

秦岭南坡森林有蹄类群落组成与垂直分布特征

李晟^① 张晓峰^② 陈鹏^② 王军^② 向定乾^② 董伟^② 张希明^②
何百锁^② 孙瑞谦^② 赵纳勋^② 王大军^①

① 北京大学生命科学学院 北京 100871; ② 长青国家级自然保护区 陕西洋县 723300

摘要: 野生动植物种群和生物多样性的垂直分布模式是生态学研究中的重要问题, 而目前对于大型兽类的垂直分布模式却了解较少。本研究以秦岭南坡森林生态系统中的有蹄类动物为对象, 使用相机陷阱调查技术(camera-trapping), 系统调查了研究区域内大中型兽类的分布情况。我们将研究区域按 300 m 垂直间隔划分为 5 个海拔段, 分别计算各海拔段内目标物种的相对多度指数(relative abundance index, RAI)和物种丰富度(species richness), 研究有蹄类动物群落的组成和垂直分布特征。2008 年 3 ~ 12 月, 共调查 123 个有效位点, 在 4 307 个有效相机工作中共记录到 7 种森林有蹄类动物。其中, 羚牛(*Budorcas taxicolor*)为秦岭南坡有蹄类动物群落中的优势物种(平均 $RAI = 110.66$), 种群数量最多; 其次是野猪(*Sus scrofa*) ($RAI = 28.25$)和斑羚(*Naemohedus goral*) ($RAI = 25.10$); 林麝(*Moschus berezovskii*)则是群落中种群数量最少的物种($RAI = 1.33$)。在本研究所涉及的海拔梯度内, 各物种种群数量的垂直分布模式为: 羚牛和林麝为单峰型, 种群数量在中间海拔段存在一个峰值, 两侧递减; 斑羚为单调递增型($R^2 = 0.84$), 种群数量大体随着海拔梯度的升高而增加; 小鹿(*Muntiacus reevesi*) ($R^2 = 0.94$)和鬣羚(*Capricornis sumatraensis*) ($R^2 = 0.79$)为单调递减型, 种群数量随着海拔梯度的升高而减少; 野猪和毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)为复合型, 分布模式较为复杂。整个有蹄类群落的物种丰富度的垂直分布表现为中峰模式, 在 1 700 ~ 2 300 m 的中等海拔段最高, 符合中域效应假说的预测。

关键词: 相机陷阱; 群落结构; 物种丰富度; 海拔梯度; 中域效应; 长青国家级自然保护区

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2014)05-633-11

The Community Structure and Elevational Patterns of Forest Ungulates at the Southern Slope of the Qinling Mountains, China

LI Sheng^{①*} ZHANG Xiao-Feng^② CHEN Peng^② WANG Jun^② XIANG Ding-Qian^②
DONG Wei^② ZHANG Xi-Ming^② HE Bai-Suo^② SUN Rui-Qian^②
ZHAO Na-Xun^② WANG Da-Jun^①

① School of Life Sciences, Peking University, Beijing 100871; ② Changqing National Nature Reserve, Yangxian County, Shaanxi Province 723300, China

Abstract: The elevational patterns of wildlife population and community attract broad interests in ecology

基金项目 保护国际(Conservation International)与北京山水自然保护中心为本研究提供资金和设备;

第一作者介绍 李晟,男,博士;研究方向:野生动物生态学与保护; E-mail: shengli@pku.edu.cn.

收稿日期: 2013-11-21, 修回日期: 2014-04-05

research, wherever our knowledge on the patterns of large mammal fauna is poor. To determine the elevational pattern of ungulates in temperate mountainous forest of the southern slope of the Qinling Mountains, China, we conducted a camera-trapping survey on large terrestrial mammals in Changqing National Nature Reserve with systematic sampling. The reserve was divided into 500 m × 500 m grids and one passive infrared-triggered camera was set in each sampling block for a survey duration of 4 – 6 weeks. We calculated the relative abundance index (RAI) and species richness of detected forest ungulates at 300 m elevational intervals throughout the study area (elevation range 1 400 – 3 000 m). We surveyed 123 camera locations from March to December, 2008, and detected seven ungulate species with a sampling effort of 4 307 trap-days. Takin (*Budorcas taxicolor*) was the most abundant ungulate species (mean RAI = 110.66), followed by wild boar (*Sus scrofa*, RAI = 28.25) and Chinese goral (*Naemorhedus goral*, RAI = 25.10), whereas forest musk deer (*Moschus berezovskii*) was the least (RAI = 1.33). We detected a unimodal elevational pattern in the populations of takin and forest musk deer, a liner pattern for Chinese goral ($R^2 = 0.84$), Reeve's muntjac (*Muntiacus reevesi*, $R^2 = 0.94$) and serow (*Capricornis sumatraensis*, $R^2 = 0.79$), and a multiplex pattern for wild boar and tufted deer (*Elaphodus cephalophus*). The species richness of this ungulate community represented a unimodal pattern along an elevational gradient, with a mid-elevation peak at 1 700 – 2 300 m, which consisted with the prediction of mid-domain effect hypothesis.

Key words: Camera-trapping; Community structure; Species richness; Elevational gradient; Mid-domain effect; Changqing National Nature Reserve

野生动植物种群以及生物多样性沿海拔梯度的垂直分布模式和机制是生物多样性和生态学研究中的重要问题,也是生物多样性保护和自然资源管理的实践中亟需了解的信息基础(吴永杰等 2013)。对于生物多样性垂直分布模式的形成与维持机制,研究者们提出了多种假说和解释,包括气候稳定性假说(Stevens 1989)、能量假说(Stevens 1992, Brown 2001)、生境异质性与干扰假说(Heaney 2001, Whittaker et al. 2001)、中域效应假说(Colwell et al. 1994, 2000)、进化时间和物种多样化速率假说(Moritz et al. 2000)、生态位保守性假说(niche conservatism)(Wiens et al. 2005)等。其中,Colwell等(1994, 2000)提出的中域效应假说(mid-domain effect)重点探讨几何边界对物种丰富度(species richness)格局的影响,预测在几何边界的中心区域将出现物种多样性的峰值,是解释物种丰富度分布格局的重要理论进展,得到了广泛的关注(王襄平等 2009, 吴永杰等 2013)。

有关生物多样性垂直分布模式的研究,对植物(沈泽昊等 2001, 2004, 唐志尧等 2004,

Oommen et al. 2005)和小型动物(包括节肢动物、两栖类、爬行类、鸟类和小型兽类; Heaney et al. 2001, McCain 2005, 龚正达等 2005, Fu et al. 2007, 马俊等 2010, 吴永杰等 2012, Wu et al. 2013)的关注较多,而对大型兽类的相关研究则相对较少。在森林中,有蹄类动物(ungulates)是生态系统的重要组成部分。它们通过取食、踩踏等方式直接影响森林植物群落的生长与更新,同时也是处于食物链顶端的大中型肉食动物的主要猎物。我国中部至西南地区的山地是有蹄类多样性十分丰富的地区(张荣祖 1999),这里复杂的地貌、气候和植被为多种多样的有蹄类动物提供了适宜的生境。关于该山地森林中有蹄类的垂直分布模式,李保国等(1997)、刘诗峰等(2003)、曾治高等(2005)、李战刚等(2006)在秦岭不同区域的研究中均有涉及和阐述。曾治高等(2005)和李战刚等(2006)的研究均发现,不同有蹄类物种的垂直分布范围之间存在复杂的重叠,物种丰富度随海拔升高具有先升后降的垂直变化规律。这些已有研究为生物多样性保护提供了基础的信息,但由于多以痕迹样线法和访谈法为

主要调查方法,对不同海拔段各物种的种群和分布缺乏可靠的定量描述。相关数据和信息不足,成为进一步开展有效的野生动物管理和保护实践时所面临的困难。

本研究以我国中部秦岭地区温带山地森林有蹄类为研究对象,使用相机陷阱调查技术(camera-trapping)为主要的野外调查手段,研究各有蹄类物种的种群在不同海拔范围内的分布,以及有蹄类动物群落的垂直分布模式。本研究所获得的数据和结果,将为生态学科研究和当地自然保护区管理提供重要的信息。

1 研究区域

我们选择秦岭南坡为研究区域。秦岭山脉呈东西走向,长度约 1 500 km,主体位于陕西省南部至四川省北部,是山地森林生态系统的典型代表。秦岭地处古北界和东洋界两大生物区的分界线上,动植物区系起源复杂,生物多样性程度很高(潘文石等 2001)。本研究在秦岭南坡的陕西省洋县长青国家级自然保护区内开展。保护区地理坐标为 33°17′~33°44′N, 107°19′~107°55′E,面积 299 km²。保护区属北亚热带湿润季风气候,年平均气温 9.6℃,最高气温 38.7℃,最低气温 -10℃,年降水量 813.9 mm,多集中在夏秋两季,占全年降水量的 74.2% (李战刚等 2006)。区内海拔跨度大,最低海拔 800 m,最高海拔 3 071 m,植被呈现明显的垂直分带特征,为秦岭南坡山地森林生态系统的典型代表。保护区内从低海拔河谷至高海拔的山梁主要植被带型依次为北亚热带常绿-落叶阔叶林带、暖温带落叶阔叶林带、中山针叶混交林带、亚高山针叶林带和高山灌丛、草甸带。

长青保护区内动物多样性丰富,据记载分布有 63 个兽类物种,其中包括 7 种森林有蹄类,分别是野猪(*Sus scrofa*)、林麝(*Moschus berezovskii*)、小麂(*Muntiacus reevesi*)、毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、斑羚(*Naemorhedus goral*)、鬣羚(*Capricornis sumatraensis*)和羚牛(*Budorcas taxicolor*) (何百锁 2001,李战刚等

2006)。

2 研究方法

2.1 红外相机调查 借助地理信息系统(geographic information system, GIS)技术,我们把整个自然保护区划分为 500 m × 500 m 的网格,以单个网格作为野外调查的取样单元。使用美国出产的 CamTrakker™ Digital Ranger 被动式红外触发相机装置(此后简称红外相机),以相机陷阱调查技术为野外调查手段。该红外相机可以探测到前方扇形区域内红外热量的突然变化,被触发后拍摄数码照片。在夜晚、晨昏等外界光线不足的情况下,相机拍照时会自动启动闪光灯进行补光。因此,当有兽类和鸟类等温血动物从相机前方经过时,就可以被照片记录下来。在每个调查网格中,设置 1 台红外触发相机,持续工作 4~6 周。相邻调查网格中的红外相机间距不小于 250 m,以保证各调查点上数据间的相对独立性。红外相机通常被设置在野生动物活动频繁的兽径旁,用绳索固定在树干上,距离地面 30~50 cm。由于不同野生动物物种对坡位的利用存在差异(吴华等 2000, 2002, 王勃等 2008),为避免调查取样的偏差,所选择的调查位点大致均匀地分布在山脊、山坡和沟谷这三种坡位上。所有的红外相机都被设置为全天 24 h 连续工作,每拍摄一张照片后休眠 20 s,以避免在相机前方持续活动的动物会连续不间断触发相机拍照。在为期 4~6 周的调查结束时,工作人员会收回红外相机,下载数据、更换电池后把红外相机转移到下一个调查网格中。

2.2 数据整理与分析 野外调查在 2008 年 3~12 月进行,共计 10 个月时间。在此期间,我们在长青自然保护区内沿海拔梯度共设置 139 个红外相机调查位点。在其中 16 个调查位点上,由于相机故障、丢失或其他原因没有获得有效数据,最终有效调查位点为 123 个。在这 123 个位点上,红外相机总的有效工作时长为 4 307 个相机工作日。

使用北京大学基于 MicroSoft Access 软件

开发的“红外触发相机监测数据库 V1.1”对调查获得的所有数据进行管理。在照片数据录入数据库之前,首先根据相机在野外拍摄的照片和工作人员的野外记录确定每个位点上红外相机的有效工作时间,并以“相机工作日(camera-day)”作为衡量有效工作时长单位。其中,单台红外相机持续工作 24 h 就被记为 1 个相机工作日。然后,使用 Bio-Photo 软件自动给所有的照片重新编号、命名,每张照片被赋予一个唯一的文件名和编号。同时,使用 Bio-Photo 软件自动提取每张照片的拍摄日期和拍摄时间,统一导入数据库。所有拍摄的照片,根据拍摄到的目标类别,被分为 5 大类:兽类、鸟类、工作人员、其他人员和空。对于拍摄到的有蹄类动物,依据动物个体的形态特征,参照《中国兽类野外手册》(Smith 等 2009)进行物种鉴定。鉴定结果由工作人员逐一录入数据库。

以 300 m 的海拔间隔把整个红外相机调查区域划分为 5 个海拔段:1 400 ~ 1 700 m、1 700 ~ 2 000 m、2 000 ~ 2 300 m、2 300 ~ 2 600 m 以及 > 2 600 m,分别计算红外相机的工作量和记录到的有蹄类野生动物的种类以及相机拍摄率。

为了评估各海拔段有蹄类动物的相对数量,引入“相对多度指数(relative abundance index, RAI)”(Li et al. 2010b, c),计算各个有蹄类物种在不同海拔段的相对多度指数值。

RAI 以相机陷阱调查中的拍摄率为基础,计算方法为: $RAI = (\text{有效探测数} / \text{此海拔段总有效相机工作日}) \times 1000$ 。其中,对于 1 次有效探测我们定义如下: A. 单个位点上相机陷阱拍摄到某物种就记为对此物种的 1 次有效探测; B. 如果拍摄到此物种的连续照片,那么从最后一张照片开始,之后如果 30 min 内再次拍到相同物种(不管是否相同个体)的照片,都作为同一次探测; 30 min 之后再次拍到相同物种的话,则记为新的一次探测; C. 探测数与单张照片或单次探测中拍摄到的动物个体数量多少无关。基于红外相机拍摄率计算得到的相对多度指数 RAI 与动物种群数量之间存在正相关的

函数关系(Li et al. 2010a, 2010c)。我们以 RAI 数值做为评估各有蹄类物种种群数量相对多少的指数,RAI 数值越高,则表明其种群数量越大。

3 研究结果

3.1 有蹄类群落物种组成 调查中红外相机共拍摄到分属 4 目 12 科的 21 种兽类的 2 150 张照片,以及分属 4 目 6 科的 13 种鸟类的 98 张照片(附录)。共记录到 7 种森林有蹄类动物,包含了区域内有文献记录的所有有蹄类物种(何百锁 2001, 李战刚等 2006),分属猪科、麝科、鹿科和牛科(附录)。在 IUCN 的物种红色名录(RedList)评估体系中,被评估为濒危(EN)级别有 1 种(林麝),易危(VU)级别的 2 种(羚牛和鬃羚),近危(NT)级别的 2 种(毛冠鹿和斑羚)(IUCN Redlist 2013, 查询日期 2013-07-01);在中国物种红色名录的评估体系中,被评估为濒危级别的动物有 3 种(林麝、羚牛和斑羚),被评估为易危级别的动物有 3 种(毛冠鹿、小鹿和鬃羚)(汪松等 2009);在我国的国家保护野生动物名录中,被列为国家 I 级保护的动物有 2 种(林麝和羚牛),国家 II 级保护的动物有 2 种(鬃羚和斑羚)。由此可以看出,秦岭南坡的有蹄类动物群落具有濒危程度和受保护等级高的特点。

3.2 相对数量与垂直分布特征 调查中所设置的红外相机在 5 个海拔段的工作量大体相当,每个海拔段平均有效相机工作日为 (861 ± 116) d。按不同海拔段分别计算了记录到的 7 种有蹄类动物的相对多度指数(表 1)。总体上来说,羚牛是秦岭南坡有蹄类动物群落中的优势物种,种群数量最多(平均 $RAI = 110.66$),其次是野猪($RAI = 28.25$)和斑羚($RAI = 25.10$);林麝则是这个群落中种群数量最少的物种($RAI = 1.33$)。

记录到的 7 个物种中,野猪、羚牛、鬃羚和斑羚这 4 个物种均见于所有海拔范围,但野猪相对偏好中低海拔的生境,在 1400 ~ 2300 m

表 1 秦岭南坡不同海拔段有蹄类动物的相对多度和物种丰富度

Table 1 The relative abundance and species richness of forest ungulates along an elevational gradient at the southern slope of the Qinling Mountains, China

	海拔段 Elevation band (m)				
	1 400~1 700	1 700~2 000	2 000~2 300	2 300~2 600	> 2 600
有效工作日 Camera-day	939	794	1 046	808	720
野猪 <i>Sus scrofa</i>	33.01	39.04	41.11	8.66	19.44
林麝 <i>Moschus berezovskii</i>	0.00	2.52	2.87	1.24	0.00
毛冠鹿 <i>Elaphodus cephalophus</i>	2.13	1.26	1.91	2.48	0.00
小鹿 <i>Muntiacus reevesi</i>	8.52	3.78	1.91	0.00	0.00
羚牛 <i>Budorcas taxicolor</i>	12.78	65.49	138.62	179.46	156.94
鬣羚 <i>Capricornis sumatraensis</i>	8.52	3.78	2.87	2.48	1.39
斑羚 <i>Naemorhedus goral</i>	6.39	8.82	35.37	34.65	40.28
物种丰富度 Species Richness	6	7	7	6	4

海拔段内相对多度指数明显高于 > 2 300 m 海拔段; 羚牛和斑羚则更偏好于中高海拔的生境, 在 > 2 000 m 海拔段内的种群数量明显高于 1 400 ~ 2 000 m 海拔段; 鬣羚的种群数量则在 1 400 ~ 1 700 m 海拔段内最大, 随着海拔升高而逐渐下降。同时, 林麝、毛冠鹿和小鹿这 3 个物种都是只分布在特定海拔段内: 毛冠鹿仅分布于 < 2 600 m 的海拔段, 小鹿仅分布于 < 2 300 m 的海拔段; 而林麝则只分布在 1 700 ~ 2 600 m 的海拔段内, 在 1 700 m 以下和 2 600 m 以上均未见记录(表 1)。

按照各海拔种群相对数量的多少, 将这 7 个有蹄类物种沿海拔梯度的垂直分布模式分为 3 种类型: 单峰型, 单调递增/递减型, 复合型。其中, 羚牛和林麝为单峰型, 种群数量分别在 2 300 ~ 2 600 m 和 2 000 ~ 2 300 m 海拔段存在一个峰值, 两侧递减; 斑羚为单调递增型 ($R^2 = 0.84$), 种群数量大体随着海拔梯度的升高而增加; 小鹿 ($R^2 = 0.94$) 和鬣羚 ($R^2 = 0.79$) 为单调递减型, 种群数量随着海拔梯度的升高而减少; 野猪和毛冠鹿为复合型, 分布模式较为复杂(图 1)。

秦岭南坡森林有蹄类的物种多样性表现出沿着海拔梯度先增加后降低的中峰模式, 在 1 700 ~ 2 300 m 的中等海拔段物种多样性最高, 分布有群落中全部 7 种有蹄类物种(表 1,

图 2)。

4 讨论

中域效应假说认为, 自然条件下几何边界的存在限制了特定区域内物种的分布范围, 导致不同物种的分布范围在中心区域重叠程度最大 (Colwell et al. 1994, 2000)。因此, 该假说预测: 在区域中心的物种多样性最高, 而在接近边界的地方则较低 (Colwell et al. 1994, 2000, 王襄平等 2009)。中域效应假说提出之后, 在不同地区、不同生物类群中得到了广泛检验。例如, McCain (2005) 对来自不同地区的 56 组小型兽类数据的检验结果显示, 绝大部分地区的物种丰富度峰值都出现在中等海拔区域, 但总体上来说, 中域效应假说对 γ 多样性格局的解释效力要好于 α 多样性。Fu 等 (2007) 对横断山区蜥蜴类和蛇类爬行动物的研究也表明, 这两类爬行动物多样性的垂直分布模式均为单峰型, 符合中域效应假说的预期。其中, 蜥蜴类物种丰富度的峰值出现在 1 100 m 海拔段, 蛇类物种丰富度的峰值出现在 1 300 m 海拔段; 在低于和高于峰值海拔段的区域, 物种丰富度都出现显著下降。按照吴永杰等 (2013) 对物种丰富度垂直分布格局模式的划分, 本研究中秦岭南坡有蹄类物种丰富度的垂直分布表现为中峰模式, 在 1 700 ~

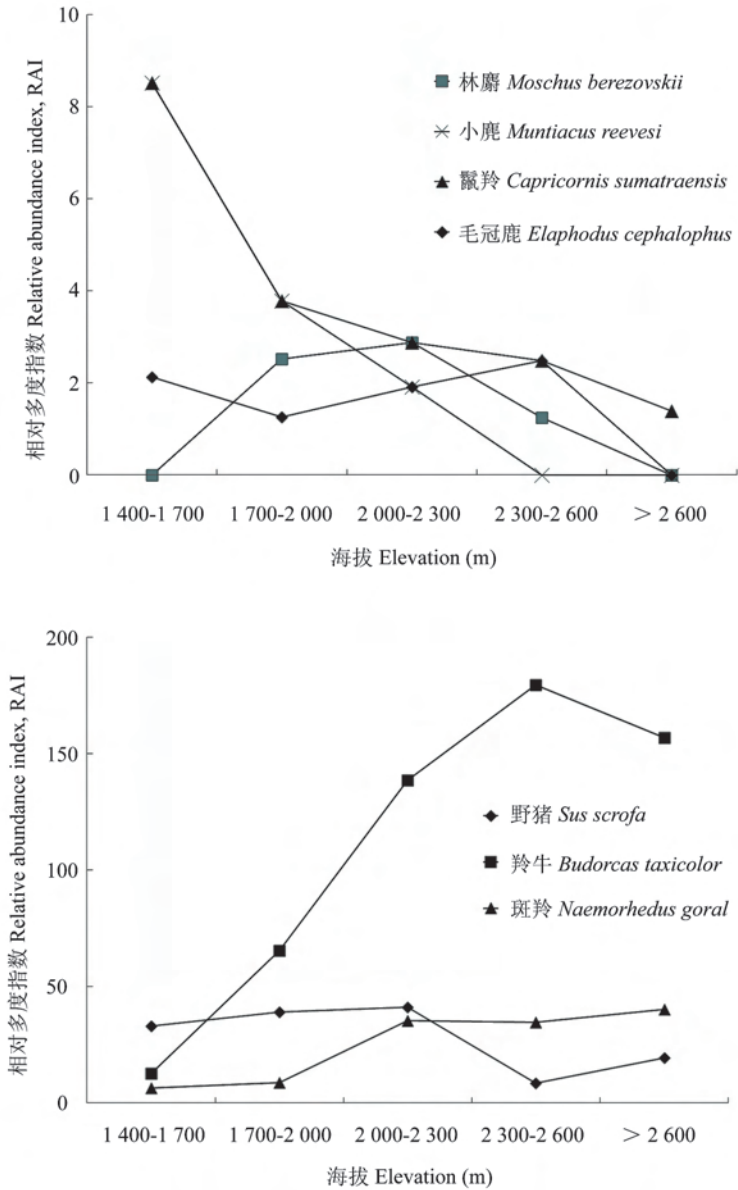


图 1 秦岭南坡 7 种森林有蹄类动物的垂直分布

Fig. 1 The relative abundance of 7 forest ungulate species along an elevational gradient at the southern slope of the Qinling Mountains, China

2 300 m 的中等海拔段丰富度最高。在秦岭南坡，有蹄类栖息地的分布沿海拔梯度具有上下两个明显的几何边界：其上边界由自然条件决定，为山体的海拔上限；而下边界则由人为活动决定，为农业区-林区的交界线。我们认为，这两条几何边界的存在限制了森林有蹄类动物的分布范围，导致不同有蹄类物种的分布范围

在中间海拔区域重叠程度最大，使得物种多样性的垂直分布表现为中峰模式，符合中域效应假说的预测。这种模式也与曾治高等(2005)、李战刚等(2006)在秦岭不同地区的研究结果相一致。

在秦岭南坡乃至更大范围的我国中西部的山地林区，针对森林有蹄类动物的研究往往受

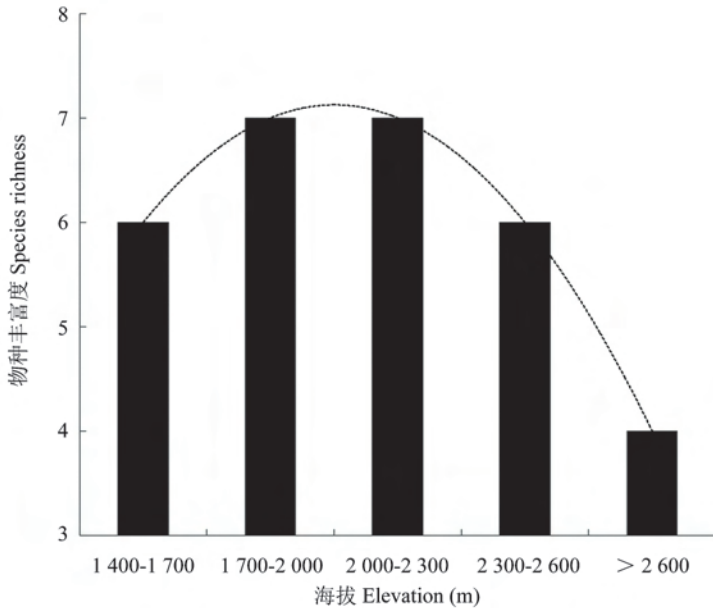


图 2 秦岭南坡森林有蹄类物种丰富度的垂直分布模式

Fig. 2 Elevational pattern of forest ungulate species richness at the southern slope of the Qinling Mountains, China

虚线为计算机拟合的秦岭南坡森林有蹄类物种丰富度随海拔变化的曲线。

The dashed line represented the simulated curve of forest ungulate species richness along elevational gradient at the southern slope of the Qinling Mountains.

到多种因素的限制。复杂的地形、茂密的植被给野外调查和后勤支持带来的困难是阻碍野外工作开展的重要原因,而缺乏可靠、有效的调查手段也是限制研究人员获得高质量数据的重要因素。在我国中西部的自然保护区,传统的野生动物监测主要依赖样线调查法,由工作人员沿固定样线搜索、记录所见到的动物实体和痕迹(Li et al. 2012)。以往有关大中型兽类区系和分布特征的研究,也大多使用样线法作为获得动物分布数据的主要调查手段(李保国等 1997, 吴华等 2000, 曾治高等 2005)。由于植被、地形的遮挡和野生动物对人类活动非常警觉,在样线调查中记录到动物实体的频率非常低,绝大部分的数据记录都是基于动物痕迹,包括毛发、粪便、足迹、食迹等(胡锦矗等 2006, Li et al. 2012)。不同类型和大小的动物痕迹在野外保存的时间差异很大,在不同生境中被调查人员发现的难易程度也不同,而且痕迹的鉴定往往依赖于调查人员的个人经验,因此基

于样线法调查所获得的动物分布数据存在量化困难、可靠性不高、中小型动物被低估或忽略、人为因素导致的数据变异较大等问题(Bang et al. 2001, Davison et al. 2002)。近年来,相机陷阱调查技术凭借其操作方便、获得数据量大、数据更为客观准确、能够对动物种群参数进行定量评估等优势得到了广泛的推广与应用,被大量用于野生动物的野外调查与监测(Li et al. 2010b, 2012, 李勤等 2013)。在今后的大中型兽类区系研究和分布模式研究中,相机陷阱调查技术将起到重要的作用。

本研究中,我们使用相对多度指数 RAI 作为评估各有蹄类物种种群数量相对多少的指数。RAI 是基于红外相机拍摄率计算得到的,虽然对于很多物种来说,红外相机拍摄率或 RAI 数值的高低与动物种群数量之间存在正相关的函数关系(Carbone et al. 2001, O'Brien et al. 2003),但其真实的函数关系难以得到精确推导或模拟,也难以进行校正(Jennelle et al.

2002)。除了动物种群数量这个因素之外,拍摄率和RAI还有可能受到其他多种因素的影响,包括自然环境因素,动物自身的社会结构、行为模式、体型大小,调查开展的季节、调查位点布设的空间关系、调查所使用的红外相机型号等(Li et al. 2010a)。相对多度指数RAI能够帮助我们了解各有蹄类物种在各海拔段种群数量变化的大体趋势和分布模式,以及各物种间的相对种群大小,但其具体数值之间则不能用于定量比较。近年来,一些新的数学模型和计算方法被开发出来,用于准确评估红外相机调查中所记录到物种的种群数量或种群参数(李勤等 2013),例如 MacKenzie 等(2006)提出的栖息地占有率模型(occupancy modeling), Rowcliffe 等(2008, 2011)开发的随机相遇模型(random encounter model), O'Brien 等(2010)设计的野生动物图片指数(wildlife picture index, WPI)等。今后,通过把这些数学模型和分析方法与红外相机调查相结合,我们就可以更准确、更有效地评估目标物种的空间分布模式。

本研究中,受时间、条件和调查位点数量所限,我们在数据整理时把全年的数据综合起来进行分析,没有考虑这些有蹄类动物的季节性迁徙行为在研究其垂直分布模式时可能产生的影响。在温带的山地生态系统中,已有的研究表明,多种有蹄类动物都具有复杂的季节性垂直迁徙习性,这些物种包括梅花鹿(*Cervus nippon*) (Sakuragi et al. 2003)、马鹿(*Cervus elaphus*) (Mysterud et al. 2001, Sustr et al. 2006)、驼鹿(*Alces alces*) (Ball et al. 2001)、羚牛(Zeng et al. 2008)和毛冠鹿(Chen et al. 2012)等。例如, Zeng 等(2008)的研究表明,秦岭地区的金毛羚牛(*B. t. bedfordi*)表现出复杂的季节性移动模式,每年在不同海拔段之间有4次迁徙:夏季居于高海拔草甸区,春季和秋季出现于低海拔河谷地带,冬季则在中等海拔段活动。Guan 等(2013)使用GPS颈圈追踪技术发现,羚牛的这种季节性垂直迁徙在种群内具有更为复杂的特征,不同个体以及不同年

度之间都可能具有差异。对于有蹄类动物这种季节性迁徙的原因,学者们给出了多种解释,包括追逐食物资源(Mysterud et al. 2001)、寻找配偶和交配机会(Dingle 1980)和躲避捕食者(Fryxell et al. 1988)等。目前对马鹿和羚牛的研究都认为,这两种有蹄类动物的季节性垂直迁徙是对不同海拔段植被物候变化的响应与适应,而它们冬季从低海拔河谷上行到中等海拔段则是为了在寒冷环境中获得更多的太阳辐射热能(Mysterud et al. 2001, Zeng et al. 2010)。在本研究中所记录到的7种森林有蹄类中,我们仅对羚牛(Zeng et al. 2008, Guan et al. 2013)和毛冠鹿(Chen et al. 2012)的这种季节性垂直迁徙行为有部分了解,而在其他5个物种中,我们对于是否存在类似的季节性迁徙以及迁徙的模式都知之甚少。受限于调查位点的数量和所获得的数据量,本研究还不能就这一问题进行更深入的探讨。我们期望,随着在研究区域内红外相机调查的持续和数据量的增加,能够就不同物种在不同季节的垂直分布模式及其垂直迁移规律开展更深入的研究。

致谢 本研究得到美国华盛顿动物园(National Zoological Park)的技术支持。长青国家级自然保护区的马向祖局长等领导为本项目提供了行政和后勤方面的大力支持。麻友立、胡万新、刘全备、吴永林、许全世、张永宽、王军刚、陈璟、候忠安、孙宝荣、罗明全、门桂荣、贺明锐、刘伟参与了本项目的野外工作和数据收集,他们的辛苦努力是研究工作得以顺利完成的重要基础。北京大学的申小莉博士为本项目红外相机的数据整理和分析提供了帮助。在此致以衷心的感谢!

参 考 文 献

- Ball J P, Nordengren C, Wallin K. 2001. Partial migration by large ungulates: characteristics of seasonal moose *Alces alces* ranges in northern Sweden. *Wildlife Biology*, 7(1): 39-47.
- Bang P, Dahlström P. 2001. *Animal Tracks and Signs*. New York: Oxford University Press.
- Brown J H. 2001. *Mammals on mountainsides: elevational*

- patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1): 101–109.
- Carbone C, Christie S, Conforti K, et al. 2001. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation*, 4(1): 75–79.
- Chen W, Hu J C. 2012. Seasonal differences in microhabitat use by tufted deer (*Elaphodus cephalophus*) in Tangjiahe Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 32(3): 188–192.
- Colwell R K, Hurtt G C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist*, 144(4): 570–595.
- Colwell R K, Lees D C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(2): 70–76.
- Davison A, Birks J D S, Brookes R C, et al. 2002. On the origin of faeces: morphological *versus* molecular methods for surveying rare carnivores from their scats. *Journal of Zoology*, 257(2): 141–143.
- Dingle H. 1980. *Ecology and Evolution of Migration: Animal Migration, Orientation, and Navigation*. New York: Academic Press, 1–101.
- Fryxell J M, Greever J, Sinclair A R E. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? *The American Naturalist*, 131(6): 781–798.
- Fu C Z, Wang J X, Pu Z C, et al. 2007. Elevational gradients of diversity for lizards and snakes in the Hengduan Mountains, China. *Biodiversity and Conservation*, 16(3): 707–726.
- Guan T P, Ge B M, McShea W J, et al. 2013. Seasonal migration by a large forest ungulate: a study on takin (*Budorcas taxicolor*) in Sichuan Province, China. *European Journal of Wildlife Research*, 59(1): 81–91.
- Heaney L R. 2001. Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1): 15–39.
- Heaney L R, Lomolino M V, Whittaker R J. 2001. Frontispiece: diversity patterns of small mammals along elevational gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1): 1.
- Jennelle C S, Runge M C, MacKenzie D I. 2002. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals: a comment on misleading conclusions. *Animal Conservation*, 5(2): 119–120.
- Li S, McShea W J, Wang D J, et al. 2010a. The use of infrared-triggered cameras for surveying Phasianids in Sichuan Province, China. *Ibis*, 152(2): 299–309.
- Li S, McShea W J, Wang D J, et al. 2012. A direct comparison of camera-trapping and sign transects for monitoring wildlife in the Wanglang National Nature Reserve, China. *Wildlife Society Bulletin*, 36(3): 538–545.
- Li S, Wang D J, Gu X D, et al. 2010b. Beyond pandas, the need for a standardized monitoring protocol for large mammals in Chinese nature reserves. *Biodiversity and Conservation*, 19(11): 3195–3206.
- Li S, Wang D J, Lu Z, et al. 2010c. Cats living with pandas: the status of wild felids within giant panda range, China. *Cat News*, 52: 20–23.
- MacKenzie D I, Nichols J D, Royle J A, et al. 2006. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Burlington: Elsevier Press.
- McCain C M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86(2): 366–372.
- Moritz C, Patton J L, Schneider C J, et al. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1): 533–563.
- Mysterud A, Langvatn R, Yoccoz N G, et al. 2001. Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. *Journal of Animal Ecology*, 70(6): 915–923.
- O'Brien T G, Baillie J E M, Krueger L, et al. 2010. The wildlife picture index: monitoring top trophic levels. *Animal Conservation*, 13(4): 335–343.
- O'Brien T G, Kinnaird M F, Wibisono H T. 2003. Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6(2): 131–139.
- Oommen M A, Shanker K. 2005. Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. *Ecology*, 86(11): 3039–3047.
- Rowcliffe J M, Carbone C, Jansen P A, et al. 2011. Quantifying the sensitivity of camera traps: an adapted distance sampling approach. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(5): 464–476.
- Rowcliffe J M, Field J, Turvey S T, et al. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, 45(4): 1228–1236.
- Sakuragi M, Igota H, Uno H, et al. 2003. Benefit of migration in a female sika deer population in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research*, 18(4): 347–354.
- Stevens G C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics? *The American Naturalist*, 133(2): 240–256.
- Stevens G C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range:

- an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140(6): 893 - 911.
- Sustr P, Jirsa A. 2006. Habitat selection and home range size of red deer (*Cervus elaphus*) in mountain areas of Sumava National Park, Czech Republic: preliminary results // Bartos L, Dusek A, Kotrba R, et al. *Advances in Deer Biology*. Prague, Czech Republic: Proceedings of the 6th International Deer Biology Congress, 138.
- Whittaker R J, Willis K J, Field R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28(4): 453 - 470.
- Wiens J J, Graham C H. 2005. Niche Conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1): 519 - 539.
- Wu Y J, Colwell R K, Rahbek C, et al. 2013. Explaining the species richness of birds along a subtropical elevational gradient in the Hengduan Mountains. *Journal of Biogeography*, 40(12): 2310 - 2323.
- Zeng Z G, Beck P S A, Wang T J, et al. 2010. Effects of plant phenology and solar radiation on seasonal movement of golden takin in the Qinling Mountains, China. *Journal of Mammalogy*, 91(1): 92 - 100.
- Zeng Z G, Skidmore A K, Song Y L, et al. 2008. Seasonal altitudinal movements of golden takin in the Qinling Mountains of China. *Journal of Wildlife Management*, 72(3): 611 - 617.
- 龚正达, 吴厚永, 段兴德, 等. 2005. 云南横断山区蚤类物种丰富度与区系的垂直分布格局. *生物多样性*, 13(4): 279 - 289.
- 何百锁. 2001. 长青自然保护区的兽类资源. *四川动物*, 20(3): 132 - 134.
- 胡锦涛, 吴攀文. 2006. 大中型兽类踪迹在野外考察及研究中的应用. *西华师范大学学报: 自然科学版*, 27(1): 14 - 19.
- 李保国, 何鹏举, 王景堂, 等. 1997. 秦岭北坡周至国家级自然保护区的兽类区系分析. *西北大学学报: 自然科学版*, 27(3): 235 - 238, 252.
- 李勤, 郭建国, 寇晓军, 等. 2013. 相机陷阱在野生动物种群生态学中的应用. *应用生态学报*, 24(4): 947 - 955.
- 李战刚, 任毅, 王学杰. 2006. 陕西长青国家级自然保护区综合科学考察报告. 西安: 陕西科学技术出版社.
- 刘诗峰, 张坚. 2003. 佛坪自然保护区生物多样性研究与保护. 西安: 陕西科学技术出版社.
- 马俊, 吴永杰, 夏霖, 等. 2010. 螺髻山自然保护区非飞行小型哺乳动物垂直多样性调查. *兽类学报*, 30(4): 400 - 410.
- 潘文石, 吕植, 朱小健, 等. 2001. 继续生存的机会. 北京: 北京大学出版社.
- 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 等. 2001. 贡嘎山东坡植被垂直带谱的物种多样性格局分析. *植物生态学报*, 25(6): 721 - 732.
- 沈泽昊, 刘增力, 伍杰. 2004. 贡嘎山东坡植物区系的垂直分布格局. *生物多样性*, 12(1): 89 - 98.
- Smith A T, 谢焱. 2009. 中国兽类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社.
- 唐志尧, 柯金虎. 2004. 秦岭牛背梁植物物种多样性垂直分布格局. *生物多样性*, 12(1): 108 - 114.
- 王勃, 张君, 胡锦涛. 2008. 四川蜂桶寨自然保护区斑羚春季生境选择. *四川动物*, 27(2): 269 - 272.
- 汪松, 解焱. 2009. 中国物种红色名录: 第二卷 脊椎动物. 北京: 高等教育出版社.
- 王襄平, 方精云, 唐志尧. 2009. 中域效应假说: 模型、证据和局限性. *生物多样性*, 17(6): 568 - 578.
- 吴华, 胡锦涛, 陈万里, 等. 2000. 唐家河自然保护区鬃羚春冬季对生境的选择. *动物学研究*, 21(5): 355 - 360.
- 吴华, 张泽均, 胡杰, 等. 2002. 四川扭角羚春冬季对栖息地的利用初步研究. *动物学杂志*, 37(1): 23 - 27.
- 吴永杰, 雷富民. 2013. 物种丰富度垂直分布格局及影响机制. *动物学杂志*, 48(5): 797 - 807.
- 吴永杰, 杨奇森, 夏霖, 等. 2012. 贡嘎山东坡非飞行小型兽类物种多样性的垂直分布格局. *生态学报*, 32(14): 4318 - 4328.
- 曾治高, 宋延龄, 麻应太, 等. 2005. 牛背梁自然保护区食肉目和偶蹄目动物的区系特征与生态分布. *生态学报*, 25(9): 2249 - 2255.
- 张荣祖. 1999. 中国动物地理. 北京: 科学出版社.

附录 秦岭南坡 2008 年红外相机调查中记录到的兽类与鸟类物种^a
Appendix Mammal and bird species recorded by camera-trapping in 2008 at the southern slope of the Qinling Mountains, China

分类 Taxonomy	物种 Species	保护级别 National protection category	红皮书等级 ^b China RedList category	照片数 No. photograph	位点数 No. detected location
兽类 Mammal					
灵长目 Primates					
猴科 Cercopithecidae	川金丝猴 <i>Rhinopithecus roxellana</i>	I	易危	37	9
啮齿目 Rodentia					
松鼠科 Sciuridae	珀氏长吻松鼠 <i>Dremomys pernyi</i>	—	—	4	2
	灰头小鼯鼠 <i>Petaurista elegans</i>	—	—	1	1
鼠科 Muridae	北社鼠 <i>Niviventer confucianus</i>	—	—	5	2
豪猪科 Hystricidae	豪猪 <i>Hystrix brachyura</i>	—	易危	24	8
食肉目 Carnivora					
熊科 Ursidae	大熊猫 <i>Ailuropoda melanoleuca</i>	I	濒危	151	30
	亚洲黑熊 <i>Ursus thibetanus</i>	II	易危	27	16
鼬科 Mustelidae	猪獾 <i>Arctonyx collaris</i>	—	易危	25	7
	青鼬 <i>Martes flavigula</i>	II	近危	15	8
	黄鼬 <i>Mustela sibirica</i>	—	近危	4	2
灵猫科 Viverridae	花面狸 <i>Paguma larvata</i>	—	近危	19	7
猫科 Felidae	豹 <i>Panthera pardus</i>	I	极危	2	1
	亚洲金猫 <i>Catopuma temminckii</i>	II	极危	3	3
	豹猫 <i>Prionailurus bengalensis</i>	—	易危	24	16
偶蹄目 Artiodactyla					
猪科 Suidae	野猪 <i>Sus scrofa</i>	—	—	267	52
麝科 Moschidae	林麝 <i>Moschus berezovskii</i>	I	濒危	9	4
鹿科 Cervidae	毛冠鹿 <i>Elaphodus cephalophus</i>	—	易危	17	6
	小鹿 <i>Muntiacus reevesi</i>	—	易危	18	9
牛科 Bovidae	羚牛 <i>Budorcas taxicolor</i>	I	濒危	1 242	75
	鬣羚 <i>Capricornis sumatraensis</i>	II	易危	24	14
	斑羚 <i>Naemorhedus goral</i>	II	濒危	207	43
鸟类 Bird					
鸡形目 Galliformes					
雉科 Phasianidae	血雉 <i>Ithaginis cruentus</i>	II	—	9	3
	红腹角雉 <i>Tragopan temminckii</i>	II	近危	46	10
	勺鸡 <i>Pucrasia macrolopha</i>	II	近危	1	1
	红腹锦鸡 <i>Chrysolophus pictus</i>	II	—	20	7
鸮形目 Strigiformes					
鸱鸮科 Strigidae	灰林鸮 <i>Strix aluco</i>	II	—	2	1
隼形目 Falconiformes					
鹰科 Accipitridae	鹰雕 <i>Spizaetus nipalensis</i>	II	—	4	1
	松雀鹰 <i>Accipiter virgatus</i>	II	—	3	1
雀形目 Passeriformes					
鸦科 Corvidae	松鸦 <i>Garrulus glandarius</i>	—	—	2	1
	星鸦 <i>Nucifraga caryocatactes</i>	—	—	2	2
	红嘴蓝鹊 <i>Urocissa erythrorhyncha</i>	—	—	2	2
山雀科 Paridae	黄腹山雀 <i>Parus vemustus</i>	—	—	1	1
画眉科 Timaliidae	黑领噪鹛 <i>Garrulax pectoralis</i>	—	—	5	1
	灰翅噪鹛 <i>Garrulax cineraceus</i>	—	—	1	1

a. 未包括不能鉴定出具体物种的照片记录; b. 《中国物种红色名录: 第二卷 脊椎动物》(汪松等 2009); —. 未列入。

a. Not include the photographs that could not be identified to specific species; b. China Species Red List (Vol. II Vertebrates) (Wang et al. 2009); —. Not listed.