# 基于 Maxent 模型的青藏高原优势种草分布格局模拟研究

長学敏<sup>1</sup>,李佳慧<sup>2</sup> (1. 青海省生态环境监测中心,青海西宁 810007;2. 重庆交通大学建筑与城市规划学院,重庆 400074)

摘要 以青藏高原嵩草、苔草、针茅3种优势种草为研究对象,通过植物标本库查询得到草地标本点位数据,选取气候、土壤质地、地形 为环境因子,运用 Maxent 模型模拟出每种优势种草的分布格局,并运用刀切法筛选出主导环境因子,探讨主导环境因子对不同优势种 草分布的影响与内在机制。结果表明,最冷季降水量、温度季节性变化标准差、年降水量、海拔是嵩草分布的主导环境因子(累计贡献 率>80%);最冷季降水量、最暖季均温、年降水量、海拔对苔草分布贡献较大(累计贡献率 82.55%);最暖季降水量、年均温、坡度、海拔对 针茅分布影响较大(累计贡献率 73.47%)。土壤质地对 3 种草分布影响很小(累计贡献率 <5%)。总体上,生长季水热综合条件是制约 青藏高原优势物种分布的最主要气候因子。 关键词 优势种草;Maxent 模型;分布格局;环境因子;青藏高原

中图分类号 X173 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2024)23-0069-06

doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2024.23.016



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

#### Simulation of Distribution Pattern of Dominant Grass Species in Tibetan Plateau Based on the Maxent Model

**NIE Xue-min<sup>1</sup>**, **LI Jia-hui<sup>2</sup>** (1. Qinghai Eco-Environment Monitoring Center, Xining, Qinghai 810007; 2. School of Architecture and Urban Planning, Chongqing Jiaotong University, Chongqing 400074)

**Abstract** Taking *Kobresia*, *Carex* and *Stipa* as the research objects. The grassland specimen point data were obtained by querying the herbology database and the climate, soil texture and topography were selected as environmental factors to explore the influence and internal mechanism of the dominant environmental factors on the distribution of different grasslands, the Maxent model was used to simulate the distribution pattern of each dominant grass and the Jackknife method was used to screen out the dominant environmental factors. The results showed that the precipitation in the coldest season, the standard deviation of the seasonal variation of temperature, the average annual precipitation and the altitude were the dominant environmental factors for the distribution of *Kobresia* (accumulated contribution rate > 80%); the precipitation in the coldest season, the average temperature in the warmest season, the average annual precipitation, and the altitude had a greater contribution to the distribution of *Carex* (accumulated contribution rate was 82.55%); the warmest season precipitation, the annual average temperature, the slope and altitude had the greatest influence on the geographical distribution of *Stipa* (accumulated contribution rate was 73.47%). Soil texture had little effect on this three grassland species (accumulated contribution rate < 5%). In general, the hydrothermal conditions in the growing season were the most important climatic factors that restrict the distribution of dominant species on the Tibetan Plateau. **Key words** Dominant grass species; Maxent model; Distribution pattern; Environmental factor; Tibetan Plateau

物种地理分布格局研究是分析物种的空间分异规律以 及对环境因子响应的生物地理学研究的重要领域,也是保护 生态系统多样性的基础<sup>[1]</sup>。在植被地理分布研究中,物种分 布模型有着广泛的应用,该模型对输入数据要求不高、操作 简便、模拟效果较好,在物种、群落和生态系统分布的模拟等 方面都有着重要的应用<sup>[2]</sup>。该模型需要环境因子数据以及 研究对象的分布点位数据作为输入数据,利用研究对象的不 完全样本点位数据,以环境因子预测值为该因子的经验平均 值,模拟出满足熵值最大的最佳分布,并反映物种已知分布 区的环境因子与研究区之间的关系。Maxent(最大熵)模型 因其不受有限的样本分布点位以及空间偏差数据影响,且模 拟准确性较其他物种分布模型高,在模拟物种分布领域应用 广泛。青藏高原是我国天然草地分布最广泛的区域,也是全 球气候变化的敏感区与脆弱地带<sup>[3]</sup>,在气候变化影响下,全 球范围内温度持续升高,降水格局改变,导致草地的地理分 布与生产力发生了变化。笔者拟在有限的数据基础上,通过 物种分布模型分析青藏高原草地优势种草的分布情况及其 对主导环境因子的响应,以期为青藏高原草地资源的评价、 保护、持续利用以及植物资源分布的研究提供参考。

基金项目 青海省科学技术厅项目(2022-ZJ-718);重庆市科学技术局 项目自然科学基金面上项目(cstc2021jcyj-msxmX0384)。

作者简介 聂学敏(1980—),男,青海民和人,高级工程师,硕士,从事 生态环境监测与评价工作。
收稿日期 2024-01-19

### 1 材料与方法

1.1 研究区概况 青藏高原被称为"地球第三极",是世界 海拔最高、全球气候变化最敏感的区域之一<sup>[4]</sup>。青藏高原植 被类型齐全,草地面积广阔,主要包括高寒草甸、高寒草原、 温性草原3种类型,其中,针茅、苔草、蒿草为主要的优势物 种。青海省与西藏自治区是青藏高原主体,约占高原总面积 的80%,草地样本点位数据也集中分布于这2个地区所在区 域,该研究以青海省和西藏自治区为研究区域。

1.2 数据来源 利用资源环境数据云平台(http://www. resdc. cn)获取1:100万的研究区植被类型空间分布栅格数 据和土壤质地数据;通过中国数字植物标本馆(http://www. cvh. org)获取草地植被分布样本数据,共获取1922条标本 记录;通过中国气象科学数据共享服务网(http://cdc. cma. gov. cn)获取青藏高原及其周边51个气象站点月度的温度 与降水量数据,然后在ArcGIS10.2中采用Kriging法将气象 变量插值成1000m的栅格数据;通过地理空间数据云平台 (http://www.gscloud. cn/)获取研究区分带的30m分辨率 DEM数据;通过国家基础地理信息中心(http://www.ngcc. cn)获取1:400万研究区的行政矢量边界数据。其中所有环 境因子及其代码如表1所示。

### 1.3 模型模拟。

**1.3.1** 模型原理。Maxent 模型的原理是根据已有的不完全数据来模拟和预测未知信息。以已知信息为约束条件,模拟

	表1	环境因子及其	代码	5	
Table 1	Enviro	onment factors	and	their	codes

变量分类 Variable classification	变量代码 Variable code	变量名称 Variable name	
生物气象因子变量	bio1	最冷季降水量	
Biometeorological factor	bio2	最冷季均温	
variables	bio3	最暖季降水量	
	bio4	最暖季均温	
	bio5	温度季节性变化标准差	
	bio6	年均温	
	bio7	年降水量	
土壤质地变量	sand	砂土含量	
Soil texture variable	silt	粉砂土含量	
	clay	黏土含量	
地形因子变量	aspect	坡向	
Terrain factor variable	slope	坡度	
	elevation	海拔	

出使熵值最大化的最优条件。在构建模型时,不需要做任何 倾向性假设,在保证已有数据完好前提下,当满足熵值最大 化条件时,删除冗余信息,使得未知信息的确定性升高<sup>[5]</sup>。 设 $\beta$ 为随机变量, $B_1$ , $B_2$ , $B_3$ ,..., $B_n$  是 $\beta$ 变量的n种可能,则 随机变量的熵值为:

 $R(\boldsymbol{\beta}) = -\sum_{i=1}^{n} D_1 \log D_i$ 

式中: $R(\beta)$ 为随机变量的熵值; $D_1, D_2, D_3, \dots, D_i$ 为每种变量

可能发生的概率。

当已知信息为物种分布数据时,构建 Maxent 模型,输出得到熵值最大的最优分布,即该物种的潜在适宜分布区。

1.3.2 模型运行。将环境因子数据通过重采样转化成相同的栅格大小(30 m×30 m),将坐标统一为WGS1984 地理坐标系,并输出为二进制\*.asc格式,与草地点位数据一起输入Maxent 3.4.1 中进行分布模拟及验证。随机选取草地分布样本总数的75%作为训练子集构建模型<sup>[6]</sup>,25%作为测试集验证模型,重复运行次数设定为20次。模型输出结果类型为Logistic值,表示物种分布概率,介于0~1,"0"表示不存在,"1"表示存在,越接近1则存在概率越大,物种适应度越高。

**1.3.3** 模型验证。利用接受者操作特征曲线(receiver operating characteristic curve,简称 ROC 曲线)对模型预测效果进 行评价,曲线下的面积(Area Under ROC Curve,简称 AUC 值)表示模型精度,取值范围为 0.5 < 1.0,当  $0.5 \le AUC < 0.6$ 时,表示预测结果准确度较差;当  $0.6 \le AUC < 0.7$  时,表示准 确度一般;当  $0.7 \le AUC < 0.8$  时,表示较准确;当  $0.8 \le AUC < 0.9$  时,表示很准确;当  $0.9 \le AUC \le 1.0$  时,表示极准确。该 研究中模拟 20 次重复的 AUC 值为 0.873 左右,表明预测准 确度很好,ROC 曲线如图 1 所示。



Fig. 1 ROC curves of *Kobresia* (a), *Carex* (b) and *Stipa* (c)

## 2 结果与分析

2.1 主导环境因子筛选 通过刀切法对环境因子贡献值进 行评估,结果如图2所示,图中浅蓝色条带表示去除某一变 量后环境因子对物种地理分布的贡献(简称无变量),深蓝色 条带表示仅保留某一变量时环境因子对物种地理分布的贡 献(简称1个变量),红色条带表示所有环境因子综合作用于 物种地理分布的贡献(简称所有变量),条带越长表示贡献值 越大。浅蓝色条带与红色条带长度相差越大,表明去除该变 量对于物种地理分布模拟结果负面影响越大,则该变量的不 可替代性越高,重要性也相对越高<sup>[7]</sup>。结果表明,对于3种 主要优势种草,仅保留海拔这一变量时,其对于地理分布增 益贡献值最大,而去除该变量后余下的变量与所有变量综合 作用贡献值相比,减少的得分值最多,说明海拔是影响优势







环境变量 Environmental variable



#### Fig. 2 The importance of environmental factors to the geographical distribution of Kobresia(a), Carex(b) and Stipa(c) by cutting method

2.2 不同优势种草潜在适生区面积及其空间分布 统计不同优势种草潜在适生区面积(表 2)可知,每种优势种草高适 生区(存在概率 0.50~1.00)面积最小,低适生区(存在概率 0.05~0.30)面积最大,说明潜在低适生区在研究区占主导, 约占草地总面积的 50%。苔草的低适生区面积最大 (113.62万 km<sup>2</sup>),3种优势种草的高适生区面积相差不大, 其中嵩草最大(29.52万 km<sup>2</sup>)。3种优势种草高适生区表现 出一定的一致性。藏东北、青海湖周边地区以及唐古拉山脉 以南地区是 3 种优势种草分布的高适生区,与李旭谦<sup>[9]</sup>的研 究结果一致;青海南部以及西藏西部的昌都、南部的山南是 嵩草和苔草的高适生区。此外,少部分的嵩草、苔草和针茅 种草分布的主导环境因子。在所有环境因子中,最冷季降水量(bio1)、温度季节性变化标准差(bio5)、年降水量(bio7)、海拔(elevation)对嵩草分布的贡献较大,累计贡献率均大于80%;最冷季降水量(bio1)、最暖季均温(bio4)、年降水量(bio7)、海拔(elevation)是对苔草分布影响较大的环境因子,累计贡献率达到82.55%;最暖季降水量(bio3)、年均温(bio6)、坡度(slope)、海拔(elevation)对针茅分布影响较大,累计贡献率达到73.47%。对于3种优势种草,砂土(sand)、粉砂土(silt)与黏土(clay)含量对其分布的累计贡献率不超过5%,说明土壤质地对草地物种地理分布的影响不大,因为青藏高原高寒严峻的生长条件,土壤在一年中大部分时间(9月到次年5月)为冻结状态,气象因子成为制约植物生长的主导因素<sup>[8]</sup>。





高适生区分布于阿里地区以南。苔草和嵩草的不适生区主要 分布于藏北高原东南部以及羌塘无人区;与其他2种优势种草 不同的是,针茅不适生区主要分布在藏西南的山南和林芝。

### 表 2 不同优势种草潜在适生区面积

Table 2	Potential	suitable	areas	of different	dominant	species	of	gras-
	ses					单位	. т	î hm²

505				<b>十匹.</b> ,,, im
优势物种 Dominant species	不适生区 Unsuitability area	低适生区 Low suitability area	中适生区 Moderate suitability area	高适生区 High suitability area
嵩草 Kobresia	33.26	91.07	40.60	29.52
苔草 Carex	27.92	113.62	28.45	24.47
针茅 Stipa	27.14	103.11	40.41	23.79

# 2.3 优势种草分布格局与主导环境因子的关系

2.3.1 嵩草对主导环境因子的响应。根据嵩草分布对主导 环境因子响应的 Logistic 曲线(图 3)发现,嵩草分布对最冷 季降水量(bio1)、温度季节性变化标准差(bio5)和海拔(elevation)的响应相似,随着环境变量的增加,存在概率呈先增 加后减少的趋势。当最冷季降水量为 26 mm 左右时,存在概 率达到峰值;温度季节性变化标准差和海拔分别达到 8.5、 3 500~4 000 m时,嵩草存在概率最高,达到其适生区范围。 当温度季节性变化标准差>10 时,嵩草存在概率小于 0.05, 表明温度季节性变化过大时会对嵩草生长产生不利影响;当海拔高于5500m时,嵩草存在概率小于0.05,因为海拔越高,温度越低,青藏高原海拔大于5000m的地区多被冰雪覆盖,植被生长极其困难。年降水量(bio7)超过240mm后,嵩草存在概率随年降水量的增加而增加。已有研究表明降水是制约青藏高原许多物种分布的主要因素<sup>[8]</sup>。由于青藏高原蒸散量很大(年蒸散量700~1200mm)<sup>[10]</sup>,且降水是青藏高原植物生长的重要水分来源,因此,降水成为植被覆盖年际变化的主要影响因素<sup>[11]</sup>。





2.3.2 苔草对主导环境因子的响应。从图 4 可以看出,苔草分布随着对年降水量(bio7)与海拔(elevation)的增加呈现 先增加后减少的趋势。年降水量为 630~650 mm 最适宜苔草生长;海拔为 3 500~4 000 m 的区域最适宜苔草分布。当 年降水量小于 100 mm,或海拔大于 6 000 m 时,苔草的存在 概率降至 0.05 以下,表明苔草耐受区域的最高海拔为 6 000 m。苔草分布对于最冷季降水量(bio1)与最暖季均温 (bio4)的响应表现出先减后增的趋势。当最冷季降水量为 3~5 mm 时,苔草存在概率为 0.10~0.15,为苔草低适生区范 围;当最暖季均温为 10~11 ℃时,苔草存在概率降至 0.42 左 右,为苔草中适生区范围。最适宜苔草生长的最冷季降水量 与最暖季均温分别为 40 mm、19 ℃。结果表明,苔草的地理 分布受温度与降水量的综合作用。

2.3.3 针茅对主导环境因子的响应。针茅分布对主导环境 因子响应的 Logistic 曲线(图 5)显示,针茅分布对最暖季降 水量(bio3)呈波峰波谷交错的趋势,当降水量为 60~70、 300 mm 时,出现 2 个波峰,两者的值均大于 0.50(高适生 区);当降水量为 100~260 mm 时,存在概率稳定在 0.35 左 右,属于针茅中适生区。针茅分布对年均温(bio6)响应曲线 呈现先增后减的趋势,在-2~2℃时,针茅的存在概率稳定在 0.55 左右,随后缓慢下降,在年均温大于3℃后下降速度加 快,直到11℃时到达最低值(小于0.05)。与其他2种优势 种草相似,随着海拔的升高,针茅的存在概率呈先增加后减 少的趋势,当海拔为3500~4500m时,存在概率接近0.6,较 适宜针茅生长;当海拔高于6500m时,针茅存在概率降到最 低。针茅对于坡度的响应呈缓慢上升再急剧下降的趋势。 结果表明,针茅对生长季节降水量依赖性较大,而年降水量 对针茅分布贡献率很小,累计不超过6%,所以尽管阿里地区 南部虽然年降水量稀少,冬季温度较低,但降水集中在5—10 月,故该地区针茅广泛分布。

综上所述,3种优势种草分布对海拔的响应均呈现先增加后减少的趋势,最适宜的海拔均在4000 m 左右。最暖季均温(bio4)仅对苔草分布有较大影响,表明相对其他2种优势种草来说,苔草对生长季温度要求更高,在一定范围内(10~19℃),最暖季均温越高,越适宜苔草生长。当温度季节性变化标准差(bio5)大于8.5时,嵩草存在概率均开始下降,表明温度季节性变化过大不利于其生长。



图 4 苔草对主导环境因子的响应







2.4 不同优势种草耐受主导环境因子阈值分析 根据3种 优势种草对主导环境因子响应曲线,分析其对部分主导环境 因子耐受的最低或最高阈值,并进行横向比较(表3)。针茅 耐受的海拔阈值最大(6500 m),其他2种优势种草都不高 于6000 m。表明针茅对寒冷与多风环境的耐受性较高,对 生长季降水量的需求较大,与胡忠俊等<sup>[12]</sup>的研究结果一致。 由不同优势种草对温度季节性变化标准差(bio5)的响应可 知,针茅容忍度最大(10.0),嵩草容忍度最低(8.5),从另一 个方面反映了针茅对温度容忍度较大的特点。

2.5 环境因子影响优势种草分布的内在机制 为了进一步 分析水热因子的空间分异对优势草种分布的影响,绘制了4 种主导气候因子(最暖季均温、最冷季降水量、最暖季降水 量、年降水量)空间分布图(图6)。结果表明,3种优势种草 共同的适生区藏东北青海湖周边地区以及唐古拉山脉以南 地区有着共同点:年降水量充沛(487.31~681.78 mm)、最暖 季降水量充沛(207.40~329.43 mm);且藏东北地区最冷季 降水量也较丰富(22.41~31.30 mm),而唐古拉山脉以南地 区比较匮乏(4.62~17.39 mm),说明最暖季降水量对处于生 长季的植物来说非常重要,而最冷季降水量对植物制约不 大。喜马拉雅山中断北坡存在小范围的适生区,尽管该地区 最暖季降水量较为匮乏(54.85~85.36 mm),但是该地区位于 雅鲁藏布江源地,冰川广布,最暖季冰川融水与解冻的土壤中 的水为生长期的草地提供足够的水分,弥补了降水的不足。青 海省北部以及藏东南地区最暖季均温较高(12.84~19.27 ℃), 但是青海省西北部是 3 种优势种草的低适生区,分析原因,该 地区最暖季降水量较少(54.85~176.88 mm),说明生长季水热 综合条件是制约青藏高原优势物种分布的最主要气候因子。 冈底斯山脉北侧为羌塘高原内流区(羌塘无人区),气候极度

# 严寒干燥,为3种优势种草的不适宜分布区域。

### 表 3 不同草地类型对部分主导环境因子耐受阈值

### Table 3 Tolerance threshold of different grassland types to some dominant environmental factors

草地类型	环境因子	阈值
Grassland type	Environmental factor	Threshold
嵩草 Kobresia	bio5	8.5
	bio7	100 mm
	elevation	5 500 m
苔草 Carex	bio5	9.6
	bio7	100 mm
	elevation	6 000 m
针茅 Stipa	bio5	10.0
	bio6	11 °C
	elevation	6 500 m



图 6 最冷季降水量、最暖季降水量、年降水量、最暖季均温空间分布

Fig. 6 Spatial interpolation of the coldest season precipitation, warmest season precipitation, annual precipitation, warmest season mean temperature

#### 3 结论

基于 Maxent 模型,对嵩草、苔草与针茅 3 种优势种草空 间分布、影响因子、耐受阈值等进行综合分析,认为海拔是影 响优势种草分布的主导环境因子,而土壤质地对地理分布影 响较小。每种优势种草潜在低适生区在研究区占主导,而高 适生区面积相差不大,分布区表现出一定的一致性。对优势 种草耐受气候因子阈值分析表明,针茅对温度、海拔等因素 容忍度较大,对生长季降水量的需求较大。进一步分析水热 因子的空间分异对优势草种分布的影响,结果显示 3 种优势 种草共同的适生区是藏东北青海湖周边地区以及唐古拉山 脉以南地区,青海省西北部是3种优势种草的低适生区,冈 底斯山脉北侧为羌塘高原内流区(羌塘无人区)且是3种优 势种草的不适宜分布区域,说明生长季水热综合条件是制约 青藏高原优势物种分布的最主要气候因子。

### 参考文献

- GUISAN A, THUILLER W. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models[J]. Ecology letters, 2005,8(9):993-1009.
- [2] 李国庆,刘长成,刘玉国,等. 物种分布模型理论研究进展[J]. 生态学报,2013,33(16):4827-4835.
- [3] 孙鸿烈,郑度,姚檀栋,等. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设
   [J]. 地理学报,2012,67(1):3-12.



图 12 Hcp 蛋白三级结构预测 Fig. 12 Predicted tertiary structure of Hcp protein

对 Hep 蛋白二级结构进行预测分析,该蛋白的构成主要是无规则卷曲、延伸链、α-螺旋、β-转角。Hep 作为效应蛋白的输出载体和伴侣,可以通过这些成分的共价延伸或通过非共价相互作用附着。因此,Hep 蛋白也可以作为 T6SS 功能正常产生作用的标志。Wang 等<sup>[16-17]</sup>用 Hep 蛋白免疫了鲤鱼,与未接种的相比免疫了 Hep 蛋白的鲤鱼存活率增加 7.14%。因此,该研究制备了 Hep 蛋白多克隆抗体,以期待可以研究出针对 AH 的疫苗来对该细菌进行防控。

该研究使用 pET-32a(+)系统表达重组蛋白<sup>[18]</sup>,这是目 前应用最广、最成熟的表达系统之一[19]。该质粒含有多个 常用的酶切位点,便于不同基因克隆。此前有王楠楠等[17] 根据嗜水气单胞 NJ-35 株,利用 pET-28a(+) 表达载体构建 重组质粒,表达重组 pET-28a-Hcp 蛋白,该蛋白大小为 24 ku,免疫家兔后效价达 1. 28×10<sup>4</sup>。该研究根据实验室保 存的 AH 基因组扩增了 Hcp 基因的完整序列,构建重组表达 质粒 pET-32a-Hcp。使用 IPTG 诱导 Hcp 基因在宿主菌 E. coli BL21(DE3)中能够大量稳定地表达。结果表明,重组蛋 白 Hep 同时在上清与沉淀中表达。由于可溶性表达的重组蛋 白的生物学活性较高<sup>[20]</sup>,且上清中的表达量更高,故纯化上清 中重组 Hep 蛋白作为免疫原对家兔进行了免疫。ELISA 检测 结果显示,抗体效价达到1.024×10°,说明表达的Hcp蛋白具有 良好的免疫原性。经 Western blot 方法测定,该多抗具有较好 的反应性,为深入开展 Hcp 的相关研究提供研究工具。 

## (上接第74页)

- [4] PAULI H, GOTTFRIED M, REITER K, et al. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: Observations (1994– 2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria [J]. Global change biology, 2007, 13(1):147–156.
- [5] 李灿,刘贤安,王娟,等. 基于 MaxEnt 模型的四川省红豆杉潜在分布区 分析及适宜性评价[J]. 林业调查规划,2018,43(1):22-29.
- [6] 刘文胜,游简龄,曾文斌,等. 气候变化下青藏苔草地理分布的预测 [J]. 中国草地学报,2018,40(5):43-49.
- [7] 孙敬松,周广胜.利用最大熵法(MaxEnt)模拟中国冬小麦分布区的年代际动态变化[J].中国农业气象,2012,33(4):481-487.
- [8] WU L, WANG M, OUYANG H, et al. Spatial distribution modelling of Ko-

### 参考文献

- REN Y L, LI Y, HAN G, et al. Research advances in drug resistance of Aeromonas hydrophila in fishery[J]. Chinese journal of biotechnology, 2019, 35 (5):759-765.
- [2] WANG J B, YU M S, TSENG T T, et al. Molecular characterization of Ahp2, a lytic bacteriophage of *Aeromonas hydrophila* [J]. Viruses, 2021, 13 (3):1-14.
- [3] HUANG D W, LIU H H, DAI N T, et al. Necrotizing fasciitis caused by Aeromonas hydrophila with catastrophic progression [J]. Int J Low Extrem Wounds, 2021, 20(4):379–383.
- [4] 罗晓松. 鱼源嗜水气单胞菌 aopB<sup>-</sup> aopD<sup>-</sup> aroA<sup>-</sup>缺失株构建及其生物学 特性研究[D]. 武汉:华中农业大学,2008.
- [5] 陈召松,吴焕青,包婷瑞,等.基于文献计量分析的淡水鱼类寄生虫研 究现状及热点探析[J].水产科技情报,2022,49(4):235-244.
- [6] 张焕军,王席席,李轶.水体中抗生素污染现状及其对氮转化过程的影响研究进展[J].环境化学,2022,41(4):1168-1181.
- [7] LIU J,GAO S S,DONG Y H,et al. Isolation and characterization of bacteriophages against virulent Aeromonas hydrophila [J]. BMC Microbiol,2020, 20(1):1-13.
- [8] POOLE T L, SCHLOSSER W D, ANDERSON R C, et al. Whole-genome sequence of *Aeromonas hydrophila* CVM861 isolated from diarrhetic neonatal swine [J]. Microorganisms, 2020,8(11):1–9.
- [9] AWAN F, DONG Y H, WANG N N, et al. The fight for invincibility: Environmental stress response mechanisms and *Aeromonas hydrophila* [J]. Microb Pathog, 2018, 116; 135–145.
- [10] HUANG Y M, DU P C, ZHAO M, et al. Functional characterization and conditional regulation of the type VI secretion system in *Vibrio fluvialis* [J]. Front Microbiol, 2017, 8:1–15.
- [11] WANG N N, LIU J, PANG M D, et al. Diverse roles of Hcp family proteins in the environmental fitness and pathogenicity of *Aeromonas hydrophila* Chinese epidemic strain NJ-35[J]. Appl Microbiol Biotechnol, 2018, 102 (16):7083-7095.
- [12] 贝蕾.哈维弧菌 T6SS 中 rbsB、vgrG、hep 基因的表达及功能分析[D]. 上海:上海海洋大学,2018.
- [13] WANG P,DONG J F,LI R Q, et al. Roles of the Hcp family proteins in the pathogenicity of Salmonella typhimurium 14028s[J]. Virulence, 2020, 11(1):1716-1726.
- [14] 秦毅斌,刘磊,卢冰霞,等. 猪丁型冠状病毒重组 N 蛋白及其多克隆抗 体的制备方法: CN201811572375. X [P]. 2019-04-19.
- [15] MOUGOUS J D, CUFF M E, RAUNSER S, et al. A virulence locus of *Pseudomonas aeruginosa* encodes a protein secretion apparatus [J]. Science, 2006, 312(5779):1526–1530.
- [16] WANG N N,WU Y F,PANG M D, et al. Protective efficacy of recombinant hemolysin co-regulated protein (Hcp) of Aeromonas hydrophila in common carp (Cyprinus carpio) [J]. Fish Shellfish Immunol, 2015, 46 (2):297–304.
- [17] 王楠楠.嗜水气单胞菌W型分泌系统效应分子 Hcp 的功能分析[D]. 南京:南京农业大学,2018.
- [18] BUSUTTIL B E, TURNEY K L, FRAUMAN A G. The expression of soluble, full-length, recombinant human TSH receptor in a prokaryotic system [J]. Protein Expr Purif, 2001, 23(3):369–373.
- [19] KANG Y,SON M S,HOANG T T. One step engineering of T7-expression strains for protein production: Increasing the host-range of the T7-expression system[J]. Protein Expr Purif, 2007,55(2):325–333.
- [20] 姜媛媛,刘铭瑶,任桂萍,等. 高效可溶性重组蛋白表达载体的构建 [J]. 生物工程学报,2010,26(1):121-129.

bresia pygmaea(Cyperaceae) on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Journal of resources and ecology,2017,8(1):20-29.

- [9] 李旭谦. 青海湖流域草地类型及其分布[J]. 青海草业,2009,18(4):20-23,19.
- [10] ZHANG X Q,REN Y,YIN Z Y,et al. Spatial and temporal variation patterns of reference evapotranspiration across the Qinghai-Tibetan Plateau during 1971–2004[J]. Journal of geophysical research, 2009,114:1–14.
- [11] XU X K, CHEN H, LEVY J K. Spatiotemporal vegetation cover variations in the Qinghai-Tibet Plateau under global climate change [J]. Chinese science bulletin, 2008, 53(6):915–922.
- [12] 胡忠俊,张镱锂,于海彬.基于 MaxEnt 模型和 GIS 的青藏高原紫花针 茅分布格局模拟[J].应用生态学报,2015,26(2):505-511.