



•研究报告•

基于红外相机监测的广东南岭国家级自然保护区 鸟兽多样性及其垂直分布特征

刘志发¹, 王新财², 龚粤宁¹, 陈道剑², 张强^{ID 2*}

1. 广东南岭国家级自然保护区, 广东乳源 512727; 2. 广东省科学院动物研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广州 510260

摘要: 生物多样性的海拔格局一直是生态学、生物地理学和保护生物学研究的核心问题之一。本研究利用红外相机对广东南岭国家级自然保护区完整垂直带的兽类和鸟类开展连续10年的野外监测, 分析了保护区当前鸟兽多样性及受胁情况, 并通过整合水平与垂直分布的多样性格局开展热点与空缺分析。2012–2021年间共设置了116个红外相机点位, 相机累计拍摄85,164个工作日, 获得可识别独立有效照片21,194张, 共记录到兽类24种, 鸟类50种。兽类受威胁物种比例较高, 为45.83%。相对多度指数(relative abundance index, RAI)最高的5种兽类为赤鹿(*Muntiacus vaginalis*)、小鹿(*M. reevesi*)、红腿长吻松鼠(*Dremomys pyrrhomerus*)、鼬獾(*Melogale moschata*)和藏酋猴(*Macaca thibetana*); 而红颊獾(*Herpestes javanicus*)和水鹿(*Rusa unicolor*) RAI最低, 仅各拍摄到1次。RAI最高的4种鸟类是白鹇(*Lophura nycthemera*)、紫啸鸫(*Myophonus caeruleus*)、黄腹角雉(*Tragopan caboti*)和白眉山鹧鸪(*Arborophila gingica*), 有42种鸟类的RAI指数小于1, 主要来自雀形目、鸺形目和鸮形目。广义加性模型结果表明, 兽类和鸟类的物种丰富度与海拔显著相关, 呈典型的“中峰格局”, 中海拔(1,000–1,400 m)物种丰富度较高。 β 多样性分析表明低海拔和高海拔与其他海拔段之间的分类相异性最高, 中海拔段之间的相异性相对较小。热点与空缺分析表明, 广东南岭国家级自然保护区兽类和鸟类主要集中分布在3个热点地区, 且全部分布于中高海拔; 同时部分区域具有较高的鸟兽多样性, 但并未包含在保护区范围内。总体看来, 当下广东南岭国家级自然保护区野生动物仍面临较为严峻的保护压力。在南岭国家公园建设大背景下, 我们建议当地管理部门: (1)以物种为单元, 针对重点物种制定保护管理政策, 特别是大中型兽类; (2)充分重视保护区中高海拔地段的生境管理, 维持区内完整的气候与生物垂直带谱; (3)建立多营养级生物多样性监测网络, 关注人为干扰、环境因子、功能特征、种间互作网络和进化历史等综合因素对野生动物分布格局的长期影响。

关键词: 物种丰富度; 海拔梯度; 分布格局; 生态位模型

刘志发, 王新财, 龚粤宁, 陈道剑, 张强 (2023) 基于红外相机监测的广东南岭国家级自然保护区鸟兽多样性及其垂直分布特征. 生物多样性, 31, 22689. doi: 10.17520/biods.2022689.

Liu ZF, Wang XC, Gong YN, Chen DJ, Zhang Q (2023) Diversity and elevational distribution of birds and mammals based on infrared camera monitoring in Guangdong Nanling National Nature Reserve. Biodiversity Science, 31, 22689. doi: 10.17520/biods.2022689.

Diversity and elevational distribution of birds and mammals based on infrared camera monitoring in Guangdong Nanling National Nature Reserve

Zhifa Liu¹, Xincan Wang², Yuening Gong¹, Daojian Chen², Qiang Zhang^{ID 2*}

1 Guangdong Nanling National Nature Reserve, Ruyuan, Guangdong 512727

2 Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510260

ABSTRACT

Aims: The relationship between the elevation and biodiversity has long been one of the central issues in ecology,

收稿日期: 2022-12-17; 接受日期: 2023-05-08

基金项目: 科技基础资源调查专项(2022FY100500)、广东省林业局国家重点保护野生动物常规监测试点项目(2022–2023)、广东省林业科技创新项目(2023KJCX029)、广东南岭国家级自然保护区生态保护工程黄腹角雉监测及栖息地保护项目(YT2020SG012)、广东省科学院科技发展专项(20200103095)和广东省科学院建设国内一流研究机构行动专项资金项目(2020GDASYL-20200103098; 2020GDASYL-20200103095)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangqiang06@giz.gd.cn

biogeography and conservation biology. This study investigate the diversity of birds and mammals and their elevational distribution, based on infrared camera monitoring in Guangdong Nanling National Nature Reserve, China.

Methods: We utilized infrared cameras to monitor the mammals and birds across the entire elevation of the Guangdong Nanling National Nature Reserve for 10 consecutive years. In addition, we also analyzed the current diversity and conservation status of birds and mammals. By combining both horizontal and vertical distribution patterns, we conducted hotspot and vacancy analysis to assess the diversity patterns of birds and mammals.

Results: Between 2012 and 2021, a total of 116 camera sites were deployed, capturing 85,164 days of work, and obtaining 21,194 identifiable independent and valid photos. Over this period, 24 mammal species and 50 bird species were recorded, with a relatively high proportion of threatened mammals at 45.83%. The top five mammals with the highest relative abundance index (RAI) were *Muntiacus vaginalis*, *M. reevesi*, *Dremomys pyrrhomerus*, *Melogale moschata*, and *Macaca thibetana*. However, *Herpestes javanicus* and *Rusa unicolor* were only recorded once and have the lowest RAI. The top four birds with the highest RAI were *Lophura nycthemera*, *Myophonus caeruleus*, *Tragopan caboti* and *Arborophila gingica*. Forty-two bird species had RAI less than 1, mainly belonging to Passeriformes, Piciformes and Strigiformes. The generalized additive model showed that the richness of mammals and birds were significantly related to elevation, displaying a typical “single-peak pattern” with a significantly high species richness at mid-elevation (around 1,000–1,400 m). Beta diversity analysis showed that the classification differences between the low and high elevational range and other sites were the highest, while the differences between the middle elevational sites were relatively small. Hotspot and vacancy analysis, integrating horizontal and vertical distributions, revealed that the mammals and birds in the reserve were mainly concentrated in three hotspots, distributed in the middle and high elevation. In addition, it was observed that certain areas outside of the reserve also exhibited a high diversity of birds and mammals. In conclusion, wildlife within the reserve continues to face severe protection pressure.

Conclusion: Regarding the construction of Nanling National Park, we suggest that the local management organization should: (1) Formulating conservation and management policies for key protected species in the future, especially for large and medium-sized mammals. (2) Focusing on the habitat management in the middle and high elevational areas, and maintain the complete climate and biological vertical zone in the reserve. (3) Establishing a multitrophic biodiversity monitoring system, which emphasis the effect of comprehensive factors on wildlife, such as human disturbance, environmental factors, functional traits, species interaction networks, and evolution history.

Key words: species richness; elevational gradient; distribution pattern; niche model

自亚历山大·冯·洪堡(Alexander Von Humboldt) 1802年首次开创性、系统性地开展南美洲厄瓜多尔钦博拉索山的动植物分布研究以来(Von Humboldt & Bonpland, 2009; 张健和黄晓磊, 2019), 生物多样性的海拔格局、变化规律、成因一直是生态学和生物地理学的重要研究领域, 也是保护生物学中确定生物多样性热点和保护重点的重要依据(Kärner, 2007; Quintero & Jetz, 2018; Peters et al, 2019)。与空间分布中的大尺度纬度梯度相比, 作为地理梯度的山地海拔梯度同样包含了温度、水分、面积等地理和环境因素的变化, 同时具有各种环境因素沿海拔梯度变化速率更快、所需地理范围更小、多个山系对比可重复性强等研究优势(Lomolino, 2001; McCain & Grytnes, 2010; Sanders & Rahbek, 2012; Graham et al, 2014)。

传统观点认为, 物种丰富度沿从低到高的海拔梯度呈递减格局(Stevens, 1992), 即物种丰富度的

垂直分布是纬度分布规律的一个镜像。但Rahbek (1997)以及McCain和Grytnes (2010)总结之前的研究案例后发现物种丰富度的垂直分布格局大致可概括为以下4种主要模式: (1)单调递减格局; (2)中峰格局; (3)低海拔持续高峰格局; (4)低海拔持续高峰-中峰格局, 且随着生物类群、区域位置、气候条件和研究尺度的不同而呈不同的垂直分布格局。近年来多个研究分析验证了生物多样性海拔格局的形成机制, 尝试从多个环境因子筛选出最相关因子, 并提出一种广泛适用的理论假说。代表性的包括: 气候稳定性假说、能量假说、生境异质性和干扰假说、面积假说、中域效应假说、种间相互作用假说、进化时间和物种多样化速率假说、生态位保守性假说等(吴永杰和雷富民, 2013)。但由于研究类群和研究尺度的差异, 单一环境因子或者假说往往缺乏广泛解释力, 结论也不一致, 原因在于缺乏详尽的基础调查与物种分布数据(特别是各动物类群), 以及

缺少复杂环境因子与人为干扰程度的影响、群落水平物种进化扩散历史、种间相互作用和生态功能适应能力的交互作用等背景资料(Zhang et al, 2020a, b; Shen et al, 2022)。

中国是典型的山地国家, 山地、丘陵和高原面积占全国土地总面积的69%, 多样的山地生态系统成为我国生物多样性的“摇篮”与“博物馆”(Xing & Ree, 2017; Lu et al, 2018; Ding et al, 2020)。南岭是华南地区最高山脉, 特殊的地理位置孕育了许多以南岭为起源中心和分化中心的特有动植物种类, 被评价为中国具有国际意义的14个陆地生物多样性关键地区之一(Tang et al, 2006; 周国逸等, 2018)。该区域森林原生植被覆盖率高, 保存着完整的地带性森林生态系统和原生植被垂直带。从山脚到山顶, 植被类型依次为亚热带沟谷常绿阔叶林、山地常绿阔叶林(地带性植被)、常绿落叶阔叶混交林、常绿针阔叶混交林、山顶阔叶矮林和针阔混交山顶矮林。完整的地带性森林垂直生态系统也为野生动物的栖息提供了良好的生境, 南岭不仅特有种、受胁种多(庞雄飞, 2003; 邹发生等, 2018), 而且是我国画眉科鸟类的三大分布中心之一(张强等, 2010)。以往由于技术手段的限制, 对于南岭山地森林生态系统中的大中型兽类、地栖性鸟类等活动隐秘、种群数量稀少的物种, 长期监测面临极大困难(张倩雯等, 2018)。近年来随着红外相机技术(camera trapping)的广泛推广与应用, 使得监测上述类群野生动物的空间分布、种群动态成为现实; 且通过红外监测数据, 还可生成兽类和鸟类的个体、种群至群落的多层次量化评估指标, 进一步评估兽类和鸟类的活动节律、繁殖生活史、栖息地选择等, 对生物多样性监测指标体系的构建和野生动物保护管理策略的制定具有重要参考价值(李晟等, 2014; 肖治术等, 2014; 朱淑怡等, 2017)。

本研究基于2012–2021年116个红外相机位点的连续监测数据, 建立了南岭南坡完整海拔垂直带谱(500–1,900 m)的红外相机监测网络。通过系统分层抽样与长期监测数据分析了南岭兽类和鸟类的海拔梯度格局, 研究结果不仅有助于完善物种多样性空间分布格局普遍模式、形成假说和演化机制等宏生态学理论知识, 对于支撑区域生态安全战略格局、建设南岭国家公园, 以及维护山地生物多样性

与生态系统功能稳定性也具有现实意义。

1 材料与方法

1.1 研究地点

广东南岭国家级自然保护区(以下简称南岭保护区, 112°40′–113°07′ E, 24°39′–24°59′ N)地处南岭山脉中段南坡, 是珠江支流北江的发源地。保护区东邻乳源县, 南接阳山县岭背镇, 西靠连州市, 北部与湖南莽山国家级自然保护区接壤(图1)。保护区分乳阳、大顶山、秤架、大东山4个片区, 总面积58,368.4 ha, 是广东省陆地森林面积最大的自然保护区(庞雄飞, 2003)。地貌以中山山地为主, 山脉多为西北–东南走向, 海拔1,000 m以上的山峰有30多座, 广东第一峰石坑崆(1,902 m)坐落其间。该区属于亚热带季风气候区, 年平均气温17.4℃, 年均降水量2,108.4 mm。

该保护区位于我国亚热带常绿阔叶林的中心地带, 优越的地理条件和气候环境孕育了丰富的野生动物资源。截至2020年保护区共记录陆栖脊椎动物579种, 其中鸟类316种、兽类121种、两栖类44种、爬行类98种, 占广东省陆栖脊椎动物种数的62.4%(邹发生和叶冠锋, 2016; 邹发生等, 2018)。另据笔者个人统计, 保护区有国家一级重点保护野生动物10种, 国家二级重点保护野生动物92种; 中国物种红色名录受胁种(极危、濒危、易危等级)74种; IUCN红色名录受胁种(极危、濒危、易危等级)30种; 列入CITES附录的有75种。这反映出南岭不仅是中国华南地区动物物种丰富的区域, 也是具有世界意义的物种多样性区域。

1.2 红外相机布设

在南岭保护区完整垂直海拔带500–1,900 m的范围内, 划分为每隔100 m的分层抽样带, 共计14个抽样带; 每个抽样带分别布设3–16个红外相机拍摄位点, 共计116个, 其中500–1,000 m为南岭保护区的低海拔区域, 1,000–1,400 m为中海拔区域, 1,400–1,900 m为高海拔区域。红外相机布设位点选择在兽类和鸟类容易出没的位置(如兽径和倒木等), 尽量避开人类活动区域, 相邻位点间隔大于500 m。调查采用的相机型号主要为Ltl Acorn 5210, 布设时将相机捆绑在距地面高度约0.5 m的树干上, 相机镜头朝向避免阳光直射, 设置为拍照 + 录像模式

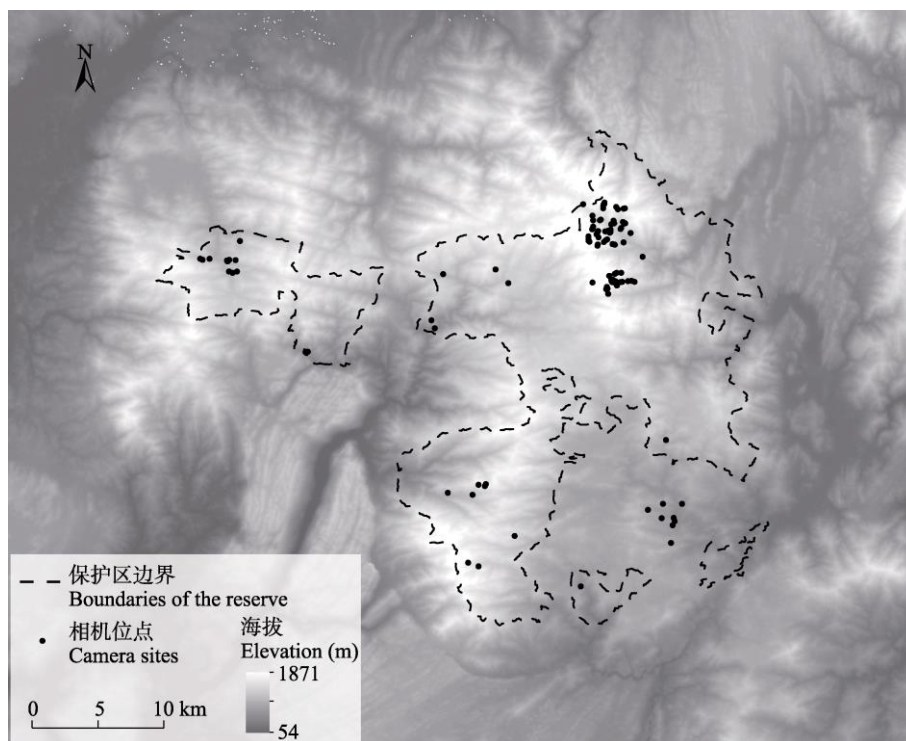


图1 广东南岭国家级自然保护区的红外相机布设位点

Fig. 1 Infrared camera deployment sites in Guangdong Nanling National Nature Reserve, China

(连拍3张 + 10 s视频), 时间间隔1 s, 灵敏度设为“中”(肖治术等, 2019; 余建平等, 2019)。相机连续调查时间为59–2,965 d。记录每个相机位点的GPS信息(经度、纬度和海拔)。

1.3 数据分析

用Bio-photo V2.1软件导出采集的红外相机数据和相机位置信息, 生成Excel表格进行下一步数据分析。人工鉴定影像中动物的种类、数量和类别, 备注所拍摄兽类和鸟类的特殊行为。兽类分类系统参考《中国兽类名录(2021版)》(魏辅文等, 2021), 鸟类分类系统参考《中国鸟类分类与分布名录(第三版)》(郑光美, 2017)。鸟兽的濒危等级参照IUCN红色名录(<http://www.iucnredlist.org/>)和《中国脊椎动物红色名录》(蒋志刚等, 2016)。保护级别参照最新版(2021年1月4日公布)的《国家重点保护野生动物名录》(<http://www.forestry.gov.cn>)。

对红外相机监测所获得兽类和鸟类数据, 使用相对多度指数(relative abundance index, RAI)评价不同物种的相对种群大小(陈立军等, 2019)。为确保拍摄照片的样本独立性, 从拍摄到此物种的第1张照片开始, 之后30 min内这个位点上连续拍摄到的相

同物种(不管是否相同个体)的照片和视频都只算作1张独立有效照片, 某一物种的相对多度指数 = (该物种独立有效照片数/相机总工作日) \times 1,000。

在 α 多样性水平, 首先采用物种累积曲线分析红外相机记录的物种数随红外相机布设数量以及布设年份增长的趋势。然后以海拔为自变量, 将各海拔区间记录到的物种丰富度(species richness, SR)以及Chao 1物种丰富度估计值作为因变量, 采用广义加性模型(generalized additive models, GAM)分析物种数量与海拔之间的关系(Peters et al, 2016)。

在 β 多样性水平, 动物群落沿海拔梯度的变化能够反映环境对群落的塑造。我们合并了所有年份各个物种在各个海拔的有效照片数, 然后用各海拔段各物种的RAI代表相对种群大小, 用Bray-Curtis相异性指数计算全部年份全部海拔段动物群落的总体 β 多样性(β_{mBC}), 并将其分解成多度平衡变化(β_{mbal})和多度梯度(β_{mgra}) (Baselga, 2013, 2017)。多度平衡变化和多度梯度分别反映了不同海拔之间物种数量的此消彼长以及数量的共同变化趋势。同时计算每两个海拔段之间的Bray-Curtis指数(β_{pBC})、它们的分解(β_{pbal} 和 β_{pgra})以及 β_{pgra} 对 β_{pBC} 的比值

($R_{\text{gra/BC}}$)——用于衡量两种加性成分对总 β 多样性的贡献。比值为1时表示群落差异完全是由各物种多度在各海拔段之间的共同增减趋势造成的。Bray-Curtis相异性指数及其分解的取值为[0, 1], 接近1时表示群落间差异极大。我们用Jaccard相异性指数和物种二元分布数据重复了上述计算(Baselga, 2012), 得到总体 β 多样性(β_{mJac})及其分解——物种替换(β_{mtu})和物种嵌套(β_{mne}), 以及每两个海拔段之间的Jaccard指数(β_{pJac})、分解(β_{ptu} 和 β_{pne})和 β_{pne} 对 β_{pJac} 的比值($R_{\text{ne/Jac}}$)。此外还采用Jaccard指数计算了各年份的全部海拔段总体 β 多样性(β_{my})以及相同海拔段不同年份之间的总体变化(β_{by})。

我们使用最大熵(maximum entropy, MaxEnt)模型预测了兽类和鸟类在保护区及周边区域的分布(Phillips & Dudík, 2008)。动物分布记录为记录到该物种的红外相机位点。我们首先将2013–2019年中国每月气温和降水的栅格数据(数据分辨率为30") (Gong et al, 2022)相同月份的数据平均后, 根据Fick和Hijmans (2017)的公式计算了19种生物气候数据(bioclimatic variables)。计算时, 6、7和8月为每年的最热和最湿季度, 12、1、2月为每年的最冷和最干季度。此外我们下载了海拔(elevation, ELE) (Fick & Hijmans, 2017)、2010年林冠覆盖率(percent tree canopy cover, TCC) (Hansen et al, 2013)、2019年森林高度(forest height, FHT) (Potapov et al, 2021)以及土地利用类型(land use type, LUT) (Li et al, 2022)和人类活动足迹(human footprint, FP) (Mu et al, 2022)的数据图层, 与生物气候数据一起作为MaxEnt的环境图层。ELE、TCC、FHT、LUT和FP重采样至与生物气候数据的边界、坐标系和分辨率一致。我们计算了环境图层之间的相关性, 并排除了相关性大于0.8的变量(Beaumont et al, 2005; Heikkinen et al, 2006; Gastón & Garc  a-Vi  as, 2011), 最终保留年均温(annual mean temperature, AMT)、年降水量(annual precipitation, AP)、等温性(isothermality, IST)、最干月降水量(precipitation of driest month, PDM)、最冷季降水量(precipitation of coldest quarter, PCQ)、降水季节性(precipitation seasonality, PS)、TCC、FHT、LUT和FP共计10种环境变量。其次, 将动物分布记录导入MaxEnt 3.4.1软件中, 每个物种选取75%的分布点数据用于模型训练, 剩余25%的点用于模型

验证, 验证方法为自举法(bootstrap)。选择受试者工作特征曲线(receiver operating characteristic curve, ROC)与横坐标围成的面积, 即AUC (area under the curve)值来评价模型预测结果的精准度, 模型每次随机生成1,000个点作为理论假设分布点, 最终模型为30次重复的平均模型。模型输出栖息地适宜度指数为连续的0–1之间的栅格, 并选取最大训练灵敏度与特异度之和为分布阈值, 将大于分布阈值的地点和物种转化为二元分布(0/1模型)。最后, 我们将每个物种的二元分布区叠加, 最终得到保护区及周边区域在30" \times 30" (约1 km \times 1 km)空间尺度上的物种丰富度地理分布格局(王波等, 2018; 陈道剑, 2019^①)。

本研究物种累积曲线分析、广义加性模型分析、 β 多样性指数计算利用R 4.2.2软件的vegan、betapart等程序包完成。物种分布区模拟在MaxEnt 3.4.1软件中完成。12种主要在树冠层及树冠层以上活动的鸟类不用作 α 和 β 多样性以及物种分布区模拟的相关分析和计算。

2 结果

2.1 物种组成与相对多度

2012年12月至2021年2月间安放在116个位点的红外相机累计拍摄85,164个工作日, 获得可识别独立有效照片21,194张, 其中兽类14,556张, 鸟类6,638张。各海拔段调查相机布设与工作概况详见附录1。共记录到兽类24种, 隶属于4目13科; 记录到鸟类50种, 隶属于9目17科。其中国家一级重点保护野生动物1种, 即黄腹角雉(*Tragopan caboti*); 国家二级重点保护野生动物22种, 详见附录2。被IUCN列为易危(VU)级别的有5种, 包括亚洲黑熊(*Ursus thibetanus*)、猪獾(*Arctonyx collaris*)、水鹿(*Rusa unicolor*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)和黄腹角雉。其中黄腹角雉被《中国脊椎动物红色名录》列为濒危(EN), 另有10种被列为易危(VU), 包括藏酋猴(*Macaca thibetana*)、亚洲黑熊、斑林狸(*Prionodon pardicolor*)、红颊獾(*Herpestes javanicus*)、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)、小鹿(*Muntiacus reevesi*)、

① 陈道剑 (2019) 广东省森林鸟类的样线有效宽度与分布格局. 硕士学位论文, 广西师范大学, 广西桂林.

中华鬣羚、红背鼯鼠(*Petaurista petaurista*)和白眉山鹧鸪(*Arborophila gingica*)。上述数据显示, 南岭保护区的大中型兽类受威胁物种比例较高, 有11种至少在1个名录中的级别在易危以上, 占调查到兽类总数的45.83%。

RAI最高的5种兽类是赤鹿(*Muntiacus vaginalis*, 78.78)、小鹿(32.14)、红腿长吻松鼠(*Dremomys pyrrhomerus*, 18.39)、鼬獾(*Melogale moschata*, 10.27)和藏酋猴(8.01), 而红颊獾和水鹿RAI最低, 在南岭仅各拍摄到1次(附录2)。RAI最高的4种鸟类是白鹇(*Lophura nycthemera*, 28.92)、紫啸鸫(*Myophonus caeruleus*, 17.77)、黄腹角雉(8.50)和白眉山鹧鸪(7.47), 有42种鸟类的RAI指数小于1, 主要是雀形目、鸢形目和鸱形目。物种累积曲线显示, 兽类物种数随相机工作日布设抽样量快速上升, 并逐渐趋于平缓; 而鸟类物种数在长达10年的拍摄中一直处于上升趋势, 原因在于拍摄的偶见种较多。可见, 现阶段南岭南坡兽类物种数明显较少, 且红外相机拍摄的取样充分; 而鸟类物种数明显高, 红外相机拍摄取样仍需加强(附录3)。

2.2 鸟兽多样性及其垂直分布特征

广义加性模型分析结果显示, 所有记录物种、兽类和鸟类的物种丰富度及其Chao 1估计值在海拔上的分布格局均为中峰型, 中海拔区域(1,000–1,400 m)呈现出明显高的物种多样性。海拔对全部物种和兽类丰富度的解释力较强, 以Chao 1为例, 解释力(deviance explained)分别为70.5% ($P = 0.001$)和81.7% ($P = 0.009$), 鸟类虽然也随海拔呈中峰分布, 但解释力只有61.3% ($P = 0.1$) (图2)。

在 β 多样性水平, 兽类和鸟类所有物种的群落 β_{mBC} 、 β_{mbal} 和 β_{mgra} 分别为0.81、0.66和0.15, β_{mJac} 、 β_{mtu} 和 β_{mne} 分别为0.84、0.63和0.21, 群落总体差异较大且主要源于多度平衡变化和物种替换(表1)。兽类和鸟类所有物种的群落Jaccard指数也反映出替换组分对物种构成差异的影响(附录4)。 β_{pBC} 的平均值为 0.52 ± 0.20 , $R_{\text{gra/BC}}$ 的平均值为 0.34 ± 0.23 ; β_{pJac} 的平均值为 0.52 ± 0.13 , $R_{\text{ne/Jac}}$ 为 0.49 ± 0.31 (表2), 结合海拔段之间的 $R_{\text{gra/BC}}$ 和 $R_{\text{ne/Jac}}$ 格局(图3, 附录5, 附录6), 表明海拔段之间的群落差异源于多度平衡变化、物种替换以及物种嵌套。 $R_{\text{gra/BC}}$ 的格局显示, 在

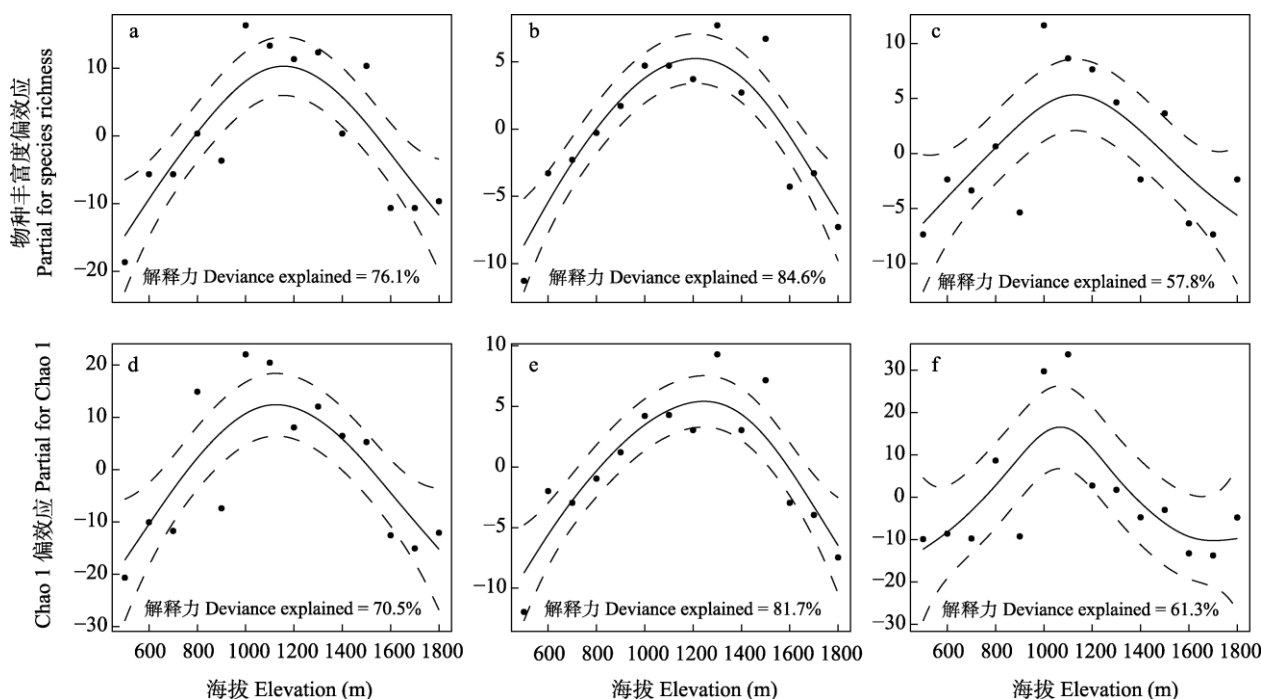


图2 广义加性模型拟合的物种丰富度和Chao 1物种丰富度估计值与海拔梯度的关系, 包括全部物种(a, d)、兽类(b, e)和鸟类(c, f)

Fig. 2 The simulated relationship between species richness and Chao 1 estimator by generalized additive models, including all species (a, d), mammals (b, e) and birds (c, f)

表1 全海拔段总体Bray-Curtis相异性指数及其组分、总体Jaccard相异性指数及其组分。 β_{mBC} : Bray-Curtis相异性指数; β_{mbal} : 多度平衡变化; β_{mgra} : 多度梯度; β_{mJac} : Jaccard相异性指数; β_{mtu} : 物种替换; β_{mne} : 物种嵌套。

Table 1 The multi-site Bray-Curtis dissimilarity and Jaccard dissimilarity, and their components between pairs of elevation ranges. β_{mBC} , Bray-Curtis dissimilarity; β_{mbal} , Balanced changes in species abundance; β_{mgra} , Abundance gradients; β_{mJac} , Jaccard dissimilarity; β_{mtu} , Species turnover; β_{mne} , Species nestedness.

指数 Indices	全部物种 All species	兽类 Mammals	鸟类 Birds
β_{mBC}	0.81	0.80	0.83
β_{mbal}	0.66	0.53	0.71
β_{mgra}	0.15	0.27	0.12
β_{mJac}	0.84	0.81	0.86
β_{mtu}	0.63	0.38	0.70
β_{mne}	0.21	0.43	0.15

表2 成对海拔段之间Bray-Curtis相异性指数及其组分、Jaccard相异性指数及其组分的平均值和标准偏差。 β_{pBC} : Bray-Curtis相异性指数; β_{pbal} : 多度平衡变化; β_{pgra} : 多度梯度; $R_{\text{gra/BC}}$: β_{pgra} 对 β_{pBC} 的比值; β_{pJac} : Jaccard相异性指数; β_{ptu} : 物种替换; β_{pne} : 物种嵌套; $R_{\text{ne/Jac}}$: β_{pne} 对 β_{pJac} 的比值。

Table 2 The mean and standard deviation values of the Bray-Curtis dissimilarity and Jaccard dissimilarity, and their components between pairs of elevation ranges. β_{pBC} , Bray-Curtis dissimilarity; β_{pbal} , Balanced changes in species abundances; β_{pgra} , Abundance gradients; $R_{\text{gra/BC}}$, Ratio of β_{pgra} and β_{pBC} ; β_{pJac} , Jaccard dissimilarity; β_{ptu} , Species turnover; β_{pne} , Species nestedness; $R_{\text{ne/Jac}}$, Ratio of β_{pne} and β_{pJac} .

指数 Indices	全部物种 All species	兽类 Mammals	鸟类 Birds
β_{pBC}	0.52 ± 0.20	0.54 ± 0.25	0.52 ± 0.16
β_{pbal}	0.35 ± 0.20	0.25 ± 0.19	0.35 ± 0.21
β_{pgra}	0.17 ± 0.11	0.29 ± 0.22	0.16 ± 0.13
$R_{\text{gra/BC}}$	0.34 ± 0.23	0.50 ± 0.29	0.34 ± 0.27
β_{pJac}	0.52 ± 0.13	0.45 ± 0.22	0.56 ± 0.11
β_{ptu}	0.25 ± 0.16	0.10 ± 0.14	0.32 ± 0.19
β_{pne}	0.27 ± 0.20	0.36 ± 0.26	0.24 ± 0.19
$R_{\text{ne/Jac}}$	0.49 ± 0.31	0.75 ± 0.32	0.43 ± 0.30

中海拔段(1,000–1,400 m)内部, 各海拔段之间的多度梯度对群落差异也有相当的贡献。 $R_{\text{ne/Jac}}$ 的格局表明, 单纯的丰富度变化——即物种嵌套对中海拔段与低海拔段(800–1,000 m)和高海拔段(1,400–1,900 m)之间的物种差异贡献很大, 而各个海拔段内部则由物种替换主导物种差异。另外, 两种相异性指数格局都显示, 低海拔段和高海拔段的动物群落或其他各海拔段的群落相比都有较大的不同。鸟类群落的总体和成对 β 多样性格局与全部

物种的 β 多样性格局相似, 多度平衡变化和物种替换也是鸟类群落差异的主要组分。但兽类的 β 多样性格局有自身特点, 兽类群落的总体Bray-Curtis指数和总体Jaccard指数都显示多度梯度和物种嵌套组分有较大比例的贡献(表1), 兽类的 $R_{\text{ne/Jac}}$ 的平均值则达到0.75 ± 0.32, 高于总体动物群落的0.49 ± 0.31和鸟类群落的0.43 ± 0.30 (表2)。另外, 全部动物群落、兽类和鸟类相同海拔段不同年份之间的物种构成也有较大变化(附录5), 物种替换同样是构成群落变化的主要组分。

2.3 基于生态位模型的物种水平分布预测

MaxEnt模型最终预测了18种兽类和27种鸟类在南岭保护区及其周边的水平分布。45个模型的AUC值为0.568 (赤麂)–0.999 (灰背燕尾*Enicurus schistaceus*), 分别有30、7、4和4个模型将AMT、AP、TCC和FP作为对模型贡献最大的环境因素。AMT、TCC和FP值越低、AP值越高的栅格, 模型预测的物种分布概率越高。将二元转化后的物种分布叠加后, 多样性热点集中在南岭保护区的东北部片区, 西北和南部的片区也可以看到比较弱的热点地带, 同时在南岭保护区范围外的东边也存在1个多样性热点区域(图4)。兽类和鸟类的多样性热点格局与总的多样性格局相似(附录7)。

3 讨论

3.1 南岭地区兽类多样性面临较大威胁

本研究连续10年的红外相机抽样调查数据基本可以有效反映南岭保护区鸟兽物种多样性变化及其当下的海拔格局和保护热点与空缺。20世纪50年代以来, 受森林砍伐、非法盗猎等人为干扰影响, 保护区内大中型兽类、地栖鸟类等珍稀野生动物的种群数量急剧下降, 甚至出现局域灭绝的现象(庞雄飞, 2003)。据1992–1996年华南濒危动物研究所野外调查统计(陈万成等, 1993; 蔡玉生等, 2016), 区内分布有兽类85种, 而本次调查只拍摄到兽类24种(附录2, 附录8)。如重点考虑最有代表性的类群食肉目和偶蹄目, 发现15种食肉目兽类——包括赤狐(*Vulpes vulpes*)、貉(*Nyctereutes procyonoides*)、豺(*Cuon alpinus*)、狼(*Canis lupus*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)、狗獾(*Meles leucurus*)、欧亚水獭(*Lutra lutra*)、小爪水獭(*Aonyx cinerea*)、大灵猫(*Viverra*

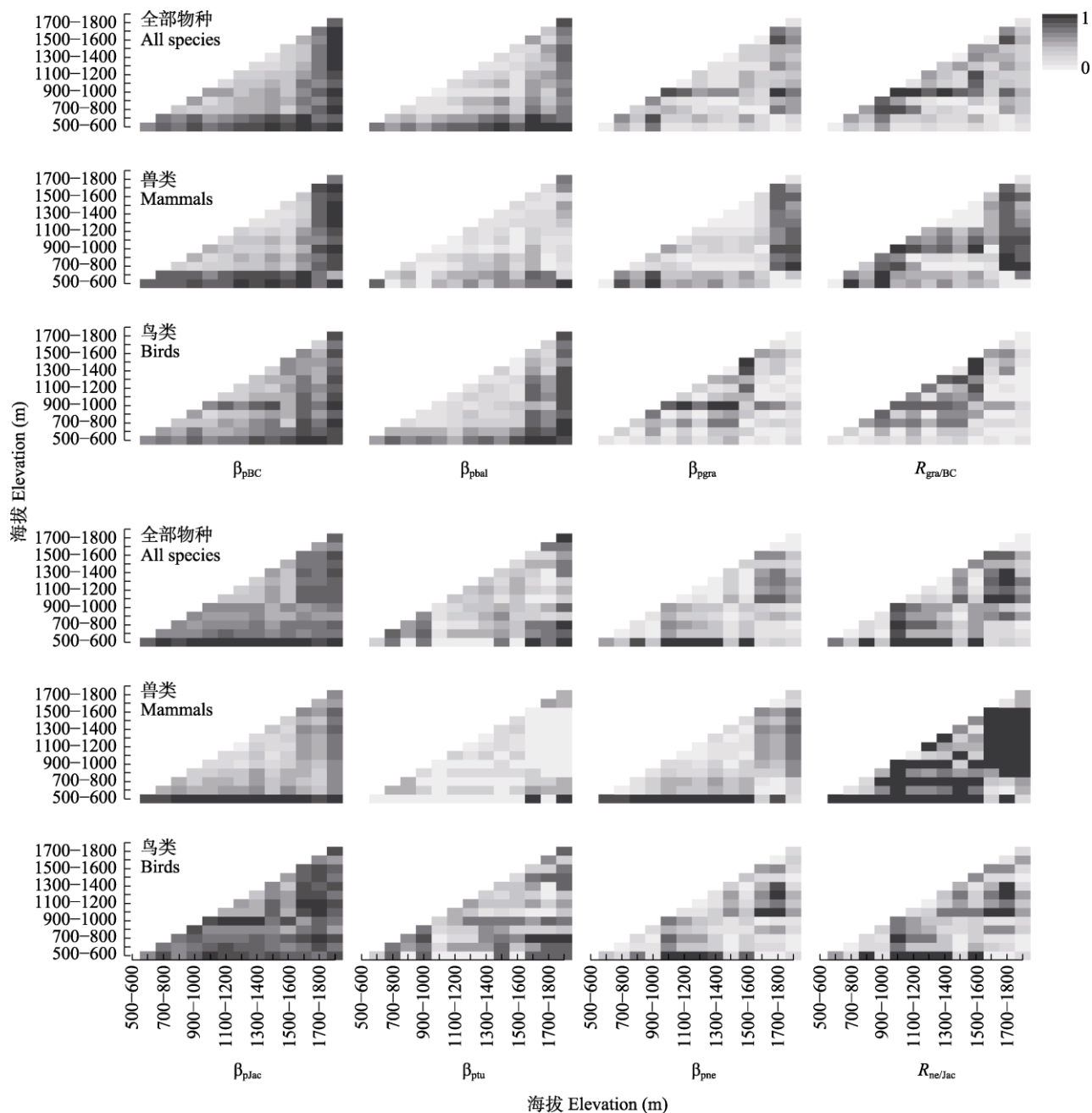


图3 成对海拔段之间Bray-Curtis相异性指数及其组分、Jaccard相异性指数及其组分的热力图。 β_{pBC} : Bray-Curtis相异性指数; β_{pbal} : 多度平衡变化; β_{pgra} : 多度梯度; $R_{gra/BC}$: β_{pgra} 对 β_{pBC} 的比值。 β_{pJac} : Jaccard相异性指数; β_{ptu} : 物种替换; β_{pne} : 物种嵌套; $R_{ne/Jac}$: β_{pne} 对 β_{pJac} 的比值。

Fig. 3 The heat maps of the Bray-Curtis dissimilarity and its components and Jaccard dissimilarity and its components between pairs of elevation ranges. β_{pBC} , Bray-Curtis dissimilarity; β_{pbal} , Balanced changes in species abundances; β_{pgra} , Abundance gradients; $R_{gra/BC}$, Ratio of β_{pgra} and β_{pBC} ; β_{pJac} , Jaccard dissimilarity; β_{ptu} , Species turnover; β_{pne} , Species nestedness; $R_{ne/Jac}$, Ratio of β_{pne} and β_{pJac} .

zibetha)、小灵猫(*V. indica*)、金猫(*Catopuma temminckii*)、云豹(*Neofelis nebulosa*)、豹(*Panthera pardus*)、华南虎(*P. tigris amoyensis*), 以及5种偶蹄目——包括黑麂(*Muntiacus crinifrons*)、梅花鹿

(*Cervus nippon*)、獐(*Hydropotes inermis*)、林麝(*Moschus berezovskii*)、中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)——均未有记录, 暗示这些物种在该区域可能已经消失。同时刺猬(*Erinaceus amurensis*)、中

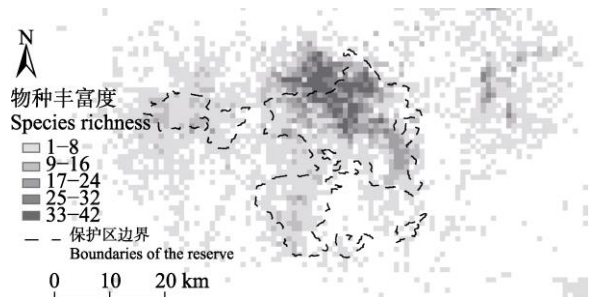


图4 基于MaxEnt模型预测的广东南岭国家级自然保护区鸟兽多样性分布格局

Fig. 4 Diversity distribution pattern of birds and mammals predicted by MaxEnt models in Guangdong Nanling National Nature Reserve

华穿山甲(*Manis pentadactyla*)、亚洲黑熊、水鹿等物种的种群数量也非常稀少, 应特别注意加强保护。

与此同时, 近20年来保护区也发现了大量兽类新记录种, 如啮齿目的红腿长吻松鼠、倭花鼠(*Tamias maritimus*)、北社鼠(*Niviventer confucianus*)、小泡巨鼠(*Leopoldamys edwardsi*)和猪尾鼠(*Typhlomys cinereus*); 劳亚食虫目的鼯猬(*Neotetracus sinensis*)和短尾鼯(*Anourosorex squamipes*); 翼手目的清迈菊头蝠(*Rhinolophus siamensis*)、大耳菊头蝠(*R. macrotis*)、大黑伏翼(*Arielulus circumdatus*)、大棕蝠(*Eptesicus serotinus*)、南蝠(*Ia io*)、长指鼠耳蝠(*Myotis longipes*)和山地鼠耳蝠(*M. montivagus*)等(邹发生等, 2018)。由于兽类不同类群的生活习性差别, 再加上抽样调查不系统不充分和调查技术手段有限等制约, 使得啮齿目和翼手目两大类群仍存在待发现的新记录种, 因此有必要针对这两大类群进行专项调查。

3.2 兽类和鸟类群落垂直多样性格局差异与形成机制

Myers等(2000)基于物种多样性的水平分布格局提出了全球25个生物多样性热点地区, 这些热点地区多数位于山区。环境复杂多样的山地生态系统孕育了很高的生物多样性, 物种多样性垂直分布格局的调查研究对于这些热点地区的物种保护和生态管理至关重要。南岭山地从河谷到山顶依次分布有人工植被、河滩灌丛、沟谷常绿阔叶林、山地常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、常绿针阔叶混交林以及山顶阔叶矮林和山顶灌丛, 构成了完整的气候和生物垂直带谱。本研究结果表明南岭山地大中

型兽类和地栖性鸟类的物种丰富度在海拔上呈现典型的中峰格局, 这一结果与国内外很多地区的研究结果一致。如Rahbek (1997)对南美洲热带陆地鸟类垂直分布格局的研究发现, 排除面积影响之后, 物种丰富度分布呈中峰格局并体现出中域效应。

Lee等(2004)对中国台湾地区繁殖鸟类的研究也表明物种丰富度垂直分布呈中峰格局, 在海拔2,000 m达到峰值。McCain (2009)分析了全球关于鸟类物种丰富度垂直分布格局的78项研究, 发现中峰格局的比例为26%。李义明等(2003)对神农架398–3,105 m海拔范围的研究发现, 中段海拔(800–1,700 m)的哺乳动物多样性最丰富。马俊等(2010)对螺髻山1,040–4,359 m范围的研究也发现哺乳动物多样性在中段海拔(2,600 m)最高。吴永杰等(2012)对贡嘎山东坡1,000–4,000 m海拔范围的小型兽类进行了调查, 统计后发现中段海拔(2,000–2,800 m)的物种多样性最丰富。此次在南岭山地海拔500–1,900 m的研究区域内, 鸟兽多样性的中峰格局集中在900–1,400 m的中海拔段, 该海拔段正好是南岭地带性植被——亚热带山地常绿阔叶林集中分布的片区, 并且在历史上受人类干扰较小。

南岭南坡鸟兽群落组成沿海拔梯度的差异较大。大部分物种, 特别是个体数量较多的物种主要分布在中海拔段, 如藏酋猴、鼬獾、食蟹獾(*Herpestes urva*)、野猪(*Sus scrofa*)、赤麂、小鹿、水鹿、赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*)、红腿长吻松鼠、白眉山鹧鸪、白鹇、黄腹角雉、紫啸鸫等。高、低海拔的物种数相对较少, 比如像猪獾、红颊獾、豪猪(*Hystrix brachyura*)等兽类主要分布于高海拔, 中低海拔无分布; 像白颊噪鹛(*Pterorhinus sannio*)、绿翅金鸠(*Chalcophaps indica*)、白眉鹀(*Emberiza tristrami*)等一些喜好人工林或林缘的物种则主要分布在低海拔区域, 因此南岭南坡高、低海拔段与中海拔段动物个体数量的此消彼长以及物种替换主导了海拔上群落间的差异。鸟类和兽类群落多样性格局的形成机制有区别, 高海拔和低海拔之间鸟类群落的差异主要来自物种替换, 说明中海拔段的高多样性可能来自于“中域效应”, 即有着不同海拔分布范围的物种在区域中间, 也就是中海拔段物种重叠分布的概率最大, 而在区域边界上, 即高低海拔段物种重叠的概率最小(Colwell & Lees,

2000)。兽类群落的物种和多度在中海拔段最高,但各海拔段间的群落差异不大,差异主要来自多度梯度和物种嵌套,说明各海拔段物种构成相似、优势物种相似,推测中海拔兽类物种和个体向高低海拔扩散形成了当前南岭的兽类群落格局,高海拔乔木林向灌丛的渐变以及低海拔人类干扰的加剧,可能是造成这一格局的环境胁迫因素。因此,虽然兽类群落与鸟类群落的 β 多样性分布格局相似,但背后的生态学过程差异还需要进一步验证。

3.3 南岭保护区及其周边区域鸟兽多样性保护热点分布


整合水平与垂直分布的多样性空间格局热点分析表明,当下南岭保护区范围内的兽类和鸟类主要集中在分布在3个热点地区,且全部分布于中高海拔,包括:(1)广东乳阳五指山与湖南莽山交界的东北片区(如石韭坑-石坑崆-五指山-八宝山一线);(2)南北走向的广东大顶山、龙潭角和秤架片区(如亚婆庙-怡坑河-十山坑一线);(3)广东大东山片区的茅坪-龙孔坑-平安岭一线。特别是广东乳阳五指山片区到湖南莽山片区一带是动物的分布热点,尽管相机位点都集中在南岭保护区内,但湖南莽山国家级自然保护区同样被本研究物种分布模型识别为高多样性区域。同时,拍到亚洲黑熊活动的相机也集中在这一带,说明该区域森林生态系统较完整,脊椎动物多样性高,食物链复杂。我们还发现广东省乐昌市西南方向的水井岭一带也被模型判为鸟兽多样性较高的区域,然而该区域的本底资料少,缺乏保护区和保护地,同时又被京港澳高速和乐广高速分割,是潜在的保护空缺和动物生境斑块,今后应联合多部门加强沟通,整合资源,扩大南岭山地保护地范围。总之,在保证南岭南麓生物垂直带谱完整性的基础上,中高海拔区域对于兽类和鸟类物种多样性有着明显较高的保护价值。

综合看来,南岭保护区在动植物调查方面有较好的工作基础,但缺少系统设计的长期监测网络与数据支撑,缺乏有代表性的科学理论创新成果。针对野生动物保护管理,保护区管理局也面临着面积过大、片区分散、巡护及科研监测人员急缺、生态保护与社区发展矛盾突出等难点。特别是保护区及周边的大中型兽类仍面临极为严峻的生存压力,在南岭国家公园建设的大背景下,笔者建议:(1)以物

种、甚至以个体为单位制定保护管理对策,加强珍稀濒危兽类和鸟类的种群及栖息地的研究与保护;(2)充分重视中高海拔地段的生境管理,维持保护区内完整的气候与生物垂直带谱,以及加强景观尺度异质性斑块之间的连通性,是今后南岭山地野生动物保护的关键;(3)本研究仅涉及南岭兽类、鸟类物种编目与多样性海拔格局的探索,对于格局机制的深入阐明,需要持续关注环境因子(气温、降水、生境异质性、人为干扰)、功能特征(如扩散、适应度、繁殖策略、觅食行为)、种间作用关系(竞争、捕食、合作)、物种进化历史、其他生物类群等的影响,并以此建立一个规范化、智能化和网格化的多类群生物多样性监测网络与保护管理体系。

致谢: 感谢南岭国家级自然保护区陈华灿、陈振明、胡明锋、谢国光、蔡玉生、杨昌腾、伍国仪、谢勇、刘宗君、王旭、张昌发等在野外调查中提供的帮助。感谢广东省科学院动物研究所权擎、沈勇、黎高宁、吴颢林、吴家昊整理与分析数据。

ORCID

张强  <http://orcid.org/0000-0001-9440-2796>

参考文献

- Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1223–1232.
- Baselga A (2013) Separating the two components of abundance-based dissimilarity: Balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 552–557.
- Baselga A (2017) Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: Balanced variation in abundance and abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 799–808.
- Beaumont LJ, Hughes L, Poulsen M (2005) Predicting species distributions: Use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, 186, 251–270.
- Cai YS, Gong YN, Lu XL, Xiao ZS, Wang XC (2016) Camera trap survey of mammal diversity in Nanling forests. *Ecological Science*, 35(2), 57–61. (in Chinese with English abstract) [蔡玉生, 龚粤宁, 卢学理, 肖治术, 王新财 (2016) 南岭森林哺乳动物多样性的红外相机监测. *生态科学*, 35(2), 57–61.]

- Chen LJ, Xiao WH, Xiao ZS (2019) Limitations of relative abundance indices calculated from camera-trapping data. *Biodiversity Science*, 27, 243–248. (in Chinese with English abstract) [陈立军, 肖文宏, 肖治术 (2019) 物种相对多度指数在红外相机数据分析中的应用及局限. 生物多样性, 27, 243–248.]
- Chen WC, Lu KH, Guan GX, Deng JX (1993) A research of land vertebrata in Ruyang Babaoshan Nature Reserve of Ruyuan County, Guangdong Province. *Ecological Science*, 12, 147–165. (in Chinese with English abstract) [陈万成, 卢开和, 关贯勋, 邓巨燮 (1993) 乳阳八宝山自然保护区一带的陆栖脊椎动物调查初报. 生态科学, 12, 147–165.]
- Colwell RK, Lees DC (2000) The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 70–76.
- Ding WN, Ree RH, Spicer RA, Xing YW (2020) Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora. *Science*, 369, 578–581.
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Gastón A, García-Viñas JI (2011) Modelling species distributions with penalised logistic regressions: A comparison with maximum entropy models. *Ecological Modelling*, 222, 2037–2041.
- Gong H, Liu H, Xiang X, Jiao F, Cao L, Xu X (2022) 1 km Monthly Precipitation and Temperatures Dataset for China from 1952 to 2019 based on a Brand-New and High-Quality Baseline Climatology Surface. *Earth System Science Data Discussions*, <https://doi.org/10.5194/essd-2022-45>.
- Graham CH, Carnaval AC, Cadena CD, Zamudio KR, Roberts TE, Parra JL, McCain CM, Bowie RCK, Moritz C, Baines SB, Schneider CJ, VanDerWal J, Rahbek C, Kozak KH, Sanders NJ (2014) The origin and maintenance of montane diversity: Integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*, 37, 711–719.
- Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz SJ, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO, Townshend JRG (2013) High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342, 850–853.
- Heikkinen RK, Luoto M, Araújo MB, Virkkala R, Thuiller W, Sykes MT (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 30, 751–777.
- Jiang ZG, Jiang JP, Wang YZ, Zhang E, Zhang YY, Li LL, Xie F, Cai B, Cao L, Zheng GM, Dong L, Zhang ZW, Ding P, Luo ZH, Ding CQ, Ma ZJ, Tang SH, Cao WX, Li CW, Hu HJ, Ma Y, Wu Y, Wang YX, Zhou KY, Liu SY, Chen YY, Li JT, Feng ZJ, Wang Y, Wang B, Li C, Song XL, Cai L, Zang CX, Zeng Y, Meng ZB, Fang HX, Ping XG (2016) Red List of China's Vertebrates. *Biodiversity Science*, 24, 501–551. (in Chinese and in English) [蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹖, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽 (2016) 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24, 501–551.]
- Körner C (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569–574.
- Lee PF, Ding TS, Hsu FH, Geng S (2004) Breeding bird species richness in Taiwan: Distribution on gradients of elevation, primary productivity and urbanization. *Journal of Biogeography*, 31, 307–314.
- Li BJ, Xu XC, Liu XP, Shi Q, Zhuang HM, Cai YT, He D (2022) An improved global land cover mapping in 2015 with 30 m resolution (GLC-2015) based on a multi-source product fusion approach. *Earth System Science Data Discussions*, 15, 2347–2373.
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: Review and outlook. *Biodiversity Science*, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. 生物多样性, 22, 685–695.]
- Li YM, Xu L, Ma Y, Yang JY, Yang YH (2003) The species richness of nonvolant mammals in Shennongjia Nature Reserve, Hubei Province, China: Distribution patterns along elevational gradient. *Biodiversity Science*, 11, 1–9. (in Chinese with English abstract) [李义明, 许龙, 马勇, 杨敬元, 杨玉慧 (2003) 神农架自然保护区非飞行哺乳动物的物种丰富度: 沿海拔梯度的分布格局. 生物多样性, 11, 1–9.]
- Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3–13.
- Lu LM, Mao LF, Yang T, Ye JF, Liu B, Li HL, Sun M, Miller JT, Mathews S, Hu HH, Niu YT, Peng DX, Chen YH, Smith SA, Chen M, Xiang KL, Le CT, Dang VC, Lu AM, Soltis PS, Soltis DE, Li JH, Chen ZD (2018) Evolutionary history of the angiosperm flora of China. *Nature*, 554, 234–238.
- Ma J, Wu YJ, Xia L, Zhang Q, Ma Y, Yang QS (2010) Elevational diversity of small mammals in Luoji Mt. Nature Reserve, Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 30, 400–410. (in Chinese with English abstract) [马俊, 吴永杰, 夏霖, 张乾, 马勇, 杨奇森 (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, 400–410.]
- McCain CM (2009) Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 346–360.
- McCain CM, Grytnes AJ (2010) Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences*, pp. 1–10. John Wiley and Sons, Ltd, Chichester.

- Mu HW, Li XC, Wen YN, Huang JX, Du PJ, Su W, Miao SX, Geng MQ (2022) A global record of annual terrestrial Human Footprint dataset from 2000 to 2018. *Scientific Data*, 9, 176.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.
- Pang XF (2003) Biodiversity of the Guangdong Nanling National Nature Reserve. Guangdong Science & Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [庞雄飞 (2003) 广东南岭国家级自然保护区生物多样性研究. 广东科技出版社, 广州.]
- Peters MK, Hemp A, Appelhans T, Becker JN, Behler C, Classen A, Detsch F, Ensslin A, Ferger SW, Frederiksen SB, Gebert F, Gerschlauser F, Gütlein A, Helbig-Bonitz M, Hemp C, Kindeketa WJ, Kühnel A, Mayr AV, Mwangomo E, Ngereza C, Njovu HK, Otte I, Pabst H, Renner M, Röder J, Rutten G, Schellenberger Costa D, Sierra-Cornejo N, Vollstädt MGR, Dulle HI, Eardley CD, Howell KM, Keller A, Peters RS, Ssymank A, Kakengi V, Zhang J, Bogner C, Böhning-Gaese K, Brandl R, Hertel D, Huwe B, Kiese R, Kleyer M, Kuzyakov Y, Nauss T, Schleuning M, Tschapka M, Fischer M, Steffan-Dewenter I (2019) Climate–land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions. *Nature*, 568, 88–92.
- Peters MK, Hemp A, Appelhans T, Behler C, Classen A, Detsch F, Ensslin A, Ferger SW, Frederiksen SB, Gebert F, Haas M, Helbig-Bonitz M, Hemp C, Kindeketa WJ, Mwangomo E, Ngereza C, Otte I, Röder J, Rutten G, Schellenberger Costa D, Tardanico J, Zancolli G, Deckert J, Eardley CD, Peters RS, Rödel MO, Schleuning M, Ssymank A, Kakengi V, Zhang J, Böhning-Gaese K, Brandl R, Kalko EKV, Kleyer M, Nauss T, Tschapka M, Fischer M, Steffan-Dewenter I (2016) Predictors of elevational biodiversity gradients change from single taxa to the multi-taxa community level. *Nature Communications*, 7, 13736.
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distributions with MaxEnt: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175.
- Potapov P, Li XY, Hernandez-Serna A, Tyukavina A, Hansen MC, Kommareddy A, Pickens A, Turubanova S, Tang H, Silva CE, Armston J, Dubayah R, Blair JB, Hofton M (2021) Mapping global forest canopy height through integration of GEDI and Landsat data. *Remote Sensing of Environment*, 253, 112165.
- Quintero I, Jetz W (2018) Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature*, 555, 246–250.
- Rahbek C (1997) The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist*, 149, 875–902.
- Sanders NJ, Rahbek C (2012) The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, 35, 1–3.
- Shen Y, Holyoak M, Goodale E, Mammides C, Zou FS, Chen YX, Zhang CM, Quan Q, Zhang Q (2022) Mixed-species bird flocks re-assemble interspecific associations across an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289, 20221840.
- Stevens GC (1992) The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140, 893–911.
- Tang ZY, Wang ZH, Zheng CY, Fang JY (2006) Biodiversity in China's mountains. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 347–352.
- Von Humboldt A, Bonpland A (2009) *Essay on the Geography of Plants*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wang B, Huang Y, Li JT, Dai Q, Wang YZ, Yang DD (2018) Amphibian species richness patterns in karst regions in Southwest China and its environmental associations. *Biodiversity Science*, 26, 941–950. (in Chinese with English abstract) [王波, 黄勇, 李家堂, 戴强, 王跃招, 杨道德 (2018) 西南喀斯特地貌区两栖动物丰富度分布格局与环境因子的关系. 生物多样性, 26, 941–950.]
- Wei FW, Yang QS, Wu Y, Jiang XL, Liu SY, Li BG, Yang G, Li M, Zhou J, Li S, Hu YB, Ge DY, Li S, Yu WH, Chen BY, Zhang ZJ, Zhou CQ, Wu SB, Zhang L, Chen ZZ, Chen SD, Deng HQ, Jiang TL, Zhang LB, Shi HY, Lu XL, Li Q, Liu Z, Cui YQ, Li YC (2021) Catalogue of mammals in China (2021). *Acta Theriologica Sinica*, 41, 487–501. (in Chinese with English abstract) [魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 蒋学龙, 刘少英, 李保国, 杨光, 李明, 周江, 李松, 胡义波, 葛德燕, 李晟, 余文华, 陈炳耀, 张泽钧, 周材权, 吴诗宝, 张立, 陈中正, 陈顺德, 邓怀庆, 江廷磊, 张礼标, 石红艳, 卢学理, 李权, 刘铸, 崔雅倩, 李玉春 (2021) 中国兽类名录(2021版). 兽类学报, 41, 487–501.]
- Wu YJ, Lei FM (2013) Species richness patterns and mechanisms along the elevational gradients. *Chinese Journal of Zoology*, 48, 797–807. (in Chinese with English abstract) [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, 797–807.]
- Wu YJ, Yang QS, Xia L, Feng ZJ, Zhou HM (2012) Species diversity and distribution pattern of non-volant small mammals along the elevational gradient on eastern slope of Gongga Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 4318–4328. (in Chinese with English abstract) [吴永杰, 杨奇森, 夏霖, 冯祚建, 周华明 (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, 4318–4328.]
- Xiao ZS, Chen LJ, Song XJ, Shu ZF, Xiao RG, Huang XQ (2019) Species inventory and assessment of large- and medium-size mammals and pheasants using camera trapping in the Chebaling National Nature Reserve, Guangdong Province. *Biodiversity Science*, 27, 237–242. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 陈立军, 宋相金, 束祖飞, 肖荣高, 黄小群 (2019) 基于红外相机技术对广东车八岭国家级自然保护区大中型兽类与雉类的编目清查与评估. 生物多样性, 27, 237–242.]
- Xiao ZS, Li XH, Jiang GS (2014) Applications of camera

- trapping to wildlife surveys in China. *Biodiversity Science*, 22, 683–684. (in Chinese) [肖治术, 李欣海, 姜广顺 (2014) 红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用. *生物多样性*, 22, 683–684.]
- Xing YW, Ree RH (2017) Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, E3444–E3451.
- Yu JP, Wang JY, Xiao HY, Chen XN, Chen SW, Li S, Shen XL (2019) Camera-trapping survey of mammalian and avian biodiversity in Qianjiangyuan National Park, Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, 27, 1339–1344. (in Chinese with English abstract) [余建平, 王江月, 肖慧芸, 陈小南, 陈声文, 李晟, 申小莉 (2019) 利用红外相机公里网格调查钱江源国家公园的兽类及鸟类多样性. *生物多样性*, 27, 1339–1344.]
- Zhang J, Huang XL (2019) Biodiversity along elevational gradients: The commemoration of the 250th birthday of Alexander von Humboldt. *Wuyi Science Journal*, 35(1), 1–3. (in Chinese) [张健, 黄晓磊 (2019) 生物多样性的海拔梯度格局——纪念亚历山大·冯·洪堡诞辰250周年. *武夷科学*, 35(1), 1–3.]
- Zhang Q, Holyoak M, Chen CW, Liu ZF, Liu JJ, Che XL, Dong AQ, Yang CT, Zou FS (2020a) Trait-mediated filtering drives contrasting patterns of species richness and functional diversity across montane bird assemblages. *Journal of Biogeography*, 47, 301–312.
- Zhang Q, Holyoak M, Goodale E, Liu ZF, Shen Y, Liu JJ, Zhang M, Dong AQ, Zou FS (2020b) Trait–environment relationships differ between mixed-species flocking and nonflocking bird assemblages. *Ecology*, 101, e03124.
- Zhang Q, Zou FS, Zhang M, Huang JH (2010) The distribution pattern of the babblers (Timaliidae) in China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 35, 135–144. (in Chinese with English abstract) [张强, 邹发生, 张敏, 黄俊辉 (2010) 中国画眉科鸟类分布格局探讨. *动物分类学报*, 35, 135–144.]
- Zhang QW, Gong YN, Song XJ, Wang XC, Yang CT, Shu ZF, Zou FS (2018) Comparing the effectiveness of camera trapping to traditional methods for biodiversity surveys of forest birds. *Biodiversity Science*, 26, 229–237. (in Chinese with English abstract) [张倩雯, 龚粤宁, 宋相金, 王新财, 杨昌腾, 束祖飞, 邹发生 (2018) 红外相机技术与其他几种森林鸟类多样性调查方法的比较. *生物多样性*, 26, 229–237.]
- Zheng GM (2017) A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China, 3rd edn. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑光美 (2017) 中国鸟类分类与分布名录(第三版). 科学出版社, 北京.]
- Zhou GY, Zhang HO, Zhou P (2018) Multi-disciplinary research values of the Nanling Mountains. *Tropical Geography*, 38, 293–298. (in Chinese with English abstract) [周国逸, 张虹鸥, 周平 (2018) 南岭山地的多学科综合研究价值. *热带地理*, 38, 293–298.]
- Zhu SY, Duan F, Li S (2017) Promoting diversity inventory and monitoring of birds through the camera-trapping network in China: Status, challenges and future outlook. *Biodiversity Science*, 25, 1114–1122. (in Chinese with English abstract) [朱淑怡, 段菲, 李晟 (2017) 基于红外相机网络促进我国鸟类多样性监测: 现状、问题与前景. *生物多样性*, 25, 1114–1122.]
- Zou FS, Gong YN, Zhang CM (2018) Animal Diversity in Guangdong Nanling National Nature Reserve. Guangdong Science & Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [邹发生, 龚粤宁, 张朝明 (2018) 广东南岭国家级自然保护区动物多样性研究. 广东科技出版社, 广州.]
- Zou FS, Ye GF (2016) A Checklist on the Distribution of the Vertebrates of Guangdong Province. Guangdong Science & Technology Press, Guangzhou. (in Chinese) [邹发生, 叶冠锋 (2016) 广东陆生脊椎动物分布名录. 广东科技出版社, 广州.]

(责任编辑: 肖治术 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 广东南岭国家级自然保护区各海拔段红外相机数量、工作时长和鸟兽拍摄情况

Appendix 1 Number of cameras, working days and photography of birds and mammals in each elevation section of the Guangdong Nanling National Nature Reserve
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-1.pdf>

附录2 广东南岭国家级自然保护区红外相机监测所拍摄的兽类和鸟类名录

Appendix 2 List of mammal and bird species recorded by infrared cameras in Guangdong Nanling National Nature Reserve
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-2.pdf>

附录3 全部物种、兽类和鸟类随红外相机位点布设数量以及工作年份的物种累积稀疏曲线

Appendix 3 Estimated species rarefaction curves with increased camera sites or years, including all species, mammals and birds
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-3.pdf>

附录4 各年份动物群落总体Jaccard相异性指数及其分解组分

Appendix 4 The Jaccard dissimilarity index and partition components of total animal communities in different years

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-4.pdf>

附录5 各海拔段动物群落总体Jaccard相异性指数及其分解组分

Appendix 5 The Jaccard dissimilarity index and partition components of total animal communities in different elevational site

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-5.pdf>

附录6 成对海拔段之间Bray-Curtis相异性指数及其组分、Jaccard相异性指数及其组分的提琴图

Appendix 6 The violin plots of the Bray-Curtis dissimilarity and its components and Jaccard dissimilarity and its components between pairs of elevation ranges

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-6.pdf>

附录7 基于MaxEnt模型预测的广东南岭国家级自然保护区兽类、鸟类丰富度分布格局

Appendix 7 Species richness patterns of mammals and birds predicted by MaxEnt model in Guangdong Nanling National Nature Reserve

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-7.pdf>

附录8 广东南岭国家级自然保护区红外相机拍摄的主要兽类和鸟类照片

Appendix 8 Photographs of mammals and birds recorded by infrared cameras in Guangdong Nanling National Nature Reserve

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022689-8.pdf>