

ARTHROPODS
FROM FOREST CANOPIES

林学基础研究系列



森林冠层节肢动物

郑 国 李枢强◎编著

Zheng Guo, Li Shuqiang



科学出版社

森林冠层节肢动物

郑 国 李枢强 编著

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

森林冠层蕴含着丰富的生物资源,节肢动物多样性尤为显著。受研究手段的制约,冠层节肢动物研究一度进展缓慢。但随着技术的发展,冠层生物学研究呈现出欣欣向荣之势。本书主要基于作者在云南西双版纳地区10余年对冠层蜘蛛和冠层节肢动物研究的经验,结合文献概述了森林冠层生物学研究的发展历史,森林冠层节肢动物研究的技术和方法。同时结合冠层节肢动物研究的科学问题和研究方向,介绍了作者对西双版纳地区不同林型冠层蜘蛛多样性差异的研究。

本书可供研究生、生物学教学及科研人员和保护区工作人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

森林冠层节肢动物 / 郑国, 李枢强编著. —北京: 科学出版社, 2015.7

ISBN 978-7-03-045282-5

Ⅰ. ①森… Ⅱ. ①郑… ②李… Ⅲ. ①林冠-节肢动物-研究
IV. ①Q959.22

中国版本图书馆CIP数据核字(2015)第176467号

责任编辑: 张会格 王 好 / 责任校对: 郑金红

责任印制: 徐晓晨 / 封面设计: 北京铭轩堂广告设计有限公司

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2015年7月第 一 版 开本: 720×1000 B5

2015年7月第一次印刷 印张: 12

字数: 230 000

定价: 96.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

项 目 资 助

国家自然科学基金委员会面上项目 (31172121, 31372224, 31372157)

辽宁省高等学校优秀人才支持计划 (LJQ2012094)

沈阳师范大学学术文库专著资助出版项目 (201407100015)

前 言

森林冠层节肢动物的多样性以其独特的魅力吸引着科学界的关注。森林冠层蕴涵着大约40%的现存物种,在生态系统功能维持和生物多样性演化等方面起着重要的作用。然而,我们对于森林冠层所包含的生态过程还了解不多,对冠层节肢动物多样性的现状也知之甚少。例如,冠层生物多样性资源及其共存与维持机制、大量未知节肢动物及其相关的生物学和生态学问题、冠层生物物种间的相互作用及协同进化关系、森林的快速丧失使冠层生物面临的巨大威胁等。

自 35 亿年前生命诞生以来,地球生物已经经历了 5 次大灭绝。人类对全球环境的改变也许将引发第 6 次大灭绝,使生物全球分布发生巨大变化。森林冠层生物对人为干扰高度敏感,因此,对森林冠层节肢动物的研究有助于解决全球气候变化、生物多样性保护和整个森林生态系统的相互作用等全球性问题。

森林冠层节肢动物物种多样性研究的机遇与挑战并存。以目前应用最成功的冠层起重机项目为例,其覆盖的总面积大约为 12hm^2 。这为我们开展冠层节肢动物的研究提供了很好的基础。此外,与冠层节肢动物研究相关的网站及生物多样性信息学的发展,使我们能够在全世界范围通过广泛的合作实现生物多样性的信息采集、调查与监测,共享生物多样性数据和信息,利于我们从较高层次开展研究工作,更好地保护和利用森林冠层节肢动物多样性资源。

作者从 2006 年开始从事热带地区蜘蛛多样性的研究工作,主要关注冠层蜘蛛多样性的现状,但学识所限,内容难免粗浅。本书的出版,希望起到抛砖引玉的效果,吸引更多的人关心并参与冠层节肢动物的保护研究工作。

在本书的编写过程中,作者参考了国内外研究者的研究成果,并得到了许多同行的热情帮助。特别是 Margaret D. Lowman 博士提供了大量冠层研究技术和野外工作的照片,使本书增色很多。在统稿过程中,得到李学军教授,以及武依、董婷婷、张小庆和潘菲等多位研究生的帮助,在此深表谢忱。

由于作者水平有限,本书难免存在一些不足,敬请读者批评和指正。

编著者

2015 年 2 月

目 录

前言

1 绪论	1
1.1 森林冠层的有关概念	6
1.2 冠层生物学	8
1.3 冠层节肢动物	9
1.4 森林冠层节肢动物的生态功能	12
1.4.1 昆虫的传粉作用	12
1.4.2 节肢动物对植物的调控作用	12
1.4.3 天敌昆虫对害虫的调控功能	15
1.4.4 生物多样性监测功能	15
1.4.5 节肢动物的其他功能	17
1.5 森林冠层节肢动物的研究现状	18
1.5.1 全球冠层节肢动物研究概况	18
1.5.2 中国冠层节肢动物研究进展	20
参考文献	22
2 冠层节肢动物研究技术发展简史	27
2.1 萌芽阶段(1940年之前)	29
2.2 初步探索阶段(1940~1970年)	31
2.3 蓬勃发展阶段(1970~1990年)	33
2.4 成熟阶段(1990年至今)	43
2.4.1 冠层塔吊	43
2.4.2 飞艇与冠层气筏	46
2.4.3 冠层吊筏	48
2.4.4 树顶氦气球	48
2.4.5 冠层固定操作进入系统	49
2.4.6 遥感技术	50
2.5 节肢动物的采集方法	51
2.5.1 基于地面采集的方法	51
2.5.2 结合冠层进入技术采集的方法	61
2.5.3 采集方法的选择策略	75

参考文献.....	77
3 冠层节肢动物物种数量	82
3.1 森林冠层丰富的节肢动物资源.....	83
3.2 Erwin 对全球节肢动物物种数量的估计.....	83
3.3 其他有代表性的估计结果.....	85
3.4 全球物种数量估计的最新进展.....	86
3.5 物种数量研究的意义.....	87
参考文献.....	88
4 冠层节肢动物多样性的产生及维持机制	91
4.1 冠层附生植物与节肢动物多样性.....	91
4.2 冠层结构与节肢动物多样性.....	97
4.3 单一个体物种与节肢动物多样性.....	98
4.4 多样性产生和维持机制研究进展.....	100
参考文献.....	101
5 冠层节肢动物的寄主专一性	105
5.1 冠层节肢动物寄主专一性研究进展.....	105
5.2 节肢动物寄主专一性的决定因素.....	108
5.3 寄主专一性理论研究进展.....	111
5.3.1 生理效能假说.....	111
5.3.2 神经约束假说.....	112
5.3.3 资源可用性假说.....	113
参考文献.....	115
6 冠层节肢动物的时空分布格局	120
6.1 垂直层化分布格局.....	120
6.1.1 资源分布的影响.....	122
6.1.2 小气候因素的影响.....	122
6.1.3 捕食和竞争的影响.....	124
6.1.4 其他影响因素.....	125
6.2 节肢动物时间动态.....	125
6.2.1 季节性变化.....	125
6.2.2 日节律变化.....	127
参考文献.....	129
7 干扰对冠层节肢动物的影响	134
7.1 自然干扰对冠层节肢动物的影响.....	135
7.2 人为干扰对冠层节肢动物的影响.....	136
7.3 森林片断化对冠层节肢动物的影响.....	138

7.3.1 边缘效应	139
7.3.2 面积效应	140
7.3.3 隔离效应	140
7.4 生物多样性与生态功能	141
参考文献	142
8 橡胶林主宰生态系统的警示——以西双版纳冠层蜘蛛多样性研究为例	147
8.1 引言	147
8.1.1 西双版纳地区生物多样性概况	147
8.1.2 冠层蜘蛛多样性研究现状	147
8.1.3 西双版纳地区节肢动物多样性研究现状	149
8.2 材料与方法	150
8.2.1 研究地点概况	150
8.2.2 样地设计	150
8.2.3 采集方法和标本鉴定	151
8.2.4 样地环境特征和植被组成	154
8.2.5 数据分析	154
8.3 试验结果	156
8.3.1 冠层蜘蛛的群落组成	156
8.3.2 蜘蛛群落种-多度分布格局	161
8.3.3 不同林型蜘蛛多样性差异	161
8.3.4 冠层蜘蛛群落与环境因子的相关性分析	164
8.3.5 植被环境与蜘蛛多样性关系	166
8.4 讨论和结论	167
8.4.1 冠层蜘蛛的种类组成特点	168
8.4.2 蜘蛛群落种-多度分布格局	168
8.4.3 蜘蛛多样性	169
8.4.4 蜘蛛群落排序	170
8.4.5 植被环境与蜘蛛多样性关系	171
参考文献	172
附录 已鉴定的冠层蜘蛛名录	176

1 绪 论

森林冠层（图 1-1）是陆地上 90%的生物量与大气的功能性界面层（Ozanne *et al.*, 2003），在能量流动、生物地球化学循环、全球和地区气候动态等关键生态过程中有重要作用（Basset *et al.*, 2003a）。森林冠层的生态过程，如光合作用、营养循环、吸收 CO_2 释放 O_2 等，对森林生态系统至关重要。除此之外，森林冠层还可以为人类提供各种生产和生活资料、调节气候、防止水土流失等。受冠层进入技术的制约，有关森林冠层的研究长期以来未能引起足够的关注。近几十年来，随着对树冠生态系统功能认识的提高和研究技术的改进，冠层生物多样性及其生态功能等研究逐渐成为新兴的热点研究领域。

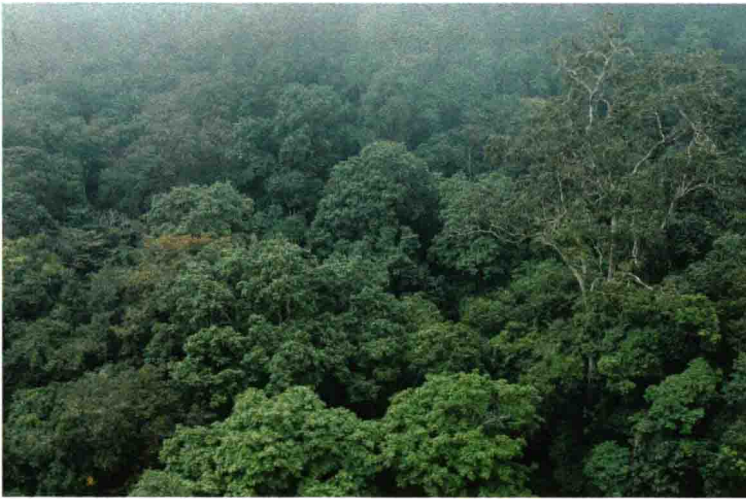


图 1-1 西双版纳热带雨林冠层（陈辉 摄）

森林冠层是生物多样性最丰富的陆地生态系统，特别是热带地区森林冠层（图 1-2）。大约 40%现存物种生活在冠层（Novotny *et al.*, 2002; Pennisi, 2005），其中 20%~25%为冠层特有种（Sørensen, 2003）。Erwin（1982）根据巴拿马热带地区树冠甲虫的研究结果推测，生活在森林冠层节肢动物的物种数量可占该地区物种总数的 $\frac{2}{3}$ ，热带地区森林冠层节肢动物的物种数量可达 3000 万种。在秘鲁的热带森林，Wilson（1987）仅从一株大树上就采集了 43 种蚂蚁，相当于英国全国的蚂蚁物种数量。据统计，从 1986 年起，12 个国家的 40 多位昆虫学家先后在喀麦隆

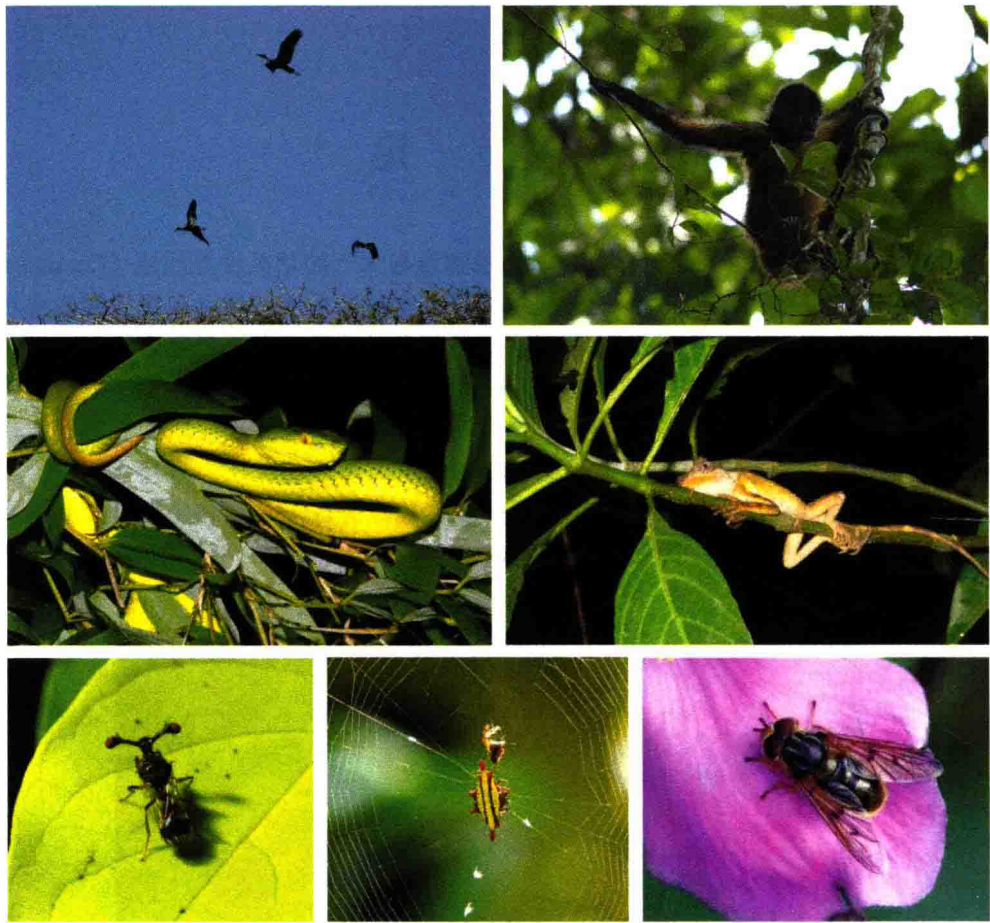


图 1-2 森林冠层丰富的生物多样性
最上 2 个图由 Lowman 博士提供；其余为周正颜摄

热带森林的树冠层开展研究工作。他们的研究表明，喀麦隆热带森林树冠层可能拥有了世界上 75% 的昆虫种类 (Hallé *et al.*, 2000)。Ellwood 和 Foster (2004) 也通过研究证实，热带雨林冠层无脊椎动物的生物总量超过以往估计值的 2 倍。

冠层节肢动物对维持森林生态系统的功能与稳定具有重要作用，是森林生态系统的关键调节因子。节肢动物可以在很大程度上改变冠层结构和功能 (Schowalter, 2011)，如昆虫较低强度取食会刺激植物的营养循环并促进树的生长，但高强度取食会延缓树的生长甚至引起树的死亡 (Kimmins, 1972; Schowalter *et al.*, 1986)。食叶昆虫及其天敌 (图 1-3) 可以直接影响参与光合作用的叶片数量，对树的生长、土壤演替和碳氮循环等重要森林动态过程产生影响。全球气候变化和 CO₂ 浓度的改变也会影响食叶昆虫对叶片的取食率 (McNaughton, 2001)。

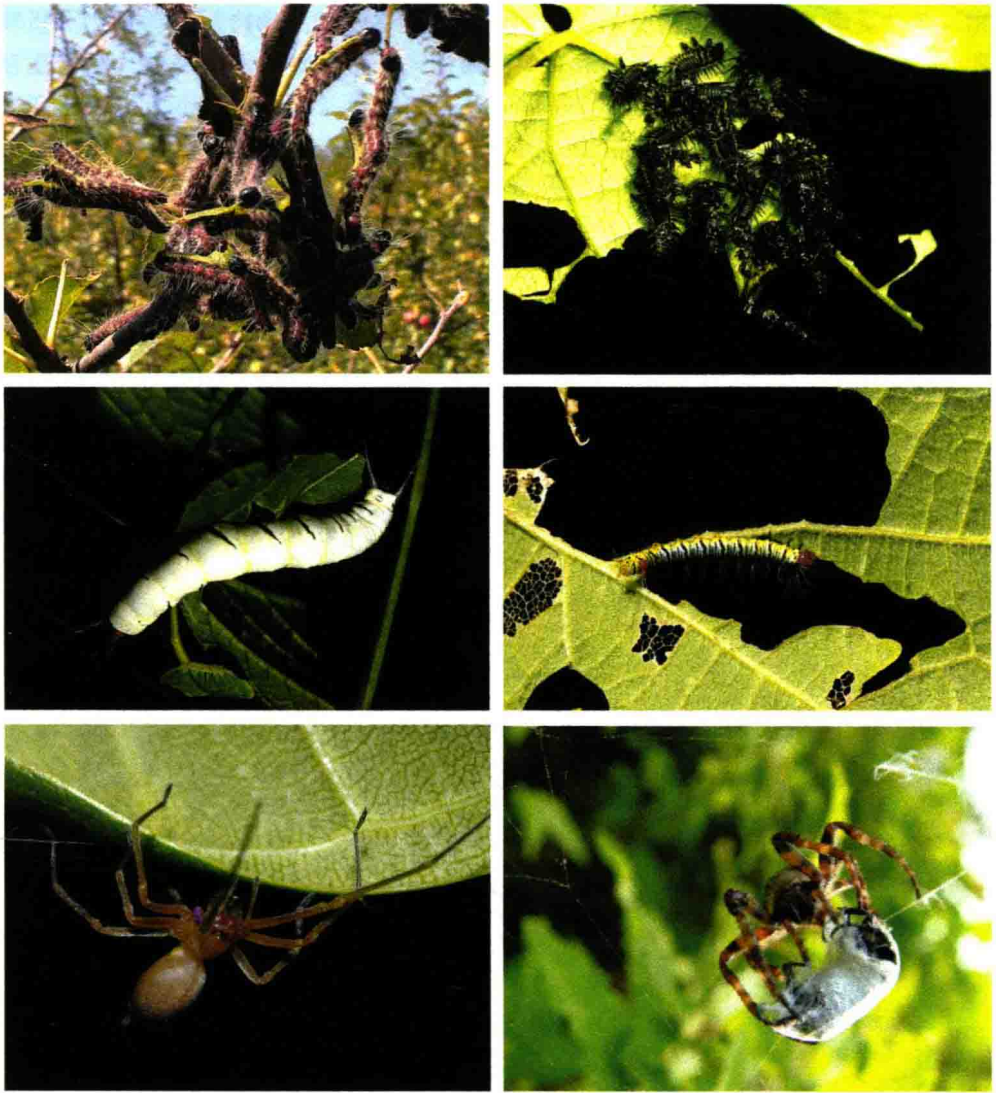


图 1-3 植食性昆虫及其天敌（周正彦 摄）

作为生物多样性最重要的组成成分，昆虫对全球气候变化（气候变暖、干旱和 CO_2 浓度升高等）的响应十分敏感（戈峰, 2011）。气候变暖后害虫越冬成活率上升，发育起始时间提前，为害期延长（Thomson *et al.*, 2010）。气候变暖还将通过食物链扰乱害虫和天敌的种间关系，由于天敌发育时间的不同步，一些害虫失去控制而暴发成灾（Grabenweger *et al.*, 2007）。全球变暖还导致了昆虫分布区域向高海拔或高纬度地区扩张，如北美山松大小蠹（*Dendroctonus ponderosae*）的发生北界扩展，暴发区向北推进了 130 万 km^2 （Williams and Liebhold, 2002），同时

出现了向高海拔地区扩散为害的情况 (Logan and Powell, 2001)。气候模型分析表明, 目前由于冬季低温不能在欧洲定殖的天牛 (*Apriona* spp.), 未来将适合生存于欧洲南部靠近 48°N 的区域 (Vanhanen *et al.*, 2008)。以上事例说明, 通过研究森林冠层所参与的全球性循环过程, 可以从全球碳流、气候变化和 CO₂ 浓度提高的角度, 探讨冠层节肢动物群落对全球变化的响应和影响。因此, 对森林冠层节肢动物的研究有助于解决如气候变化、生物多样性保护和整个森林生态系统的相互作用等全球性问题 (Hopkin, 2005)。

由于受冠层进入技术的制约, 冠层节肢动物研究在很长一段时期进展缓慢。冠层生物学中还有很多科学问题有待人们去解答, 森林冠层中还有大量未知的物种有待人们去发现和研究。有统计表明, 采自冠层的节肢动物中有 70%~80% 在科学上还没有被描述 (Ozanne *et al.*, 2003)。作者于 2007 年雨季在西双版纳采用冠层喷雾法采集了 1000m² 投影面积内的冠层节肢动物, 其中, 仅蜘蛛物种就高达 472 种, 占中国已知蜘蛛物种总数的 10% 以上。估计新种数量超过 150 种, 现已描述新种 100 余种, 包含华模蛛科 (*Sinopimoidae*) 1 个蛛形纲新科和该科的 1 新种: 双色华模蛛 (*Sinopimoa bicolor*) (图 1-4) (Li and Wunderlich, 2008)。



图 1-4 双色华模蛛 (林玉成 摄)

除了大量未知物种外, 人们对冠层节肢动物的生活史, 以及物种间的相互作用知之甚少, 对于大部分昆虫的基本生物学和生态学知识几乎还是空白的 (Novotny *et al.*, 2002)。哪些节肢动物整个生活史都在冠层中完成、哪些是部分在冠层中完成的、哪些是偶尔到达冠层中的“访客”(tourism)等问题, 都还鲜为人知。如何能比较准确地查清生活于冠层的节肢动物的种类, 人为干扰导致的森林破坏或退化对冠层节肢动物造成了什么样的影响, 冠层节肢动物对整个森林生态

系统的作用等诸多问题，还有待人们去探究。随着全球人口数量的激增和人为干扰的加剧，森林生态系统遭到持续的破坏。森林采伐和片断化使全球森林生态系统受到严重的威胁（图 1-5~图 1-7），由于冠层生境对人为干扰高度敏感，因此成为受威胁最严重的陆地生态系统。《生物多样性公约》已将热带雨林冠层生态系统列为濒危生境，并呼吁各国政府支持相关研究与保护工作。

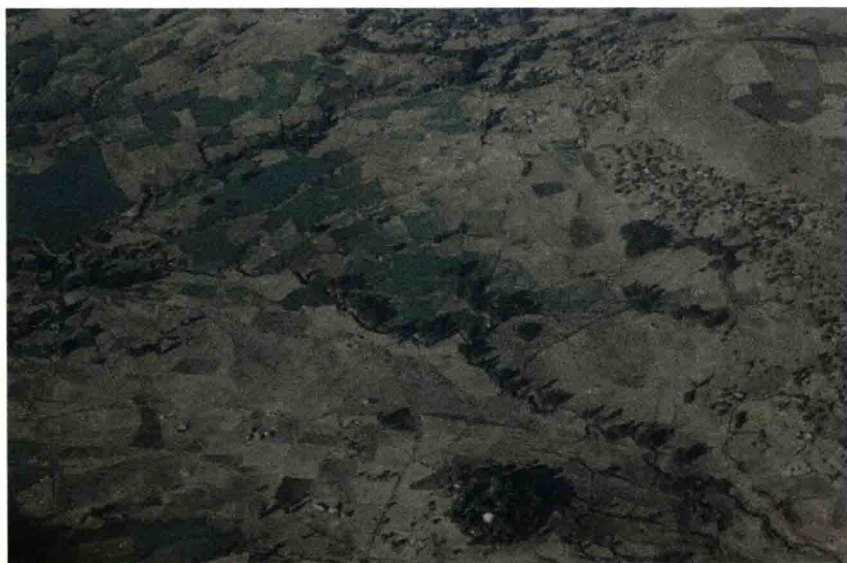


图 1-5 严重破碎化的生态系统（Lowman 博士提供）



图 1-6 西双版纳勐仑镇城子龙山（郑国 摄）



图 1-7 西双版纳地区延绵不断的橡胶林（郑国 摄）

1.1 森林冠层的有关概念

森林冠层是森林生态系统最为活跃的部分（图 1-8）。森林冠层附生植物种类众多，新生叶片和开花也主要集中在林冠上层，并吸引了大量的传粉昆虫、捕食性节肢动物、鸟类、树栖脊椎动物等。森林冠层是包含空间复杂性和时间动态性的三维结构，生物和环境因子在林冠顶层到近地表部分的垂直结构常呈现出梯度变化（图 1-9），树的种类、空间结构、物候现象（开花、发叶）和树龄的组合等常是不均匀的。林冠顶层和下层植被在叶片的尺寸、厚度、形状和组织化学性上也常存在差异；叶片的排列也取决于植被在冠层中的位置，上层植被林冠叶片的密度要大于下层植被。

不同研究者使用“冠层”（canopy 或 crown）一词时，含义常有所区别。Norse（1990）的“冠层”是指森林植被最高层处的枝叶层，是位于粗大树干分枝的上面，即森林的顶层。而 Moffett（2000）认为，“冠层”不仅是森林冠层，而且应该包括地表上所有植被，如农田和草地。目前，比较常用的冠层概念是指森林中每一株树木树冠的集合，包括树叶、小枝、大枝和附生植物（Nadkarni, 1995）。

在热带森林中，冠层垂直结构的复杂性较温带森林明显（Smith, 1973; Terborgh,



图 1-8 热闹森林冠层 (郑国 摄)

1985), 特别是微气候和生物组成的垂直梯度变化 (Parker, 1995; Hallé, 1998), 形成了冠层节肢动物的垂直层化、小生境分化和生境隔离。冠层的微气候最终决定于大环境的气候, 并随季节和时间在冠层的内外表现出节律性的变化。同时, 冠层也对微气候, 特别是下层植被的微气候有重要的影响。例如, 冠层降雨截流作用可达到降雨量的 10%~30%; 冠层对光的遮挡和吸收作用, 使光线的传播在林下急剧下降并改变了光谱组成 (Parker, 1995)。另外, 林冠顶层在风和温湿度等方面差异十分显著。这些因素将不可避免地影响节肢动物在冠层中的分布。

森林冠层, 特别是湿润热带雨林的冠层一般划分为下层植被 (under storey)、中层林冠 (midcanopy)、上层林冠 (upper canopy)、林冠表层 (canopy surface 或 outer canopy) 和林冠顶层 (overstorey)。下层植被是指林地表层以上触手可及的范围, 通常透光率在 10% 以下 (Parker and Brown, 2000)。中层林冠一般指下层植被与上层林冠之间的部分, 是林冠的主体部分, 也是森林冠层顶部到下层植被的过渡部分 (Parker, 1995)。上层林冠是指冠层表面及以下几米厚的部分。Hallé 和 Blanc (1990) 采用 *canopée* 表示林冠最顶层的枝叶与大气交汇的界面层, 也有研究者称其为林冠表层或外层林冠。这一层在高大潮湿、郁闭的热带森林比较明显,

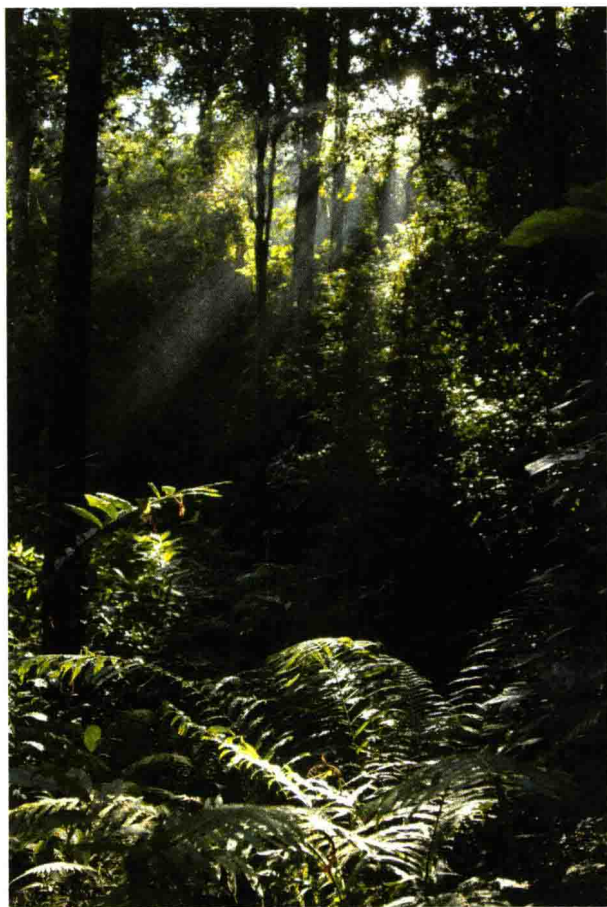


图 1-9 热带雨林丰富的林下植被(陈辉 摄)

在夜间会经历水汽凝结的过程。与其他部分相比,许多对于整个热带雨林生态系统至关重要的生物学过程在该区域发生,如开花、结果、新生叶片、光合作用和蒸腾作用等(Hallé and Blanc, 1990; Parker, 1995; Basset *et al.*, 2003a)。该区域的节肢动物在区系组成和物种丰富度、行为、密度及对植食动物的控制压力等方面与下层植被有较大区别。散生巨树(emergent tree)与上层大气的界面层可称为林冠顶层,因为热带地区常见到树冠凌驾于冠层顶部的散生巨树,所以,这一概念在热带森林冠层的研究中显得非常重要(Richards, 1996)。

1.2 冠层生物学

在 30 年前,森林冠层研究技术刚有所进展就吸引了 30 多个学科领域专家的

高度关注,涉及的研究领域包括高空气象学、生物气候学、生物力学、植物形态学、生物地理学、森林生态学、进化学、遗传学、苔藓学、医学、植物形态和建筑学、真菌学、孢粉学、香科学、植物生物学、生物生理学、苔藓植物学、生物地图学、昆虫学、植物区系学、爬行动物学、哺乳动物学、微生物学、鸟类学、寄生虫学、植物生理学、药理学、植物化学、病毒学、远距离电波测定技术等(Hallé *et al.*, 2000)。研究者在森林冠层开展了许多开创性的研究工作,也取得了一些令人瞩目的成果。随着冠层研究技术的不断发展完善,冠层的相关研究工作不断深入,冠层生物学(canopy biology)也应运而生。冠层生物学包含动植物有机体,以及连接它们组成森林群落的生态过程等有关方面的研究内容(Lowman and Moffett, 1993; Nadkarni and Parker, 1994; Stork and Best, 1994; Lowman and Nadkarni, 1995)。由于“冠层”是森林中的一个生境,不能脱离森林生态系统而独立存在,因此冠层生物学属于整个森林生物学范畴。1994年,在美国佛罗里达州召开的第一届国际森林冠层会议上,大多数研究者同意冠层生物学本身由许多分支学科组成,冠层研究者则以“树冠”(crown of tree)这样一个共同研究的物理区域为纽带,将多个学科领域连接起来。

目前,冠层生物学各相关学科在共享冠层研究设备和数据等资源、整合项目研究内容、检查现有信息和软件的潜在利用价值、发展冠层研究面临的概念模型及分析模式等方面已经取得了一定进展。例如,与计算机专家的合作建立了采集、分类、演示、分析及阐述冠层的三维数据,便于更深入地开展研究工作,更好地保护和利用森林冠层节肢动物多样性资源。森林冠层节肢动物的研究重点从早期多基于单一方法的间接取样、以关注某一特殊生态区的分类学名录或常规性描述为目标的独立研究,转变为综合多种技术和方法、可重复、可控制、以解释严格的假说或全球性问题为目标的协同工作(Lowman and Wittman, 1996)。

1.3 冠层节肢动物

冠层节肢动物是指生活史中的任意阶段以任何形式依赖于森林冠层的节肢动物种类(图 1-10, 图 1-11)。有些冠层节肢动物生活史的全部阶段都在树冠层完成,有些仅成虫阶段在树冠层取食或繁衍,幼虫阶段则在土壤或枯叶层中完成。冠层节肢动物为系统分类学研究提供了丰富的研究对象,特别是在来自于低地热带雨林树冠的取样中,常常可以发现数以千计的物种,且多数是以往从未见过的物种(Stork *et al.*, 1997),而以往认为稀有的类群在森林冠层中可能十分丰富。