

THE BIODIVERSITY OF ARTHROPODS FROM FOREST CANOPIES

ZHENG Guo¹, LI Shu-Qiang²

1. College of Life Science and Chemistry, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China; E-mail: zhg1027@yahoo.com.cn

2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; E-mail: lisq@ioz.ac.cn

Abstract Forest canopies, supporting about 40 % of the world's terrestrial species, play a crucial role in maintaining ecosystem function, evolution, and biodiversity. Forest canopies are highly susceptible to global climate change and anthropogenic disturbance;

therefore, canopy arthropods are facing the threat seriously. In this study, we reviewed the brief history of methodology and summarized the research progress in studies of canopy arthropods.

Key words Species, mechanism, resources, fragmentation, rainforest.

森林冠层节肢动物多样性研究进展

郑 国¹ 李枢强²

1. 沈阳师范大学化学与生命科学学院 沈阳 110034, E-mail: zhg1027@yahoo.com.cn

2. 中国科学院动物研究所 北京 100101, E-mail: lisq@ioz.ac.cn

摘 要 森林冠层蕴涵着大约 40 % 的现存物种, 在维持生态系统功能、演化和生物多样性等方面起着重要的作用。森林冠层对全球气候变化和人为干扰高度敏感, 使冠层生物面临威胁。本文简要介绍了森林冠层节肢动物的研究技术, 概述了森林冠层节肢动物的研究进展。

关键词 物种数量, 维持机制, 生物资源, 森林片断化, 热带雨林。

中图分类号 Q958

冠层是指森林中每一棵树木树冠的集合, 包括树叶、小枝、大枝和附生植物 (Nadkarni, 1995)。热带雨林的冠层还经常进一步划分为下层 (understorey)、上层林冠 (upper canopy)、林冠表层 (canopy surface) 和顶层 (overstorey), 分别指触手可及的范围、冠层表面以下几米厚的范围、冠层表面、散生巨树 (emergent trees) 与上层大气的界面层 (Basset *et al.*, 2003)。冠层节肢动物指生活史的任一阶段以任何形式生活于森林冠层的节肢动物 (Basset *et al.*, 2003)。

森林冠层生存着大约 40 % 的现存物种 (Novotny *et al.*, 2002; Pennisi, 2005), 其中 20 % ~ 25 % 为冠层特有种 (Sørensen, 2003)。Erwin (1982) 在巴拿马 19 株树上发现甲虫近 1 000 种 (不包括象甲), 并推测每公顷热带森林冠层有超过 3 万种节肢动物; Stork (1987) 在婆罗洲采用冠层喷雾法采集了 10 棵树上的节肢动物, 共鉴定出约 3 000 种节肢动物; Ellwood & Foster (2004) 的研究结果

也表明, 热带雨林冠层无脊椎动物的生物总量超过了以往估计值的 2 倍以上。

森林冠层是陆地上 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.*, 2003)。冠层节肢动物是生态系统的关键调节因子, 如食叶昆虫及其天敌因直接影响参与光合作用的叶片数量, 与树的生长、土壤过程、演替阶段和碳氮循环等重要森林动态过程密切相关。全球的气候变化和 CO₂ 浓度提高也会影响到食叶昆虫对叶片的取食率 (McNaughton, 2001)。通过研究森林冠层所参与的全局性循环过程, 可以从全球碳流、气候变化和 CO₂ 浓度提高的角度探讨冠层昆虫群落对全球变化的响应和影响。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)。

This research was supported by National Natural Science Foundation of China (31172121) and Program for Liaoning Excellent Talents in University (LNET). (国家自然科学基金 (31172121) 和辽宁省高等学校优秀人才支持计划 (LJQ2012094) 共同资助)

Received 26 June 2012, accepted 28 Dec. 2012.

1 森林冠层节肢动物研究方法

1929年Richards等在圭亚那将诱虫灯挂在热带雨林冠层采集节肢动物(Hingston, 1930),被认为是最早开始的关于冠层节肢动物的定量研究(Sutton, 2001)。20世纪中期铁塔开始应用于研究媒介昆虫,这一方法被誉为森林冠层节肢动物研究的里程碑式建筑(Galindo *et al.*, 1956)。Martin (1966)首次采用喷雾法(fogging, 即insecticide knockdown)调查森林冠层动物群落,这一方法近年来广泛应用。Muul等在马来西亚的树冠层建造了世界上第一座冠层廊道(canopy walkway),廊道和梯子(ladder)的组合在这一时期广受欢迎(Muul & Liat, 1970)。Perry (1978)首次应用单绳技术(single-rope techniques)登上了热带雨林的树冠,该技术在以后的森林冠层节肢动物研究中应用广泛。

1990年Smith在巴拿马热带森林建立起世界上第一座冠层起重机(canopy cranes) (Roslin, 2003),标志着森林冠层研究采用高科技设备(high-tech hardware)的开始。同期以飞艇或热气球牵引的冠层气筏和冠层吊筏(canopy raft and sledge)及树梢氦气球(treetop bubble)相继出现,首座冠层操作固定进入系统(COPAS, canopy operation permanent access system)也于2000年在德国乌尔姆大学的植物园建成(Mitchell *et al.*, 2002)。全球林冠项目(Global Canopy Programme)计划整合冠层起重机、廊道、冠层舟、塔和绳索等技术,形成一个冠层生物工作站(Biotopia) (Lowman, 2004)。

随着进入森林冠层设备技术的进步,安全、重复取样已不再成为研究工作的障碍,标志着森林冠层节肢动物研究方法已逐步走向成熟。冠层进入技术和多种采集方法组合应用,推动了森林冠层节肢动物多样性和冠层生物学研究的发展。

2 森林冠层节肢动物多样性

安全可靠的冠层进入技术为研究人员提供了可量化、可重复、并易于协同工作的机会,拓宽了冠层节肢动物的研究范围(Lowman & Wittman, 1996)。Stork & Best (1994)调查发现,欧洲的冠层研究学者中有56%从事冠层节肢动物研究。Nadkarni等(2011)认为冠层节肢动物研究成果在世界森林冠层的研究工作中占15%。随着冠层生物学研究的不断发展,冠层学研究的国际组织也应运而生,包括国际林冠网络(International Canopy Network, ICAN)、国际林冠起重机网络(International Canopy Crane Network, ICCN)、全球林冠项目(Global Canopy Program, GCP)等

(Basset *et al.*, 2003)。定期召开的国际冠层学术研讨会、研究人员间正式的网络沟通平台、冠层资源网站(大冠层数据库: the Big Canopy Database)等都促进了森林冠层节肢动物多样性研究。森林冠层节肢动物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、以解释严格的假设或全球性问题为目标的协同工作(Lowman & Wittman, 1996)。

2.1 冠层节肢动物物种数量

使用喷雾法采集热带冠层节肢动物吸引了很多分类学家(Tang & Li, 2012)。科学家们以热带地区冠层节肢动物的物种数量为基础,推测全球生物物种数量,如Erwin (1982)通过对巴拿马树冠甲虫的研究,推测每公顷热带森林冠层有超过3万种节肢动物,热带地区节肢动物的物种数量可达3000万种。之后多位学者对地球物种数量进行了修正(Novotny *et al.*, 2002)。Hamilton等(2010)以概率分布代替点估计值,避免了以往研究模型中参数估计的不确定性,使估计值由参数不确定性造成的误差得到控制和解释,而其准确性还有待于进一步的验证。尽管在估测数量上存在较大争议,但森林冠层节肢动物的物种数量作为估测“地球生物物种数量”的基础观点已被广泛认可(Stork *et al.*, 1997)。

2.2 冠层节肢动物多样性的产生及维持机制

冠层节肢动物多样性研究中有两个重要问题,一是为什么冠层节肢动物如此丰富?二是如此丰富的多样性是如何维持的?为了回答这两个问题,需要关注节肢动物多样性的时间及空间格局变化,及其在不同尺度的生态和进化过程中的地位。节肢动物在不同种类树冠中的分布是不均匀的,在冠层中的垂直分布也是不均匀的。森林冠层结构以及微气候环境都是影响冠层节肢动物组成及动态变化的重要因素。上层林冠的紫外线照射水平、相对湿度的波动程度、温度和风速均显著高于下层植被;上层林冠的叶面积密度以及幼叶、花和种子的数量也均高于下面部分(Parker, 1995)。同时,不同种类树的叶片、花、附生植物和分枝等结构上的差异,必然会在多方面影响到相关的节肢动物群落(Stork *et al.*, 1997),在冠层节肢动物多样性及群落结构形成中的作用值得关注。

2.3 节肢动物与寄主植物的专化性

很多研究关注节肢动物种类与寄主植物的专化性,目前仍不能确定热带地区的植食性昆虫到底是

专一食性主导还是广食性占优 (Novotny *et al.*, 2002)。寄主专一性在全球生物多样性估测模型中是重要参数之一 (Erwin, 1982), 对估测的结果有重要影响。在关注寄主专一性的同时, 也引起了人们对于协同灭绝 (coextinction) 引发的生物多样性危机的担忧 (Koh *et al.*, 2004)。以往研究中很少有人关注冠层节肢动物个体的生态学, 也无法从采集结果中获知某一物种的准确分布情况。虽然饲养试验可以解决这样的问题, 但考虑到冠层节肢动物种类之巨大, 这种方法的难度可想而知。

另一方面, 由于所有采集方法都不能取得一棵树上所有的节肢动物, 这使得寄主专一性问题的解释时显得尤为复杂。不同样本间的差异可能由于假性替代 (pseudo-turnover) 造成的, 而非真实差异。此外, 热带地区冠层中附生植物 (蕨类、兰科植物、凤梨科植物等) 约占维管植物种类的 25% (Nieder *et al.*, 2001), 因此很难确定冠层节肢动物是否与树本身相关, 是否是专性生长于附生植物或藤本植物 (Stork *et al.*, 1997)。近期关于冠层节肢动物与冠层中苔藓、蕨类或地衣等的关系及其对节肢动物多样性的影响也有一些进展 (Ellwood & Foster, 2004)。

2.4 森林片断化及其影响

森林片断化产生的边缘效应 (edge effects)、面积效应 (area effects) 和隔离效应 (isolation effects) 对生物多样性造成了较大影响, 但许多相关问题还不明确。如节肢动物在维持生态系统功能方面的作用; 森林片断化对寄主专一性的植食昆虫的影响、对节肢动物传粉行为的改变、对冠层节肢动物各营养级间的相互关系及能量流动的影响等。在片断化的生境中, 食叶动物可能由于捕食者和寄生性天敌的缺失而失去控制, 导致种群大爆发并造成植被的毁坏 (Kareiva, 1987; Kruess & Tscharnkte, 1994)。但这种相互渗透并包含多营养级的相互关系在受到干扰的森林中极难鉴别与预测。

2.5 森林冠层的生物资源

物种丰富度估测和生物资源评估都不是纯粹的科学问题, 研究的意义在于生物多样性的可持续利用有助于减轻贫困。持续了数百万年的植物与植食性动物之间的“化学战争”, 造就了化学品的珍宝库。世界卫生组织估计世界人口的 85% 医药直接依靠植物。研究发现热带雨林冠层树木产生的高浓度次生化合物显著高于下层的幼苗, 其利用价值更高。而冠层生物资源也绝非仅限于植物, 如人类近期从蚂蚁和白蚁中提取出一种新的抗生素 (Price &

Collins, 2002)。因此, 相信对于森林冠层生物资源的探索对促进经济发展必然会有显著的成果。对于森林冠层生物多样性资源的无知与肆意浪费, 会因为失去很多商业机会而不利于经济的发展 (Mitchell *et al.*, 2002)。

3 中国森林冠层节肢动物的研究

中国在 20 世纪 80 年代开始有人涉足森林冠层节肢动物的研究工作。但迄今为止, 由于可用的冠层进入设备和取样方法有限 (图 1~5), 研究工作多基于地表面或在较低高度上进行, 缺乏系统性和可比较性。迄今为止, 中国在森林冠层节肢动物多样性研究设备的研发和应用方面几乎还是空白, 研究者无法真正进入到林冠上层, 也不能从更深层面上开展研究工作。特别是对于高大雨林上层林冠节肢动物的区系组成、行为和生态功能等方面的研究无人涉足。

4 问题与展望

森林冠层对生物多样性保护和维持生态系统功能起着至关重要的作用 (Ozanne *et al.*, 2003)。人类活动使全球森林生态系统受到严重威胁。由于冠层生境对人为干扰高度敏感, 也因此成为受到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。在中国, 热带地区橡胶林面积的爆发式增长伴随着热带雨林面积的持续下降和气候的变化, 已经引起了人们的高度关注 (Mann, 2009)。特别是橡胶树在中国每年 2~3 月份期间落叶, 更加剧了对热带森林冠层节肢动物多样性的威胁。因此, 我国热带地区森林冠层生物多样性的危机可能已远远超出了人们的想象。

以往研究工作在世界范围的分布还很不均衡, 40% 集中于巴拿马和哥斯达黎加, 而东南亚地区森林冠层的研究工作则显得很零散 (Basset, 2001)。按照国家来看, 分别以研究论文的贡献数量和研究样地涉及的数量为标准, 美国、澳大利亚和加拿大均分列前 3 位。而这两项指标世界排名在前 10 位的国家中, 亚洲仅日本在列 (Nadkarni *et al.*, 2011)。从研究的类群来看发展也不平衡。森林冠层节肢动物的重要类群包括蜘蛛目、螨类、弹尾目、蜚蠊目、等翅目、革翅目、直翅目、啮虫目、同翅目、半翅目、缨翅目、鞘翅目、双翅目、鳞翅目、脉翅目、膜翅目 (Basset, 2001)。其中, 数量最丰富的是膜翅目 (主要为蚊科昆虫)、双翅目、鞘翅目、和鳞翅目; 生物量最大的是蜚蠊目、膜翅目 (尤其是蚂蚁)、鞘翅目和双翅目; 物种数量最丰富的是鞘翅目



图 1~5 部分冠层节肢动物研究方法

Figs 1-5. Available methods in studying canopy arthropods in China.

1~2. 冠层喷雾法, 郑国摄 (canopy fogging, photo by ZHENG Guo) 3. 铁塔, 周正颜摄 (tower, photo by ZHOU Zheng-Yan) 4. 冠层廊道, 卜文俊摄 (canopy walkway, photo by BU Wen-Jun) 5. 双绳法, 陈辉摄 (two-rope techniques, photo by CHEN Hui)

(特别是隐翅甲、象甲和叶甲)、之后是膜翅目、鳞翅目和蜘蛛目 (Basset, 2001)。迄今为止, 森林冠层节肢动物的研究工作主要集中于鞘翅目和膜翅目 (Basset *et al.*, 2003)。

热带雨林冠层仍然是我们了解最少的生境之一, 其生物多样性的研究还只是处于起步阶段 (Nadkarni *et al.*, 2011), 在冠层生物学中还有很多科学问题有待于我们去解答。节肢动物推动了森林以及大部分陆地生态系统从冠层到地表的生态过程。然而作为生物多样性最大组成部分的节肢动物, 其物种的数量仍无定论, 其灭绝速率更无人知晓。

冠层研究网站以及生物多样性信息学的发展, 使我们能够在全球范围通过广泛的合作共享生物多样性数据和信息。未来工作中研究者应加强联系、整合项目研究内容、检查现有信息和软件的潜在利用价值、发展冠层研究概念模型及分析模式, 并注

意加强多学科的联合。如与计算机专家的合作可建立采集、分类、演示、分析及阐述冠层的三维数据, 便于更深入的开展研究工作, 更好的保护和利用森林冠层节肢动物多样性资源。

REFERENCES

- Basset, Y. 2001. Invertebrates in the canopy of tropical rain forests: how much do we really know? *Plant Ecol.*, 153: 87-107.
- Basset, Y., Horlyck, V. and Wright, S. J. 2003. Studying Forest Canopies from Above: The International Canopy Crane Network. Smithsonian Tropical Research Institute and UNEP, Panama. 1-34.
- Ellwood, M. D. F. and Foster, W. A. 2004. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature*, 429: 549-551.
- Erwin, T. L. 1982. Tropical forest: their richness in coleoptera and other arthropod species. *Coleopt. Bull.*, 36: 74-75.

- Galindo, P., Trapido, H., Carpenter, S. J. and Blanton, F. S. 1956. The abundance cycles of arboreal mosquitoes during six years at a sylvan yellow fever locality in Panama. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 49: 543–547.
- Hamilton, A. J., Basset, Y., Benke, K. K., Grimbacher, P. S., Miller, S. E., Novotný, V., Samuelson, G. A., Stork, N. E., Weiblen, G. D. and Yen, J. D. L. 2010. Quantifying uncertainty in estimation of tropical arthropod species richness. *Am. Nat.*, 176: 90–95.
- Hingston, R. W. G. 1930. The Oxford University expedition to British Guiana. *Geogr. J.*, 76 (1): 1–20.
- Hopkin, M. 2005. Biodiversity and climate form focus of forest canopy plant. *Nature*, 436: 452.
- Kareiva, P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature*, 326: 388–390.
- Koh, L. P., Dunn, R. R., Sodhi, N. S., Colwell, R. K., Proctor, H. C. and Smith, V. S. 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science*, 305: 1632–1634.
- Kruess, A. and Tscharntke, T. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*, 264: 1581–1584.
- Lowman, M. D. 2004. Tarzan or Jane? A Short History of Canopy Biology. In: Lowman, M. D. and Rinker, H. B. (eds.), *Forest Canopies*. Elsevier Publishers, San Diego, California. 453–464.
- Lowman, M. D. and Wittman, P. K. 1996. Forest canopies: Methods, hypotheses, and future directions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 27: 55–81.
- Mann, C. C. 2009. Addicted to rubber. *Science*, 325: 564–566.
- Martin, J. L. 1966. The insect ecology of red pine plantations in central Ontario IV. The crown fauna. *Can. Entomol.*, 98: 10–27.
- McNaughton, S. J. 2001. Herbivory and Trophic Interactions. In: Roy, J., Saugier, B. and Mooney, H. A. (eds.), *Terrestrial Global Productivity: Past, Present, Future*. Academic Press, San Diego, California.
- Mitchell, A. W., Secoy, K. and Jackson, T. 2002. The Global Canopy Handbook. Techniques of Access and Study in the Forest Roof. Global Canopy Programme, Oxford. 235–241.
- Muul, I. and Liat, L. B. 1970. Vertical zonation in a tropical forest in Malaysia: method of study. *Science*, 196: 788–789.
- Nadkarni, N. M. 1995. Good-bye, Tarzan. The science of life in the treetops gets down to business. *The Sciences*, 35: 28–33.
- Nadkarni, N. M., Parker, G. G. and Lowman, M. D. 2011. Forest canopy studies as an emerging field of science. *Ann. Forest Sci.*, 68: 217–224.
- Nieder, J., Prosperí, J. and Michaloud, G. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecol.*, 153: 51–63.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S. E., Weiblen, G. D., Bremerk, B., Cizek, L. and Drozd, P. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 416: 841–844.
- Ozanne, C. M. P., Anhof, D., Boulter, S. L., Keller, M., Kitching, R. L., Körner, C., Meinzer, F. C., Mitchell, A. W., Nakashizuka, T., Silva Dias, P. L., Stork, N. E., Wright, S. J. and Yoshimura, M. 2003. Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. *Science*, 301: 183–186.
- Parker, G. G. 1995. Structure and Microclimate of Forest Canopies. In: Lowman, M. D. and Nadkarni, N. M. (eds.), *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego. 431–455.
- Pennisi, E. 2005. Sky-high experiments. *Science*, 309: 1314–1315.
- Perry, D. R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica*, 10 (2): 283–285.
- Price, N. and Collins, L. 2002. Drugs from bugs? Are invertebrates the next source of new chemical leads? *Agro Food Industry Hi-Tech January–February*, 2002: 35–39.
- Roslin, T. 2003. Not so quiet on the high frontier. *Trends Ecol. Evol.*, 18 (8): 376–379.
- Sørensen, L. L. 2003. Stratification of the Spider Fauna in a Tanzanian Forest. In: Basset, Y., Novotny, V., Miller, S. E. and Kitching, R. L. (eds.), *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Cambridge University Press, Cambridge. 92–101.
- Stork, N. E. 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecol. Entomol.*, 12: 69–80.
- Stork, N. E. and Best, V. 1994. European science foundation—results of a survey of European canopy research in the tropics. *Selbyana*, 15: 51–62.
- Stork, N. E., Didham, R. K. and Adis, J. 1997. Canopy Arthropod Studies for the Future. In: Stork, N. E., Adis, J. and Didham, R. K. (eds.), *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London. 551–561.
- Sutton, S. L. 2001. Alice grows up: canopy science in transition from Wonderland to Reality. *Plant Ecol.*, 153: 13–21.
- Tang, G. and Li, S-Q. 2012. Description of *Acrotmarus gummosus* gen. nov. and sp. nov. from Xishuangbanna, China (Araneae, Thomisidae, Tmarini). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 34 (4): 726–733. [动物分类学报]