%、0.37%和3.7%。

间齿螺的数量分布特点与气候参数的变化具有较好的相关性(图3)。从图3可粗略看出,间齿螺比较丰富地出现在年均温大于11℃、年降水量大于550mm、7月平均温度大于23℃、7月降水量大于120mm的地区;在年均温大于15℃、年降水量大于900mm、7月平均温度大于27.2℃的样品里没有发现间齿螺。这种分布特点在图4中表现得更为清楚:间齿螺属总含量和汉山间齿螺含量变化随年均温和年降水量的增加而增加,但烟台间齿螺随温度和降水的增加而增加的趋势不明显。含量大于



图2 黄土高原及周边地区表土蜗牛组合中发现的间齿螺(*Metodontia*)主要种类(图中线段代表1mm)

1~3 *Metodontia huaiensis*; 4~6 *Metodontia yantaiensis*; 7~9 *Metodontia beresowskii*; 10~12 *Metodontia* cf. *huaiensis*; 13~15 *Metodontia wenshanensis*

Fig. 2 Land snail species of genus *Metodontia* identified from the sampling sites of surface-soil land snail assemblages from the Chinese Loess Plateau and adjacent regions (scales = 1 mm)

20%的间齿螺, 主要出现在年均温大于11℃、年降水量550~850mm、7月平均温度大于24℃的地区, 最高含量出现在年均温大于14℃、年降水量约800mm的地区; 含量低于10%的间齿螺, 常常分布在年均温5~15℃、年降水量380~700mm的地点; 在年均温低于5℃、年降水量低于380mm、7月平均温度低于18℃、7月降水量低于80mm的地区, 基本上没有间齿螺生长。从图4还可以看出, 间齿螺属种与7月降水量的关系没有明显的规律性。

上述间齿螺与气候参数的相关关系也很好地表现在其地理分布上。在本次蜗牛分布的调查范围里, 在30°~33°N, 40.5°~43.7°N纬度内没有发现间齿螺, 103.73°E以西的区域也没有发现间齿螺(见图1); 发现间齿螺的样品分布在33.0°~40.5°N, 103.7°~117.5°E范围内, 在这个经纬度范围内, 间齿螺的数量分布具有规律性。图5展示了间齿螺总含量、汉山间齿螺和烟台间齿螺含量与纬度、经度和海拔的关系。从图5可以看出, 间齿螺

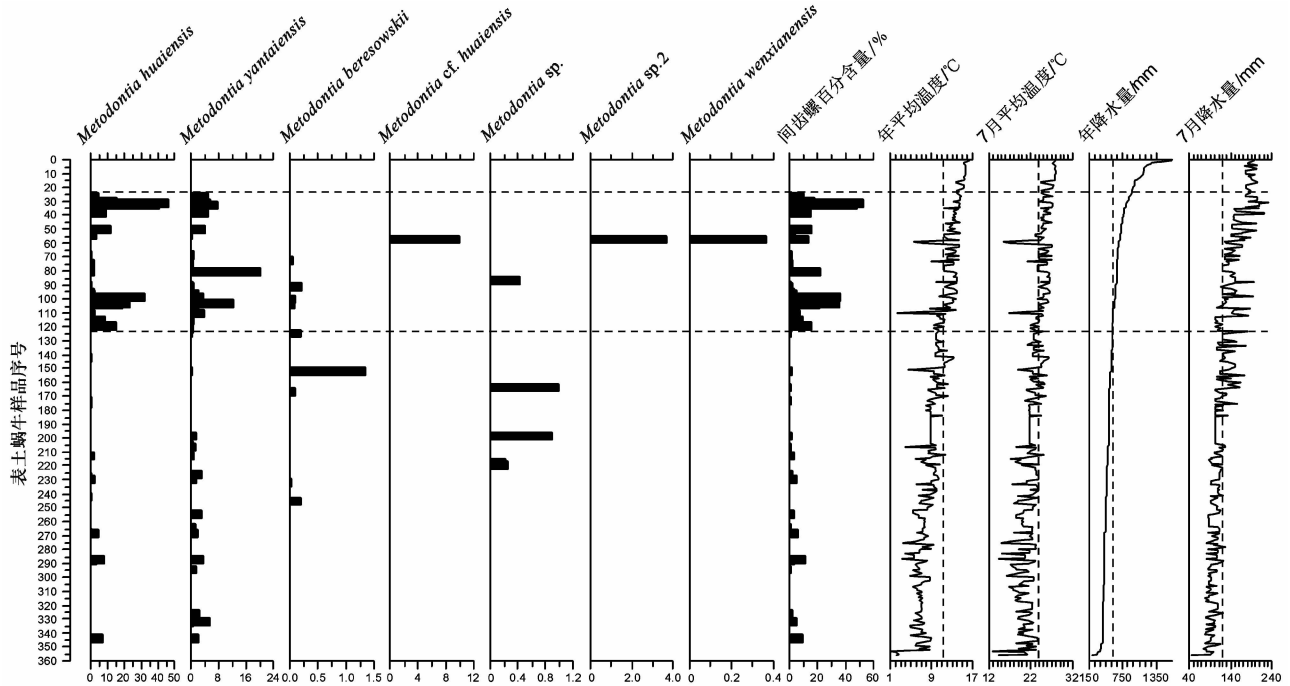


图3 黄土高原及周边地区间齿螺种类组合变化及其与气候参数的比较

Fig. 3 Variation in the land snail species of genus *Metodontia* from the Chinese Loess Plateau and adjacent regions and comparisons with climate parameters

总含量和汉山间齿螺含量随纬度增加而减少, 含量大于20%的样品在研究区内主要分布在 36°N 以南, 110°E 以东, 并且在这个经纬度范围内其最高含量随纬度增加而减少、随经度增加而增加; 含量小于10%的样品在整个间齿螺分布区($33.0^{\circ}\sim 40.5^{\circ}\text{N}$, $103.7^{\circ}\sim 117.5^{\circ}\text{E}$) 都有分布, 并且随纬度和经度的变化没有趋势性。烟台间齿螺含量随经纬度的变化趋势不如汉山间齿螺明显。此外, 间齿螺含量随海拔增加而减少, 含量大于20%的样品主要分布在海拔750m以下, 并且随海拔增加含量减少; 含量小于10%的样品在海拔2000m以下都有分布; 海拔2000m以上, 间齿螺只零星出现且含量极低。

在上述调查结果基础上, 利用4种加权平均回归模型对356个样品的所有蜗牛种类的温度和降水量最适区域进行了定量估算, 各模型检验结果见表1。选择推导值与实测值的相关系数(R^2)大、推导误差(RMSEP)适度的模型的定量估算结果, 即年均温度、7月平均温度和7月降水量采用传统还原耐度降权加权平均回归模型的结果, 年降水量采用传统还原加权平均模型的结果(见表1)。表2显示了汉山间齿螺和烟台间齿螺的温度和降水量最适区域。结果表明, 汉山间齿螺和烟台间齿螺年均温度最适区域分别为 $10.2\sim 14.1^{\circ}\text{C}$ 左右和 $8.9\sim 14.0^{\circ}\text{C}$ 左右(实测值与推导值 $R^2=0.70$, 推导误差

$\text{RMSEP}=1.99$), 年降水量最适区域分别为 $530\sim 800\text{mm}$ 左右和 $470\sim 750\text{mm}$ 左右($R^2=0.81$, $\text{RMSEP}=90.87$), 7月平均温度分别为 $23.6\sim 27.0^{\circ}\text{C}$ 左右和 $22.6\sim 26.5^{\circ}\text{C}$ 左右($R^2=0.62$, $\text{RMSEP}=2.03$), 7月降水量最适区分别为 $100\sim 200\text{mm}$ 左右和 $100\sim 170\text{mm}$ 左右($R^2=0.69$, $\text{RMSEP}=23.10$)。

3 讨论

间齿螺属隶属于软体动物门、腹足纲、肺螺亚纲、柄眼目、巴蜗牛科, 由Moellendorff于1886年建立^[7,27]。该属个体中小型, 最显著的特征是螺环比较密集, 壳口内有齿(见图2)。无论是化石种类还是现生种类, 间齿螺属在欧洲、非洲和北美洲都没有发现^[35-38], 其主要分布在亚洲, 包括我国, 一些种类甚至是我国的特有种^[12]。

在地质时代分布上, 化石种在地层上分布比较古老。据早期的研究报道, 该属化石在我国最老见于上新世地层^[39], 在第四纪黄土-古土壤序列中常见^[10], 在间冰期古土壤层和间冰段弱发育古土壤层中含量比较丰富^[40]。后来的研究发现, 该属包括了在时代上更加古老的种类, 在中新世约13Ma的暖湿时期就已出现, 晚中新世-第四纪以来, 逐渐分化出更多的种类^[41], 直到现今仍然是黄土高

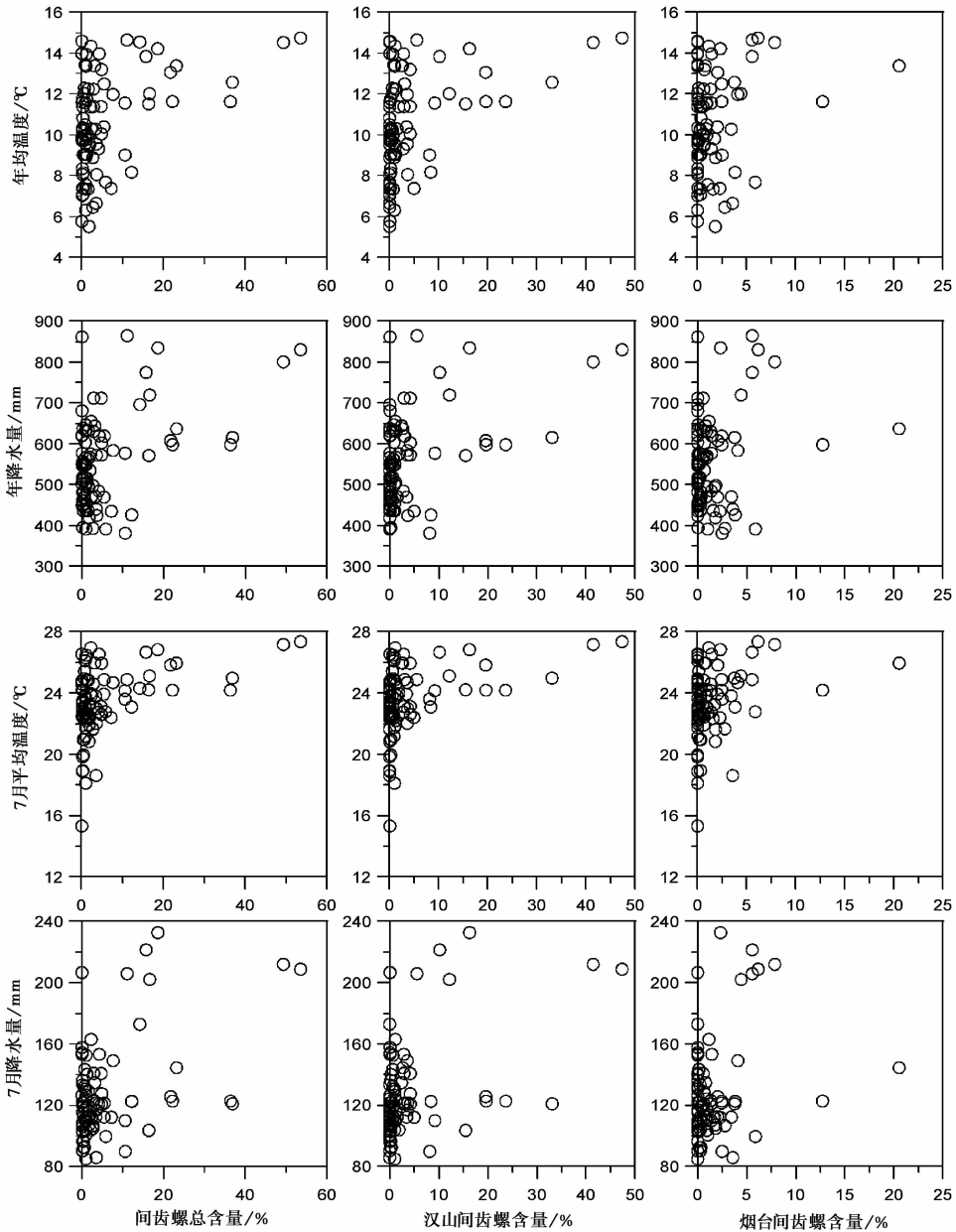


图4 黄土高原及周边地区间齿螺(*Metodontia*)种类含量变化与气候参数的关系

Fig. 4 Relation of climate parameters to the variation in percentage of land snail species of genus *Metodontia* from the Chinese Loess Plateau and adjacent regions

原地区常见的种类。不论现生种还是化石种,汉山间齿螺和烟台间齿螺都是该属常见种类的代表^[7,10,12-14,16,17,19,26,27,39],本文的数量分布研究进一步表明这两个种类是该属的优势种。

在地理空间分布上,前人定性地给出了间齿螺不同种类的地理分布^[7,12,27],本文给出了间齿螺种类的数量分布。比较地理分布和数量分布可以发现,本研究结果在支持间齿螺地理分布的同时,也揭示出有些种类,尤其是优势种类,在地理分布上有不同的数量分布。前人研究表明文县间齿螺主要

分布在甘肃南部^[7,27],与本文的研究结果一致。狭长间齿螺主要分布在黄土高原内部,如山西、陕西、甘肃等省^[7,12,27];本研究表明,除上述地区外,在河南西部也有分布,但数量上很低。优势种汉山间齿螺和烟台间齿螺主要分布于黄土高原及周边省份以及长江流域^[7,12,27];本研究表明,这两个种类在整个黄土高原及其东南部都有分布,但在数量分布上具有显著的区域差异,汉山间齿螺比较丰富的出现(含量大于20%)是在黄土高原东南部及其以东地区(36°N以南,110°E以东),在我国西部和北

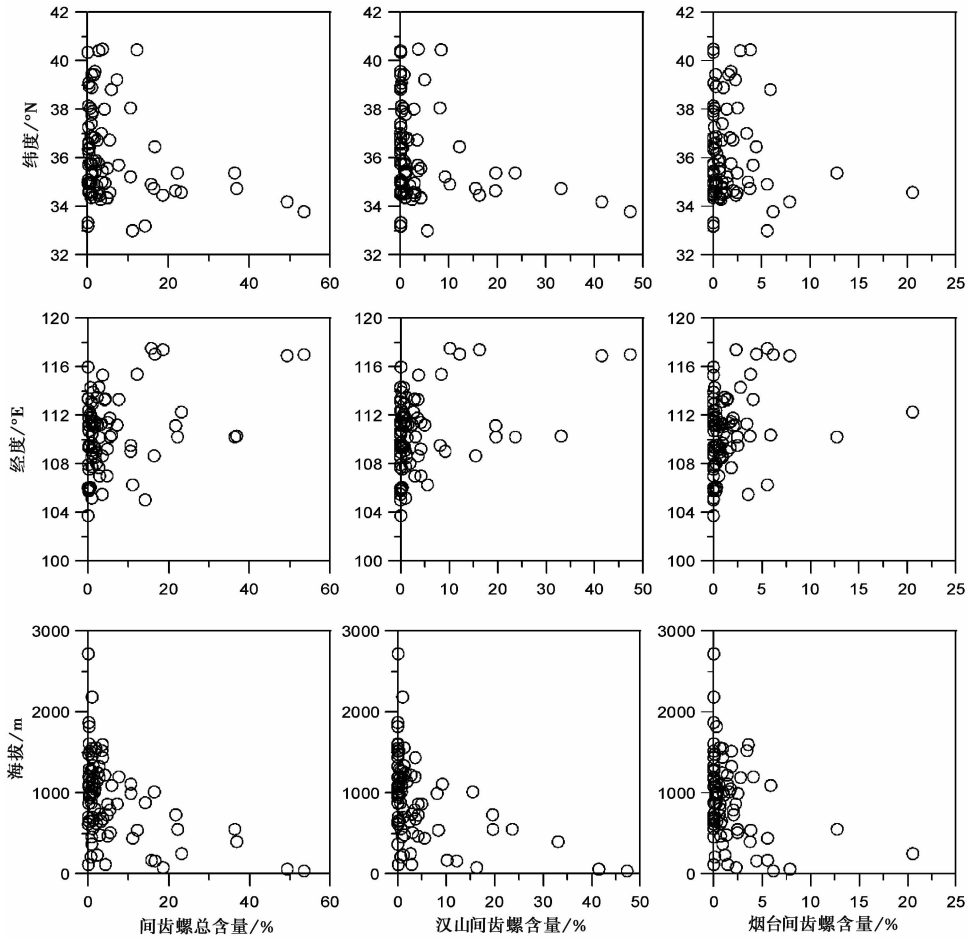


图5 黄土高原及周边地区间齿螺 (*Metodontia*) 种类含量变化与纬度、经度和海拔的关系

Fig. 5 Relation of latitude, longitude and altitude to the variation in percentage of land snail species of genus *Metodontia* from the Chinese Loess Plateau and adjacent regions

表1 不同校正模型的误差估计*

Table 1 Error estimates of different calibration methods (bold text denotes finally used models)

参数	模型	均方根误差 (RMSE)	R^2	Boot_ R^2	推导误差 (RMSEP)
年均温度	WA_Inv	1.64	0.66	0.597	1.81
	WA_Cla	2.02	0.66	0.599	2.08
	WATOL_Inv	1.52	0.70	0.628	1.81
	WATOL_Cla	1.82	0.70	0.629	1.99
年降水量	WA_Inv	74.30	0.81	0.758	86.49
	WA_Cla	82.65	0.81	0.760	90.87
	WATOL_Inv	76.08	0.80	0.749	94.61
	WATOL_Cla	85.13	0.80	0.750	97.10
7月平均温度	WA_Inv	1.68	0.56	0.507	1.82
	WA_Cla	2.25	0.56	0.509	2.29
	WATOL_Inv	1.57	0.62	0.566	1.76
	WATOL_Cla	1.99	0.62	0.568	2.03
7月降水量	WA_Inv	17.85	0.67	0.587	20.35
	WA_Cla	21.88	0.67	0.589	22.89
	WATOL_Inv	17.22	0.69	0.597	21.13
	WATOL_Cla	20.75	0.69	0.599	23.10

* 黑体为最终采用的结果

部没有发现,这与前人的研究结果^[7,12]一致,但是我们的结果也显示,在长江中下游地区没有间齿螺分布,这与早期的研究结果^[7,12]有不同之处,但与近年来的调查结果^[28]具有一致性。近年来的蜗牛分布调查显示,位于长江以南的浙江省境内没有发现间齿螺^[28],似乎表明间齿螺分布的南界可能不会到达长江以南,至少在这些地区不是优势种。当然,更大空间覆盖范围的样点调查和研究,会对间齿螺的数量分布给出更明确的答案。

定量结果显示了汉山间齿螺和烟台间齿螺分布的年均温、年降水量、7月平均温度和降水量的最适区域,其推导误差 (RMSEP) 分别为 1.99℃、90.87mm、2.03℃、23.10mm (见表1),占各气候参数实测值梯度的 13.1%、6.4%、13.4% 和 12.3%。从实测值和推导值的相关系数和推导误差来看,间齿螺的分布与降水量参数的关系比与温度参数的关系好,这与我们通常观察到的蜗牛常在湿度相对较大的夜间和雨后开始活动是一致的。但是

表2 汉山间齿螺和烟台间齿螺的温度和降水量最适范围

Table 2 Optimum ranges of temperature and precipitation for *Metodontia huaiensis* and *Metodontia yantaiensis*

间齿螺种类	年均温度/°C			年降水量/mm			7月平均温度/°C			7月降水量/mm		
	最佳值	忍耐值	最适区	最佳值	忍耐值	最适区	最佳值	忍耐值	最适区	最佳值	忍耐值	最适区
汉山间齿螺	12.1	2.0	10.2~14.1	660	135	530~800	25.3	1.7	23.6~27.0	150	45	100~200
烟台间齿螺	11.4	2.6	8.9~14.0	610	140	470~750	24.5	2.0	22.6~26.5	135	36	100~170

图4显示,汉山间齿螺不只在7月降水量210mm左右、也在120mm左右的地区有比较高的含量(最高含量大于20%);而烟台间齿螺最高含量只出现在7月降水量约140mm的地区。不同间齿螺种类对降水适应的差异性体现了个体生态学特点,可能与不同间齿螺种类的生理活动和生长季节有关,具体原因需要通过野外和实验观察进一步证明。

数量分布和定量结果都显示,间齿螺的分布有其最适宜的气候参数范围。例如,汉山间齿螺最适宜的年均温度区间是10.2~14.1°C,在年均温大于15°C或者小于5°C的地区基本上没有分布。分析认为这主要是蜗牛生态习性决定的,采样因素是次要的。众所周知,蜗牛是变温动物,体温随环境温度的变化而变化;蜗牛迁移能力极弱,难以主动选择适宜的环境,对环境的适应属于被动适应,所以蜗牛对气候变化极其敏感,蜗牛的生长活动要求有合适的温度和湿度范围,过高或过低的气候条件将导致蜗牛生物无法生存^[4,5,7,8]。

生态幅与生物的分布有密切关系^[2,3]。定量估算的结果显示,烟台间齿螺比汉山间齿螺的年均温和年降水量生态幅最适区域要宽一些,这与烟台间齿螺比汉山间齿螺具有更广的地理分布^[7,12,27]是一致的。

如前所述,研究生态幅的方法包括了实验观察、野外观察和定量估算。定量估算要求样品要充分覆盖物种的分布范围。前人研究显示,我国间齿螺种类分布的最南端可以到达湖南和湖北省境内,尽管没有数量分布数据^[7,12,27],我们此次只在湖北最北部采集了样品,没有发现间齿螺,结合浙江境内也没有发现间齿螺分布的调查结果^[28],似乎可以认为间齿螺在湖南和湖北以及长江以南没有分布,至少不是优势种类,这种情况对定量估算的结果影响不大;但如果间齿螺在湖北、湖南确有分布且含量很高,由于采样的范围不足而没有反映出来,则我们的估算结果会偏低。今后需要进一步扩大采样范围到长江以南地区来核实。另外,多种方法相互印证也有利于弥补各方法的不足,获得可靠的结果,开展间齿螺种类生长活动的实验观察和野外观察是我们亟须进行的重要研究工作之一。

众多研究表明,蜗牛对环境变化响应敏感,遵循单峰响应的生态学原理^[4,5,7,8,16,22],对生态因子的响应有最适点、最适区域、适宜区域和限制区域,生态因子变化超出了限制区域,则会导致死亡,但不同种类的生态因子耐受范围是不同的。本文给出的是间齿螺两个优势种类最适宜生长的年均温度和年降水量的范围,并不意味着超出这个范围,间齿螺就会停止生长甚至死亡。只有当生态因子超出限制区域时,蜗牛才可能会死亡。

我国陆生蜗牛的研究,过去很少给出数量分布和定量估算,主要根据现生种的地理分布和生态调查,将间齿螺作为暖湿种类的代表,作为夏季风的代用指标,重建第四纪夏季风气候变化历史^[10,11,13-25]。本研究的结果,从定量的角度支持了过去的生态调查工作,并且给出了间齿螺优势种的数量分布及其空间差异,估算了生态因子最适区,在地理分布上细化到经度、纬度和海拔,弥补了过去主要以行政区域来描述的不足。应该说我们在这方面的的工作还是尝试性的初步工作,今后的工作应该不只局限在一个属种上,应该尽可能多地揭示更多种类的生态幅,不只是揭示生态因子最适区域,还应该揭示出生态因子适宜区域和限制区域,为更好地开展蜗牛古环境重建和生物多样性保护研究提供基础的生态数据。

4 结论

间齿螺是我国陆生蜗牛的常见属。通过对黄土高原及周边地区356个表土蜗牛组合的系统研究,获得了间齿螺种类的数量分布特点,表明汉山间齿螺和烟台间齿螺是该属的两个优势种;运用加权平均方法定量估算了汉山间齿螺和烟台间齿螺的温度和降水量最适范围,总结如下:

(1)在研究区内,含量大于20%的间齿螺主要分布在年均温大于11°C、年降水量550~850mm的地区;含量低于10%的间齿螺在年均温5~15°C、年降水量380~700mm的地点都有分布;在年均温低于5°C、年降水量低于380mm的地区,基本上没有间齿螺生长。

(2)在地理分布上,含量大于20%的间齿螺主要分布在36°N以南,110°E以东,并且随纬度增加或经度减少而减少;含量小于10%的间齿螺分布在33.0°~40.5°N,103.7°~117.5°E区域内。间齿螺含量随海拔升高而减少,含量大于20%的样品主要分布在海拔750m以下;含量小于10%的样品在海拔2000m以下都有分布;海拔2000m以上,间齿螺只零星出现且含量极低。

(3)在我们的调查区域内,汉山间齿螺和烟台间齿螺年均温度最适范围分别为10.2~14.1℃左右和8.9~14.0℃左右(实测值与推导值 $R^2=0.70$,推导误差RMSEP=1.99),年降水量最适范围分别为530~800mm左右和470~750mm左右($R^2=0.81$,RMSEP=90.87)。7月平均温度分别为23.6~27.0℃左右和22.6~26.5℃左右($R^2=0.62$,RMSEP=2.03),7月降水量最适范围分别为100~200mm左右和100~170mm左右($R^2=0.69$,RMSEP=23.10)。

本研究给出了间齿螺优势种的数量分布,估算了生态因子最适区域,在地理分布上细化到经度、纬度和海拔,从量化的角度支持了过去的生态调查工作,也揭示出数量分布的空间差异,弥补了过去主要以行政区域来描述的不足。今后的工作需要进一步扩大大样点分布区域,揭示更多蜗牛种类的生态幅,为蜗牛古环境重建和生物多样性保护研究提供更多依据。

致谢 旺罗、裴云鹏、徐德克、吴海斌、彭淑贞、葛俊逸、左昕昕、汪道京、张健平等参加了部分样品的采集工作,谨致谢忱!

参考文献 (References)

- Shelford V E. Animal Communities in Temperate America. Chicago: University of Chicago Press, 1913. 1~368
- 武吉华,张 绅,江 源等.植物地理学(第四版).北京:高等教育出版社,2004. 1~382
Wu Jihua, Zhang Shen, Jiang Yuan *et al.* Plant Geography (4th Edition). Beijing: Higher Education Press, 2004. 1~382
- 孙儒泳.动物生态学原理(第三版).北京:北京师范大学出版社,2001. 1~636
Sun Ruyong. Principles of Animal Ecology (3rd Edition). Beijing: Beijing Normal University Press, 2001. 1~636
- 徐文华,周加春,张 粤等.温湿度对同型巴蜗牛的影响效应.江苏农业学报,2002,18(2): 99~102
Xu Wenhua, Zhou Jiachun, Zhang E *et al.* Effects of temperature and humidity on *Bradybaena similaris*. *Jiangsu Journal of Agriculture Science*, 2002, 18(2): 99~102

- 何铁海,徐佩娟,钱剑锐等.温湿度对灰尖巴蜗牛生存的影响.长江蔬菜,2008,(2): 54~55
He Tieshai, Xu Peijuan, Qian Jianrui *et al.* Effects of temperature and humidity on *Bradybaena ravida*. *Journal of Changjiang Vegetables*, 2008, (2): 54~55
- Goodfriend G A. The use of land snail shells in paleoenvironmental reconstruction. *Quaternary Science Reviews*, 1992, 11(6): 665~685
- 陈德牛,张国庆.中国动物志(无脊椎动物,第三十七卷)(软体动物门:腹足纲:巴蜗牛科).北京:科学出版社,2004. 1~482
Chen Deniu, Zhang Guoqing. Fauna Sinica (Invertebrata vol. 37) (Mollusca: Gastropoda: Stylommatophora: Bradybaenidae). Beijing: Science Press, 2004. 1~482
- 湛孝东,王克霞,李朝品等.安徽淮南地区江西巴蜗牛生态的初步观察.热带病与寄生虫学,2006,4(2): 107~108
Zhan Xiaodong, Wang Kexia, Li Chaopin *et al.* Primary observation on the ecology of *Bradybaena jiangsinensis* from Huainan, Anhui Province. *Journal of Tropical Diseases and Parasitology*, 2006, 4(2): 107~108
- Lu H Y, Wu N Q, Liu K B *et al.* Modern pollen distributions in Qinghai-Tibetan Plateau and the development of transfer functions for reconstructing Holocene environmental changes. *Quaternary Science Reviews*, 2011, 30(7~8): 947~966
- 刘东生等.黄土与环境.北京:科学出版社,1985. 1~481
Liu Tungsheng *et al.* Loess and the Environment. Beijing: Science Press, 1985. 1~481
- 陈德牛,卢滨涛,安芷生.黄土地层中蜗牛化石组合及其意义.见:中国第四纪研究委员会编.第三届全国第四纪学术会议论文集.北京:科学出版社,1982. 7~15
Chen Deniu, Lu Yanchou, An Zhisheng. Snail assemblages in loess strata and their environmental implication. In: Chinese Association for Quaternary Research ed. Proceedings of the 3rd National Quaternary Conference of China. Beijing: Science Press, 1982. 7~15
- 陈德牛,高家祥编.中国经济动物志-陆生软体动物.北京:科学出版社,1987. 1~186
Chen Deniu, Gao Jiayang eds. Economic Fauna Sinica of China: Terrestrial Mollusca. Beijing: Science Press, 1987. 1~186
- 吴乃琴,吕厚远,陈德牛等.陕西渭南晚冰期时的环境与气候——蜗牛化石的证据.第四纪研究,1995,(2): 139~149
Wu Naiqin, Lü Houyuan, Chen Deniu *et al.* Late Glaciation paleoenvironment in Weinan, Shaanxi: Evidence based on snail fossils. *Quaternary Sciences*, 1995, (2): 139~149
- 吴乃琴, Rousseau D D, 刘东生.110ka 来洛川黄土层中蜗牛化石记录与环境因子分析.中国科学(D辑),1996,26(5): 405~410
Wu Naiqin, Rousseau D D, Liu Tungsheng. Land mollusk records from the Luochuan loess sequence and their paleoenvironmental significance. *Science in China (Series D)*, 1996, 39(5): 494~502
- 吴乃琴.蜗牛化石在第四纪古环境研究中的应用.见:刘嘉麒,袁宝印主编.中国第四纪地质与环境.北京:海洋出版社,1997. 373~382
Wu Naiqin. Terrestrial mollusks and their application in Quaternary

- paleoenvironment. In Liu Jiaqi, Yuan Baoyin eds. *China Quaternary Geology and Environment*. Beijing: China Ocean Press, 1997. 373~382
- 16 Rousseau D D, Wu N Q. A new molluscan record of the monsoon variability over the past 130 000 yr in the Luochuan loess sequence, China. *Geology*, 1997, **25**(3): 275~278
- 17 Rousseau D D, Wu N Q. Mollusk record of monsoon variability during the L2~S2 cycle in the Luochuan loess sequence, China. *Quaternary Research*, 1999, **52**(3): 286~292
- 18 吴乃琴, Rousseau D D, 刘东生. 末次冰期晚期黄土蜗牛化石记录的气候不稳定性. *科学通报*, 1998, **43**(15): 1654~1657
Wu Naiqin, Rousseau D D, Liu Tungsheng. Climate instability recorded by mollusk assemblages from the Late Glacial loess deposits in China. *Chinese Science Bulletin*, 1999, **44**(13): 1238~1242
- 19 吴乃琴, Rousseau D D, 刘秀平. 25 万年来黄土蜗牛的生态演替对地球轨道变化的响应. *科学通报*, 2000, **45**(7): 765~770
Wu Naiqin, Rousseau D D, Liu Xiuping. Response of mollusk assemblages from the Luochuan loess section to orbital forcing since the last 250ka. *Chinese Science Bulletin*, 2000, **45**(17): 1617~1622
- 20 Wu N Q, Rousseau D D, Liu T S *et al.* Orbital forcing of terrestrial mollusks and climatic changes from the Loess Plateau of China during the past 350ka. *Journal of Geophysical Research*, 2001, **106**(D17): 20045~20054
- 21 吴乃琴, 裴云鹏, 吕厚远等. 黄土高原 35 万年来冬、夏季风变化周期的差异——陆生蜗牛化石的证据. *第四纪研究*, 2001, **21**(6): 540~550
Wu Naiqin, Pei Yunpeng, Lü Houyuan *et al.* Orbital forcing of East Asian summer and winter monsoon variations in the past 350000 years. *Quaternary Sciences*, 2001, **21**(6): 540~550
- 22 Wu N Q, Liu T S, Liu X P *et al.* Mollusk record of millennia climate variability in the Loess Plateau during the Last Glacial Maximum. *Boreas*, 2002, **31**(1): 20~27
- 23 吴乃琴, 刘秀平, 顾兆炎等. 末次盛冰期黄土高原蜗牛化石记录的气候快速变化及其影响机制. *第四纪研究*, 2002, **22**(3): 283~291
Wu Naiqin, Liu Xiuping, Gu Zhaoyan *et al.* Rapid climate variability recorded by mollusk species on the Loess Plateau during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Sciences*, 2002, **22**(3): 283~291
- 24 Wu N Q, Chen X Y, Rousseau D D *et al.* Climatic conditions recorded by terrestrial mollusc assemblages in the Chinese Loess Plateau during Marine Oxygen Isotope Stages 12~10. *Quaternary Science Reviews*, 2007, **26**(13~14): 1884~1896
- 25 Wu N Q, Pei Y P, Lu H Y *et al.* Marked ecological shifts during 6.2~2.4Ma revealed by a terrestrial molluscan record from the Chinese Red Clay Formation and implication for palaeoclimatic evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2006, **233**(3~4): 287~299
- 26 Yen T C. Die Chinesischen land-und Süßwasser Gastropoden des natur-museums senckenberg. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 1939, **444**: 1~235
- 27 王洪建, 陈德牛. 中国重要地区陆生贝类. 兰州: 甘肃科学技术出版社, 2011. 1~527
- Wang Hongjian, Chen Deniu. *Terrestrial Mollusca of Important Region from China*. Lanzhou: Gansu Science and Technology Press, 2011. 1~527
- 28 钱周兴. 浙江农田贝类. 杭州: 杭州出版社, 2008. 1~425
Qian Zhouxing. *Farmland Molluscs from Zhejiang Province, China*. Hangzhou: Hangzhou Press, 2008. 1~425
- 29 钱周兴, 周卫川. 中国常见陆生贝类图鉴. 杭州: 浙江人民美术出版社, 2014. 1~228
Qian Zhouxing, Zhou Weichuan. *Illustrated Handbook of Common Terrestrial Mollusks in China*. Hangzhou: Zhejiang People's Fine Art Publishing House, 2014. 1~228
- 30 吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980. 1~1275
Wu Zhengyi. *Vegetation of China*. Beijing: Science Press, 1980. 1~1275
- 31 Kerney M P, Cameron R A D. *Land Snails of Britain and North-west Europe*. London: Harper Collins Publishers, 1979. 1~288
- 32 Sysoev A, Schileyko A. *Land Snails and Slugs of Russia and Adjacent Countries*. Sofia-Moscow: Pensoft, 2009. 1~312
- 33 林忠辉, 莫兴国, 李宏轩等. 中国陆地区域气象要素的空间插值. *地理学报*, 2002, **57**(1): 47~56
Lin Zhonghui, Mo Xingguo, Li Hongxuan *et al.* Comparison of three spatial interpolation methods for climate variables in China. *Acta Geographica Sinica*, 2002, **57**(1): 47~56
- 34 Birks H J B, Line J M, Juggins S *et al.* Diatoms and pH reconstruction. *Philosophical Transactions of Royal Society*, 1990, **B327**: 263~278
- 35 Welter-Schultes F. *European Non-marine Molluscs, A Guide for Species Identification*. Gottingen: Planet Poster Editions, 2012. 1~679
- 36 Pilsbry H A. *Land Mollusca of North America*. Pennsylvania: Wickersham Printing Company, 1939~1948. 1~1113
- 37 Rousseau D D. Paleoclimatology of the Achenheim series (middle and upper Pleistocene, Alsace, France). A malacological analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1987, **59**: 293~314
- 38 Rossignol J, Moine O, Rousseau D D. The Buzzard's Roost and Eustis mollusc sequences: Comparison between the paleoenvironments of two sites in the Wisconsinan loess of Nebraska, USA. *Boreas*, 2004, **33**(2): 145~154
- 39 余汶, 王惠基, 李子舜. 中国的腹足类化石(中国各门类化石). 北京: 科学出版社, 1963. 1~361
Yu Wen, Wang Huiji, Li Zishun. *Gastropod Fossils in China*. Beijing: Science Press, 1963. 1~361
- 40 吴乃琴, 李丰江. 陆生蜗牛化石与中国黄土古环境研究. *第四纪研究*, 2008, **28**(5): 831~840
Wu Naiqin, Li Fengjiang. Terrestrial mollusk fossils from Chinese loess sequence and their paleoenvironmental significance. *Quaternary Sciences*, 2008, **28**(5): 831~840
- 41 李丰江, 吴乃琴, Rousseau D D. 黄土高原秦安中新世黄土-古土壤序列的蜗牛化石初步研究. *中国科学(D辑)*, 2006, **36**(5): 438~444
Li Fengjiang, Wu Naiqin, Rousseau D D. Preliminary study of mollusk fossils in the Qin'an Miocene loess-soil sequence in western Chinese Loess Plateau. *Science in China (Series D)*, 2006, **49**(7): 724~730

QUANTITATIVE DISTRIBUTION AND CALCULATION OF ECOLOGICAL AMPLITUDE OF LAND SNAIL *Metodontia* IN THE CHINESE LOESS PLATEAU AND ADJACENT REGIONS

Li Fengjiang^① Wu Naiqin^① Dong Yajie^{①②} Lü Houyuan^{①③} Chen Xiaoyun^④
Zhang Dan^{①②} Zhang Yueting^{①②} Huang Linpei^⑤ Wu Bin^⑥

(^①Key Laboratory of Cenozoic Geology and Environment, Institute of Geology and Geophysics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029; ^②University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; ^③Center for Excellence in Tibetan Plateau Earth Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101; ^④Geological Museum of China, Beijing 100034; ^⑤Key Laboratory of Plateau Lake Ecology and Global Change, College of Tourism and Geography Science, Yunnan Normal University, Kunming 650500; ^⑥State Key Laboratory of Environmental Criteria and Risk Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012)

Abstract

Metodontia genus is among the common modern and fossil land snails in the Chinese Loess Plateau and adjacent regions. *Metodontia huaiensis* and *Metodontia yantaiensis* are the two most common species of *Metodontia*. Up to now, classification and geographical distribution of *Metodontia* have made significant progress, providing crucial knowledge for using *Metodontia* taxon as warm and moist species to decipher paleoclimatic changes. However, little is known about quantitative distribution and ecological amplitude of *Metodontia*, which makes it almost impossible to understand deeply or quantitatively paleoclimatic changes recorded by *Metodontia*.

Here, land snail assemblages are collected from surface soil samples at 356 sites covering the Loess Plateau and adjacent regions, ranging in latitude from 29.75°N to 43.70°N and in longitude from 98.23°E to 120.34°E. Modern climatic data of the sampling sites are obtained by spatial interpolation on the 40-year averaged meteorological data from a database consisting of more than 700 meteorological stations that is maintained by the China Meteorological Administration (CMA). Four climate parameters are chosen. Mean annual temperature (MAT) of the studied region spans from ca.1.2°C to 16.4°C, mean annual precipitation (MAP) from ca.210mm to 1630mm, July average temperature from ca.12.8°C to 28.0°C, and July precipitation from ca.45mm to 233mm. In this paper, quantitative distributions of the dominant species of *Metodontia* and their relations to climate, latitude, longitude and altitude are reported and the optimum ranges of MAT, MAP, July average temperature and July precipitation for *Metodontia huaiensis* and *Metodontia yantaiensis* are quantitatively reconstructed using 4 weighted averaging (WA) models, including an inverse-deshrinking WA model, a classical-deshrinking WA model, an inverse-deshrinking tolerance downweighted WA model and a classical-deshrinking tolerance downweighted WA model.

Results show that among all the 356 samples, 13 samples do not yield any snail, but 87 samples yield 2131 *Metodontia* individuals, which are identified as *Metodontia huaiensis*, *Metodontia yantaiensis*, *Metodontia beresowskii*, *Metodontia* cf. *huaiensis*, *Metodontia wenxianensis*, *Metodontia* sp., and *Metodontia?* sp.2. In the studied region, *Metodontia* with abundance more than 20% occur mainly in the region of MAT higher than 11°C and MAP between 550mm and 850mm, the region to the south of 36°N and to the east of 110°E, and regions with altitude below 750m above sea level. *Metodontia* with abundance less than 10% occur on conditions of MAT between 5°C and 15°C, MAP between 380mm and 700mm, mainly in the regions of latitudes from 33.0°N to 40.5°N, longitudes from 103.7°E to 117.5°E, and altitude below 2000m above sea level. Almost no *Metodontia* is observed in the regions of MAT below 5°C, MAP below 380mm, and altitude higher than 2000m above sea level. The calculated optimum MAT ($R^2 = 0.70$, RMSEP = 1.99) is 10.2 ~ 14.1°C for *Metodontia huaiensis* and 8.9 ~ 14.0°C for *Metodontia yantaiensis*; the calculated optimum MAP ($R^2 = 0.81$, RMSEP = 90.87) is 530 ~ 800mm for *Metodontia huaiensis* and 470 ~ 750mm for *Metodontia yantaiensis*. These results are useful for studies of *Metodontia*-based paleoclimate and land snail diversity.

Key words terrestrial mollusk, ecology, *Metodontia*, ecological amplitude, quantitative reconstruction, loess, Chinese Loess Plateau