从隐存种到我国生物多样性保护研究: 现状与展望

徐伟^{1,2}, 车静^{1,3*}

1. 中国科学院昆明动物研究所, 遗传资源与进化国家重点实验室, 昆明 650223;

2. 中国科学院大学昆明生命科学学院, 昆明 650223;

3. 中国科学院动物进化与遗传前沿交叉卓越创新中心, 昆明 650223

* 联系人, E-mail: chej@mail.kiz.ac.cn

收稿日期: 2018-10-21; 接受日期: 2019-01-30; 网络版发表日期: 2019-04-09

国家自然科学基金(批准号: 31622052, 31090250)、中国科学院中国生物多样性监测与研究网络项目(Sino BON)和中国西南野生生物种质资源库动物分库(国家重大科技基础设施专项)资助

摘要 分子技术的发展, 在推动隐存种大量发现的同时, 也凸显出我们对于生物多样性了解的局限性. 在全球气候变化和人类活动的干扰下, 生物多样性正面临着前所未有的威胁. 对于隐存种的研究, 有利于我们更好地认知和保护生物多样性. 本文简述了隐存种的概念和有关形成机制的主要假说, 并着重介绍了分子技术带动下的隐存种研究的发展概况. 通过文献搜集, 统计归纳了国内关于隐存种研究现状, 对于隐存种的逐渐认知已经在我国生物多样性研究多个领域产生积极作用, 包括区域物种多样性的发掘、濒危物种保护遗传研究、入侵生物鉴别及防控、疾病防治等方面. 未来, 需将隐存种研究纳入到大尺度区域生物多样性评估体系中, 在此基础上, 加强对隐存种形态保守机制的探索研究.

关键词 隐存多样性, DNA条形码, 二代测序技术, 基因组, 生物多样性保护

全球气候变化及人类对自然生态系统的干扰, 使生物多样性面临着前所未有的威胁. 国际自然资源保护联合会2004年报告提出警告, 当前地球物种灭绝的速度是物种正常衰亡速度的100~1000倍, 比物种形成速度快100万倍, 物种的丧失速度由大致每天丧失一个物种加快到每小时丧失一个物种^[1,2]. 研究者提出地球很可能正在面临着第六次物种大灭绝事件^[3]. 而与此同时, 我们对生物多样性的认识还仅仅是冰山一角, 保守估计地球上还有200~800万个物种^[4], 从林奈时期开始, 经过200多年以来主要基于形态特征的物种分类研究, 仅仅有120~150万个物种被命名, 生物多样性还远

未被揭示^[5]. 如何形成对生物多样性快速、系统地认识是备受关注和迫在眉睫的事情. 发现和描述生物多样性需要新的研究技术和手段, 近年来分子技术的迅猛发展为快速认识生物多样性提供了强有力的工具, 在此研究中发现大量形态相似但遗传背景存在显著差异的物种, 即“隐存种(cryptic species)”. 例如, 大家熟知的长颈鹿(*Giraffa camelopardalis* (Linnaeus, 1785)), 长期以来被认为是同一个物种, 包括9个亚种. 而Fennessy等人^[6]基于7个核基因和1个线粒体基因的数据分析显示, 长颈鹿包括4个不同的物种, 各物种间形态难以区分, 但已产生显著的遗传分化, 达到物种分化水

引用格式: 徐伟, 车静. 从隐存种到我国生物多样性保护研究: 现状与展望. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 519–530

Xu W, Che J. From cryptic species to biodiversity conservation in China: Status and prospects (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 519–530, doi: 10.1360/N052018-00229

平. 从William Derham在1718年报道了人类发现的第一个隐存种以来^[7], 隐存种研究已有300年的历史, 随着研究的进一步深入, 越来越多的隐存种被发现. 隐存种的存在表明, 通过形态特征人类仅获得对生物多样性的部分知识. 隐存种的研究, 不仅对推动相关领域的理论有重要意义, 还能够对生物多样性保护和管理有直接的应用价值. 本文拟重点介绍近年来基于分子技术推动的隐存种的研究进展, 以促进我国在生物多样性研究及相关保护领域的发展.

1 隐存种简介

1.1 概念

对于隐存种, 尽管存在争议, 但目前大多数研究将隐存种定义为形态难以区分但遗传上存在显著分化的物种. 不同的研究者试图从不同方面去界定隐存种, 比如隐存种要符合“近期分化”, 但实际上隐存种也可以是古老的^[8]. 也有研究者认为并不需要给隐存种下定义, 这只是物种概念的不完善所导致的^[9]. 事实上要定义什么是隐存种, 首先应该定义什么是物种, 隐存种也是物种. 定义一个物种对于生物多样性研究尤为重要^[10-12], 任何对于物种概念的变动都会直接影响分类学、生物地理、生态学、保护生物学和进化生物学等多个领域. 对于物种的定义, 至今仍然存在广泛的争论^[13], 目前比较认可的是“生物学物种概念(biological species concept)”, 即以“生殖隔离”为标准来定义物种. 在生物学物种概念基础上, 隐存种可以定义为“形态上相似但已产生生殖隔离的一类物种”.

1.2 形成机制

隐存种的形成机制与物种形成本质相同, 探讨隐存种形成机制实质上更侧重于隐存种的形态保守形成机制^[14]. 目前有如下4种主流的假说来解释隐存种这一现象: 非视觉交配信号(non-visual mating signal)、形态停滞(morphological conservatism/stasis)、近期分化(recent divergence)、趋同进化(convergent evolution)与平行进化(parallel evolution)^[8,14,15].

(1) 非视觉交配信号. 物种要交配繁殖, 首先要能识别同种的异性, 而在一些物种中, 形态的差异在交配识别中并不重要, 比如依靠荷尔蒙或者鸣叫的差异而识别异性. Mayr^[16]提出, 隐存种在那些化学感受器官

比视觉感受器官更加发达的物种中更加普遍存在. 尽管对于人类来说, 依据形态无法区分这一类物种, 但是实际上它们之间能通过激素信号或者鸣叫信号发现彼此的差异. 比如交配鸣叫已经在很多蛙类^[17]、昆虫类^[18]、蝙蝠^[19]和鸟类^[20]中被用来区分形态十分相似的不同物种.

(2) 形态保守/停滞. 在一些特殊环境, 选择压力主要作用在其他与生存紧密相关的性状上, 如行为和生理, 而可能与生存关系不太密切的形态性状就进化得很慢, 或者接近停滞, 并没有伴随物种形成同步演化. 比如部分寄生类昆虫, 主要选择压力可能作用在与寄生方式有关的性状上^[21]. 极端环境更是如此, 在应对恶劣的生存条件时, 生物没有太多适应手段可以选择, 生理性状发生了趋同演化^[22,23]. 这很好地解释了为什么在北极苔原、水下喀斯特地貌和深海环境会发现大量的隐存种^[24-26]. 除了特殊环境的选择压力以外, 形态停滞还有可能是因为遗传突变的速率较低, 或者发育本身的限制所导致^[8,27].

(3) 近期分化. 传统认为形态差异与分化时间是呈正相关的, 隐存种由于分化时间较短, 尚未积累起明显的形态差异^[28-30]. 这一假说的基础是, 形态性状是遵循中性进化模型的, 也就是形态差异是随时间线性积累的^[31]. 在物种形成领域的研究中, 通常认为在物种形成的早期阶段, 选择压力主要作用在生理、免疫、生殖、行为等性状上, 作用在形态上是比较晚的阶段才发生^[32-34]. 所以与共同祖先分化较短的年轻物种, 形态可能还没有受到选择.

(4) 平行进化与趋同进化. 平行进化假说与趋同进化假说是比较相似的两种假说^[14]. 不同于近期分化假说中, 隐存种是近期分化的姐妹群, 平行进化假说与趋同进化假说都指的是亲缘关系较远的物种, 独立地演化出相似的性状. 而两者有所区别在于, 趋同进化的过程中, 形态差异首先是存在的, 并以一定的速率发展, 而到了某一个时间点以后, 形态分歧的速率逐步降低, 形态开始趋向于一致. 而平行进化则是从一开始, 两者的形态以相似或平行的方向进行演化.

2 分子技术发展与隐存种研究

分子技术的发展对于隐存种研究起到了重要的推动作用. 我们分别在Web of Science, PubMed和CNKI

(中国知网)等数据库中以“cryptic/hidden species”, “cryptic/hidden diversity”及“隐存种”作为关键词进行检索, 结果按发表时间进行统计(图1, 详见网络版附件1). 结果显示全球有93%以上的隐存种研究论文发表于DNA条形码技术^[35]产生以后(即2003年), 于2005年左右开始快速增长. 在这期间, 隐存种的研究经历了从线粒体单基因片段到线粒体与核基因多片段结合, 再到基于二代测序技术基础上的组学数据分析的发展过程. 不同分子水平的研究也伴随着分析方法的发展, 单基因片段中常用的界定方法包括(但不限于): 基于遗传距离的方法^[36,37]、基于系统发育树的方法^[38-42]、共享单倍型的方法(Haplowebs)^[43]、群体遗传学的方法^[44-47]、杂交指数^[48]. 组学数据由于数据量以及分析理论的不同, 常用的方法与前述方法有所区别, 如Structure^[49], BP&P^[42], STACEY^[50], SNAPP^[51], BFD^[52], D-test^[53]等方法更适合应用于二代测序这类基因组级别的数据. 此外, 将形态、分子以及其他与繁殖活动紧

密相关的生态数据进行整合的研究也越来越多. 例如对两栖类的研究中, 基于分子和物种鸣叫数据, 对蛙类隐存种进行物种界定^[54,55]. Elzinga等人^[56]结合繁殖交配行为、形态与分子数据, 发现了5个蓑蛾科(Psychidae)隐存种.

2.1 单基因片段为基础的DNA条形码能够快速揭示隐存物种

线粒体、叶绿体等细胞质基因片段具有变异度高、扩增效率高等优点, 能快速揭示物种遗传结构、遗传多样性及发现隐存种. 在国际生命DNA条形码计划(International Barcode of Life, iBOL)的推动下, 截至目前已经收集了629万条条形码序列, 涉及19万种以上动物, 6万多种植物, 2万多种真菌类及其他物种^[57]. 鱼类、鸟类、节肢动物、植物等许多类群都发现了以往没有发现的大量新物种^[58-62]. 以鱼类来说, 2005年发起的“FISH-BOL”计划, 旨在获得所有鱼类物种的COI

图1 全球隐存种研究论文数量趋势图(数据截止到2018年9月)

Figure 1 Trend of cryptic species research in global range (till September 2018)

基因(细胞色素C氧化酶亚基I, Cytochrome coxase I)序列, 项目执行5年后, 该计划已经收集了1/4的已知鱼类物种的COI基因序列^[58]. Bucklin等人^[63]基于对鱼类条形码数据的收集和统计后发现, 大约有600个隐存种被发现待描述.

以动物中常用的线粒体COI基因为例, Hebert等人^[64]基于对动物界, 包括脊椎动物和无脊椎动物共11门13320个物种的线粒体COI基因片段(大约400 bp)比较分析发现, 除腔肠动物(Cnidaria)外, 98%的物种遗传距离差异种内为0~2%, 种间平均可达到11.3%. 植物中常用的DNA条形码如*matK*(maturase K), *rbcL*(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit gene)和*ITS*(internal transcribed spacer)等^[65], 真菌中常用的DNA条形码如*ITS*^[66]. 这些单基因片段使得物种多样性研究过程变得快速及标准化, 美国、加拿大、中国及欧盟多国是国际生命DNA条形码计划中心节点国家, 期望推动在更多地区以及在更多类群中开展生物多样性研究.

2.2 多基因片段联合使用能客观反映物种进化历史

杂交渗透(introgression)和不完全支系分选(incomplete lineage sorting)等事件的存在^[67], 会导致基于单个基因片段的結果与物种的真实遗传背景之间偏差较大, 而基于多个基因片段的結果能有效地降低杂交渗透和不完全支系分选等事件的影响. 例如Bossu和Near^[67]基于6个核基因和2个线粒体基因片段发现, 在鲈科(Percidae)的*Etheostoma spectabile*支系中存在线粒体杂交渗透事件, 因此导致核基因与线粒体分析结果不一致, 揭示了这一现象可能在北美淡水鱼类中非常普遍. 目前研究显示, 线粒体杂交渗透现象在很多物种类群中存在^[68]. 故在隐存种的研究中, 越来越多的工作不能简单建立在单基因片段, 尤其是可能存在杂交情况的近缘种之间, 需要加入核基因等更多不同类型的基因片段, 能更客观全面地反映物种的进化历史, 正确地界定物种.

2.3 基因组水平数据可促进对隐存种遗传机制的理解

通过组学数据分析可以发现, 基因组中对于物种

形成起重要作用的区域, 深入揭示隐存种物种形成的遗传基础. Janzen等人^[69]基于全基因组测序在物种水平上对弄蝶科(Hesperiidae)中的*Udranomia kikkawai*复合体进行研究, 支持前期基于COI基因序列分析的结果, 内部存在3个隐存种. 尽管形态分化不明显, 但全基因组序列分析表明三者之间存在显著的遗传分化. 同时基因本体(gene ontology, GO)富集分析发现, 与物种形成相关的基因(如昼夜节律调控基因和羽化节律基因)在3个隐存种之间存在显著差异, 推测这些基因在隐存种的形成中起到重要作用. Wang等人^[70]通过基因组重测序从群体基因组水平上对高山倭蛙(*Nanorana parkeri*)63个地理种群研究发现, 前期基于COI基因序列分析支持的两个主要的东西分化支系^[71]在基因组大部分区域已经出现明显分化且不能发生基因渗透, 支持隐存种的形成. 通过对杂交带(二者交界处的狭长河谷)群体基因组分析显示, 东、西之间仅存在有限的基因交流, 且杂交渗透片段短, 随机散布在整个基因组中, 渗透区域无明显的选择信号, 提示可能发生了一次较为古老的基因渐渗. 对东、西基因组高分化区域的分析发现与生殖相关的基因发生了显著富集. 以上结果均揭示高山倭蛙东、西居群之间已存在遗传上的生殖隔离, 应为两个不同的物种^[70].

3 我国隐存种研究现状

我们将全球隐存种研究中国内发表论文单独进行统计(图2, 表1). 从图1与2的对比中, 可以看出, 我国隐存种研究起步相比国外较晚, 但发展迅速. 中国于2008年开始开展国际生命条形码相关工作, 整体上推动了中国该研究方向的工作进程. 同时, 从图2可以看出, 中国隐存种研究早期以单分子基因片段为主, 2009年后整体研究快速增长, 尤以多基因手段研究发展迅猛, 这与分子系统学研究及技术的发展密切相关. 如前所述, 多基因的使用使隐存种的界定更加客观, 以此为基础深入开展物种演化研究的結果将会更加可靠^[67]. 在二代测序技术的推动下, 国内基于基因组数据涉及隐存种的研究开始于2009年左右, 不同类群差异较大(除昆虫14篇, 两栖类1篇, 鱼类1篇, 双壳纲1篇, 纤毛动物3篇, 单子叶植物纲1篇以外, 其他类群均未涉及二代测序技术, 详见网络版附件1), 这主要与不同类群的基因组大小和复杂程度有关. 昆虫纲物种基因组普遍

图 2 中国隐存种研究发展趋势(按分子技术分类)

Figure 2 Trend of cryptic species research in China (classified by molecular technology)

较小, 组装难度较低, 截至目前为止有1345种昆虫的基因组大小得到估计^[72], 仅有5%的基因组大于4 Gb以上. 而诸如两栖类这样大部分物种的基因组较大且重复序列较多的复杂类群^[73], 目前由于技术的限制, 短期内全基因组数据很难较大规模使用到隐存种研究中, 简化基因组是目前情况下较为可行的手段^[74].

3.1 区域物种多样性评估

物种多样性是生物多样性的重要内容, 在中国这样一个生物多样性极为丰富且国土面积广阔的国家^[75], 快速、大范围的区域多样性评估尤为重要. 近年来大量隐存种的发现为区域生物多样性的评估提供了直接证据^[5,58-62]. 例如Sun等人^[76]针对我国渤海、黄海和东海海域的软体动物, 基于COI基因片段, 共鉴定出569个物种, 其中发现62个遗传分化显著的隐存支系, 这些隐存支系在以往的研究中长期被忽略. Chen等人^[77,78]及Liu等人^[54]针对中国南方及邻近东南亚地区角蟾科物种, 通过多基因片段研究发现角蟾科的物种多样性被大大低估, 潜在新物种可能有30~43个, 存在大量狭域分布和同域分布的物种. 近年来我国横断山区分布的多个植物类群都陆续发现了隐存种的存在(白栎树属*Gaultheria*、红豆杉属*Taxus*、松蒿属*Phtheirospermum*等)^[79-81], 横断山区作为全球生物多样性热点地区之一, 因其复杂的气候地质历史和生态环境, 被认为是物种分化的摇篮, 很可能还存在更多的

物种亟待发掘. 从这些例子可以看出, 开展隐存种的研究有助于全面掌握区域物种多样性总体情况, 制定有效的保护方案. 但与国际同行研究相比, 在中国, 隐存种研究还远远未得到重视, 未纳入到区域生物多样性的整体评估研究中. 此外, 已开展的相关研究, 大部分工作仍然集中在较低阶元, 如近缘种水平的分类研究.

3.2 濒危物种的保护遗传研究

近年来, 通过种群遗传的研究发现, 长颈鹿^[6]、非洲象(*Loxodonta africana*和*Loxodonta cyclotis*)^[82]等众所周知的明星物种均存在隐存种. 在中国, 对中国大鲵(*Andrias davidianus*, 俗称娃娃鱼)的研究是其中一个代表性工作^[74]. 近年来国家投入巨资保护, 涉及大鲵的保护区有38个, 其中专门针对大鲵的国家级保护区有3个. 但整体的保护方案是基于中国大鲵是一个物种来制定的. 然而Yan等人^[74]通过长期的调查及遗传数据分析意外发现, 中国大鲵可能由5~8个隐存种组成, 简化基因组学组数据显示彼此已经产生了显著的遗传分化, 时间分化达5~10 Ma(百万年). 该研究将会带来中国大鲵保护计划的重大调整, 也将深刻影响国家对大鲵养殖产业的管理. 另一个例子是Zhou等人^[83]通过群体基因组分析发现长江江豚与海洋江豚之间已经出现显著的遗传学差异, 提示由于适应不同的咸淡水环境已经出现生殖隔离, 目前长江江豚已被提升为独立物种*Neophocaena asiaeorientalis*, 由于分化时间较短, 长江江豚与海洋江豚之间形态上差异并不明显. 通过对长江江豚的保护, 也将更好地推动长江整体生态系统的恢复工作. 此外在植物方面, 杨星宇^[84]基于叶绿体基因、微卫星和简化基因组等多种分子手段, 在濒危物种水蕨(*Ceratopteris*)中同样发现了隐存种现象, 并提出在中国分布的水蕨植物进行保护的过程中, 要将其两个隐种视为不同的进化单元分别采取措施进行保护. 鉴于人为活动导致的水蕨适生生境的破坏和消失是造成水蕨濒危的主要原因, 保护水蕨的适生生境免受破坏并促进居群的恢复是目前首要的工作^[84].

3.3 入侵生物的鉴别及防控

随着中国经济的飞速发展, 国际间贸易、旅游和其他人类活动加剧, 随之带来的生物入侵现象越加严

表 1 我国隐存种研究论文总体研究方向概况^{a)}

Table 1 General description of research directions of cryptic species in China

类群*			国内发表论 文数量(篇) 1985~2018年	主要研究方向/研究目的(篇)				
界	门	纲		物种多样 性评估	濒危物 种保护	入侵 生物	疾病 防控	其他
动物界(Animalia)	节肢动物门(Arthropoda)	昆虫纲(Insecta)	266	33	—	218	8	8
		甲壳亚门(Crustacea)	10	8	—	—	—	2
		蛛形纲(Arachnida)	4	2	—	1	—	1
		颚足纲(Maxillopoda)	1	1	—	—	—	—
		软甲纲(Malacostraca)	1	1	—	—	—	—
		两栖纲(Amphibia)	38	30	2	—	—	6
	脊索动物门(Chordata)	鱼纲(Pisces)	28	25	1	—	—	2
		哺乳纲(Mammalia)	17	13	1	—	—	3
		爬行纲(Reptilia)	9	7	—	—	—	2
		鸟纲(Aves)	2	2	—	—	—	—
		双壳纲(Bivalvia)	16	16	—	—	—	—
		腹足纲(Gastropoda)	10	9	—	1	—	—
	软体动物门(Mollusca)	头足纲(Cephalopoda)	7	7	—	—	—	—
		多板纲(Polyplacophora)	1	1	—	—	—	—
		瓣鳃纲(Lamellibranchia)	1	1	—	—	—	—
		缘虫纲(Cestodea)	7	—	—	—	7	—
	扁形动物门(Platyhelminthes)	吸虫纲(Trematoda)	2	—	—	—	2	—
		胞管肾纲(Secernentea)	4	2	—	—	2	—
	线虫门(Nematoda)	色矛纲(Chromadorea)	2	1	—	—	1	—
		Enoplea纲	2	—	—	1	1	—
	轮虫动物门(Rotifera)	单巢纲(Monogononta)	10	8	—	—	—	2
		巢纲(Bdelloidea)	1	—	—	—	—	1
	纽形动物门(Nemertea)	无针纲(Anopla)	1	—	—	—	—	1
	星虫动物门(Sipuncula)	方格星虫纲(Sipunculidea)	2	2	—	—	—	—
	棘皮动物门(Echinodermata)	海星亚纲(Asteroidea)	1	1	—	—	—	—
	缓步动物门(Tardigrata)	异缓步纲(Heterotardigrada)	1	1	—	—	—	—
植物界(Plantae)	被子植物亚门(Angiosperms)	真双子叶植物纲(Eudicots)	7	5	—	—	—	2
		双子叶植物纲(Dicotyledoneae)	2	—	—	—	—	2
		单子叶植物纲(Monocots)	5	3	—	—	—	2
		红毛茛纲(Bangiophyceae)	1	1	—	—	—	—
	红藻门(Rhodophyta)	红藻纲(Florideophyceae)	1	—	—	—	—	1
		绿藻纲(Chlorophyceae)	5	1	—	—	—	4
	绿藻门(Chlorophyta)	共球藻纲(Trebouxiophyceae)	1	—	—	—	—	1
		Ulvophyceae纲	1	—	—	—	—	1
	蕨类植物门(Pteridophyta)	真蕨纲(Polypodiopsida/Pteri- dopsida)	6	5	—	—	—	1
	苔类植物门(Marchantiophyta)	叶苔纲(Jungermanniopsida)	2	2	—	—	—	—
	裸子植物亚门(Gymnospermae)	松柏纲(Pinopsida)	4	2	—	—	—	2
	藓类植物门(Bryophyta)	真藓纲(Bryopsida)	2	2	—	—	—	—

(续表1)

类群*			国内发表论 文数量(篇) 1985~2018年	主要研究方向/研究目的(篇)				
界	门	纲		物种多样 性评估	濒危物 种保护	入侵 生物	疾病 防控	其他
真菌界(Fungi)	子囊菌门(Ascomycota)	子囊菌纲(Sordariomycetes)	13	4	—	—	7	2
		锤舌菌纲(Leotiomycetes)	3	2	—	—	1	—
		茶渍纲(Lecanoromycetes)	1	—	—	—	—	1
		圆盘菌纲(Orbiliomycetes)	2	2	—	—	—	—
		散囊菌纲(Eurotiomycetes)	1	—	—	—	—	1
		座囊菌纲(dothideomycetes)	2	1	—	—	1	—
		Saccharomycetes纲	1	—	—	—	1	—
		盘菌纲(Pezizomycetes)	2	2	—	—	—	—
		待定	1	1	—	—	—	—
		伞菌纲(Agaricomycetes)	3	3	—	—	—	—
	担子菌门(Basidiomycota)	黑粉菌纲(Ustilaginomycetes)	1	1	—	—	—	—
		银耳纲(Tremellomycetes)	1	—	—	—	1	—
原生生物界 (Protozoa)	纤毛门(Ciliophora)	寡膜纲(Oligohymenophorea)	3	—	—	—	—	3
		Spirotrichea纲	2	—	—	—	—	2
		Prostomatea纲	1	—	—	—	1	—
		Phyllopharyngea纲	1	—	—	—	—	1
	双鞭毛虫门(Dinoflagellata)	甲藻纲(Dinophyceae)	2	1	—	—	—	1
	变形虫门(Amoebozoa)	黏菌纲(Myxogastria)	1	1	—	—	—	—
细菌界(Bacteria)	蓝细菌门(Cyanobacteria)	蓝藻纲(Cyanophyceae)	1	1	—	—	—	—
病毒(Viruses)	待定	待定	1	1	—	—	—	—
色素界(Chromista)	褐藻门(Phaeophycophyta)	褐藻纲(Phaeophyceae)	1	—	—	—	—	1

a) 该分类系统与物种2000中国节点(Species 2000 China Node, <http://www.sp2000.org.cn/>)一致, 部分分类阶元暂无中文名。根据目前的统计来看国内隐存种研究大致可分为4个方向(表1): “区域物种多样性评估”方向主要以区域生物多样性评估及物种分类为重点, “濒危物种保护”方向主要涉及对濒危物种群体水平的研究, “入侵生物”与“疾病防控”则主要涉及入侵生物与致病性生物的研究, 两者均与人类自身的生活环境与健康息息相关。

重, 相关资料统计, 入侵中国的外来生物可能有600种以上(中国外来入侵物种数据库记录, <http://www.chinaias.cn/wjPart/index.aspx>)。隐存种的鉴定和发现在入侵生物监管方面有重要意义^[8]。我国对烟粉虱的隐存种研究近年来取得了一定的进展。粉虱(Aleyrodidae)是一类体型微小的植食性刺吸式昆虫, 全球广布, 也是主要的农林害虫, 其寄主范围非常广泛。其中烟粉虱复合体(*Bemisia tabaci* complex)长期以来分类混乱, 其中至少存在24个形态上无法区分的隐存种^[85]。Xu等人^[86]基于其中3个物种的杂交实验发现, 它们之间存在生殖隔离, 确定了它们的物种地位。除了隐存种的界定以外, 我国在烟粉虱复合体中不同隐存种的入侵与扩散、共生菌、抗药性、传播植物病毒、天敌等方面也开展了大量研究(详见网络版附件1)。比如不同隐

种对杀虫剂的敏感性不同^[87], 在MED隐存种(*Bemisia tabaci* Mediterranean, 原称Q型, 以下简称MED)入侵我国后的前几年间, 由于新烟碱类杀虫剂的大量使用, MED隐存种已经表现出稳定的抗性, 而MEAM1隐存种(*Bemisia tabaci* Middle East-Asia Minor 1, 原称B型, 以下简称MEAM1)则较为敏感^[88,89], 这也解释了MED隐存种在一些地区会取代MEAM1隐存种的原因^[89]。

3.4 疾病防治

对病原微生物及其传播者的准确鉴定, 是疾病防控的重要一环。疟疾是严重危害人类健康的寄生虫病之一, 与艾滋病、结核病一起被世界卫生组织列为全球3大公共卫生问题。2016年, 全球仍有91个国家和地区流行疟疾, 有2.16亿新发病例, 约44.5万人死于疟

疾^[90]。而疟疾的研究很大程度上受益于疟原虫载体——蚊科(Culicidae)的分类。冈比亚按蚊是非洲疟原虫的最初寄主, 后来研究者发现有7个隐存种, 这7个种的栖息地和吸血偏好均不同^[91], 其中有几种按蚊甚至只攻击非人类的动物, 对人类健康没有威胁。如果专一性地防控那些只攻击人类的疟原虫载体按蚊, 有助于提高防控效率。赫坎按蚊复合体(*Anopheles hyrcanus* group)中包含25个物种, 广泛分布于东洋界与古北界, 其中很多物种都是疟疾的传播者, 且彼此形态难以区分。Fang等人^[92]基于COI和ITS2两个基因片段的分析结果发现, ITS2基因对于鉴定赫坎按蚊复合体中的物种准确率更高, 准确地鉴别赫坎按蚊物种将有助于疟疾传染的防控。念珠菌(*Candida*)是一类条件致病真菌, 可引起皮肤黏膜浅层或全身系统性感染。*Candida nivariensis*和*Candida bracarensis*是光滑念珠菌复合体(*Candida glabrata* complex)中的两个隐存种, Hou等人^[93]基于从10家医院采集来的菌株进行物种鉴别和抗真菌敏感性(antifungal susceptibilities)实验, 结果发现ITS基因片段能很好地地区分两种真菌, 同时两种真菌均对棘白菌素(echinocandins, 一种抗真菌药物)敏感。

4 展望

过去的10年间隐存种研究对我国生物多样性及其保护的多个领域产生了积极的影响, 已经成为多个学科共同关注的重要科学问题。与此同时, 我国生物多样性正面临着严峻挑战, 自1970年以来, 陆生脊椎动物种群数量下降最快, 达到了50%^[94]。濒危和生存受到威胁的高等植物有4000~5000种, 达到了中国植物种类的10%~15%^[95]。在大量隐存种尚未被发现和描述的情况下, 很多物种很可能在我们发现之前就会已经灭绝。同样, 挑战也来源于日渐增多的入侵生物和致病生物中, 如果因为隐存种的存在可能导致发生防控的疏漏, 都会造成对国家公共安全、人类生存健康等方面产生很大的影响。就中国现有研究基础而言, 未来需要将隐存种研究纳入到中国区域生物多样性快速评估体系中, 加快物种发现和描述工作的步伐。通过对多地区隐存种研究的比较工作, 可实现对生物多样性的总体量化估计。此外, 在发掘隐存物种的基础上, 结合新技术, 基于整合的研究方法, 开展深层次的探索和理解隐存种形成机制等问题, 争取在理论方面有所突破。

致谢 感谢中国科学院动物研究所李枢强老师对本文提出的宝贵意见。

参考文献

- 1 Naem S, Iii F S C, Costanza R, et al. Biodiversity and ecosystem functioning: Maintaining natural life support processes. *Issues Ecol*, 1999, 4: 2-12
- 2 Hoffmann M, Hilton-Taylor C, Angulo A, et al. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science*, 2010, 330: 1503-1509
- 3 Wake D B, Vredenburg V T. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 11466-11473
- 4 Costello M J, May R M, Stork N E. Response to comments on "Can we name Earth's species before they go extinct?". *Science*, 2013, 341: 237
- 5 Costello M J, Wilson S, Houlding B. Predicting total global species richness using rates of species description and estimates of taxonomic effort. *Systatic Biol*, 2012, 61: 871-883
- 6 Fennessy J, Bidon T, Reuss F, et al. Multi-locus analyses reveal four giraffe species instead of one. *Curr Biol*, 2016, 26: 2543-2549
- 7 Winker K. Sibling species were first recognized by William Derham (1718). *Auk*, 2005, 122: 706-707
- 8 Bickford D, Lohman D J, Sodhi N S, et al. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol Evol*, 2007, 22: 148-155
- 9 Heethoff M. Cryptic species—Conceptual or terminological chaos? A response to Struck et al. *Trends Ecol Evol*, 2018, 33: 310
- 10 Mayden R L. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. In: Claridge M F, Dawah H A, Wilson M R, eds. *Species. The Units of Biodiversity*. London: Chapman and Hall, 1997. 381-423
- 11 de Queiroz K. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation and terminological recommendations. In: Howard D J, Berlocher S H, eds. *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford: Oxford University Press, 1998. 57-75

- 12 de Queiroz K. Different species problems and their resolution. *BioEssays*, 2005, 27: 1263–1269
- 13 de Queiroz K. Species concepts and species delimitation. *Systatic Biol*, 2007, 56: 879–886
- 14 Struck T H, Feder J L, Bendiksy M, et al. Finding evolutionary processes hidden in cryptic species. *Trends Ecol Evol*, 2018, 33: 153–163
- 15 Fišer C, Robinson C T, Malard F. Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Mol Ecol*, 2018, 27: 613–635
- 16 Mayr E. Animal species and evolution. *Human Biol*, 1964, 4: 398–401
- 17 Narins P M. Divergence of acoustic communication systems of two sibling species of eleutherodactylid frogs. *Copeia*, 1983, 1983: 1089
- 18 Henry C S. Singing and cryptic speciation insects. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9: 388–392
- 19 Jones G, Barlow K E. Cryptic species of echolocating bats. In: Thomas J A, Moss C, Vater M, eds. *Echolocation in Bats and Dolphins*. Chicago: University Of Chicago Press, 2003. 345–349
- 20 Cicero C. Sibling Species of Titmice in the *Parus inornatus* Complex (Aves: Paridae). California: University of California Press, 1996. 1–217
- 21 Schönrogge K, Barr B, Wardlaw J C, et al. When rare species become endangered: Cryptic speciation in myrmecophilous hoverflies. *Biol J Linnean Soc*, 2002, 75: 291–300
- 22 Rothschild L J, Mancinelli R L. Life in extreme environments. *Nature*, 2001, 409: 1092–1101
- 23 Nevo E. Evolution of genome-phenome diversity under environmental stress. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 6233–6240
- 24 Vrijenhoek R C, Schutz S J, Gustafson R G, et al. Cryptic species of deep-sea clams (Mollusca: Bivalvia: Vesicomyidae) from hydrothermal vent and cold-water seep environments. *Deep Sea Res Part I-Oceanographic Res Papers*, 1994, 41: 1171–1189
- 25 Grundt H H, Kjølnér S, Borgen L, et al. High biological species diversity in the arctic flora. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 972–975
- 26 Lefébure T, Douady C J, Gouy M, et al. Phylogeography of a subterranean amphipod reveals cryptic diversity and dynamic evolution in extreme environments. *Mol Ecol*, 2006, 15: 1797–1806
- 27 Appeltans W, Ahyong S T, Anderson G, et al. The magnitude of global marine species diversity. *Curr Biol*, 2012, 22: 2189–2202
- 28 Reidenbach K R, Neafsey D E, Costantini C, et al. Patterns of genomic differentiation between ecologically differentiated M and S forms of *Anopheles gambiae* in West and Central Africa. *Genome Biol Evol*, 2012, 4: 1202–1212
- 29 Knowlton N. Sibling species in the sea. *Annu Rev Ecol Syst*, 1993, 24: 189–216
- 30 Gustafsson A L S, Skrede I, Rowe H C, et al. Genetics of cryptic speciation within an arctic mustard, *Draba nivalis*. *PLoS ONE*, 2014, 9: e93834
- 31 Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method. *Am Natist*, 1985, 125: 1–15
- 32 Bensch S, Pérez-Tris J, Waldenström J, et al. Linkage between nuclear and mitochondrial DNA sequences in avian malaria parasites: Multiple cases of cryptic speciation? *Evolution*, 2004, 58: 1617–1621
- 33 Damm S, Schierwater B, Hadrys H. An integrative approach to species discovery in odonates: From character-based DNA barcoding to ecology. *Mol Ecol*, 2010, 19: 3881–3893
- 34 Derycke S, De Meester N, Rigaux A, et al. Coexisting cryptic species of the *Litoditis marina* complex (Nematoda) show differential resource use and have distinct microbiomes with high intraspecific variability. *Mol Ecol*, 2016, 25: 2093–2110
- 35 Hebert P D N, Cywinska A, Ball S L, et al. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc R Soc London Ser B-Biol Sci*, 2003, 270: 313–321
- 36 Saitou N, Nei M. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol Biol Evol*, 1987, 4: 406
- 37 Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J Mol Evol*, 1980, 16: 111–120
- 38 Reid N M, Carstens B C. Phylogenetic estimation error can decrease the accuracy of species delimitation: A Bayesian implementation of the general mixed Yule-coalescent model. *BMC Evol Biol*, 2012, 12: 196
- 39 Puillandre N, Lambert A, Brouillet S, et al. ABGD, automatic barcode gap discovery for primary species delimitation. *Mol Ecol*, 2012, 21: 1864–1877
- 40 Zhang J, Kapli P, Pavlidis P, et al. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 2013, 29: 2869–2876
- 41 Leaché A D, Fujita M K, Minin V N, et al. Species delimitation using genome-wide SNP data. *Systatic Biol*, 2014, 63: 534–542
- 42 Yang Z, Rannala B. Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 9264–9269
- 43 Flot J F, Couloux A, Tillier S. Haplowebs as a graphical tool for delimiting species: A revival of Doyle’s “field for recombination” approach and its application to the coral genus *Pocillopora* in *Clipperton*. *BMC Evol Biol*, 2010, 10: 372

- 44 Pritchard J K, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, 155: 945–959
- 45 Alexander D H, Novembre J, Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Res*, 2009, 19: 1655–1664
- 46 Excoffier L, Laval G, Schneider S. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol Bioinform Online*, 2005, 1: 117693430500100
- 47 Raymond M, Rousset F. GENEPOP (version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J Hered*, 1995, 86: 248–249
- 48 Buerkle C A. Maximum-likelihood estimation of a hybrid index based on molecular markers. *Mol Ecol Notes*, 2005, 5: 684–687
- 49 Evanno G, Regnaut S, Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Mol Ecol*, 2005, 14: 2611–2620
- 50 Jones G. STACEY: Species delimitation and phylogeny estimation under the multispecies coalescent. Available from <https://doi.org/10.1101/010199>
- 51 Bryant D, Bouckaert R, Felsenstein J, et al. Inferring species trees directly from biallelic genetic markers: Bypassing gene trees in a full coalescent analysis. *Mol Biol Evol*, 2012, 29: 1917–1932
- 52 Grummer J A, Bryson Jr. R W, Reeder T W. Species delimitation using Bayes factors: Simulations and application to the *Sceloporus scalaris* species group (Squamata: Phrynosomatidae). *Systatic Biol*, 2013, 63: 119–133
- 53 Eriksson A, Manica A. Effect of ancient population structure on the degree of polymorphism shared between modern human populations and ancient hominins. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 13956–13960
- 54 Liu Z, Chen G, Zhu T, et al. Prevalence of cryptic species in morphologically uniform taxa—Fast speciation and evolutionary radiation in Asian frogs. *Mol Phylogenets Evol*, 2018, 127: 723–731
- 55 Wang Y, Zhao J, Yang J, et al. Morphology, molecular genetics, and bioacoustics support two new sympatric *Xenophrys* toads (Amphibia: Anura: Megophryidae) in Southeast China. *PLoS ONE*, 2014, 9: e93075
- 56 Elzinga J A, Mappes J, Kaila L. Pre- and post-mating reproductive barriers drive divergence of five sympatric species of Naryciinae moths (Lepidoptera: Psychidae). *Biol J Linn Soc Lond*, 2014, 112: 584–605
- 57 Ratnasingham S, Hebert P D N. BOLD: The barcode of life data system (<http://www.barcodinglife.org>). *Mol Ecol Notes*, 2007, 7: 355–364
- 58 Becker S, Hanner R, Steinke D. Five years of FISH-BOL: Brief status report. *Mitochondrial DNA*, 2011, 22: 3–9
- 59 Lijtmaer D A, Kerr K C R, Stoeckle M Y, et al. DNA barcoding birds: From field collection to data analysis. In: Kress W, Erickson D, eds. *DNA Barcodes. Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols)*. Totowa: Humana Press, 2012
- 60 Hamilton A J, Basset Y, Benke K K, et al. Quantifying uncertainty in estimation of tropical arthropod species richness. *Am Natist*, 2012, 176: 90–95
- 61 Hamilton A J, Basset Y, Benke K K, et al. Errata: Quantifying uncertainty of tropical arthropod species richness. *Am Natist*, 2011, 177: 544–545
- 62 Joppa L N, Roberts D L, Pimm S L. How many species of flowering plants are there? *Proc R Soc B*, 2011, 278: 554–559
- 63 Bucklin A, Steinke D, Blanco-Bercial L. DNA barcoding of marine metazoa. *Annu Rev Mar Sci*, 2011, 3: 471–508
- 64 Hebert P D N, Ratnasingham S, de Waard J R. Barcoding animal life: Cytochrome C oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proc R Soc London Ser B-Biol Sci*, 2003, 270: S96
- 65 Lahaye R, van der Bank M, Bogarin D, et al. DNA barcoding the floras of biodiversity hotspots. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 2923–2928
- 66 Schoch C L, Seifert K A, Huhndorf S, et al. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (*ITS*) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 6241–6246
- 67 Bossu C M, Near T J. Gene trees reveal repeated instances of mitochondrial DNA introgression in orangethroat darters (Percidae: *Etheostoma*). *Systatic Biol*, 2009, 58: 114–129
- 68 Chan K M A, Levin S A. Leaky prezygotic isolation and porous genomes: Rapid introgression of maternally inherited DNA. *Evolution*, 2005, 59: 720–729
- 69 Janzen D H, Burns J M, Cong Q, et al. Nuclear genomes distinguish cryptic species suggested by their DNA barcodes and ecology. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 8313–8318
- 70 Wang G D, Zhang B L, Zhou W W, et al. Selection and environmental adaptation along a path to speciation in the Tibetan frog *Nanorana parkeri*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: E5056–E5065
- 71 Zhou W, Zhang B, Chen H, et al. DNA barcodes and species distribution models evaluate threats of global climate changes to genetic diversity: A case study from *Nanorana parkeri* (Anura: Dicroglossidae). *PLoS ONE*, 2014, 9: e103899

- 72 Gregory T R. Animal Genome Size Database. 2005, <http://www.genomesize.com>
- 73 Liedtke H C, Gower D J, Wilkinson M, et al. Macroevolutionary shift in the size of amphibian genomes and the role of life history and climate. *Nat Ecol Evol*, 2018, 2: 1792–1799
- 74 Yan F, Lü J, Zhang B, et al. The Chinese giant salamander exemplifies the hidden extinction of cryptic species. *Curr Biol*, 2018, 28: R590–R592
- 75 Xu H, Wu J, Liu Y, et al. Biodiversity congruence and conservation strategies: A national test. *BioScience*, 2008, 58: 632–639
- 76 Sun S, Li Q, Kong L, et al. DNA barcoding reveal patterns of species diversity among northwestern Pacific molluscs. *Sci Rep*, 2016, 6: 33367
- 77 Chen J M, Zhou W W, Poyarkov Jr. N A, et al. A novel multilocus phylogenetic estimation reveals unrecognized diversity in Asian horned toads, genus *Megophrys sensu lato* (Anura: Megophryidae). *Mol Phylogenets Evol*, 2017, 106: 28–43
- 78 Chen J M, Poyarkov Jr. N A, Suwannapoom C, et al. Large-scale phylogenetic analyses provide insights into unrecognized diversity and historical biogeography of Asian leaf-litter frogs, genus *Leptolalax* (Anura: Megophryidae). *Mol Phylogenets Evol*, 2018, 124: 162–171
- 79 Lu L, Fritsch P W, Cruz B C, et al. Reticulate evolution, cryptic species, and character convergence in the core East Asian clade of *Gaultheria* (Ericaceae). *Mol Phylogenets Evol*, 2010, 57: 364–379
- 80 Liu J, Möller M, Provan J, et al. Geological and ecological factors drive cryptic speciation of yews in a biodiversity hotspot. *New Phytol*, 2013, 199: 1093–1108
- 81 Yu W B, Randle C P, Lu L, et al. The hemiparasitic plant *Phtheirospermum* (Orobanchaceae) is polyphyletic and contains cryptic species in the Hengduan Mountains of Southwest China. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 142
- 82 Roca A L, Georgiadis N, Pecon-Slattery J, et al. Genetic evidence for two species of elephant in Africa. *Science*, 2001, 293: 1473–1477
- 83 Zhou X, Guang X, Sun D, et al. Population genomics of finless porpoises reveal an incipient cetacean species adapted to freshwater. *Nat Commun*, 2018, 9: 1276
- 84 Yang X Y. Cryptic species diversity and molecular phylogeography of the endangered aquatic fern *Ceratopteris thalictroides* (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Wuhan: Wuhan University, 2015 [杨星宇. 濒危水生蕨类植物水蕨的隐种多样性及分子谱系地理学研究. 博士学位论文. 武汉: 武汉大学, 2015]
- 85 Barro P J D, Liu S S, Boykin L M, et al. *Bemisia tabaci*: A statement of species status. *Ann Rev Entomol*, 2011, 56: 1–19
- 86 Xu J, De Barro P J, Liu S S. Reproductive incompatibility among genetic groups of *Bemisia tabaci* supports the proposition that the whitefly is a cryptic species complex. *Bull Entomol Res*, 2010, 100: 359–366
- 87 Horowitz A R, Kotsedalov S, Khasdan V, et al. Biotypes B and Q of *Bemisia tabaci* and their relevance to neonicotinoid and pyriproxyfen resistance. *Arch Insect Biochem Physiol*, 2005, 58: 216–225
- 88 Bian H X, Mu C Q, Guo X J, et al. Control effects and toxicities of six insecticides against *Bemisia tabaci* Q biotype (in Chinese). *Plant Protect*, 2011, 37: 201–205 [边海霞, 穆常青, 郭晓军, 等. 6种杀虫剂对Q型烟粉虱的田间防治效果及抗性测定. 植物保护, 2011, 37: 201–205]
- 89 Rao Q, Xu Y, Luo C, et al. Characterisation of neonicotinoid and pymetrozine resistance in strains of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) from China. *J Integr Agricul*, 2012, 11: 321–326
- 90 WHO. World Malaria Report 2016. Geneva: World Health Organization, 2017
- 91 Besansky N J. Complexities in the analysis of cryptic taxa within the genus *Anopheles*. *Parassitologia*, 1999, 41: 97
- 92 Fang Y, Shi W Q, Zhang Y. Molecular phylogeny of *Anopheles hyrcanus* group members based on *ITS2* rDNA. *Parasites Vectors*, 2017, 10: 417
- 93 Hou X, Xiao M, Chen S C A, et al. Identification and antifungal susceptibility profiles of *Candida nivariensis* and *Candida bracarenensis* in a multi-center chinese collection of yeasts. *Front Microbiol*, 2017, 8: fov114
- 94 Xie G D, Cao S Y, Yang Q S, et al. Living Planet Report-China 2015. Beijing: World Wildlife Fund, 2015
- 95 Ge J W. Current status and conservation strategy of China biodiversity (in Chinese). *J Anhui Agri Sci*, 2009, 37: 5066–5067 [葛家文. 中国生物多样性现状及保护对策. 安徽农业科学, 2009, 37: 5066–5067]

From cryptic species to biodiversity conservation in China: Status and prospects

XU Wei^{1,2} & CHE Jing^{1,3*}

1 State Key Laboratory of Genetic Resources and Evolution, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;

2 Kunming College of Life Science, University of Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;

3 Center for Excellence in Animal Evolution and Genetics, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China

Multiple fields of study have benefited by research on cryptic species, including regional estimation of species-level diversity, conservation genetics of endangered species, invasive species identification and control, and disease prevention. Recent advancements in molecular technology have contributed to the unveiling of cryptic diversity, improving our understanding of life on Earth and influencing guidelines for conservation. In this study, we briefly introduced the concept of cryptic species and hypotheses on the mechanism of evolution and summarized recent advancements in various molecular tools. Additionally, we reported the current research status with regard to cryptic species discovery in China. Future studies are required to solve problems associated with the discovery of cryptic species, especially in large-scale regional biodiversity assessment, which has not been evaluated much in China. In addition, the mechanism of morphological conservatism in cryptic species should also be studied further.

cryptic species, DNA barcoding, next-generation sequencing, genome, biodiversity

doi: [10.1360/N052018-00229](https://doi.org/10.1360/N052018-00229)