



# 区域变动尺度上不同生境类型及环境因子对西双版纳蝴蝶多样性的影响

张翔<sup>1,2</sup>, 高舒桐<sup>1</sup>, 卢志兴<sup>1,3,\*</sup>, 陈又清<sup>1,3,\*</sup>

(1. 中国林业科学研究院高原林业研究所, 昆明 650224; 2. 南京林业大学, 南京 210037;  
3. 国家林业和草原局资源昆虫培育与利用重点实验室, 昆明 650224)

**摘要:**【目的】生境类型和环境因子对物种分布和维持具有重要的影响。本研究通过分析不同生境类型对蝴蝶群落多样性及其群落结构影响的差异,以及环境因子对蝴蝶物种丰富度和多度的影响,为区域变动尺度蝴蝶多样性维持机制的研究奠定基础。【方法】于2019年8月和10月,在西双版纳地区采用样线法,调查了天然林、次生林、复合生境、人工林和农田5种生境中蝴蝶的物种,分析了蝴蝶群落多样性、群落结构相似性及物种丰富度和多度与环境因子的关系。【结果】2019年从西双版纳共采集蝴蝶2226头,隶属于11科98属175种,在西双版纳州级尺度上蝴蝶物种丰富度高于县域尺度。在西双版纳州级尺度上,蝴蝶的物种丰富度和多度在5种生境间存在显著差异,而在县域尺度上,物种丰富度、多度和Chao 1物种丰富度估计值没有一致性规律。群落结构相似性结果显示,在西双版纳州级尺度上,蝴蝶群落结构在不同生境类型间存在极显著差异,在县域尺度上,仅勐腊区域蝴蝶群落结构在不同生境类型间存在显著差异。蝴蝶物种丰富度和多度不仅受到生境类型的影响,还受到温度、年均降水和海拔的影响。【结论】本研究结果表明,在区域变动尺度上,生境类型对西双版纳蝴蝶的多样性的影响较大,而温度、年均降水和海拔是维持蝴蝶物种多样性的重要因素。这些发现对当前人类导致的生境丧失和气候变化时代生物多样性的保护具有重要意义。

**关键词:**区域变动尺度; 生境类型; 蝴蝶; 多样性; 群落结构; 环境因子; 西双版纳

**中图分类号:** Q968   **文献标识码:** A   **文章编号:** 0454-6296(2022)01-0073-11

## Effects of different habitat types and environmental factors on butterfly diversity in Xishuangbanna, southwestern China on varying regional scale

ZHANG Xiang<sup>1,2</sup>, GAO Shu-Tong<sup>1</sup>, LU Zhi-Xing<sup>1,3,\*</sup>, CHEN You-Qing<sup>1,3,\*</sup> (1. Institute of Highland Forest Science, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China; 2. Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 3. Key Laboratory of Breeding and Utilization of Resource Insects of National Forestry and Grassland Administration, Kunming 650224, China)

**Abstract:**【Aim】Habitat types and environmental factors have an important effect on species distribution and maintenance. In this study, the effects of different habitat types on butterfly community diversity and community structure, as well as the effects of environmental factors on butterfly species richness and abundance, were analyzed to lay a foundation for the study on the maintenance mechanism of butterfly diversity on varying regional scale.【Methods】In August and October 2019, we investigated the species of

基金项目:生态环境部生物多样性调查、观测和评估项目(2019–2023)

作者简介: 张翔,1993年1月生,云南昆明人,博士研究生,研究方向为昆虫生态学, E-mail: m18213456905@163.com

\* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: cyqcaf@126.com; luzhixing@caf.ac.cn

收稿日期 Received: 2021-04-08; 接受日期 Accepted: 2021-07-07

butterflies in five habitats including natural forest, secondary forest, complex habitat, artificial forest and farmland, by using the transect-line method in Xishuangbanna area, Yunnan, southwestern China, and analyzed the diversity of butterfly communities, community structure similarity and the relationship of species richness and abundance with environmental factors. 【Results】A total of 2 226 butterflies were collected in Xishuangbanna in 2019, belonging to 175 species, 98 genera, and 11 families. The species richness of butterflies on Xishuangbanna prefecture-level scale was higher than that in county scale. On Xishuangbanna prefecture-level scale, there were significant differences in the species richness and abundance of butterflies among the five habitats, while on county scale, the species richness, abundance, and Chao 1 species richness estimate values showed no consistent rule. The similarity results of the community structure showed that there were extremely significant differences in the community structure of butterflies on Xishuangbanna prefecture-level scale among different habitat types. On county scale, only the butterfly community structure in Mengla was significantly different among different habitat types. This study also revealed that butterfly species richness and abundance were affected not only by habitat types, but also by temperature, average annual precipitation and altitude. 【Conclusion】These results suggest that habitat types have a greater impact on the diversity of butterflies in Xishuangbanna, while temperature, average annual precipitation and altitude are important factors of maintaining the diversity of butterfly species on varying regional scales. These findings have important implications for biodiversity conservation in the current era of human-induced habitat loss and climate change.

**Key words:** Varying regional scale; habitat types; butterfly; diversity; community structure; environmental factor; Xishuangbanna

生境类型和生境质量的变化对生物多样性的影  
响是保护生物学的热点和难点问题(Filgueiras et al., 2016; Gray et al., 2016; Cambui et al., 2017; De Dominicis et al., 2017; Decaëns et al., 2018; Zhao and Reddy, 2019)。生境类型和生境质量对生物多样性的影响主要取决于尺度的大小,理解不同空间尺度下物种如何响应生境类型变化,以及环境因子如何影响物种的维持机制是保护生物多样性的关键(Karger et al., 2011; Broughton et al., 2014; Botham et al., 2015; Rowe et al., 2015)。在局域尺度上,昆虫多样性与植物多样性密切相关,如植物多样性较低的草地和农田会减少昆虫物种丰富度和密度(Gámez-Virués et al., 2015; Chisté et al., 2016; Mangels et al., 2017; Habel et al., 2019a, 2019b)。在区域尺度上,生境类型变化导致的生境丧失和破碎化(Haddad et al., 2015),会影响景观连通性和昆虫种群之间的基因流动和扩散,造成局部物种灭绝(Habel and Schmitt, 2018)和一些特化物种的丧失(Keinath et al., 2017; Habel and Schmitt, 2018)。

蝴蝶独特的生物学和生态学特性是研究生境类型变化和环境因子对生物多样性影响的理想材料(Hambler and Speight, 2004; Freitas et al., 2014; Lee et al., 2014; Fordyce and Devries, 2016)。在局

域尺度上,蝴蝶多样性与本地植物多样性呈正相关(Soga et al., 2015),而在区域尺度上,蝴蝶多样性不仅与生境质量(森林覆盖面积)呈正相关,还与生境的连通性关系密切(Topp and Loos, 2019)。此外,一个地区的物种丰富度直接受其面积大小的影响,面积越大,物种丰富度越高(Bhatta et al., 2018),但目前关于区域变动尺度对蝴蝶物种多样性影响的研究相对较少。

生境类型和环境因子对物种分布和维持具有重要的影响(Tews et al., 2004; Driscoll et al., 2013)。生境类型主要是通过不同生境和人为干扰来影响蝴蝶群落结构和多样性,如有一定人为干扰的次生林中蝴蝶多样性高于人为干扰较大的人工林(Van Vu and Vu, 2014; Van Vu et al., 2015),说明森林和半自然生境对于蝴蝶多样性的保护非常重要(Munyuli, 2013)。而简化生境和景观对物种多样性(Nyafwono et al., 2014; Jonason et al., 2017)会产生负面影响,以农田为主的简化生境比以森林为主的复杂生境对蝴蝶多样性产生的负面影响更大(Öckinger et al., 2012)。气候因子会影响蝴蝶在空间和时间上的分布,温度、湿度和降雨量对蝴蝶物种丰富度具有重要作用(Acharya and Vijayan, 2015),蝴蝶多样性随着温度和湿度的增加而增加(Beirão

*et al.*, 2021), 而降雨量可能随着季节的变化对蝴蝶多样性造成不同的影响(洪雪萌等, 2018)。生境类型和海拔梯度对蝴蝶群落多样性影响的相关研究表明, 蝴蝶物种丰富度与海拔之间存在显著相关关系, 而与植被类型不存在显著相关关系 (Beirão *et al.*, 2021), 说明海拔对蝴蝶物种丰富度的维持具有一定影响。综上所述, 为了促进蝴蝶多样性的保护, 生境类型和环境因子对蝴蝶的影响需要更多在区域变动尺度上的理论支撑 (Smith *et al.*, 2011)。

云南西双版纳自治州属于中国生物多样性保护的关键地区和热点地区, 也是我国面积最大、生态系统保存较完整的热带雨林地区, 孕育了丰富的物种多样性(朱华等, 2015)。近年来, 西双版纳林地不断减少, 橡胶 *Hevea brasiliensis* 和茶 *Camellia sinensis* 的种植面积不断增加(刘晓娜等, 2014), 使该地区农业景观结构发生了变化, 并对生态系统造成了负面影响。

本研究调查区域包括西双版纳 3 个县市的 5 种生境(天然林、次生林、复合生境、人工林和农田), 旨在分析不同生境类型中蝴蝶群落多样性和群落结构的差异, 以及不同环境因子对蝴蝶物种丰富度和多度的影响, 探讨 1) 在区域变动尺度上, 蝴蝶群落如何响应生境类型变化? 不同生境类型对蝴蝶多样性的影响是否存在差异? 2) 在区域变动尺度上, 蝴蝶在不同生境类型的群落结构是否存在差异? 3) 哪些环境因子对蝴蝶物种丰富度和多度的影响起主要作用? 本研究将有助于我们更加全面地了解区域变动尺度对蝴蝶多样性的影响, 并为制定有针对性的保护措施和持续景观规划提供数据支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于云南西双版纳自治州, 与缅甸和老挝接壤, 全区总土地面积 19 120 km<sup>2</sup>, 下辖景洪市面积 6 867 km<sup>2</sup>、勐海县面积 5 511 km<sup>2</sup>、勐腊县面积 6 861 km<sup>2</sup>。西双版纳属北回归线以南热带湿润区(刘晓娜等, 2014)。全州各地年均温在 20℃ 以上, 年均降雨量在 1 500 ~ 2 000 mm。该地区热带经济作物主要有橡胶、茶叶、甘蔗 *Saccharum officinarum*, 粮食经济作物以水稻 *Oryza sativa*、旱稻、玉米 *Zea mays*、大豆 *Glycine max*、香蕉 *Musa nana* 等为主, 森林植被以热带雨林植物、热带季风雨林和亚热带季风常绿阔叶林为主(杜加强等, 2014), 土地利用类

型主要包括林地、橡胶林、茶园、水田、旱地等(刘晓娜等, 2012)。

### 1.2 样线设置及调查方法

于 2019 年 8 和 10 月采用样线法对西双版纳 3 县市的蝴蝶进行采样。本研究中, 西双版纳区域 ( $21^{\circ}08' \sim 22^{\circ}36'N$ ,  $99^{\circ}56' \sim 101^{\circ}50'E$ , 东西跨度 156 km、南北跨度 198 km, 将此调查区域记为 XSBN), 该区域中相同生境之间相对距离较远, 大部分距离在 15 km 以上。在景洪区域 ( $21^{\circ}59' \sim 22^{\circ}04'N$ ,  $100^{\circ}41' \sim 101^{\circ}00'E$ , 东西跨度 97 km、南北跨度 129 km, 将此调查区域记为 JH), 勐海区域 ( $21^{\circ}28' \sim 22^{\circ}28'N$ ,  $99^{\circ}56' \sim 100^{\circ}41'E$ , 东西跨度 72 km、南北跨度 113 km, 将此调查区域记为 MH), 勐腊区域 ( $21^{\circ}08' \sim 22^{\circ}25'N$ ,  $101^{\circ}06' \sim 101^{\circ}50'E$ , 东西跨度 75 km、南北跨度 139 km, 将此调查区域记为 ML), 该区域中相同生境之间相对距离较近, 大部分距离在 15 km 以内, 小部分距离在 5 ~ 10 km 范围内, 文中调查区域均以上述字母和数字组合代表。

调查前基于全面性、代表性、可达性原则, 将西双版纳地区地图规划为 10 km × 10 km 调查网格, 选择每个网格内的典型生境设置 1 ~ 2 条样线, 每次调查每个县市分别设置 40 条样线, 共 240 条样线, 部分样线间距小于 10 km。根据样线内的植被情况, 以乔木林占比、人工林占比和农田占比进行不同生境的划分(图 1)。最终确定 5 种生境: 天然林、次生林、复合生境、人工林和农田(表 1)。各生境中植被具体情况如下:(1)天然林: 森林类型多样, 植物种类极为复杂, 主要为多年生高大乔木, 如壳斗科 (Fagaceae)、樟科 (Lauraceae) 等, 受人为干扰较少。(2)次生林: 原始林受到人为干扰(采伐、放牧、农业活动等)后形成次生林, 在西双版纳地区分布广泛, 常见优势树种有山黄麻 *Trema orientalis*、白背桐 *Mallotus paniculatus*、中平树 *Macaranga denticulata* 等, 林缘多为入侵植物, 受干扰较大。(3)复合生境: 包含了天然林、次生林、人工林和农田中的生境类型。(4)人工林: 主要以橡胶树 *Hevea brasiliensis*、桉树 *Eucalyptus robusta*、杉木 *Cunninghamia lanceolata*、柚木 *Tectona grandis*、西南桦 *Betula alnoides* 等为主, 林下主要是棕叶狗尾草 *Setaria palmifolia*、飞机草 *Eupatorium odoratum*、紫茎泽兰 *Ageratina adenophora* 等草本植物。(5)农田: 以农田、旱地为主, 种植水稻、旱稻、玉米、大豆等农作物, 农田周边以一些禾本科 (Gramineae) 和菊科 (Compositae) 植物为主的灌草丛。

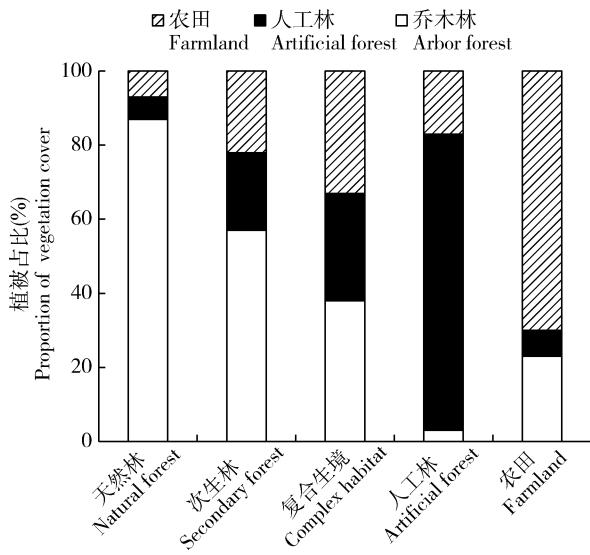


图1 基于样线植被占比不同生境划分图

Fig. 1 Division of different habitats based on the proportion of vegetation cover with transect line method

表1 2019年西双版纳不同类型生境蝴蝶采集样线数量

Table 1 Number of butterfly collection transect lines in different types of habitats in Xishuangbanna, Yunnan in 2019

生境类型 Habitat types	区域 Areas			
	XSBN	JH	MH	ML
天然林 Natural forest	30	10	9	11
次生林 Secondary forest	45	14	15	16
复合生境 Complex habitat	42	12	10	20
人工林 Artificial forest	62	27	10	25
农田 Farmland	29	6	19	4
合计 Total	208	69	63	76

XSBN: 西双版纳 Xishuangbanna; JH: 景洪 Jinghong; MH: 磨憨 Menghai; ML: 磨腊 Mengla. 下同 The same below.

每日于蝴蝶频繁活动的时间段 9:00–18:00 进行采集, 每条样线长 1 500 m, 宽约 15 m, 进行匀速网扫, 每条样线网扫次数不少于 500 次, 时间为 1 h。记录采集地点、样线编号、采集人、采集时间、植被类型、生境照片、GPS 信息、路径信息以及昆虫生态照。将采集的蝴蝶标本置于三角纸袋中, 带回实验室整理鉴定。根据形态分类方法, 利用《中国蝶类志》(周尧, 2000)、《西双版纳蝶类多样性》(陈明勇等, 2012) 进行分类鉴定, 对不能鉴定到种的标本, 以形态种进行区分统计。

### 1.3 数据分析

1.3.1 蝴蝶群落多样性比较: 通过所有样线中的物种丰富度、多度以及 Chao 1 物种丰富度估计值来度量区域变动尺度上不同生境类型蝴蝶多样性水平。

使用 R studio 版本 1.4.1106 中 car 包的 aov() 函数对数据进行单因素方差分析 (one-way ANOVA), 并通过 multcomp 包的 Tukey HSD() 函数进行事后检验, 比较区域变动尺度上不同生境类型之间蝴蝶多样性水平差异。数据分析结果通过 excel 制图。

1.3.2 蝴蝶群落结构相似性比较: 基于蝴蝶物种多度的主坐标典型分析 (canonical analysis of principal coordinates, CAP) 对区域变动尺度上不同生境类型蝴蝶群落进行降维排序, 使用相似性分析 (analysis of similarities, ANOSIM) 方法分析区域变动尺度上不同生境类型的蝴蝶群落结构相似性差异的显著程度, 使用统计软件 PRIMER v7 完成分析 (Anderson and Willis, 2003)。

1.3.3 蝴蝶多样性与生境类型及环境因子关系分析: 环境因子数据获取主要来源于各标准数据库, 通过调查样线经纬度信息, 获取相关数据库中对应的环境因子数据 (表 2) (Hijmans *et al.*, 2005) 使用泊松回归 (Poisson regression) 方法分析生境类型变化及各环境因子变量对蝴蝶物种丰富度和多度的影响的显著相关性。

## 2 结果

### 2.1 西双版纳不同生境类型蝴蝶群落多样性比较

2019 年 8 月和 10 月 2 次系统调查一共采集蝴蝶标本 2 226 个, 隶属于 11 科 98 属 175 种。在西双版纳州级尺度上, 共采集蝴蝶 175 种, 蝴蝶的物种丰富度 ( $P < 0.05$ ) 和多度 ( $P < 0.01$ ) 在 5 种生境间存在显著差异, 物种丰富度和多度均是在次生林最高, 在农田最低 (图 2: A)。在县域尺度上, 景洪区域共采集蝴蝶 110 种, 蝴蝶物种丰富度 ( $P < 0.01$ )、多度 ( $P < 0.01$ ) 和 Chao 1 物种丰富度估计值 ( $P < 0.01$ ) 在不同生境类型间均存在显著差异, 在次生林最高, 在人工林最低 (图 2: B); 磨海区域共采集蝴蝶 88 种, 在不同生境类型间不存在显著差异 ( $P > 0.05$ ) (图 2: C); 磨腊区域共采集蝴蝶 132 种, 只有多度在不同生境类型间存在显著差异 ( $P < 0.05$ ) (图 2: D)。

### 2.2 西双版纳不同生境类型蝴蝶群落结构相似性比较

在西双版纳州级尺度上, 蝴蝶群落结构在 5 种生境间存在极显著差异 (ANOSIM Global:  $R = 0.044$ ,  $P < 0.01$ ), 农田与天然林、次生林、人工林生境两两间存在极显著差异 ( $P < 0.01$ ) (图 3: A)。在

**表 2 生境类型和环境因子数据提取数据库**  
**Table 2 Habitat types and environmental factor data extraction database**

因子类型 Factor type	主要参数 Main parameters	来源 Source	描述 Description
非生物因子 Abiotic factors	年均温 Mean annual temperature, 极端高温 Extreme high temperature, 极端低温 Extreme low temperature, 最热季均温 Mean temperature of the hottest season, 年均降水 Average annual precipitation, 海拔 Elevation	WorldClimv1.4 ( <a href="http://www.worldclim.org">www.worldclim.org</a> )	基于历史气象数据, 使用 ANUSPILIN 插值法整合的国家和区域尺度气象数据集 National and regional meteorological data sets integrated using ANUSPILIN interpolation based on historical meteorological data
生物因子 Biological factors	Simpson 指数 Simpson index, Shannon 指数 Shannon index, Evenness 指数 Evenness index, 生境异质性指数 Habitat heterogeneity index	EarthEnv-Habitat ( <a href="http://www.earthenv.org/texture">http://www.earthenv.org/texture</a> )	对 MODIS 遥感数据进行处理得到的增强植被指数(EVI)开发获得的 1 km 分辨率陆地生态系统生境异质性数据集 A dataset of habitat heterogeneity in terrestrial ecosystems with a resolution of 1 km obtained from enhanced vegetation index (EVI) procured by processing MODIS remote sensing data
	乔木林比例 Proportion of arbor forests, 人工林比例 Proportion of artificial forests, 农田比例 Proportion of farmland	EarthEnv-Landcover ( <a href="http://www.earthenv.org/landcover">http://www.earthenv.org/landcover</a> )	

县域区域上,只有勐腊区域蝴蝶群落结构在不同生境类型间存在显著差异(ANOSIM Global:  $R = 0.052$ ,  $P < 0.05$ )(图3:D),勐海区蝴蝶群落结构在农田与天然林两两之间存在显著差异( $P < 0.05$ )(图3:C)。

### 2.3 西双版纳蝴蝶物种丰富度和多度与环境因子变量回归分析

**2.3.1 蝴蝶物种丰富度与环境因子变量回归分析:**西双版纳蝴蝶物种丰富度与环境因子变量泊松回归模型分析具有统计学意义( $\chi^2 = 211.32$ ,  $P < 0.01$ ),不同生境类型与蝴蝶物种丰富度均极显著相关( $P < 0.01$ )。在西双版纳州级尺度上,年均降水和Evenness指数对蝴蝶物种丰富度具有显著的正向影响,而极端低温、极端高温、最热季均温和海拔对蝴蝶物种丰富度有显著的负向影响。在县域尺度上,年均降水对景洪和勐海、Evenness指数对景洪和勐腊、最冷季均温对勐海和勐腊以及生境异质性指数对勐腊蝴蝶物种丰富度具有显著的正向影响,而年均温对勐海、极端高温对勐腊、极端低温对勐海和勐腊、最热季均温对景洪、海拔对景洪、勐海和勐腊以及Simpson指数对勐海蝴蝶物种丰富度有显著的负向影响(表3)。

**2.3.2 蝴蝶多度与环境因子变量回归分析:**西双版纳蝴蝶多度与环境因子变量泊松回归模型分析具有统计学意义( $\chi^2 = 578.04$ ,  $P < 0.01$ ),不同生境类型与蝴蝶多度均极显著相关( $P < 0.01$ )。在西双版纳

州级尺度上,Evenness指数和最冷季均温对蝴蝶多度具有显著的正向影响,而极端低温、最热季均温和海拔对蝴蝶多度有显著的负向影响。在县域尺度上,年均降水对景洪和勐海、最冷季均温对勐海和勐腊、生境异质性指数对勐腊以及Evenness指数对景洪和勐海蝴蝶多度具有显著的正向影响,而海拔对景洪、勐海和勐腊、极端高温对景洪、勐海和勐腊、最热季均温对景洪以及极端低温对勐海和勐腊蝴蝶多度有显著的负向影响(表3)。

## 3 讨 论

研究表明,生境类型和生境质量对物种分布和维持具有重要影响(Driscoll *et al.*, 2013),森林生境更有利于昆虫多样性的保护(Macedo-Reis *et al.*, 2019)。本研究中,蝴蝶物种丰富度、多度和 Chao 1 物种丰富度估计值均呈现出次生林>天然林>复合生境>农田>人工林的趋势(图2:A),随着生境类型和质量的变化蝴蝶群落多样性在不同生境中均有显著差异,生境质量较好的森林生境昆虫多样性优于其余生境(图3:A),这与 Miao 等(2021)研究不同生境类型对蝴蝶多样性的结果一致。相较于天然林和次生林,人为干扰较大的生境蝴蝶多样性大幅下降,这表明过度人为干扰导致的生境结构简化,大大降低了蝴蝶多样性(Ceballos *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2016; Seibold *et al.*, 2019),所以天然林和次生

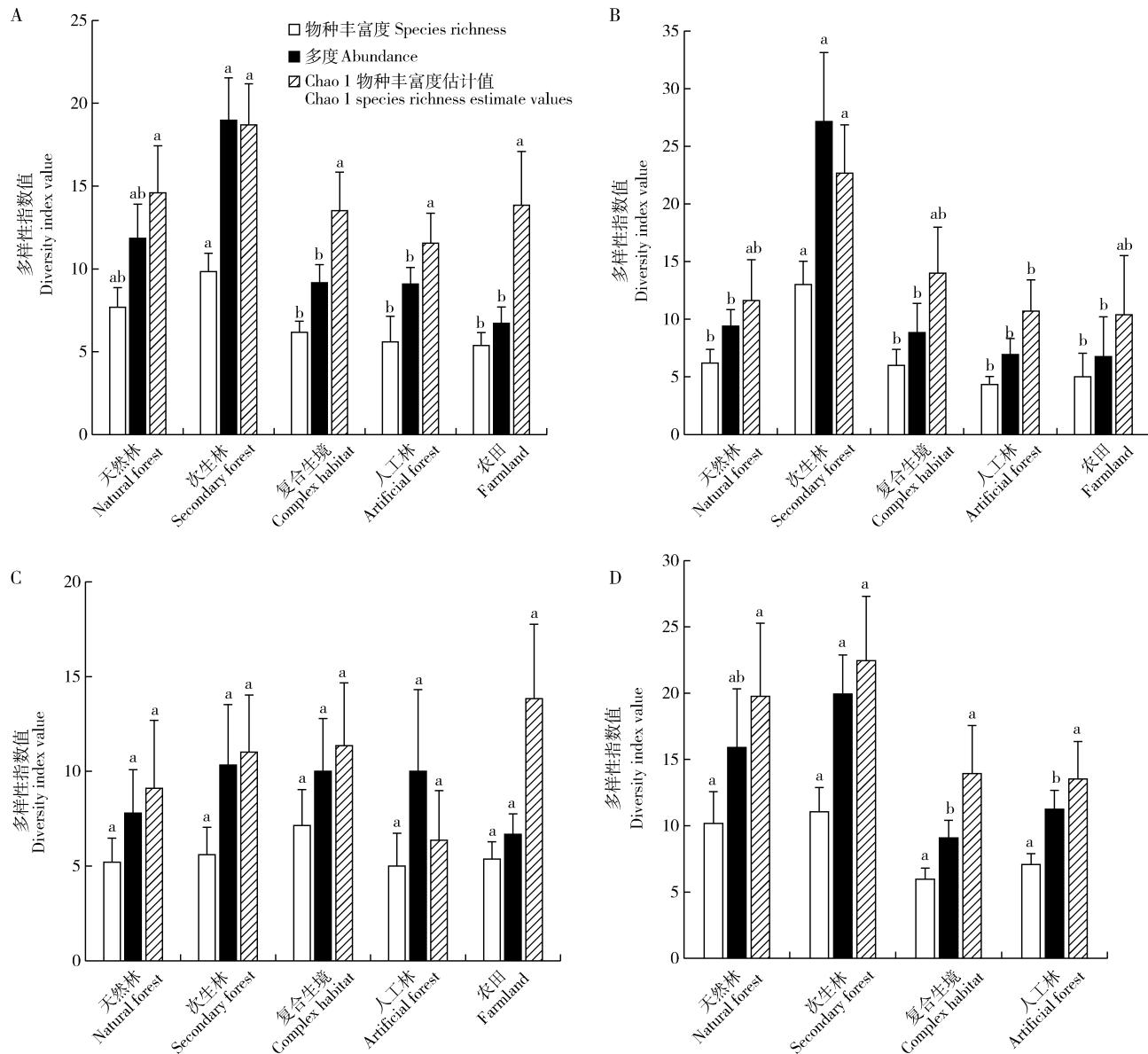


图 2 2019 年西双版纳不同尺度 5 种生境蝴蝶多样性比较

Fig. 2 Comparison of butterfly diversity in five habitats on different scales in Xishuangbanna, Yunnan in 2019

A: 西双版纳 Xishuangbanna; B: 景洪 Jinghong; C: 红河 Menghai; D: 勐腊 Mengla. 图中数据为平均值  $\pm$  标准误; 柱上不同字母代表同一指数值在不同生境之间存在显著差异 ( $P < 0.05$ , Tukey 氏 HSD 检验)。Data in the figure are means  $\pm$  SE. Different letters above bars indicate significant differences in the same index value among habitats ( $P < 0.05$ , Tukey's HSD test).

林生境中蝴蝶多样性高于其他 3 种生境。另外,遭受一定干扰的次生林的多样性指数高于天然林,该结果支持中度干扰假说理论,即适当的干扰会促进物种丰富度增加(Grime, 1973; Connell, 1978)。这与 Van Vu 和 Vu(2014)不同生境类型蝴蝶多样性的研究结果一致,说明有适当人为干扰的生境更有利于蝴蝶多样性(尚素琴等, 2017; 洪雪萌等, 2018)。此外,部分广布种会出现在受干扰程度较低的生境中,说明不同质量的生境对蝴蝶具有一定的保护价值,并进一步强调了景观异质性、植物分布和蝴蝶在

景观中移动扩散的微生境的重要性(Rundlöf *et al.*, 2008; Pocewicz *et al.*, 2009)。最后,郁闭的森林不仅不利于蝴蝶飞行且蜜源植物较少,而人为干扰适当、地区较开阔、有蜜源植物繁殖的生境反而更受蝴蝶喜爱(Van Vu and Vu, 2014; Ubach *et al.*, 2020),这可能是农田生境中蝴蝶多样性高于人工林的原因。

在不同尺度上,蝴蝶群落结构对生境类型变化响应的差异不同,并且蝴蝶群落结构对生境类型的变化比其他生物多样性指标(如物种丰富度、多度

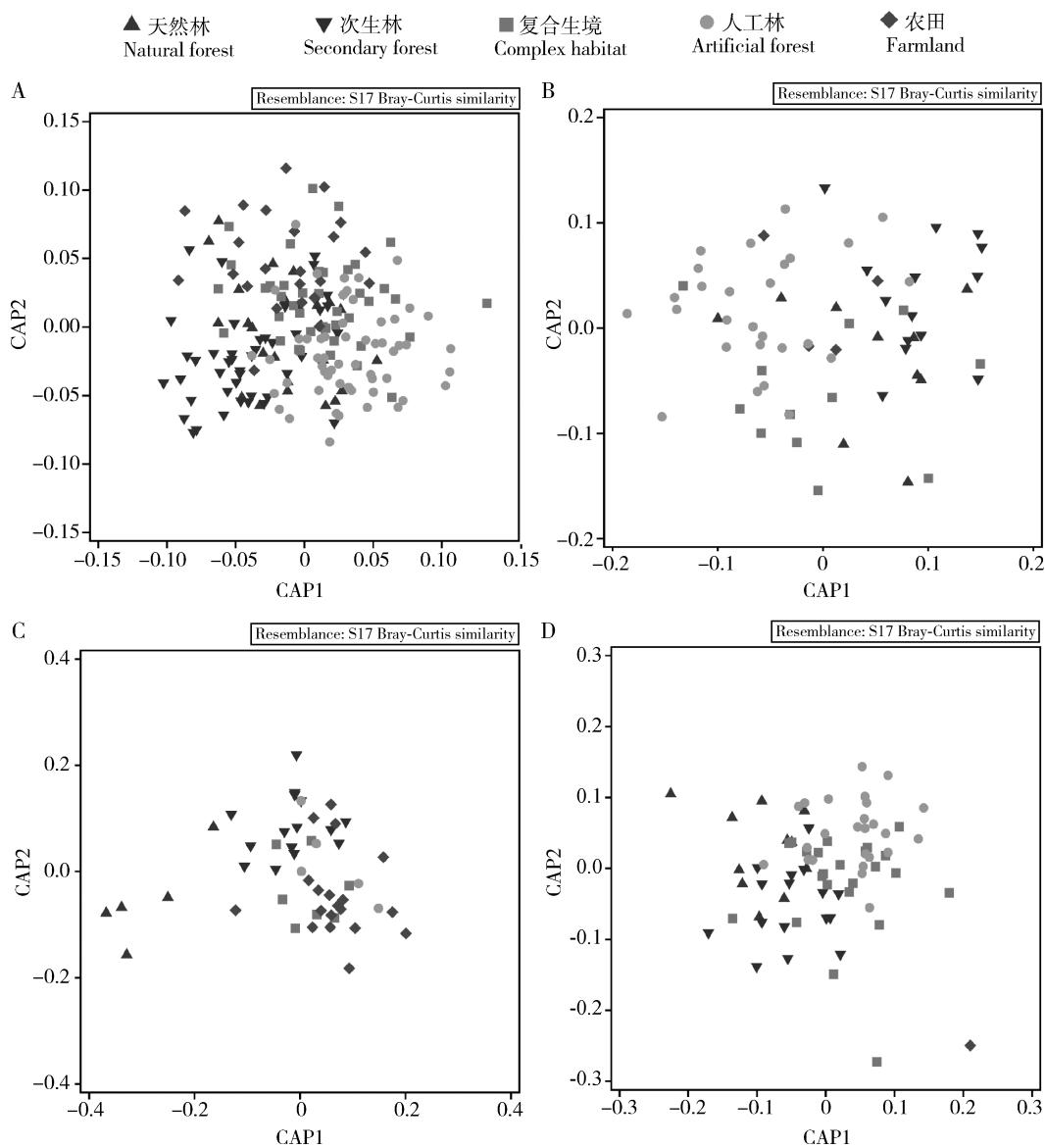


图 3 2019 年西双版纳不同尺度 5 种生境蝴蝶群落结构比较

Fig. 3 Comparison of butterfly community structure in five habitats on different scales in Xishuangbanna, Yunnan in 2019

A: 西双版纳 Xishuangbanna; B: 景洪 Jinghong; C: 勐海 Menghai; D: 勐腊 Mengla. CAP1: 轴 1 Axis 1; CAP2: 轴 2 Axis 2.

等) 更加敏感 (Dornelas *et al.*, 2013; Supp and Ernest, 2014)。我们的研究结果表明, 在西双版纳州级尺度上, 蝴蝶群落结构存在显著差异, 而在县域区域上, 仅勐腊区域蝴蝶群落结构存在显著差异, 景洪和勐海区域不存在显著差异(图 3)。Chao 和 Jost (2012)研究表明, 如果物种池相对较大时, 群落中的物种补偿机制和灭绝动态可以通过物种扩散来完成, 当群落中一个物种灭绝后, 群落中与其特征近似的物种会以增加其多度的方式, 来维持在生境类型变化情况下物种多度的平衡, 从而导致群落结构产生变化(Sambhu *et al.*, 2017), 造成较大尺度下, 不同生境类型蝴蝶群落结构差异比较小尺度变化

显著。

降雨量、海拔梯度和温度是维持蝴蝶物种丰富度和多度的重要环境因子(Beirão *et al.*, 2021)。大量研究表明降雨量与蝴蝶物种丰富度和多度呈负相关(Jia *et al.*, 2010; 李密等, 2011), 但本研究中年均降水与蝴蝶物种丰富度和多度呈正相关(表 3), 这可能与实际调查的气候状况相关, 观测时间为全天气较好、蝶类活动频繁的时段有关。Acharya 和 Vijiayan(2015)的研究表明, 蝴蝶物种丰富度与多度随着海拔升高而降低, 本研究中, 蝴蝶物种丰富度也有类似规律。Franco 等(2006)和 Jetz 等(2007)的研究表明, 生境类型对物种的影响大于气候变化的

表 3 2019 年西双版纳蝴蝶物种丰富度和多度与环境因子回归分析  
Table 3 Regression analysis of butterfly species richness and abundance with environmental factors in Xishuangbanna, Yunnan in 2019

参数	物种丰富度 Species richness						多度 Abundance					
	XSBN	JH	MH	ML	XSBN	JH	MH	ML	XSBN	JH	MH	ML
常量 Constant	33.3 ± 8.94 **	37.92 ± 16.04 *	157.41 ± 32.55 ***	25.37 ± 20.62	39.23 ± 7.00 **	54.44 ± 12.67 **	185.69 ± 27.12 **	21.09 ± 16.49				
年均温 Mean annual temperature	0.04 ± 0.76	1.88 ± 1.70	-3.87 ± 1.98 *	-1.74 ± 1.29	0.02 ± 0.59	-0.58 ± 1.32	-2.38 ± 1.65	-1.42 ± 1.03				
极端高温 Extreme high temperature	-0.45 ± 0.20 *	0.55 ± 0.78	-4.50 ± 1.15 **	-0.58 ± 0.38	-0.26 ± 0.15	-1.39 ± 0.60 *	-5.08 ± 1.00 **	-0.72 ± 0.30 *				
极端低温 Extreme low temperature	-1.11 ± 0.29 **	-0.67 ± 0.65	-2.97 ± 0.94 **	-2.6 ± 0.99 ***	-1.24 ± 0.23 *	-0.67 ± 0.50	-3.20 ± 0.81 **	-4.10 ± 0.81 **				
最热季均温 Mean temperature of the hottest season	-0.82 ± 0.56 *	-2.86 ± 1.12 *	0.82 ± 1.68	0.66 ± 0.95	-1.16 ± 0.44 *	-2.58 ± 0.91 **	-0.52 ± 1.39	0.74 ± 0.75				
最冷季均温 Mean temperature of the coldest season	0.91 ± 0.49	-0.77 ± 1.06	5.93 ± 1.68 **	2.47 ± 0.95 **	0.88 ± 0.38 *	-0.29 ± 0.79	5.77 ± 1.38 **	3.32 ± 0.76 **				
年均降水 Average annual precipitation	0.00 ± 0.01 *	0.00 ± 0.00 *	0.00 ± 0.00 *	0.00 ± 0.00	0.01 ± 0.01	0.00 ± 0.00 **	0.00 ± 0.00 *	0.00 ± 0.00 *				
海拔 Elevation	-0.01 ± 0.00 **	-0.01 ± 0.00 **	-0.03 ± 0.01 **	-0.01 ± 0.00 **	-0.01 ± 0.00 **	-0.02 ± 0.00 **	-0.04 ± 0.01 **	-0.01 ± 0.00 **				
Simpson 指数 Simpson index	-6.50 ± 3.60	-14.33 ± 7.68	4.70 ± 11.74	-12.15 ± 5.33 *	-1.03 ± 2.82	-16.42 ± 5.78 **	19.36 ± 10.09 *	-5.17 ± 4.40				
Shannon 指数 Shannon index	0.33 ± 0.64	1.33 ± 1.38	-0.70 ± 1.88	0.75 ± 0.95	-0.59 ± 0.50	1.81 ± 1.04	-2.96 ± 1.64	-0.38 ± 0.77				
Evenness 指数 Evenness index	8.82 ± 1.78 **	13.22 ± 4.03 **	-0.22 ± 5.68	15.53 ± 2.73 **	7.59 ± 1.39 **	14.16 ± 3.09 **	-7.22 ± 4.79	14.99 ± 2.19 **				
生境异质性指数 Habitat heterogeneity index	0.08 ± 0.05	-0.03 ± 0.09	-0.10 ± 0.11	0.31 ± 0.08 **	0.06 ± 0.04	-0.09 ± 0.07	-0.16 ± 0.10	0.29 ± 0.07 **				
次生林 Secondary forest	0.34 ± 0.09 **	0.76 ± 0.16 **	-0.14 ± 0.24	0.05 ± 0.14	0.55 ± 0.07 **	1.07 ± 0.12 **	0.03 ± 0.20	0.13 ± 0.11				
复合生境 Complex habitat	-0.36 ± 0.10 *	0.24 ± 0.20	-0.05 ± 0.27	-0.96 ± 0.16 **	-0.48 ± 0.08 **	0.23 ± 0.16	-0.21 ± 0.23	-1.14 ± 0.13 **				
人工林 Artificial forest	-0.18 ± 0.12 **	-0.10 ± 0.20	-0.81 ± 0.34 *	-0.60 ± 0.14 **	-0.42 ± 0.08 **	-0.07 ± 0.16	-0.75 ± 0.26 **	-0.58 ± 0.11 **				
农田 Farmland	-0.39 ± 0.10	-0.12 ± 0.27	0.18 ± 0.28	-	-0.39 ± 0.11 *	-0.28 ± 0.23	0.14 ± 0.24	-				

图中数据为系数值 ± 标准误。Data in the figure are coefficient value ± SE. \* 显著相关 Significant correlation ( $P < 0.05$ )； \*\* 极显著相关 Extremely significant correlation ( $P < 0.01$ )。

影响,突出了生境类型变化对蝴蝶多样性的重要影响。而在本研究中,生境类型和环境因子的相互作用能够较好地解释生境类型和环境因子变化对蝴蝶多样性的影响,结果表明环境因子可能会加剧不同生境类型对物种丰富度的负面影响,与前人的研究结果类似。另外,大量研究还表明,环境因子,特别是气候因子(光照、温度、降雨、风速及湿度等因子)不仅对生境质量产生负面影响,也会直接和间接地影响蝴蝶群落组成和分布(Hamer *et al.*, 2006),并导致各级生物多样性的下降(Brook *et al.*, 2008; Mantyka-Pringle *et al.*, 2012)。

综上所述,生境类型和环境因子对蝴蝶物种分布和维持具有重要影响。本研究中,天然林生境和次生林生境植被类型更为丰富,且人为干扰相较于农田生境和复合生境更少,更适合大部分蝴蝶栖息;农田生境和人工林生境以农业作物为主,栖境单一,人为干扰较大;复合生境相较于农田生境,植被类型更为丰富,能为蝴蝶提供更多的栖息条件。生境类型对蝴蝶物种的分布和空间动态影响较大,建议对蝴蝶进行保护时应注重提高不同生境类型的生境质量。在区域变动尺度上,生境类型和环境因子的相互作用能较好地解释对蝴蝶多样性的影响,生境类型对蝴蝶多样性影响较大,降雨量、海拔梯度和温度是维持蝴蝶物种丰富度和多度的重要环境因子,这些发现对当前人类活动导致的生境丧失和气候变化背景下的生物多样性保护具有重要意义。

## 参考文献 (References)

- Acharya BK, Vijayan L, 2015. Butterfly diversity along the elevation gradient of Eastern Himalaya, India. *Ecol. Res.*, 30(5): 909–919.
- Anderson MJ, Willis TJ, 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84(2): 511–525.
- Beirão MV, Neves FS, Fernandes GW, 2021. Climate and plant structure determine the spatiotemporal butterfly distribution on a tropical mountain. *Biotropica*, 53(1): 191–200.
- Bhatta KP, Grytnes JA, Vetaas OR, 2018. Scale sensitivity of the relationship between alpha and gamma diversity along an alpine elevation gradient in central Nepal. *J. Biogeogr.*, 45(4): 804–814.
- Botham MS, Fernandez-Ploquin EC, Brereton T, Harrower CA, Roy DB, Heard MS, 2015. Lepidoptera communities across an agricultural gradient: How important are habitat area and habitat diversity in supporting high diversity? *J. Insect Conserv.*, 19(2): 403–420.
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw CJA, 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol. Evol.*, 23(8): 453–460.
- Broughton RK, Shore RF, Heard MS, Amy SR, Meek WR, Redhead JW, Turk A, Pywell RF, 2014. Agri-environment scheme enhances small mammal diversity and abundance at the farm-scale. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 192: 122–129.
- Cambui ECB, de Vasconcelos RN, Mariano-Neto E, Viana BF, Cardoso MZ, 2017. Positive forestry: The effect of rubber tree plantations on fruit feeding butterfly assemblages in the Brazilian Atlantic forest. *For. Ecol. Manag.*, 397: 150–156.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM, Palmer TM, 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.*, 1(5): e1400253.
- Chao A, Jost L, 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12): 2533–2547.
- Chen MY, Li ZL, Wang AM, Liu ZQ, 2012. The Diversity of Butterflies in Xishuangbanna. Yunnan Fine Arts Publishing House, Kunming. [陈明勇, 李正玲, 王爱梅, 刘正勤, 2012. 西双版纳蝶类多样性. 昆明: 云南美术出版社]
- Chisté MN, Mody K, Gossner MM, Simons NK, Köhler G, Weisser WW, Blüthgen N, 2016. Losers, winners, and opportunists: How grassland land-use intensity affects orthopteran communities. *Ecosphere*, 7(11): e01545.
- Connell JH, 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in non-equilibrium state. *Science*, 199(4335): 1302–1310.
- De Dominicis S, Bonaiuto M, Carrus G, Passafaro P, Perucchini P, Bonnes M, 2017. Evaluating the role of protected natural areas for environmental education in Italy. *Appl. Environ. Educ. Commun.*, 16(3): 171–185.
- Decaëns T, Martins MB, Feijoo A, Oswald J, Dolédes S, Mathieu J, De Sartre XA, Bonilla D, Brown GG, Criollo YAC, Criollo C, Dubs F, Furtado IS, Gond V, Gordillo E, Le Clec'h S, Marichal R, Mitja D, De Souza IM, Praxedes C, Rougerie R, Ruiz DH, Otero JT, Sanabria C, Velasquez A, Zarate LEM, Lavelle P, 2018. Biodiversity loss along a gradient of deforestation in Amazonian agricultural landscapes. *Conserv. Biol.*, 32(6): 1380–1391.
- Dornelas M, Magurran AE, Buckland ST, Chao A, Chazdon RL, Colwell RK, Curtis T, Gaston KJ, Gotelli NJ, Kosnik MA, McGill B, McCune JL, Morlon H, Mumby PJ, Ovreås L, Studeny A, Vellend M, 2013. Quantifying temporal change in biodiversity: Challenges and opportunities. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 280(1750): 20121931.
- Driscoll DA, Banks SC, Barton PS, Lindenmayer DB, Smith AL, 2013. Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends Ecol. Evol.*, 28(10): 605–613.
- Du JQ, Shu JM, Wang YH, Li YC, Zhang LB, Guo Y, 2014. Comparison of GIMMS and MODIS normalized vegetation index composite data for Qinghai-Tibet Plateau. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 25

- (2) : 533 – 544. [杜加强, 舒俭民, 王跃辉, 李盈昌, 张林波, 郭杨, 2014. 青藏高原 MODIS NDVI 与 GIMMS NDVI 的对比. 应用生态学报, 25(2) : 533 – 544]
- Filgueiras BKC, Melo DHA, Leal IR, Tabarelli M, Freitas AVL, Iannuzzi L, 2016. Fruit-feeding butterflies in edge-dominated habitats: Community structure, species persistence and cascade effect. *J. Insect Conserv.*, 20(3) : 539 – 548.
- Fordyce JA, Devries PJ, 2016. A tale of two communities: Neotropical butterfly assemblages show higher beta diversity in the canopy compared to the understory. *Oecologia*, 181(1) : 235 – 243.
- Franco AMA, Hill JK, Kitschke C, Collingham YC, Roy DB, Fox R, Huntley B, Thomas CD, 2006. Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Glob. Change Biol.*, 12(8) : 1545 – 1553.
- Freitas AVL, Iserhard CA, Santos JPD, Carreira JYO, Ribeiro DB, Melo DHA, Rosa AHB, Marini-Filho OJ, Accacio GM, Uehara-Prado AM, 2014. Studies with butterfly bait traps: An overview. *Rev. Colomb. Entomol.*, 40(2) : 203 – 212.
- Gámez-Virués S, Perović DJ, Gossner MM, Börschig C, Blüthgen N, Jong HD, Simons NK, Klein AM, Krauss J, Maier G, Scherber C, Steckel J, Rothenwöhler C, Steffan-Dewenter I, Weiner CN, Weisser W, Werner M, Tschärtke T, Westphal C, 2015. Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nat. Commun.*, 6(1) : 8568.
- Gray CL, Hill SLL, Newbold T, Hudson LN, Böeger L, Contu S, Hoskins AJ, Ferrier S, Purvis A, Scharlemann JPW, 2016. Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. *Nat. Commun.*, 7 : 12306.
- Grime JP, 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242(5396) : 344 – 347.
- Habel JC, Samways MJ, Schmitt T, 2019a. Mitigating the precipitous decline of terrestrial European insects: Requirements for a new strategy. *Biodivers. Conserv.*, 28(6) : 1343 – 1360.
- Habel JC, Schmitt T, 2018. Vanishing of the common species: Empty habitats and the role of genetic diversity. *Biol. Conserv.*, 218 : 211 – 216.
- Habel JC, Ulrich W, Biburger N, Seibold S, Schmitt T, 2019b. Agricultural intensification drives butterfly decline. *Insect Conserv. Divers.*, 12(4) : 289 – 295.
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins CN, King AJ, Laurance WF, Levey DJ, Margules CR, Melbourne BA, Nicholls AO, Orrock JL, Song DX, Townshend JR, 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.*, 1(2) : e1500052.
- Hambler C, Speight MR, 2004. Extinction rates and butterflies. *Science*, 305(5690) : 1563 – 1565.
- Hamer KC, Hill JK, Benedick S, Mustaffa N, Chey VK, Maryati M, 2006. Diversity and ecology of carrion- and fruit-feeding butterflies in Bornean rain forest. *J. Trop. Ecol.*, 22(1) : 25 – 33.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.*, 25(15) : 1965 – 1978.
- Hong XM, Ge XY, Li JL, 2018. Butterfly diversity and its influencing factors in Saihanwula Nature Reserve. *Biodivers. Sci.*, 26(6) : 590 – 600. [洪雪萌, 戈昕宇, 李俊兰, 2018. 赛罕乌拉自然保护区蝶类多样性及其影响因素. 生物多样性, 26(6) : 590 – 600]
- Jetz W, Wilcove DS, Dobson AP, 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biol.*, 5(6) : e157.
- Jia YZ, Zhao XH, Meng QF, 2010. Effects of temperature and rainfall on composition and diversity of butterflies in broad-leaved and Korean pine mixed forests in the Changbai Mountains, China. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.*, 16(1) : 7 – 12.
- Jonason D, Ekroos J, Öckinger E, Helenius J, Kuussaari M, Tiainen J, Smith HG, Lindborg R, 2017. Weak functional response to agricultural landscape homogenisation among plants, butterflies and birds. *Ecography*, 40(10) : 1221 – 1230.
- Karger DN, Kluge J, Krömer T, Hemp A, Lehnert M, Kessler M, 2011. The effect of area on local and regional elevational patterns of species richness. *J. Biogeogr.*, 38(6) : 1177 – 1185.
- Keinath DA, Doak DF, Hedges KE, Prugh LR, Fagan W, Sekercioglu CH, Buchart SHM, Kauffman M, 2017. A global analysis of traits predicting species sensitivity to habitat fragmentation. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 26(1) : 115 – 127.
- Lee CM, Kwon TS, Kim SS, Sohn JD, Lee BW, 2014. Effects of forest degradation on butterfly communities in the Gwangneung Forest. *Entomol. Sci.*, 17(3) : 293 – 301.
- Li M, Zhou HC, Tan JC, Wang P, Liu GH, 2011. Butterfly species diversity and its conservation in Wuyunjie National Nature Reserve, Hunan Province of China. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 22(6) : 1585 – 1591. [李密, 周红春, 谭济才, 王鹏, 刘国华, 2011. 乌云界国家级自然保护区蝴蝶物种多样性及其保护. 应用生态学报, 22(6) : 1585 – 1591]
- Liu C, Guénard B, Blanchard B, Peng YQ, Economo EP, 2016. Reorganization of taxonomic, functional, and phylogenetic ant biodiversity after conversion to rubber plantation. *Ecol. Monogr.*, 86(2) : 215 – 227.
- Liu XN, Feng ZM, Jiang LG, Zhang JH, 2012. Rubber plantations in Xishuangbanna: Remote sensing identification and digital mapping. *Resour. Sci.*, 34(9) : 1769 – 1780. [刘晓娜, 封志明, 姜鲁光, 张景华, 2012. 西双版纳橡胶林地的遥感识别与数字制图. 资源科学, 34(9) : 1769 – 1780]
- Liu XN, Feng ZM, Jiang LG, Zhang JH, 2014. Spatial-temporal pattern analysis of land use and land cover change in Xishuangbanna. *Resour. Sci.*, 36(2) : 233 – 244. [刘晓娜, 封志明, 姜鲁光, 张景华, 2014. 西双版纳土地利用/土地覆被变化时空格局分析. 资源科学, 36(2) : 233 – 244]
- Macedo-Reis LE, Quesada M, Neves FDS, 2019. Forest cover drives insect guild diversity at different landscape scales in tropical dry forests. *For. Ecol. Manag.*, 443 : 36 – 42.
- Mangels J, Fiedler K, Schneider FD, Blüthgen N, 2017. Diversity and

- trait composition of moths respond to land-use intensification in grasslands: Generalists replace specialists. *Biodivers. Conserv.*, 26(14): 3385–3405.
- Mantyka-Pringle C, Martin TG, Rhodes JR, 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: A systematic review and meta-analysis. *Glob. Change Biol.*, 18(4): 1239–1252.
- Miao B, Peng Y, Yang D, Kubota Y, Economo EP, Liu C, 2021. Climate and land use interactively shape butterfly diversity in tropical rainforest and savanna ecosystems of southwestern China. *Insect Sci.*, 28(4): 1109–1120.
- Munyuli MBT, 2013. Drivers of species richness and abundance of butterflies in coffee-banana agroforests in Uganda. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.*, 9(4): 298–310.
- Nyafwono M, Valtonen A, Nyeko P, Roininen H, 2014. Butterfly community composition across a successional gradient in a human-disturbed afro-tropical rain forest. *Biotropica*, 46(2): 210–218.
- Öckinger E, Lindborg R, Sjödin NE, Bommarco R, 2012. Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments. *Biogeogr.*, 35(3): 259–267.
- Pocewicz A, Morgan P, Eigenbrode SD, 2009. Local and landscape effects on butterfly density in northern Idaho grasslands and forests. *J. Insect Conserv.*, 13(6): 593.
- Rowe RJ, Heaney LR, Rickart EA, 2015. Scale effects on the pattern and predictors of small mammal diversity along a local elevational gradient in the Great Basin. *J. Biogeogr.*, 42(10): 1964–1974.
- Rundlöf M, Bengtsson J, Smith HG, 2008. Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *J. Appl. Ecol.*, 45(3): 813–820.
- Sambhu H, Northfield T, Nankishore A, Ansari A, Turton S, 2017. Tropical rainforest and human-modified landscapes support unique butterfly communities that differ in abundance and diversity. *Environ. Entomol.*, 46(6): 1225–1234.
- Seibold S, Gossner MM, Simons NK, Blüthgen N, Müller J, Ambarl D, Ammer C, Bauhus J, Fischer M, Habel JC, Linsenmair KE, Nauss T, Penone C, Prati D, Schall P, Schulze ED, Vogt J, Wöllauer S, Weisser WW, 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780): 671–674.
- Shang SQ, Zhang HY, Tian FB, Ru Y, Zhou HL, 2017. Diversity of butterfly fauna in Xinglongshan National Nature Reserve of Gansu Province. *Pratacult. Sci.*, 34(6): 1314–1322. [尚素琴, 张红勇, 田赋斌, 汝阳, 周惠丽, 2017. 甘肃省兴隆山国家级自然保护区内蝶类区系组成与多样性. 草业科学, 34(6): 1314–1322]
- Smith AC, Fahrig L, Francis CM, 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography*, 34(1): 103–113.
- Soga M, Kawahara T, Fukuyama K, Sayama K, Kato T, Shimomura M, Itoh T, Yoshida T, Ozaki K, 2015. Landscape versus local factors shaping butterfly communities in fragmented landscapes: Does host plant diversity matter? *J. Insect Conserv.*, 19(4): 781–790.
- Supp SR, Ernest SKM, 2014. Species-level and community-level responses to disturbance: A cross-community analysis. *Ecology*, 95(7): 1717–1723.
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tiebörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F, 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *J. Biogeogr.*, 31(1): 79–92.
- Topp EN, Loos J, 2019. Local and landscape level variables influence butterfly diversity in critically endangered South African renosterveld. *J. Insect Conserv.*, 23(2): 225–237.
- Ubach A, Púramo F, Gutiérrez C, Stefanescu C, 2020. Vegetation encroachment drives changes in the composition of butterfly assemblages and species loss in Mediterranean ecosystems. *Insect Conserv. Divers.*, 13(2): 151–161.
- Van Vu L, Bonebrake TC, Vu MQ, Nguyen NT, 2015. Butterfly diversity and habitat variation in a disturbed forest in northern Vietnam. *Pan-Pac. Entomol.*, 91(1): 29–38.
- Van Vu L, Vu CQ, 2014. Diversity pattern of butterfly communities (Lepidoptera, Papilionoidea) in different habitat types in a tropical rain forest of southern Vietnam. *ISRN Zool.*, 2011: 818545.
- Zhao ZH, Reddy GVP, 2019. Semi-natural habitats mediate influence of inter-annual landscape variation on cereal aphid-parasitic wasp system in an agricultural landscape. *Biol. Control*, 128: 17–23.
- Zhou Y, 2000. Monograph of Chinese Butterflies (Revised Edition) (Two Volumes). Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. [周尧, 2000. 中国蝶类志修订本上下册. 郑州: 河南科学技术出版社]
- Zhu H, Wang H, Li BG, Zhou SS, Zhang JH, 2015. Studies on the forest vegetation of Xishuangbanna. *Plant Sci. J.*, 33(5): 641–726. [朱华, 王洪, 李保贵, 周仕顺, 张建侯, 2015. 西双版纳森林植被研究. 植物科学学报, 33(5): 641–726]

(责任编辑: 赵利辉)