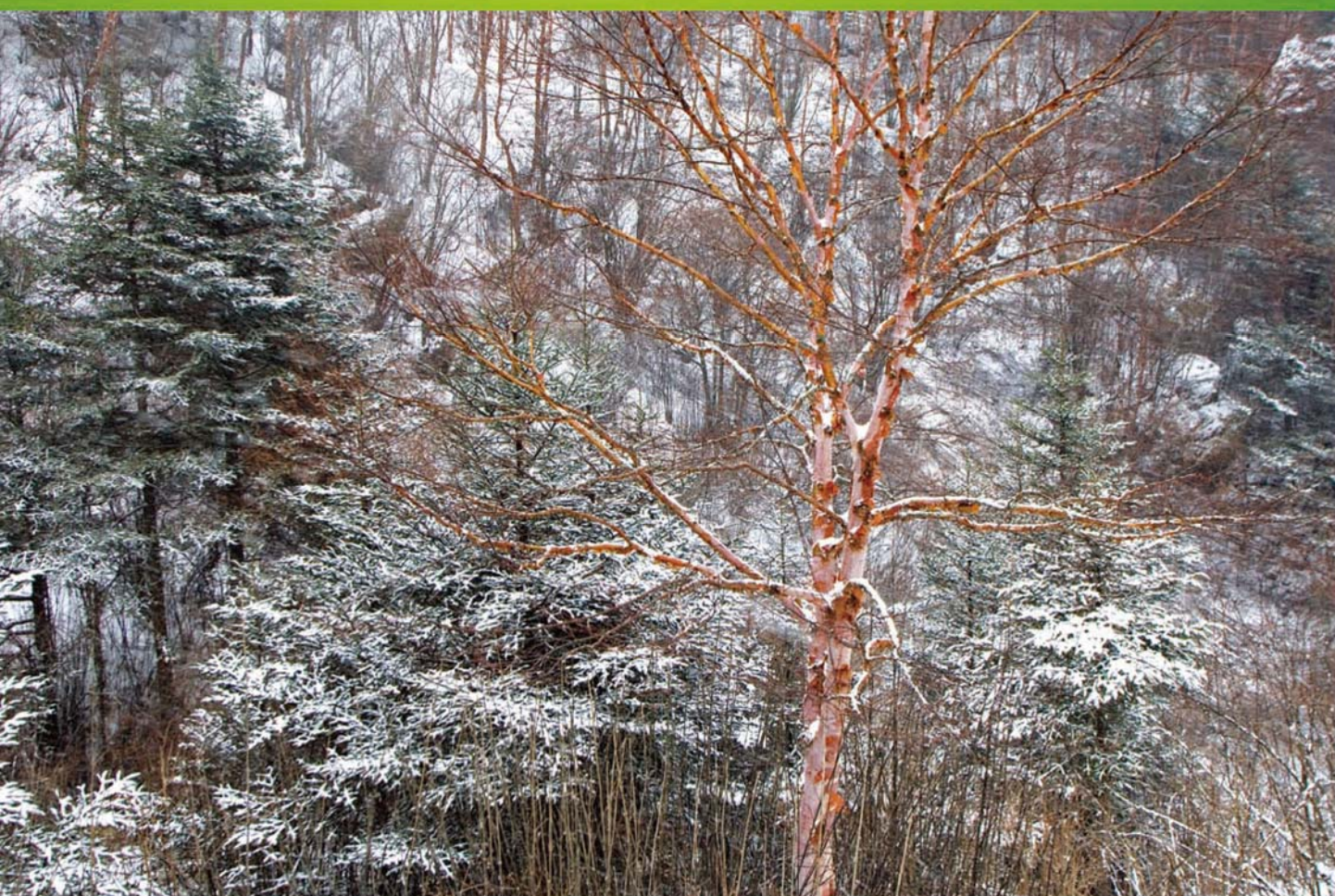


ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

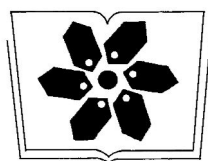
Acta Ecologica Sinica



第34卷 第8期 Vol.34 No.8 **2014**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 34 卷 第 8 期 2014 年 4 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 海洋浮游纤毛虫生长率研究进展..... 张武昌,李海波,丰美萍,等 (1897)
- 城市森林调控空气颗粒物功能研究进展..... 王晓磊,王 成 (1910)
- 雪地生活跳虫研究进展..... 张 兵,倪 珍,常 亮,等 (1922)

个体与基础生态

- 黄河三角洲贝壳堤岛叶底珠叶片光合作用对 CO_2 浓度及土壤水分的响应.....
..... 张淑勇,夏江宝,张光灿,等 (1937)
- 米槠人促更新林与杉木人工林叶片及凋落物溶解性有机物的数量和光谱学特征.....
..... 康根丽,杨玉盛,司友涛,等 (1946)
- 利用不同方法测定红松人工林叶面积指数的季节动态..... 王宝琦,刘志理,戚玉娇,等 (1956)
- 环境变化对兴安落叶松氮磷化学计量特征的影响 平 川,王传宽,全先奎 (1965)
- 黄土塬区不同土地利用方式下深层土壤水分变化特征 程立平,刘文兆,李 志 (1975)
- 土壤水分胁迫对拉瑞尔小枝水分参数的影响..... 张香凝,孙向阳,王保平,等 (1984)
- 遮荫处理对臭柏幼苗光合特性的影响..... 赵 顺,黄秋娴,李玉灵,等 (1994)
- 漓江水陆交错带典型立地根系分布与土壤性质的关系..... 李青山,王冬梅,信忠保,等 (2003)
- 梭梭幼苗的存活与地上地下生长的关系..... 田 媛,塔西甫拉提·特依拜,李 彦,等 (2012)
- 模拟酸雨对西洋杜鹃生理生态特性的影响..... 陶巧静,付 涛,项锡娜,等 (2020)
- 岩溶洞穴微生物沉积碳酸钙——以贵州石将军洞为例..... 蒋建建,刘子琦,贺秋芳,等 (2028)
- 桂东北稻区第七代褐飞虱迁飞规律及虫源分析..... 齐会会,张云慧,蒋春先,等 (2039)

种群、群落和生态系统

- 鄱阳湖区灰鹤越冬种群数量与分布动态及其影响因素..... 单继红,马建章,李言阔,等 (2050)
- 雪被斑块对川西亚高山两个森林群落冬季土壤氮转化的影响..... 殷 睿,徐振锋,吴福忠,等 (2061)
- 小秦岭森林群落数量分类、排序及多样性垂直格局 陈 云,王海亮,韩军旺,等 (2068)
- 2012 年夏季挪威海和格陵兰海浮游植物群落结构的色素表征 王肖颖,张 芳,李娟英,等 (2076)
- 云南花椒园中昆虫群落特征的海拔间差异分析..... 高 鑫,张立敏,张晓明,等 (2085)
- 人工湿地处理造纸废水后细菌群落结构变化..... 郭建国,赵龙浩,徐 丹,等 (2095)
- 极端干旱区尾间湖生态需水估算——以东居延海为例 张 华,张 兰,赵传燕 (2102)

景观、区域和全球生态

- 秦岭重点保护植物丰富度空间格局与热点地区…………… 张殷波,郭柳琳,王 伟,等 (2109)
- 太阳辐射对黄河小浪底人工混交林净生态系统碳交换的影响…………… 刘 佳,同小娟,张劲松,等 (2118)
- 黄土丘陵区油松人工林生态系统碳密度及其分配 …………… 杨玉姣,陈云明,曹 扬 (2128)
- 湘潭锰矿废弃地不同林龄栎树人工林碳储量变化趋势…………… 田大伦,李雄华,罗赵慧,等 (2137)

资源与产业生态

- 湘南某矿区蔬菜中 Pb、Cd 污染状况及健康风险评估 …………… 吴燕明,吕高明,周 航,等 (2146)

城乡与社会生态

- 北京市主要建筑保温材料生命周期与环境经济效益评价 …………… 朱连滨,孔祥荣,吴 宪 (2155)
- 城市地表硬化对银杏生境及生理生态特征的影响…………… 宋英石,李 锋,王效科,等 (2164)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 276 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 29 * 2014-04



封面图说: 冷杉红桦混交林雪——冷杉是松科的一属,中国是冷杉属植物最多的国家,约 22 种 3 个变种。冷杉常常在高纬度地区至低纬度的亚高山至高山地带的阴坡、半阴坡及谷地形成纯林,或与性喜冷湿的云杉、落叶松、铁杉和某些松树及阔叶树组成针叶混交林或针阔混交林。冷杉具有较强的耐阴性,适应温凉和寒冷的气候,土壤以山地棕壤、暗棕壤为主。川西、滇北山区的冷杉林往往呈混交状态,冷杉红桦混交林为其中重要的类型。雪被对冷杉林型冬季土壤氮转化影响的研究对揭示高山森林对气候变化的响应及其适应机制提供重要的理论支持。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201307151894

张兵,倪珍,常亮,武海涛,孙新,吴东辉.雪地生活跳虫研究进展.生态学报,2014,34(8):1922-1936.

Zhang B, Ni Z, Chang L, Wu H T, Sun X, Wu D H. A review of snow-living Collembola. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(8): 1922-1936.

雪地生活跳虫研究进展

张 兵^{1, 2}, 倪 珍^{1, 2}, 常 亮², 武海涛², 孙 新², 吴东辉^{1, 2, *}

(1. 吉林大学地球科学学院, 长春 130061; 2. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102)

摘要:雪地生活跳虫主要是指能在雪地环境中(雪面上,雪层下和雪层中)活动的跳虫,它们的共性是能够在寒冷的环境中进行跳跃、取食等活动,对低温和干旱具有很强的耐受性。对雪地生活跳虫的研究有助于人们了解积雪和冰雪覆盖地区跳虫类群的野外生存行为和生理特征,以及跳虫在恶劣气候环境的生活方式。世界上对雪地生活跳虫的研究大致可分为分类学、生理学、生物气候学三个部分。雪地跳虫主要分布在三个地区:环北极地区,高山地区和南极地区。部分跳虫种类在冬季低温的环境下活动能力很强,目前已报道的能在雪地中生活的跳虫达 70 余种(不包括南极地区)。与在其他季节活跃的跳虫相比,有些冬季活跃的跳虫具备特殊的形态结构,而且有些冬季活动的跳虫具有夏眠特性。冬季活跃跳虫通常具有适应冬季低温生存环境的能力,其耐寒和耐干旱的生理机制已被阐明,但其分子生物学机理尚未完全揭示清楚。雪面上活动的跳虫能够利用太阳光做向导进行连续的定向迁徙,以此穿越大的地理障碍,选择更加合适的生活栖息地以及进行基因交流。冬季活动的跳虫受环境因素的影响很大,其在雪面上的个体数量与风、温度和气压相关,而且受季节影响较大,多出现在冬末气候温和的时候。总结了雪地生活跳虫的研究历史,研究方法,列出了已报道种类和分布,介绍了迁徙和取食等行为以及耐寒冷和耐干旱等生理研究等,以增加对跳虫类群生物生态特性的认识。

关键词:跳虫;雪地;生理;行为;食性;迁徙

A review of snow-living Collembola

ZHANG Bing^{1, 2}, NI Zhen^{1, 2}, CHANG Liang², WU Haitao², SUN Xin², WU Donghui^{1, 2, *}

1 College of Earth Sciences, Jilin University, Changchun 130061, China

2 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China

Abstract: Snow-living Collembola live either on the snow surface or below the snow layer, although they can sometimes also be found in the snow layer. They are capable of migrating and feeding in cold environments, showing physiological adaptations that give them a strong tolerance to low temperatures and dehydration. Research on snow-living collembolans has made a large contribution to our understanding of their behavior in the field, their physiology, and their strategies for surviving in such a harsh climate. Studies of snow-living collembolans can be generally divided to three categories: taxonomy, physiology, and phenology. Three main geographical areas are concerned: firstly, the Arctic, mainly referring to Asia, northern Europe and North America, including Russia, Norway, Sweden, France, Germany, China, Japan, Canada and the United States of America; secondly, the high mountain regions, such as the European Alps, Himalayan glacier regions, including Nepal and other countries; thirdly, Antarctica. In total, more than 70 species in 24 genera of collembolans have been found to be active in harsh winter conditions around the world (not including those from Antarctica). Some of them should have a wide distribution, such as *Hypogastrura socialis*, which is found in Norway, Finland and the United States of America. Compared with other Collembola, snow-living species sometimes exhibit distinctive morphological features, such as larger teeth on the dens in the winter form. Some snow-living collembolans may

基金项目:国家重点基础研究发展计划(2010CB951304);国家自然科学基金项目(31070467,41171047,31200331);吉林大学博士研究生交叉学科科研资助计划项目(2012JC015)

收稿日期:2013-07-15; 修订日期:2013-12-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wudonghui@neigae.ac.cn

also hibernate in summer. The physiological mechanisms of cold tolerance and drought resistance have been elucidated. As a group of arthropods with freeze-avoidance strategy, they increase glycerol levels, decrease fucose and glucose levels, and produce antifreeze proteins (AFP), as well as showing other mechanisms to protect cells from low temperature injury. However, the molecular mechanisms underlying these processes are not yet fully understood. Collembolans active on the snow surface can use sunlight to make a continuous directional migration, thereby crossing large geographical barriers to reach more suitable habitats and ensure gene flow. The activities of Collembola are greatly influenced by environmental factors. Collembolan densities on the snow surface change according to wind, temperature and pressure, and are strongly influenced by the seasons. They can be found in large numbers on the snow surface when the temperature is approximately 0°C, but withdraw to the snow layer when the temperature decreases at night. Collembolan activity increases mostly in late winter when the climate is mild. In this paper we summarize the historical studies of the snow-living collembolans from all the world, including the researchers and their study areas; provide a list of species that have been found world widely and outline their distributions; describe the methods used to trap collembolans in winter; discuss their activities in snow conditions, such as vertical migration within the snow layer and directional horizontal migration on the snow surface, their jumping ability and dispersal rates on the snow surface; their feeding behaviors and the relevant food chain in winter; their resistance to cold and drought, and other physiological characteristics; and how their activities are influenced by climate and seasonal changes. The aim is to thereby increase our understanding of the biology and ecology characteristics of snow-living collembolans.

Key Words: collembola; snow; physiology; behavior; feeding; migration

跳虫,又称弹尾虫(Springtails)、粘管虫(Collembolans),弹尾纲(Collembola)动物的俗称,是分布极广的一类小型至微型节肢动物,与螨类和线虫一起,是所有陆地生态系统中土壤动物的重要组成部分。跳虫有很强的生理适应性,使得它们的分布范围极广:从寒冷的南北极和高山苔原到干旱的沙漠和热带雨林中都可以找到它们。跳虫是地球上最寒冷地区(如恶劣的南极地区)中陆地生态系统中节肢动物种群最杰出的代表^[1]。虽然目前世界上已有大约 8000 种跳虫被描述(<http://www.collembola.org>),但据估测这只是自然界中跳虫总的物种数量的一小部分^[2]。

世界上很多地理区常年积雪或者季节性积雪。虽然对于雪地环境的研究由来已久,但绝大多数都局限于物理和生物科学研究,而将积雪和冰雪覆盖的地区作为具有一定功能的生态系统来研究的较少。降雪不仅在全球尺度上影响气候变化,还在生物体的栖境等更小尺度上发挥直接作用。积雪影响着所有与之有关的动物,其保温功能使得土壤生物能在雪下相对温和的微环境中生存^[3]。每年持续 2—8 周 15—25 cm 厚的雪层即可对土壤生物造成影响。动物们能在各种环境下的雪层中或者雪层下生存^[4],跳虫,蜘蛛等甚至能在雪面迁徙、捕食,有一种沼大蚊 *Chionea araneoides* 还有交配行为^[5]。世界上

对于冬季雪地跳虫的研究大致分为 3 个部分:一是冬季雪地生活跳虫分类研究,文献散见于 1847—2011 年对各地雪地生活跳虫的报道;二是对雪地生活跳虫的生理研究,包括其形态变化,耐寒性和耐旱性及其生理适应等;三是对雪地生活跳虫的物候研究,主要探讨跳虫取食、迁徙等活动和温度、光照等环境因素之间的关系。本文系统总结了目前世界各国研究学者针对雪地生活跳虫这一特殊类群所开展的相关研究,以期为我国冬季积雪区域及高山雪地跳虫研究提供全面认识。

1 雪地生活跳虫简介及常用采样方法

1.1 雪地生活的跳虫简介

从生态学角度讲,雪层产生了 3 个不同的微生境,即雪层下(雪下),雪层中(雪间)和雪表面(雪上),每个生境都有其特有的无脊椎动物群落^[6];其中,跳虫可在 3 种雪地生境中生存。19 世纪中叶即有学者对雪表面活动跳虫的研究,最早见于 Fitch 在 1847 年对美国纽约东部雪表面活动跳虫的报道^[7]。当雪表面温度在零度或略高于零度时,有些跳虫就会在雪面活动^[8-13]。Koponen 和 Viramo 报道了在芬兰地区雪面活动的节肢动物种类,跳虫占有很大比例^[14-15]。挪威冬季森林中 *Hypogastrura socialis* 是分

布最广的一种跳虫^[8-9], Leinaas 测得在挪威 2、3 月份的雪面上活动的跳虫密度达 4×10^3 只/ m^2 ^[8]。Hägvar 报道在冬季末期阳光良好的温暖环境中, *H. socialis* 在森林中雪表面的密度能达到 2×10^3 — 1×10^4 只/ m^2 , 在 150 m 宽的结冻湖面的冰上积雪上跳虫密度达 1×10^3 只/ m^2 ^[12]。在雪表面的低洼处, 通常会有大量跳虫聚集, 滑雪时滑板会大量杀死在雪面活动的跳虫, 其尸体甚至将滑板走过的痕迹染成深紫色^[12-13]。

由于不像在雪表面活动的动物可被直接观测到, 雪面以下活动的动物的研究比较晚, 雪下的无脊椎动物研究主要通过雪下陷阱法来实现^[8-9, 16-20]; 在雪层中活动的跳虫主要是从雪下环境迁徙到雪层中的, 因为体型较小, 它们能够轻松穿过雪晶体之间的狭小缝隙, 体型较小的螨类和跳虫构成了雪层中间生活的无脊椎动物的重要组成部分。Brummer-Korvenkontio 和 Brummer-Korvenkontio^[21] 以及 Leinaas^[8] 发现在冬末跳虫会从雪下迁移到雪层中或雪面上, 并推测它们是为了躲避地表雪融化的水结冻和天敌的捕食。Hägvar 报道了在挪威南部森林中雪下生活的无脊椎动物, 其中跳虫达 22 种, 是所有雪下活跃的无脊椎动物中最丰富的物种类群^[20]。事实上, 包括跳虫在内的绝大部分冬季生活的节肢动物都在雪下活动, 只有很少部分会到雪层中和雪面上活动, 目前对雪下生活的动物研究较少, 它们的生态功能尚不明确。

自 Fitch 于 1847 年报道了在美国纽约东部雪面活动的跳虫之后^[7], 世界各国都相继出现对雪上活动的跳虫的报道^[8, 12, 22-24]。雪地生活跳虫不仅出现在靠近北极的北部地区, 在喜马拉雅山脉及欧洲南部高山寒冷地区以及南极洲都有发现。Mani 报道了在海拔 6000 m 的喜马拉雅山上生活的跳虫^[3, 25]; 在

欧洲高山地区, 跳虫 *Isotoma saltans* 经常活跃在冰川上, 被称之为“冰川跳蚤”^[26]; Wise 在 1971 年时总结出在南极地区生活的跳虫达 40 多个种属^[27]。Näsmark 早在 1964 年就利用陷阱法捕获了在瑞典森林雪下生活的无脊椎动物, 发现雪下活动着大量螨类、跳虫、甲虫和蜘蛛等动物^[16]。之后各国研究学者相继对雪下生活的无脊椎动物展开了调查: 有加拿大的 Olynyk 和 Freitag^[28]、Merriam 等^[29] 和 Aitchison^[17-18]; 美国的怀俄明州的 Schmidt 和 Lockwood^[30] 以及科罗拉多州的 Addington 和 Seastedt^[30]; 北欧研究学者包括挪威的 Leinaas^[8] 和 Hägvar^[20], 芬兰的 Viramo^[15] 和 Koponen^[31], 意大利的 Vanin 和 Turchetto 调查了阿尔卑斯山地区雪地生活的无脊椎动物^[19]。笔者发现, 在中国的三江平原地区的雪地上生活着 8 种跳虫(表 1)。

表 1 概括世界上已知雪地生活跳虫的种类、发现地点和活动地点(雪上或者雪下), 如 *Arrhopalites pygmaeus* 只在雪下活动, 而 *Isotoma hiemalis* 则在雪上和雪下都有分布; 另外部分跳虫具广布性, 如 *H. socialis* 在美国、芬兰和挪威都有分布, *Lepidocyrtus cyaneus* 在挪威和加拿大都有分布, *Tomocerus flavescens* 在美国, 加拿大和芬兰都有分布, 这些类群均表现为环北极圈状分布, *I. saltans* 在德国、瑞士、波兰等欧洲地区和澳大利亚都有分布。Coulson 等研究发现在北极地区生活的跳虫可在海水中生活 2 周以上, 这足以使它们从挪威北部向北迁徙到距离约 700 km 之外的斯瓦尔巴岛^[33]。Coulson 和 Birkemoe 还发现在一些种类的跳虫能在 $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温下生存 4a^[34], Moore 进一步推测借助海水扩散的跳虫如果被冰包裹, 则有可能在北极地区进行长距离的广布性迁移^[35]。

表 1 世界雪地生活跳虫名录

Table 1 The checklist of Collembola that live in winter

序号 No.	跳虫种名 Species name of Collembola	国家 Country	位置 Habitats	文献来源 References
1	<i>Arrhopalites cf. principalis</i> (Stach)	挪威	雪下	[20]
2	<i>Arrhopalites pygmaeus</i> (Wankel)	挪威	雪下	[20]
3	<i>Desoria blekeni</i> (Leinaas)	挪威	雪下	[20]
4	<i>Desoria hiemalis</i> (Schött)	挪威	雪下	[20]
5	<i>Desoria olivacea</i> (Tullberg)	挪威	雪下	[20]
6	<i>Desoria</i> sp. 1	中国	雪上 & 雪下	

续表

序号 No.	跳虫种名 Species name of Collembola	国家 Country	位置 Habitats	文献来源 References
7	<i>Desoria</i> sp. 2	中国	雪上 & 雪下	
8	<i>Desoria</i> sp. 3	中国	雪上 & 雪下	
9	<i>Dicyrtoma fusca</i> (Lubbock)	挪威	雪下	[20]
10	<i>Dicyrtomina rufescens</i> (Reuter)	日本	雪上	[36]
11	<i>Entomobrya nivalis</i> (Linné)	挪威	雪下	[8]
11	<i>Entomobrya nivalis</i> (Linné)	芬兰	雪上	[21]
12	<i>Entomobrya</i> spp.	美国	雪下	[37]
13	<i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg)	挪威	雪下	[20]
14	<i>Entomobrya guthrei</i>	美国	雪下	[30]
15	<i>Entomobrya multifasciata</i> (Tullberg)	美国	雪下	[30]
16	<i>Entomobrya triangularis</i> (Schött)	美国	雪下	[30]
17	<i>Entomobrya</i> sp. 1	中国	雪上 & 雪下	
18	<i>Entomobryidae</i>	加拿大	雪下	[38]
19	<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg)	挪威	雪下	[20]
20	<i>Folsomia sensibilis</i> (Kseneman)	挪威	雪下	[20]
21	<i>Gisinianus flammeolus</i> (Gisin)	挪威	雪下	[20]
22	<i>Hymenaphorura polonica</i> (Pomorski)	挪威	雪下	[20]
23	<i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel)	美国	雪上	[39]
24	<i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel)	芬兰	雪上	[21]
25	<i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel)	挪威	雪上	[8,12]
26	<i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel)	挪威	雪下	[20]
27	<i>Hypogastrura</i> spp.	尼泊尔	雪上	[3]
28	<i>Hypogastrura</i> spp.	挪威	雪上	[38]
29	<i>Hypogastrura</i> spp.	芬兰	雪上	[14,40]
30	<i>Hypogastrura</i> spp.	德国	雪上	[3]
31	<i>Hypogastrura himalayana</i> (Yosii)	尼泊尔	未确定	[41]
32	<i>Hypogastrura nivicola</i> (Fitch)	美国	雪下	[30]
33	<i>Hypogastrura succinea</i> (Fitch)	美国	雪下	[30]
34	<i>Hypogastruridae</i>	加拿大	雪下	[29]
35	<i>Heteroisotoma</i> sp. 1	中国	雪上 & 雪下	
36	<i>Isotoma alpa</i>	美国	雪下	[30]
37	<i>Isotoma gelida</i>	美国	雪下	[30]
38	<i>Isotoma hiemalis</i> (Schött)	芬兰	雪上	[21]
39	<i>Isotoma hiemalis</i> (Schött)	瑞士	雪上	[10]
40	<i>Isotoma mazda</i> (Yosii)	尼泊尔	未确定	[25,41]
41	<i>Isotoma olivacea</i> (Yosii)	波兰	雪上	[42]
42	<i>Isotoma saltans</i> (Nicolet)	波兰	雪上	[42-43]
43	<i>Isotoma saltans</i> (Nicolet)	德国	雪上	[3]
44	<i>Isotoma saltans</i> (Nicolet)	瑞士	未确定	[44]
45	<i>Isotoma saltans</i> (Nicolet)	澳大利亚	未确定	[45-46]
46	<i>Isotoma viridis</i> (Bourlet)	瑞典	雪上	[47]
47	<i>Isotoma viridis</i> (Bourlet)	加拿大	雪下	[48]
48	<i>Isotoma viridis</i> (Bourlet)	美国	雪下	[30]
49	<i>Isotoma palliceps</i>	澳大利亚	未确定	[46]
50	<i>Isotoma</i> sp. 1	中国	雪上 & 雪下	
51	<i>Isotomurus</i> sp. 1	中国	雪上 & 雪下	

续表

序号 No.	跳虫种名 Species name of Collembola	国家 Country	位置 Habitats	文献来源 References
52	<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> (Tullberg)	加拿大	雪下	[48]
53	<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> (Tullberg)	挪威	雪下	[20]
54	<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius)	芬兰	雪上	[21]
55	<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius)	挪威	雪下	[8,20]
56	<i>Lepidocyrtus pallidus</i> (Reuter)	美国	雪下	[30]
57	<i>Micraphorura absoloni</i> (Börner)	挪威	雪下	[20]
58	<i>Orchesella ainslet</i>	加拿大	雪下	[48]
59	<i>Orchesella alpa</i>	美国	雪下	[30]
60	<i>Orchesella bifasciata</i> (Nicolet)	芬兰	雪上	[21]
61	<i>Orchesella cincta</i> (Linnaeus)	挪威	雪下	[20]
62	<i>Orchesella flavescens</i> (Bourlet)	挪威	雪下	[20]
63	<i>Onychiurus subtenuis</i>	加拿大	雪下	[49]
64	<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer)	挪威	雪下	[20]
65	<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg)	挪威	雪下	[20]
66	<i>Protaphorura pseudovanderdrifti</i> (Gisin)	挪威	雪下	[20]
67	<i>Pseudanurophorus binoculatus</i> (Kseneman)	挪威	雪下	[20]
68	<i>Sminthuridae</i>	加拿大	雪下	[29]
69	<i>Sminthurinus flammeolu</i>	挪威	雪下	[8]
70	<i>Tomocerus flavescens</i> (Tullberg)	美国	雪下	[37]
71	<i>Tomocerus flavescens</i> (Tullberg)	美国	雪下	[30]
72	<i>Tomocerus flavescens</i> (Tullberg)	芬兰	雪上	[21]
73	<i>Tomocerus flavescens</i> (Tullberg)	加拿大	雪下	[48]
74	<i>Tomocerus</i> spp.	美国	雪上	[50]
75	<i>Tomocerus nepalicus</i>	尼泊尔	未确定	[25,41]
76	<i>Tomocerus</i> sp. 1	中国	雪上 & 雪下	
77	<i>Willemia anophthalma</i> (Börner)	挪威	雪下	[20]

1.2 雪地生活跳虫常用采样方法

1.2.1 陷阱法

陷阱法是捕获雪下活动跳虫最常用的方法。陷阱示意图见图 1,其原理是利用陷阱在一定时间段内捕获并杀死跳虫,陷阱中的液体需要具有不能结冻,并具有杀虫和防腐的功能,液体可用饱和食盐水,滴入一两滴的洗涤剂。陷阱的布置常在降雪之前土壤尚未冻结时,选择要布置陷阱的采样点,将土壤挖开,放置一个深度约 10 cm 装有液体的塑料杯,杯子上沿周围土壤保持 0.5—1 cm 的距离,防止雪融化后进入杯子,杯子上放置一个 30 cm×30 cm 的防水板,防水板中央割出一个直径约 10 cm 的洞,用于在不破坏周围雪盖的情况下取出杯子。防水板上放置一个 10—15cm 高的支架,再用一个 30 cm×30 cm 的防水板作为盖子盖在支架上,盖子上用石头压住,防止被风吹走。若在积雪环境下布置陷阱,或在收取陷

阱中动物后重置陷阱,需在陷阱上面覆雪,使雪面与周围雪面相平,保证在雪表面活动的跳虫不落入陷阱中而混淆实验结果。参考 Leinaas 和 Hågvar 用来研究雪下无脊椎动物所布置的陷阱^[8,20]。

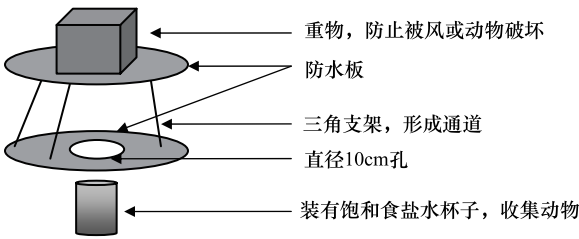


图 1 陷阱示意图

Fig.1 The illustration of the trap

1.2.2 雪面收集法,观察法

在温暖、晴朗无风的天气下,当雪表面温度接近零度时,雪地跳虫常从雪下爬到雪面活动,在中午温度最高时会达到最大值,用勺子、毛笔等工具可以直

接在雪面收集跳虫。冬季雪面活动的跳虫通常具有跳跃能力,且常在雪面低洼处(如脚印)聚集,利用这一习性,可在雪中放上深度超过 7 cm 的塑料杯,杯口上沿低于雪表面,以此来捕获迁徙过程中掉入杯中的跳虫。当雪面温度较低时,雪地跳虫会回到雪层中以躲避严寒,直接收集积雪,在室内融化后跳虫即可浮在水面之上,以此收集雪层中的跳虫。

观察法常用来调查野外雪表面活动的跳虫数量,以及研究雪面跳虫的攀爬,跳跃,定向迁徙等行为。野外雪地观察跳虫的行为常需要使用光学仪器,为保证观察者的存在不影响跳虫的活动,可在距离观测点 1.5—2 m 处安置望远镜,或在 20 cm 外的三脚架上安装解剖镜(放大倍数约 14×)。实验室研究雪地跳虫须将跳虫放在低温下(5—10 ℃)培养和观测,利用解剖镜(最大放大倍数 40×)观察分析其取食、跳跃和攀爬等行为,并常利用高速闪光进行显微拍照分析^[51]。

2 雪地生活跳虫行为研究

雪地生活跳虫的行为研究是当前雪地跳虫研究的重要组成部分,雪面背景下活动的体色较深的雪地跳虫为研究野外环境下跳虫的行为提供了非常好的试验材料。为适应冬季生活,雪地跳虫表现出许多独特的行为,如攀爬,跳跃,定向迁徙和取食等。对雪地跳虫行为学的研究主要通过野外雪地上的直接观测和实验室内对跳虫行为进行的拍照和分析来实现,雪地跳虫行为研究对了解无脊椎动物活动方式具有重要意义,其定向迁徙能力评估可为研究其生物地理分布提供理论基础。

2.1 雪地生活跳虫跳跃行为

跳虫主要通过跳跃而非爬行来进行迁徙或逃避天敌,Bauer 和 Vollenkle^[52]以及 Christian^[53-54]对跳虫跳跃动力学和运动学进行了详细研究,而对冬季雪表面活动的跳虫跳跃行为研究较少。雪地跳虫发达的弹器使得它们能在光滑的雪面进行较大距离的跳跃,Hägvar 报道了挪威森林中 4 种跳虫 *H. socialis*、*Vertagopus westerlundi*、*I. hiemalis*、*Isotoma violacea* 在雪面的跳跃行为,它们都可利用太阳作为向导在雪表面进行定向的跳跃^[12-13]。*H. socialis* 可利用肛门附近变大的囊袋进行着陆,囊袋具有类似于锚的功能,能在跳虫着陆时将动物粘附在雪表面,而且能

使它重新快速固定位置,便于下一次跳跃。即使是在多云天气,跳虫也会表现出定向跳跃现象,这种情况下其导航能力则依靠周围光暗环境。如果晚上温度降到零度以下,跳虫会回到雪层中去,在第 2 天早上再出现在雪面上,并且它们似乎能记住前一天晚上的跳跃方向,Hägvar 推测它们身体内有个生物钟^[13]。现在并不知道它们在白天是否会受到太阳运动的影响,但即使它们每日的路线成弓形,仍保持一个主要方向^[12]。它们能在昏暗或日落后仍能定向跳跃,Hägvar 指出它们或许能够看到偏振光^[12]。Zettel 等发现跳虫 *C. sigillata* 爬树时会伴随着向上跳跃,在跳跃着陆与树干接触时瞬间利用触角上的囊泡或身体尾部的囊袋将身体紧紧粘附在树干上,防止掉落到地上^[51]。

2.2 雪地生活跳虫爬行行为

雪面上活动的跳虫主要靠跳跃,但跳跃落地后有的跳虫会进行一定距离的爬行以调整下次跳跃的方向^[13]。雪地活动的跳虫通常为表栖型,具有发达的腿和弹器或特殊结构,使得其在冬天进行垂直攀爬成为可能。Leinaas 发现在雪层中的跳虫 *V. westerlundi* 会爬到树上^[8]。在深达 150 cm 厚的雪层中,跳虫有时会沿着树干从雪下爬到雪表面上^[5]。笔者在三江平原湿地中发现雪地跳虫可以沿着修建的民房水泥墙壁向上攀爬,以此越过较高障碍物。Egli 发现在气候适宜的时候,几乎所有的跳虫 *Ceratophysella sigillata* 都会爬到树上,每平方米可高达 200 只而使树干呈现紫灰色^[51]。

2.3 雪地生活跳虫垂直迁移行为

雪地跳虫的迁移行为分为两种:一是在雪上和雪下间的垂直迁移行为;二是在雪面上的水平迁移行为。因为身体细小,只要不被紧实的雪层和低温阻止,跳虫就能够在雪层晶体之间快速穿梭,这使得它们的垂直迁移行为成为可能。而雪地跳虫的天敌大型螨类、蜘蛛等则不能直接穿过雪层,而需借助穿过雪层的树干才能到达雪面^[20]。所以跳虫的垂直移动能力非常重要,尤其在躲避天敌如大型螨类和蜘蛛时,而在雪表面的有效迁徙则有利于其种群在雪融化之前进行大范围空间上的快速扩散。

Brummer-Korvenkontio 和 Brummer-Korvenkontio^[21]以及 Leinaas^[8-9]的研究指出,在松树林土壤中生活的许多种跳虫在冬天会迁移到雪层底部。Leinaas 推

测跳虫的这种向雪层中迁移的行为可能是为了避免土壤表面雪融化成水或结冰等造成的危害^[9]。尽管在寒冷的冬季跳虫被迫移动到更温暖的雪层中,但当空气温度接近零度时,它们会迅速到达雪表面活动。在挪威, Hågvar 报道有 4 种跳虫 *H. socialis*、*V. westerlundii*、*I. hiemalis*、*I. violacea* 在气温接近零度时会在雪表面活动^[12]; 在芬兰, Tahvonen 发现跳虫 *I. hiemalis* 在 $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时在雪面活动^[55]; 在瑞士, Block 和 Zettel 发现跳虫 *I. hiemalis* 在 $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时也能在雪面活动^[56]。当温度过低时, 雪表面活动的跳虫会迅速回到雪面以下以防止被低温冻伤或致死。笔者发现在中国三江平原地区雪面活动跳虫同时存在于土壤中, 雪层和雪上环境, 当雪表面温度接近零度且无大风的天气下, 跳虫会大量在雪面活动, 当受到人为干扰或低温时又会迅速回到雪层以下。

Zettel 的研究表明, 气压变强会增加跳虫 *I. hiemalis* 在雪表面的数量^[10], 笔者研究发现雪表面跳虫数量与气温有关, 中午时分雪面跳虫数量最多达 $200\text{ 只}/\text{m}^2$, 而早上和晚上气温较低时雪表跳虫数量很少。另外, 在中国三江平原的研究发现, 湿地被开垦成人工林后, 冬季雪面活动的跳虫数量显著减少, 而在由湿地开垦出的大豆地中, 雪表面活动跳虫数量却未发生显著变化。跳虫大都在冬末大量出现在雪表面, 笔者推测, 气温较低时跳虫不适宜在雪面活动, 当冬末气温升高后跳虫则迁移到雪面上, 利用雪表面迁徙寻找新的栖息地。

2.4 雪地生活跳虫水平迁徙行为

Leinaas 推测跳虫 *H. socialis* 和 *H. lapponica* 在雪表面的水平迁移行为是其在雪层中垂直迁移行为的一种进化延伸, 并推测它们在雪面的活动行为更进一步进化为一种扩散行为^[8-9]。跳虫在雪面上的水平迁徙方式主要表现为爬行和跳跃, 其中定向跳跃是跳虫在雪表面进行迁徙的主要方式。不同种类跳虫的迁徙方式有显著区别, 如等节跳科跳虫会在雪面上进行短暂的弯曲爬行, 使之身体与太阳呈现一定角度, 然后进行跳跃, 落地后重复这个过程; 而 *H. socialis* 却能非常有效的找到太阳的方位, 在落点原地即可水平转动身体使得跳跃方向和太阳呈特定夹角^[12]。

在雪地上跳虫进行有效的长距离迁徙需要一种保持稳定迁徙方向的能力, 即定向能力。Hågvar^[12]

研究发现, 雪面活动的 4 种跳虫 *H. socialis*、*V. westerlundii*、*I. hiemalis*、*I. violacea* 在温和天气下会出现在雪面上, 利用太阳作为“罗盘”进行定向跳跃, 当遮住太阳光线用镜子将太阳光方向改变 180° , 使跳虫能只看到镜子里反射的太阳光时, 其跳跃方向也改变 180° 。因太阳光不总可见, 它们也能利用偏振光。在多云天气时, 这些跳虫也可能利用周围环境中的明暗物体进行短距离导航。1998 年 1 月在挪威森林中发现了 *I. hiemalis* 的集群迁徙时, 太阳并不可见, 只有淡蓝色天空^[13]。

对于雪面活动的跳虫来说, 夏季很少有机会找到新的栖息地, 而在冬季光滑湿润的雪表面跳跃使它们进行长距离迁徙而开拓新的栖息地成为可能。跳虫 *H. socialis* 通过不断跳跃, 每分钟可迁徙 80 cm , 据此估计每天能迁徙 $200\text{—}300\text{ m}$ 路程^[12]。另外 Hågvar 在结冰的湖泊中央发现了正在迁徙的跳虫, 300 m 宽的湖面上跳虫 *H. socialis* 密度达 $30\text{ 只}/\text{m}^2$, 甚至在 1.5 km 宽的湖面中央也能看到它们^[12]。可见, 河流、湿地和湖泊等大型障碍是可以被跨越的; 而且, 这种迁徙多出现在生育和取食季节, 再加之缺少捕食者而相对安全^[8,12]。目前, 跳虫雪面迁徙的目的尚未完全清楚, 但这种长距离迁徙有利于建立新的栖息地, 并能促进跳虫群落间的基因交流^[11]。

虽然有很多关于雪面跳虫活动的报道, 但有集群迁徙现象的雪面跳虫比较少见, 例如在挪威森林雪面生活的两种跳虫 *H. socialis* 和 *I. hiemalis*, *H. socialis* 在温暖天气条件下会在雪面进行长距离集群迁徙^[12]。Leinaas 调查发现, 跳虫 *H. socialis* 整个种群在气候适宜的时候都会出现在雪面上, 以进行集群式迁徙^[8]。1998 年 1 月 Hågvar 在挪威森林中发现了跳虫 *I. hiemalis* 的集群迁徙现象, 在 50 cm 厚、 5 m 宽、近 200 m 长的森林路面的雪层上跳虫密度约 $5\times 10^3\text{ 只}/\text{m}^2$, 高达 500 万只跳虫沿着大路向同一方向跳跃迁徙。Hågvar 推测这种大量迁徙是由于暖和的天气下雪大量融化造成跳虫栖息地水淹引起的^[13]。但笔者发现在中国三江地区原生湿地、人工林地和大豆地中跳虫只在雪面上做连续定向跳跃, 尽管雪面活动跳虫数量高达 $200\text{ 只}/\text{m}^2$, 但并没有观测到集群迁徙现象。

2.5 雪地跳虫迁徙能力及其影响因素

跳虫在雪面的迁徙速率从每小时几米到几十米

不等,最高可达 70 m^[13],目前已记录的每分钟最远的迁徙距离是 *V. westerlundi* 22 cm, *I. violacea* 50 cm, *I. hiemalis* 120 cm^[13]。Zettel 等测得跳虫 *C. sigillata* 每小时只能跳跃 3 m^[51]。跳虫的迁徙速率不仅与其身体构造有关,还与温度、风速和光照等环境因子有关。当温度低至零度时,跳虫的迁徙速率较低;当雪面风速较大时其跳跃会受到干扰,当它们跳跃到空中时风会改变其着陆位置,甚至会使其倒退。风速较大的天气状况下,即使天气晴朗、温度较高,跳虫也很少到雪面来,而是躲在雪层之下或雪中晶体之间。虽然不排除风可以促进雪地跳虫的长距离迁徙,但是并未发现跳虫在雪面被风吹走,相反大量的迁徙行为通常出现在无风的日子,可能是因为风向会导致迁徙方向与跳虫定向迁徙相矛盾,因而尽量避免迁徙以免受风的干扰^[13]。

跳虫在雪表面的活动与多种因素有关,有时会受到不确定因素如多云、低温、大风、天然屏障等的干扰。跳虫 *H. socialis* 在迁徙过程中,其跳跃活动与太阳方位有关。有些能利用“太阳罗盘”在雪面进行定向迁徙,但同种跳虫不同个体跳跃方向却不相同^[12-13]。向不同方向的迁徙有利于这些物种进行有效的扩散。完全阴暗的情况下,这些动物或多或少在雪面上减少活动,而且如果它们跳跃,方向也会有些任意性。一些在阴天所进行的成功的定向跳跃可能是因为这些跳虫将周围环境中黑的和明亮的物体作为参照物^[13]。然而当跳虫在雪面上沿着固定的方向移动时,遇到像树干样的阻碍物时其定向迁徙行为就会中断。跳虫迁徙时遇到的另一困难是在雪地里出现的低洼地方,人类活动或动物行走留下的脚印会像陷阱一样,阻挡跳虫移动。在被陷阱阻止时,如果这个跳虫在一段时间内不能出来,它将尝试去一个新的方向。Hägvar^[12]研究证明,有些跳虫 *H. socialis* 在被关在一个黑暗的物体会中跑向一边并沿着它的内壁转,然后又找到原来的方向,野外实验表明被关在封闭的用小瓶做的陷阱中的动物,在被关 5—15 min 被释放后仍能记住它们主要的方向,但是被陷阱困住半小时以上后会选择一个新的方向。

3 雪地生活跳虫取食和被捕食

变温动物在接近冻结的温度下取食似乎不太可能,但冬季生活跳虫能够在零度左右取食。Aitchison

观察到它们可在 -2.5 °C 时取食^[48]。冬季跳虫食性宽泛,可取食树干上的蓝绿藻^[36]、红色雪地藻类^[45]、雪面上松果的花粉^[39]、有机杂质^[50],含有藻类、轮虫、原生动物、缓步类动物、花粉粒和腐殖质屑等颗粒和真菌菌丝等^[57-58]。雪层中间的藻类可以为在其中生活的跳虫提供食物来源^[59]。零度以下时,减少取食能避免将灰尘摄入肠道中,从而降低因增加体内结冻而导致的冻死风险^[60-61]。Whittaker 发现跳虫 *Onychiurus subtenis* 在雪下时很少取食,而一旦雪盖消失后它们便会大量取食^[49],Aitchison 发现雪下生活的棘跳科跳虫的肠道中没有任何食物^[48]。Zettle 研究了欧洲广泛分布的跳虫 *Ceratophysella sigillata* 的取食行为^[62],该跳虫在地表活动时取食枯木上的微生物和球藻,而且由于这种跳虫数量巨大,局部地区食物会出现枯竭现象,当土壤被雪覆盖后,树干上的藻类成为它们唯一的食物来源,它们会爬上云杉树干取食藻类,而且只要当出现下雨或者下雾天气导致树干湿润时,它们会爬上树干数米高去取食长在树干上富含水分的藻类。另外,这种藻类也能增强它们的耐寒能力,对它们在低温下的生存意义重大。Hägvar 对雪下生活的跳虫进行肠道分析时发现,跳虫在整个冬季都取食真菌菌丝和孢子^[20]。

冬季雪层下生活着各种各样的无脊椎动物,很多学者利用陷阱法捕获到诸如跳虫、蜘蛛、螨类、甲虫、蚂蚁、蚯蚓等无脊椎动物^[15-16,18,28-30]。但是对各种动物冬季的食性研究以及相互间的取食关系研究较少。一些小动物,如植食性无脊椎动物,如纤毛虫、轮虫和跳虫能取食在雪中和雪下生存的微生物^[63-64],而它们又被肉食性无脊椎动物,如螨类、蜘蛛和脊椎动物如田鼠、鼠、鸟类等捕食^[21],从而形成了寒冷冬季雪地食物链。在冬季生活的跳虫数量巨大,它们可能是其他动物的主要食物。有研究表明,冬季生活的跳虫可被在雪面上活动的蜘蛛取食^[65-69]。Aitchison 发现冬季活动的蜘蛛可以在零度和 -2 °C,甚至在 -5 °C 时取食跳虫,而且推测冬季生活的跳虫是冬季生活蜘蛛的主要食物^[69]。Fox 和 Stroud 研究发现,跳虫和其天敌在数量上有很强比例关系^[22],Aitchison 调查了冬季生活的跳虫和蜘蛛之间的数量关系,猜测冬季可能存在着食物链^[63]。Hägvar^[20]通过对雪下生活的各种动物的肠

道内溶物分析,推测出雪下生活动物之间可能存在着食物链关系,即跳虫取食真菌,螨类和蜘蛛取食以真菌为食的跳虫,鼯鼠取食蜘蛛、幼虫和其他的无脊椎动物。

4 雪地生活跳虫生理研究

4.1 耐寒和耐干燥

跳虫可在冬季低温环境活动以及能在世界各地广泛分布,与它们的生理特征密切相关。对低温和干旱脱水的耐受性,使它们在冬季活跃成为可能,例如跳虫 *I. hiemalis* 能在 $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时依然保持活动状态,在 $-8\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时处于昏迷状,而它的过冷点能低至 $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ [5]。Cannon 等研究显示在南极地区优势跳虫 *C. antarcticus* 的过冷点可以低至 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$,表现出一种极强的低温耐受性 [70]。

低温会对动植物产生伤害,低温会导致部分酶类失活而引起代谢异常,另外体液冻结的过程中由液相向固相转变会造成细胞及组织结构、机能破坏 [71]。在经历温和的降温条件下(梯度降温),一些跳虫(如雪地生活跳虫)可以承受零度以下极端的低温条件,但是当经历了骤然的急速降温(cold shock, 冷激),尽管体液尚未结冰,很多动物便开始昏迷甚至死亡。目前有很多关于 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 或 $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 温和前处理能够增加低温抗寒能力的报道,但不同种类的跳虫种类的抗冷性是有差异的。Hawes 和 Bale [72] 根据节肢动物在冻结温度下对体内水分的处理方式将其分为 4 种耐低温生存类型:耐冻型、避冻型、不冻型以及混合型。目前已知的跳虫主要都是避冻型的 [73-74],极少部分是不冻型。同一类型的不同种类跳虫的耐寒能力并不完全相同,而且即使同种跳虫也有高冰点(HG)种系与低冰点(LG)种系之分 [75]。

耐冻型的节肢动物主要通过细胞外基质形成冰核剂来度过极端低温。目前已知的耐寒性跳虫均非耐冻型,冻结意味着死亡,大部分跳虫大部分都是避冻型。避冻型跳虫不能承受体液冻结,而是通过进入过冷却状态避免体液内形成冰核 [76]。其耐寒性的实现是通过一系列的机制来降低过冷却点(SCP)和结晶点(T_c)。这主要有 3 种生理过程:(1)移除或者减少冰核剂 [77-78];(2)积累低分子量的物质,例如能增加体液的浓度(渗透压)的多元醇 [77,79];(3)生成抗冻蛋白,在分子水平上吸附冰晶

而抑制其增大 [80]。但是没有一种策略是通用的,尤其是抗冻蛋白 [81]。虽然耐寒方式多样,但避冻型跳虫在极端低温下(例如极地地区)生存只能通过过冷却方式来实现 [72]。

不冻型的节肢动物主要表现为低湿度休眠,它通过与其他抗寒性机制交叉作用来增强动物们的耐寒性 [82]。那些具有很低的低温适应性生物可以通过干旱驯化来增强它们的耐寒性 [83-84]。目前,在北极地区生活的棘跳 *Onychiurus arcticus* 是一种利用低温脱水的方式作为耐低温策略的节肢动物 [85-88]。在低温环境下,它们会失去 90% 的含水量 [87]。因此 *O. arcticus* 是节肢动物中应对身体水结冰威胁的第 3 种选择的代表。在低于零度的环境中,它们通过它们过冷却状态的体液和周围冰晶之间的气压差异来失水,形态则上表现为逐渐萎缩。对于喜冷的物种来说,脱水过程或许只是它们过冷却机制中的一部分。在南极地区跳虫 *Cryptopygus antarcticus* 在它们的栖息地的冰下会失水,而且会积累海藻糖来越冬 [70,89]。事实上 *O. arcticus* 只有在排出了它身体里所有的渗透性活性水后才是避冻型生物,而且那样它就不在具有过冷却点了。

混合型是指不单采取一种方式来达到避免体液冻结的类型。目前只有 *Dendroides canadensis* 和 *Cucujus clavipes* 两种甲虫采用两种方式来应对冬季低温 [90-91]。例如 *C. clavipes* 在 1978—1979 年冬天是耐冻型,而在 1982—1983 年则转变为避冻型 [90]。而目前跳虫尚未发现混合型物种。

在冰冻的环境下,空气中的水汽压非常低,处于过冷却状态的跳虫同时需要面临干燥的危险,自然界中的跳虫越冬之前会增加体内的甘油和其他的小分子量的物质,它们除了能提升跳虫耐寒性之外也能提高它们的耐旱能力。冻结耐受型和避免冻结型生物都尽量保证体内的水分含量不至于太低,作为避免冻结型的跳虫通常具有相对不透水的角质层来减少水分流失。近来有学者发现有多种无脊椎动物采用防冻结性脱水(Cryoprotective dehydration, CPD)作为一种耐寒性策略,当处于零度以下有冰晶的环境中时,它们会主动通过蒸发作用失掉身体的水分 [92-94],目前已知的具有这种能力的跳虫有:*Hypogastrura viatica*, *Folsomia quadrioculata*, *Oligaphorura groenlandica* 和 *Megaphorura arctica*。Sørensen 推测大

量其他种类的节肢动物们也采用这种方式应对寒冷冬季^[94]。

4.2 雪地生活跳虫季节性形态变化

在冬季生活的跳虫不仅仅能在生理上适应冬季恶劣的环境,部分种类跳虫在形态上也会发生变化,这也导致了跳虫变种的产生。例如跳虫 *C. sigillata* 有 4 种变体^[95],其中两种变种常在地表活动,它们能够任意跳跃,其特征是当它们准备跳跃时,第三和第四触角之间会出现有囊泡。其他在冬季生活的跳虫如 *I. hiemalis* 的身体在冬季也会变化,在春季积雪消失后则转变为夏季形态^[10]。

在冬季雪上活跃的跳虫身体结构也会发生变化,称之为周期性变形,这也导致了依靠形态学而进行的物种分类鉴定出现了困难。例如跳虫 *H. socialis* 为适应冬季的迁移有两种形态上的特化。第一是弹器的周期性变化,周期变形出现在 9—10 月的一次蜕皮和 5 月的另一次蜕皮中,与夏季的成虫对比,在冬季齿节具有较大的齿,而且齿尖出现严重的硬化,以提高他们固着在雪面上的能力^[96]。另外两种跳虫 *I. hiemalis* 和 *I. blekeni* 也会经历周期性变化,冬季弹器齿节上有更尖利的齿^[24,97]。但是这种变化与 *H. socialis* 比起来不是特别明显。另一个特化是利用肛门附近的囊袋作为着陆时候的“锚”。Leinaas^[98] 观察发现当跳虫 *H. socialis* 起跳时,肛门附近的囊袋会外翻,而且能从身体外直接看到,这些跳虫起跳后撞在培养瓶壁上会粘附在上面,Zettel 观察到跳虫 *C. sigillata* 也有同样的行为^[51]。Leinaas 研究表明,肛门附近的囊袋与跳虫跳跃活动有关,有可能增加跳虫跳跃效率或者能释放信息素^[98]。而对大多数跳虫来说,肛门附近的囊袋都比 *H. socialis* 的小,而且很多时候并不外翻^[5]。

5 雪地生活跳虫生物气候研究

5.1 雪地环境的影响

跳虫隶属于节肢动物门,通常与土壤中其他无脊椎动物一起被研究。雪层是一个两种环境的交错区:(1)雪上干燥的、低温的、有风的、易变化气压的空气环境;(2)雪下湿润的、相对温暖的、稳定的空气环境^[99-101]。Pruitt 将决定性的雪盖厚度定义为“寒冷阈值”(HT),即能使雪下环境与周围昼夜波动的空气温度隔离的雪层厚度^[100]。雪的密度和纹理特

点影响了它有效的热导率和隔热能力,超过 20 cm 厚的雪层不能有效增加它的隔热能力。雪层中的温度比雪下低而比气温略高^[8,17,100,102-104],在西伯利亚地区,在超过 20 cm 厚的雪层下极端温度达到 -18 °C,雪层中的温度为 -26 °C,雪上的温度则为 -48 °C^[103]。然而在温暖的海洋性气候下的雪层中,雪中温度和雪下以及雪上的温度并没有如此大的不同^[8]。笔者发现在冬季末期 30—50 cm 厚雪层的三江平原地区,雪中和雪下、雪上的温度差不超过 5 °C。

雪下微生境的保热状态使它成为许多小动物喜爱的栖息地。一旦建立起“寒冷阈值”(HT),雪地环境温度状态,就会影响到雪下动物^[105]。雪层下是一个稳定的环境,土表面的温度接近零度,而周围空气温度却在波动^[17,26,100,102]。通常雪下温度在 -10—0 °C 之间,与雪的厚度和密度有关^[4,17,102]。雪下的灌木丛和厚厚的腐殖质层更近一步使土壤表面温度与周围波动的温度相隔离^[106-107]。当雪层低于 HT 值时,雪下的温度将会受到空气温度的影响而波动。因此,在初冬雪层未达到 HT 值时和雪化后的寒冷时期,严酷的环境影响到表土生动物群落的生存^[101,108]。

光照强度对跳虫在雪上活动的影响很大,Fox 和 Stroud 研究发现光照能提高雪面活动跳虫 *Isotoma violacea* 身体的温度^[22]。穿透到雪层中的光能通过影响生物钟和光周期或者“环境钟”(Zeitgeber)而影响到雪下生活的土壤动物^[109-110]。雪层的物理性质决定着光穿透的强度。例如,在亚伯达(加拿大西部之一省)北部地区的 1 月份,光线不能够穿透 25 cm 雪厚、松软的低密度的雪层;然而,在 3 月份当雪层积压变形,密度变大之后,光线却可以穿透 36 cm 的雪层^[109]。另外,云的情况也很重要,因为一些跳虫喜欢天晴的条件,而其他的喜欢多云的条件;可能是因为干燥和寒冷,云通常会对雪面活动的节肢动物有负面的影响^[5]。

5.2 季节气候的影响

雪上和雪下的跳虫活动规律有很大差异。在挪威北部森林中,超过 1 m 的积雪下可以检测到跳虫在整个冬季都活动,而且是雪下生活无脊椎动物中的优势类群^[20]。而雪上活动的跳虫则受气候条件影响很大。根据在芬兰北部的长期的研究,

Viramo^[15]强调了气候条件对雪面活动动物的影响,考虑到生物气候学,他将冬季粗分为3个时期:冬季初期,从10月到11月,跳虫种类最少,雪面上主要是蜘蛛和甲虫类;冬季中期,从12月到3月,动物数量最少,双翅目在雪面是优势种;在冬季末期,从四月开始,长翅目是最丰富的,跳虫在这个时期大量活动,而且还能发现一些偶然出现的物种。笔者研究发现,相比之下,在中国东北三江平原,因为纬度较芬兰低,气候原因导致雪表面活动跳虫出现要稍早一些,在3月下旬雪面上温度回升到零上之后,即可见到跳虫大量活动,而四月后雪融化速率较快,反复冻融导致雪面结构破坏,跳虫活动受到限制,因而观测到的跳虫数量减少。

在了解了雪地跳虫的生活习性之后,可以根据两个因素对雪上跳虫群落进行预测。第一是冬季的月份,要考虑到跳虫的生物气候学。据报道大多数雪表面活动的跳虫出现在冬季末期气温回升的日期,而刚入冬或在隆冬时期气温较低时很少在雪面上发现它们的踪迹^[5]。第二是实际的气温条件,笔者观察到由于野外环境和城市周围气温环境不同,由城市热岛效应造成局部气温高于野外,跳虫到雪表面活动的时间会比野外早。而且大部分跳虫在雪面温度低于-6℃就消失了,所以即使在冬季末期气候温和时期,偶尔的气温骤降也会导致跳虫躲在雪层下躲避低温。笔者统计发现雪上活动跳虫出现最丰富时是在一天中温度最高时,通常出现在11:00—15:00之间。知道了某个物种跳虫的生物气候学和偏好的天气情况,在特定的一天可以相当好的预测雪上的跳虫活动状况。尽管如此,也可能因天气条件改变会出现一两天的“滞后响应”。例如,在较为寒冷的雪层或者在雪下环境中等待的无脊椎动物们可能很难立即感受到突然的气温回升。

6 结语与展望

世界上报道的雪地生活跳虫种类较少,其鉴定也存在一定的困难,通常需要考虑到其夏季的生活形态。目前已报道的雪地生活跳虫种类只占世界已知跳虫种类的1%左右,据最新统计^[111],国内记录的弹尾纲种类总数近400种,而只有笔者发现我国三江平原存在冬季雪地生活的跳虫。根据对雪地生活跳虫习性的研究,可以推测世界上广泛分布着能在

冬季生活的跳虫,我国北方及青藏高原地区也应有分布。而目前在世界上许多国家和地区缺乏对雪地生活跳虫物种的报道。

陷阱法虽然存在一定缺陷,但仍然是绝大多数学者研究雪地生活跳虫的主要方法。针对不同研究目的,陷阱的布置也各有不同。由于雪地生活跳虫活动的复杂性,陷阱捕获的跳虫数量和雪面观测法得到的跳虫密度不能用来评估某地区雪地生活跳虫的密度,但可用来估测某地区雪地生活跳虫丰富度情况。对雪地生活跳虫生活习性的研究需要在野外进行长时间的观察与记录,并在实验室内模拟低温与光照环境进行更为精细的行为研究。

雪地生活跳虫具有多种行为:(1)跳跃行为,包括水平方向定向跳跃以及在爬树过程中伴随的跳跃;(2)爬行行为,包括在雪面的水平爬行和沿着树干的垂直爬行;(3)雪面上的定向迁徙行为。雪地白色空旷的环境为直观的研究自然状态下跳虫的行为方式提供了良好的背景。雪地生活跳虫在雪面的活动受到广泛关注,它们来到雪面并进行迁徙的原因尚不完全清楚,在中国三江地区的研究发现,并不是所有的跳虫都会到雪面上活动,跳虫从雪下迁徙到雪上不仅仅是躲避天敌或者避免融雪形成的流水重新冻结造成的危害,而且在雪上发现的所有跳虫都表现出的跳跃行为,与跳虫的生理和行为学的研究结合起来,才能更加清晰阐释出冬季活动跳虫迁徙行为学机理。雪地生活的跳虫食性非常丰富,但是在寒冷冬季取食会增加身体冻结死亡的可能性,然而取食对雪地生活跳虫能量的获取非常必要,其冬季的取食行为与其应对低温环境和从雪下迁徙到雪上接受阳光照射而增加体温的行为有无必然联系尚未可知。

雪地生活跳虫都能适应低温环境,在生理上具有多种耐寒和耐干燥的机制,由于雪地生活跳虫体型一般较小,在用分子生物学研究其生理机制时需要数量庞大的单一种跳虫,故而其分子生物学研究进展比较缓慢,弹尾目是动物界适应极端低温环境的杰出代表,研究其适应极端寒冷与干燥环境的分子生物学机理能够为跳虫生态学研究提供生物学基础数据,同时有利于分析环境与跳虫之间的相互作用关系,以及深入理解区域土壤跳虫多样性的维持机制。目前我国跳虫耐寒及耐旱机制的研究几乎尚

未开展。

在众多环境因素中,温度条件对雪地生活跳虫活动的影响最为强烈,一天中雪面跳虫的密度随温度变化比较明显,中午雪上温度高时密度最大,而在早上和晚上温度较低时几乎很难在雪上发现其踪迹,相反它们都躲入雪层中或雪下土壤中,当次日温度上升时又回到雪面上,当雪面气压增加时,跳虫的密度也会增加,但是目前对跳虫如何感知环境温度以及气压的变化等生理机理尚不清楚。另外,一些种类在雪面上活动的跳虫具有定向跳跃的能力,目前的研究表明其导航能力来自对太阳光或周围明暗的环境的感知,但是为何单只跳虫每次跳跃方向会和太阳或周围高大的参照物成固定的夹角,其利用身体哪个部位感受光信号,以及如何将这种光信号转变为神经冲动等一系列机理尚不清楚。另外,对雪地生活跳虫跳跃的研究都是即时的或是短时间的,缺乏其每日的迁徙方向和太阳活动关系的研究。

跳虫是一种非常好的环境指示生物,目前多个国家和地区已经报道冬天生活的跳虫种类及其季节动态,以及雪上活动跳虫的迁徙行为,也有学者开展了对雪下生活的动物群落的食物链研究。虽然国际上已逐渐开展全球变暖对越冬土壤无脊椎动物群落影响的研究,但雪地生活跳虫生态研究几乎尚未开展。在漫长的低温的冬季环境下,绝大部分的动物、植物和微生物都处于不活跃或低度活跃的状态,而作为土壤物质循环重要参与者的土壤无脊椎动物却有一部分处于活跃的状态,其对冬季积雪覆盖下土壤有机质的分解、土壤养分循环会产生怎么样的影响?在全球气候变化、土地利用与覆被变化背景下,冬季地下活跃的跳虫对降雪、冬季气温波动会做出何种响应?雪下生活的跳虫对雪层的保温功能依耐性很高,全球变暖导致的降雪减少(我国南方地区较30a前降雪显著减少),以及冬末积雪过早融化对雪下生活跳虫的影响是致命的。温度变化引起的跳虫的生理变化,是否会成为不同环境下跳虫多样性与丰富度的主要影响因素?土地利用方式改变,区域土地利用方式多样性与土地利用强度变化等会对冬季地下生活的跳虫产生怎样的影响?地下生态系统中物种多样性及其丰富度对环境变化的研究不应只限制在生长季,冬季漫长的低温时期以及冬春之交白天和晚上强烈的温差对土壤中活动的和不活动的

无脊椎动物的影响都很巨大,冬季生活跳虫的研究应作为世界土壤无脊椎动物生态学研究的重要组成部分。

中国是世界上生态系统多样性、气候多样性和物种多样性最丰富的国家之一,根据雪地生活跳虫自身特别的生理适应性,例如耐寒、耐干旱和独特的导航、定向迁徙能力,在冬季取食能力等,不难推测在我国北方有季节性雪盖的地区以及在青藏高原、云贵高原等具有高山冰川地区,广泛分布着能在冬季生活的跳虫等无脊椎动物,但是目前除笔者在我国东北三江湿地平原发现了在雪地活跃的跳虫外,其他地区关于冬季活跃土壤无脊椎动物的研究尚未开展。冬季活跃的包括跳虫在内的无脊椎动物研究不仅能丰富我国物种多样性研究,而且对了解地下生态系统中土壤无脊椎动物生物地理分布具有重大意义。

References:

- [1] Hopkin S P. Biology of the Springtails: (Insecta: Collembola). Oxford: Oxford University Press, 1997: 4-4.
- [2] Rusek J. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. Biodiversity and Conservation, 1998, 7(9): 1207-1219.
- [3] Mani M S. Introduction to High Altitude Entomology. London: Methuen & Company, 1962: 305-305.
- [4] Pruitt W O Jr. Boreal Ecology. London: Edward Arnold, 1978: 73-73.
- [5] Hägvar S. A review of Fennoscandian arthropods living on and in snow. European Journal of Entomology, 2010, 107(3): 281-298.
- [6] Aitchison C W. The effect of snow cover on small animals // Jones H G, Pomeroy J W, Walker D A, Hoham R W, eds. Snow Ecology: An Interdisciplinary Examination of Snow-Covered Ecosystems. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 229-265.
- [7] Fitch A. Winter insects of eastern New York. American Journal of Agriculture and Science, 1847, 5: 274-284.
- [8] Leinaas H P. Activity of Arthropoda in snow within a coniferous forest, with special reference to Collembola. Ecography, 1981, 4(2): 127-138.
- [9] Leinaas H P. Winter strategy of surface dwelling Collembola. Pedobiologia, 1983, 25(4): 235-240.
- [10] Zettel J. The significance of temperature and barometric pressure changes for the snow surface activity of *Isotoma hiemalis* (Collembola). Experientia, 1984, 40(12): 1369-1372.
- [11] Zettel J. Die Cyclomorphose von *Isotoma hiemalis* (Collembola): endogene Steuerung, phänologische und physiologische Aspekte. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und

- Geographie der Tiere, 1985, 112(3): 383-404.
- [12] Hågvar S. Long distance, directional migration on snow in a forest collembolan, *Hypogastrura socialis* (Uzel). Acta Zoologica Fennica, 1995, 196: 200-205.
- [13] Hågvar S. Navigation and behaviour of four Collembola species migrating on the snow surface. Pedobiologia, 2000, 44(3/4): 221-233.
- [14] Koponen S. The arthropod fauna on the snow surface in Northern Lapland. Oulanka Reports, 1983, 4: 58-61.
- [15] Viramo J. Invertebrates under the snow and in snow samples. Oulanka Reports, 1983, 4: 62-65.
- [16] Näsmark O. Winter activity under the snow in land-living invertebrates. Zoologisk Revy, 1964, 1: 5-15.
- [17] Aitchison C W. A sampling technique for active subnivean invertebrates in southern Manitoba. The Manitoba Entomologist, 1974, 8: 32-36.
- [18] Aitchison C W. Winter-active subnivean invertebrates in southern Canada. I. Collembola. Pedobiologia, 1979, 19(2): 113-120.
- [19] Vanin S, Turchetto M. Winter activity of spiders and pseudoscorpions in the South-Eastern Alps (Italy). Italian Journal of Zoology, 2007, 74(1): 31-38.
- [20] Hågvar S, Hågvar E B. Invertebrate activity under snow in a South-Norwegian spruce forest. Soil Organisms, 2011, 83(2): 187-209.
- [21] Brummer-Korvenkontio M, Brummer-Korvenkontio L. Springtails (Collembola) on and in snow. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica, 1980, 56: 91-94.
- [22] Fox A D, Stroud D A. Diurnal rhythms in a snow-surface springtail (*Isotoma violacea*, Collembola) and its predators in Eqaungmiut Nunaat, west Greenland. Pedobiologia, 1986, 29(6): 405-412.
- [23] Macnamara C. Popular and practical entomology: Further remarks on Collembola. The Canadian Entomologist, 1919, 51(11): 241-245.
- [24] Fjellberg A. Mire invertebrate fauna at Eidskog, Norway. II. Surface-active Collembola. Norwegian Journal of Entomology, 1976, 23(2): 181-183.
- [25] Mani M S. Ecology and Biogeography of High Altitude Insects. The Hague; Dr W. Junk N. V. Publishers, 1968: 1-527.
- [26] Strübing H. Schneeinsekten. Die Neue Brehm-Bücherei, Heft 220. Lutherstadt; A. Ziemsen Verlag Wittenberg, 1958.
- [27] Wise K A J. The Collembola of Antarctica. Pacific Insects Monograph, 1971, 25: 57-74.
- [28] Olynk J, Freitag R. Collections of spiders beneath snow. Canadian Field-Naturalist, 1977, 91(4): 401-402.
- [29] Merriam G, Wegner J, Caldwell D. Invertebrate activity under snow in deciduous woods. Ecography, 1983, 6(1): 89-94.
- [30] Schmidt P, Lockwood J A. Subnivean arthropod fauna of southeastern Wyoming; habitat and seasonal effects on population density. American Midland Naturalist, 1992, 127(1): 66-76.
- [31] Addington R N, Seastedt T R. Activity of soil microarthropods beneath snowpack in Alpine tundra and subalpine forest. Pedobiologia, 1999, 43(1): 47-53.
- [32] Koponen S. Spider fauna (Araneae) of Kevo area, northernmost Finland. Report from the Kevo Subarctic Research Station, 1977, 13: 48-62.
- [33] Coulson S J, Hodkinson I D, Webb N R, Harrison J A. Survival of terrestrial soil-dwelling arthropods on and in seawater: implications for trans-oceanic dispersal. Functional Ecology, 2002, 16(3): 353-356.
- [34] Coulson S J, Birkemoe T. Long-term cold tolerance in Arctic invertebrates; recovery after 4 years at below -20 °C. Canadian Journal of Zoology, 2000, 78(11): 2055-2058.
- [35] Moore P D. Biogeography: Springboards for springtails. Nature, 2002, 418(6896): 381-381.
- [36] Uchida H, Fujita K. Mass occurrence and diurnal activity of *Dicyrtomina rufescens* (Collembola: Dicyrtomidae) in winter. Science Reports Hirosaki University, 1968, 15: 36-48.
- [37] Holmquist A M. Studies in Arthropod hibernation. I. Ecological survey of hibernating species from forest environments of the Chicago region. Annals of the Entomological Society of America, 1926, 19(4): 395-428.
- [38] Østbye E. A spider which caught springtails in a web in winter time. Fauna, 1966, 19: 43-43.
- [39] Macnamara C. The food of Collembola. The Canadian Entomologist, 1924, 56(5): 99-105.
- [40] Frey, R. Beitrag zur Kenntnis der Arthropoden-Fauna im Winter. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica, 39, 1-45.
- [41] Janetschek H. Als Zoologe am Dach der Welt; Faunistisch-ökologisch-biozönotische Ergebnisse der 2. Expedition des Forschungsunternehmens Nepal Himalaya in den Khumbu Himal. Berichte des natur-medizinischen Vereines zu Innsbruck, 1990, (Supplement 6): 1-119.
- [42] Wolska H. Preliminary investigations on the thermic preferendum of some insects and spiders encountered in snow. Folia biologica, 1957, 5(3): 195-208.
- [43] Wojtusiak H. The temperature preferendum of winter insects of the genus *Boreus* (Panorpatae) and *Chionea* (Diptera). Bulletin International de l'Académie Polonaise des Sciences Mathématiques et Naturelles (B), 1950, 11: 123-143.
- [44] Bähler E. Die wirbellose, terrestrische Fauna der nivalen Region. Revue Suisse de Zoologie, 1910, 18(8): 761-915.
- [45] Kopeszki H. Zur Biologie zweier hochalpiner Collembolen-*Isotomurus palliceps* (Uzel, 1891) und *Isotoma saltans* (Nicolet, 1841). Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere, 1988, 115(4): 405-439.
- [46] Janetschek H. Über Wirbellosen-Faunationen in Hochlagen der Zillertaler Alpen. Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins (Innsbruck), 1993, 80: 121-165.
- [47] Agrell I. Zur Ökologie der Collembolen // Untersuchungen in Swedisch Lappland. Lund; entomologiska Sällskapet, 1941, (Supplement 3): 1-236.
- [48] Aitchison C W. Low temperature and preferred feeding by winter-active Collembola (Insecta, Apterygota). Pedobiologia, 1983, 25

- (1): 27-36.
- [49] Whittaker J B. Feeding of *Onychiurus subtenius* (Collembola) at snow melt in aspen litter in the Canadian Rocky Mountains. *Oikos*, 1981, 36(2): 203-206.
- [50] Knight C B. Seasonal and microstratal dietary research on *Tomocerus* (Collembola) in two forested ecosystems of eastern North Carolina. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 1976, 13(4): 595-610.
- [51] Zettel J, Zettel U, Egger B. Jumping technique and climbing behaviour of the collembolan *Ceratophysella sigillata* (Collembola; Hypogastruridae). *European Journal of Entomology*, 2000, 97(1): 41-45.
- [52] Bauer T, Völlenkle W. Hochfrequente Filmaufnahmen als Hilfsmittel bei der Analyse von Angriffs- und Fluchtverhalten in einer Räuber-Beute-Beziehung unter Bodentieren (Collembolenfang visuell jagender Carabiden). *Wissenschaftliche Film*, Wien, 1976, 17: 4-11.
- [53] Christian E. The jump of the springtails. *Naturwissenschaften*, 1978, 65(9): 495-496.
- [54] Christian E. Der Sprung der Collembolen. *Zoologische Jahrbücher Physiologie*, 1979, 83(4): 457-490.
- [55] Tahvonen E. Beobachtungen über Winterinsekten. *Annales Entomologici Fennici*, 1943, 8(3/4): 203-214.
- [56] Block W, Zettel J. Cold hardiness of some alpine Collembola. *Ecological Entomology*, 1980, 5(1): 1-9.
- [57] Eisenbeis G, Meyer E. Some ultrastructural features of glacier Collembola, *Isotoma* 'Sp. G' and *Isotomurus Palliceps* (Uzel, 1891) from the Tyrolean central Alps, Second International Seminar on Apterygota. Siena: University of Siena, 1986: 257-272.
- [58] Schaller F. *Isotoma saltans* und *Cryptopygus antarcticus*, Lebenskünstler unter Extrembedingungen (Collembola: Isotomidae). *Entomologia Generalis*, 1992, 17(3): 161-167.
- [59] Hoham R W, Duval B. Microbial ecology of snow and freshwater ice with emphasis on snow algae // *Snow Ecology: An Interdisciplinary Examination of Snow-covered Ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 168-228.
- [60] Salt R W. The influence of food on cold hardiness of insects. *The Canadian Entomologist*, 1953, 85(7): 261-269.
- [61] Joosse E N G, Testerink G J. The role of food in the population dynamics of *Orchesella cincta* (Linné) (Collembola). *Oecologia*, 1977, 29(3): 189-204.
- [62] Zettel J, Zettel U, Suter C, Streich S, Egger B. Winter feeding behaviour of *Ceratophysella sigillata* (Collembola; Hypogastruridae) and the significance of eversible vesicles for resource utilisation; Proceedings of the Xth international Colloquium on Apterygota, České Budějovice 2000; Apterygota at the Beginning of the Third Millennium. *Pedobiologia*, 2002, 46(3/4): 404-413.
- [63] Aitchison C W. The ecology of winter-active collembolans and spiders. *Aquilo Serie Zoologica*, 1989, 24: 83-89.
- [64] Hoham R W, Laursen A E, Clive S O, Duval B. Snow algae and other microbes in several alpine areas in New England // *Proceedings of the Fiftieth Annual Eastern Snow Conference*. Québec City, Québec, 1993: 165-173.
- [65] Polenec A. Winterspinnen aus Mala Hrastrnica. *Loški Razgledi*, 1962, 9: 66-70.
- [66] Buchar J. A winter trip among spiders. *Czech Ziva*, 1968, 16: 24-25.
- [67] Hägvar S. Ecological studies on a winter-active spider *Bolyphantes index* (Thorell) (Araneida, Linyphiidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, 1973, 20(3): 309-314.
- [68] Schaefer M. Winter ecology of spiders (Araneida). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 1977, 83(1/4): 113-134.
- [69] Aitchison C W. Low temperature feeding by winter-active spiders. *Journal of Arachnology*, 1984, 12(3): 297-305.
- [70] Cannon R J C, Block W, Collett G D. Loss of supercooling ability in *Cryptopygus antarcticus* (Collembola: Isotomidae) associated with water uptake. *Cryo-Letters*, 1985, 6(2): 73-80.
- [71] Denlinger D L, Lee R E Jr. *Low Temperature Biology of Insects*. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 6-6.
- [72] Hawes T C, Bale J S. Plasticity in arthropod cryotypes. *Journal of Experimental Biology*, 2007, 210(15): 2585-2592.
- [73] Block W. Ecological and physiological studies of terrestrial arthropods in the Ross Dependency 1984- 85. *British Antarctic Survey Bulletin*, 1985, 68: 115-122.
- [74] Sinclair B J, Terblanche J S, Scott M B, Blatch G L, Jaco Klok C, Chown S L. Environmental physiology of three species of Collembola at Cape Hallett, north Victoria Land, Antarctica. *Journal of Insect Physiology*, 2006, 52(1): 29-50.
- [75] Block W, Worland M R. Experimental studies of ice nucleation in an Antarctic springtail (Collembola, Isotomidae). *Cryobiology*, 2001, 42(3): 170-181.
- [76] Bale J S. Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2002, 357(1423): 849-862.
- [77] Zachariassen K E. Physiology of cold tolerance in insects. *Physiological Reviews*, 1985, 65(4): 799-832.
- [78] Cannon R J C, Block W. Cold tolerance of microarthropods. *Biological Reviews*, 1988, 63(1): 23-77.
- [79] Zachariassen K E. The water relations of overwintering insects // *Insects at Low Temperature*. London: Chapman and Hall, 1991: 47-63.
- [80] Duman J G. Antifreeze and ice nucleator proteins in terrestrial arthropods. *Annual Review of Physiology*, 2001, 63(1): 327-357.
- [81] Duman J G, Bennett V, Sformo T, Hochstrasser R, Barnes B M. Antifreeze proteins in Alaskan insects and spiders. *Journal of Insect Physiology*, 2004, 50(4): 259-266.
- [82] Poinsothlaguer N, Barra J A. Experimental and ultrastructural data on freezing resistance of *Folsomides angularis* (Insecta, Collembola). *Pedobiologia*, 1983, 25(5): 357-363.
- [83] Bale J S, Worland M R, Block W. Effects of summer frost

- exposures on the cold tolerance strategy of a sub-Antarctic beetle. *Journal of Insect Physiology*, 2001, 47(10): 1161-1167.
- [84] Holmstrup M, Hedlund K, Boriss H. Drought acclimation and lipid composition in *Folsomia candida*: implications for cold shock, heat shock and acute desiccation stress. *Journal of Insect Physiology*, 2002, 48(10): 961-970.
- [85] Worland M R. The relationship between water content and cold tolerance in the arctic collembolan *Onychiurus arcticus* (Collembola: Onychiuridae). *European Journal of Entomology*, 1996, 93(3): 341-348.
- [86] Worland M R, Grubor-Lajsic G, Montiel P O. Partial desiccation induced by sub-zero temperatures as a component of the survival strategy of the Arctic collembolan *Onychiurus arcticus* (Tullberg). *Journal of Insect Physiology*, 1998, 44(3/4): 211-219.
- [87] Holmstrup M, Sømme L. Dehydration and cold hardiness in the Arctic collembolan *Onychiurus arcticus* Tullberg 1876. *Journal of Comparative Physiology B*, 1998, 168(3): 197-203.
- [88] Worland M R, Block W. Desiccation stress at sub-zero temperatures in polar terrestrial arthropods. *Journal of Insect Physiology*, 2003, 49(3): 193-203.
- [89] Montiel P O. Profiles of soluble carbohydrates and their adaptive role in maritime Antarctic terrestrial arthropods. *Polar Biology*, 1998, 19(4): 250-256.
- [90] Duman J G. Change in overwintering mechanism of the Cucujid beetle, *Cucujus clavipes*. *Journal of Insect Physiology*, 1984, 30(3): 235-239.
- [91] Kukal O, Duman J G. Switch in the overwintering strategy of two insect species and latitudinal differences in cold hardiness. *Canadian Journal of Zoology*, 1989, 67(4): 825-827.
- [92] Salt R W. Delayed inoculative freezing of insects. *The Canadian Entomologist*, 1963, 95(11): 1190-1202.
- [93] Holmstrup M, Bayley M, Ramløv H. Supercool or dehydrate? An experimental analysis of overwintering strategies in small permeable arctic invertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(8): 5716-5720.
- [94] Sørensen J G, Holmstrup M. Cryoprotective dehydration is widespread in Arctic springtails. *Journal of Insect Physiology*, 2011, 57(8): 1147-1153.
- [95] Zettel U, Zettel J. Seasonal and reproductional polymorphism in *Ceratophysella sigillata* (Uzel) (Collembola, Hypogastruridae). *Acta Zoologica Fennica*, 1994, 195: 154-156.
- [96] Leinaas H P. Cyclomorphosis in the furca of the winter active Collembola *Hypogastrura socialis* (Uzel). *Insect Systematics & Evolution*, 1981, 12(1): 35-38.
- [97] Leinaas H P. *Isotoma blekeni* n. sp. (Collembola: Isotomidae) from coniferous forest in Norway. Ecological segregation of related, coexisting species. *Revue D'ecologie et de Biologie du Sol*, 1980, 17(2): 281-289.
- [98] Leinaas H P. Anal sacks-an unknown organ in *Poduromorpha* (Collembola). *Zoologica Scripta*, 1988, 17(3): 277-284.
- [99] Coulianos C C, Johnels A G. Note on the subnivean environment of small mammals. *Arkiv för Zoologi*, 1962, 2(15): 363-370.
- [100] Pruitt W O. Some ecological aspects of snow // *Ecology of the Subarctic Regions*. Paris: United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, 1970: 83-99.
- [101] Aitchison C W. Spiders active under snow in southern Canada. *Symposia of the Zoological Society of London*, 1978, 42: 139-148.
- [102] Ceiger R. *The Climate Near the Ground*. Cambridge: Harvard University Press, 1965: 611-611.
- [103] Andreev A V, Krechmar A V. Radiotelemetric study of microclimate in snow burrows of Hazel Grouse, *Tetrastes bonasia sibiricus*. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1976, 55: 113-114.
- [104] Korhonen K. Microclimate in the snow burrows of *willow grouse* (*Lagopus lagopus*), *Annales Zoologici Fennici*, 1980, 17(1): 5-9.
- [105] Novikov G. Observations on insects on the snow at the arctic Circle. *Priroda*, 1940, 3: 78-78.
- [106] Walker D A, Billings W D, De Molenaar J G. Snow-vegetation interactions in tundra environments // *Snow Ecology: An Interdisciplinary Examination of Snow-Covered Ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 266-324.
- [107] MacKinney A L. Effects of forest litter on soil temperature and soil freezing in autumn and winter. *Ecology*, 1929, 10(3): 312-321.
- [108] Aitchison C W. Review of winter trophic relations of soricine shrews. *Mammal Review*, 1987, 17(1): 1-24.
- [109] Evernden L N, Fuller W A. Light alteration caused by snow and its importance to subnivean rodents. *Canadian Journal of Zoology*, 1972, 50(7): 1023-1032.
- [110] Richardson S G, Salisbury F B. Plant responses to the light penetrating snow. *Ecology*, 1977, 58(5): 1152-1158.
- [111] Bu Y, Gao Y, Luan Y X, Yin W Y. Progress on the systematic study of basal Hexapoda. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2012, 24(2): 130-138.

参考文献:

- [111] 卜云, 高艳, 栾云霞, 尹文英. 低等六足动物系统学研究进展. *生命科学*, 2012, 24(2): 130-138.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.34, No.8 Apr., 2014 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Growth rates of marine planktonic ciliates; a review ZHANG Wuchang, LI Haibo, FENG Meiping, et al (1897)
- Research status and prospects on functions of urban forests in regulating the air particulate matter
..... WANG Xiaolei, WANG Cheng (1910)
- A review of snow-living Collembola ZHANG Bing, NI Zhen, CHANG Liang, et al (1922)

Autecology & Fundamentals

- Photosynthetic responses to changes in CO₂ concentration and soil moisture in leaves of *Securinega suffruticosa* from shell ridge
islands in the Yellow River Delta, China ZHANG Shuyong, XIA Jiangbao, ZHANG Guangcan, et al (1937)
- Quantities and spectral characteristics of DOM released from leaf and litterfall in *Castanopsis carlesii* forest and *Cunninghamia
lanceolata* plantation KANG Genli, YANG Yusheng, SI Youtao, et al (1946)
- Seasonal dynamics of leaf area index using different methods in the Korean pine plantation
..... WANG Baoqi, LIU Zhili, QI Yujiao, et al (1956)
- Influence of environmental changes on stoichiometric traits of nitrogen and phosphorus for *Larix gmelinii* trees
..... PING Chuan, WANG Chuankuan, et al (1965)
- Soil water in deep layers under different land use patterns on the Loess Tableland ... CHENG Liping, LIU Wenzhao, LI Zhi (1975)
- Water parameters of the branch of *Larrea tridentata* under different soil drought stress
..... ZHANG Xiangning, SUN Xiangyang, WANG Baoping, et al (1984)
- Effects of shading treatments on photosynthetic characteristics of *Juniperus sabina* Ant. seedlings
..... ZHAO Shun, HUANG Qiuxian, LI Yuling, et al (1994)
- Root distribution in typical sites of Lijiang ecotone and their relationship to soil properties
..... LI Qingshan, WANG Dongmei, XIN Zhongbao, et al (2003)
- The survival and above/below ground growth of *Haloxylon ammodendron* seedling
..... TIAN Yuan, TASHPOLAT · Tiyp, LI Yan, et al (2012)
- Effects of simulated acid rain on the physiological and ecological characteristics of *Rhododendron hybridum*
..... TAO Qiaojing, FU Tao, XIANG Xina, et al (2020)
- Karst cave bacterial calcium carbonate precipitation: the Shijiangjun Cave in Guizhou, China
..... JIANG Jianjian, LIU Ziqi, HE Qiufang, et al (2028)
- Migration of the 7th generation of brown planthopper in northeastern Guangxi Zhuang Autonomous Region, and analysis of source
areas QI Huihui, ZHANG Yunhui, JIANG Chunxian, et al (2039)

Population, Community and Ecosystem

- The dynamics and determinants of population size and spatial distribution of Common Cranes wintering in Poyang Lake
..... SHAN Jihong, MA Jianzhang, LI Yankuo, et al (2050)
- Effects of snow pack on wintertime soil nitrogen transformation in two subalpine forests of western Sichuan
..... YIN Rui, XU Zhengfeng, WU Fuzhong, et al (2061)
- Numerical classification, ordination and species diversity along elevation gradients of the forest community in Xiaolinling
..... CHEN Yun, WANG Hailiang, HAN Junwang, et al (2068)
- Phytoplankton community structures revealed by pigment signatures in Norwegian and Greenland Seas in summer 2012
..... WANG Xiaoying, ZHANG Fang, LI Juanying, et al (2076)
- Analysis of differences in insect communities at different altitudes in *Zanthoxylum bungeanum* gardens, Yunnan, China
..... GAO Xin, ZHANG Limin, ZHANG Xiaoming, et al (2085)
- The bacterial community changes after papermaking wastewater treatment with artificial wetland
..... GUO Jianguo, ZHAO Longhao, XU Dan, et al (2095)

- Ecological water requirement estimation of the rump lake in an extreme arid region of East Juyanhai
..... ZHANG Hua, ZHANG Lan, ZHAO Chuanyan (2102)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Spatial distribution patterns of species richness and hotspots of protected plants in Qinling Mountain
..... ZHANG Yinbo, GUO Liulin, WANG Wei, et al (2109)
- Impacts of solar radiation on net ecosystem carbon exchange in a mixed plantation in the Xiaolangdi Area
..... LIU Jia, TONG Xiaojuan, ZHANG Jinsong, et al (2118)
- Carbon density and distribution of *Pinus tabulaeformis* plantation ecosystem in Hilly Loess Plateau
..... YANG Yujiao, CHEN Yunming, CAO Yang (2128)
- Dynamics of carbon storage at different aged *Koelreuteria paniclata* tree in Xiangtan Mn mining wasteland
..... TIAN Dalun, Li Xionghua, LUO Zhaozhui, et al (2137)

Resource and Industrial Ecology

- Contamination status of Pb and Cd and health risk assessment on vegetables in a mining area in southern Hunan
..... WU Yanming, LV Gaoming, ZHOU Hang, on storage at different age (2146)

Urban, Rural and Social Ecology

- Life cycle assessment and environmental & economic benefits research of important building external insulation materials in Beijing ...
..... ZHU Lianbin, KONG Xiangrong, WU Xian (2155)
- Effects of urban imperious surface on the habitat and ecophysiology characteristics of *Ginkgo biloba*
..... SONG Yingshi, LI Feng, WANG Xiaoke, et al (2164)

《生态学报》2014 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 杨永兴

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 34 卷 第 8 期 (2014 年 4 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 34 No. 8 (April, 2014)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010) 62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail: journal@ cspg.net	Distributed by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010) 64034563 E-mail: journal@ cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add: P.O.Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元

