

DOI: 10.5846/stxb201905130976

乔志宏, 侯宏宇, 高梅香, 卢廷玉. 短时暴雨对小兴安岭凉水阔叶红松林地表甲虫群落的影响. 生态学报, 2020, 40(14): 4994-5007.

Qiao Z H, Hou H Y, Gao M X, Lu T Y. Effects of short-term rainstorm on ground-dwelling beetle community in a Korean pine forest in Liangshui Nature Reserve, northeast China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(14): 4994-5007.

短时暴雨对小兴安岭凉水阔叶红松林地表甲虫群落的影响

乔志宏^{1,2}, 侯宏宇^{1,2}, 高梅香^{2,3,*}, 卢廷玉^{1,2}

1 哈尔滨师范大学地理科学学院, 哈尔滨 150025

2 黑龙江省普通高等学校地理环境遥感监测重点实验室, 哈尔滨 150025

3 宁波大学地理系, 宁波 315211

摘要: 全球变化背景下, 气候变化引起的降水异常变化对诸多生态过程和功能均有重要影响, 但目前关于极端降水事件对土壤动物群落组成及多样性的影响研究非常有限。2018 年 7 月 24—25 日, 凉水自然保护区发生以大到暴雨为主的连续降雨, 日降雨量达到 50—100 mm, 造成较严重的破坏, 属于极端降水事件(短时暴雨)级别。在凉水国家级自然保护区阔叶红松林内, 分别于暴雨发生前期(7 月 19 日—24 日)、暴雨结束初期(7 月 29 日—8 月 3 日)和后期(8 月 4 日—8 月 14 日), 采用陷阱法捕获地表甲虫, 阐明短时暴雨对地表甲虫群落组成及多样性的影响。结果表明: 此次实验共捕获 650 只、35 种, 地表甲虫群落、步甲科和隐翅虫科的个体数量在暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期并没有显著差异, 说明短时暴雨对上述群落个体数量没有显著影响, 而葬甲科的个体数量在暴雨结束初期显著少于暴雨发生前期和暴雨结束后期。因土壤动物群落不同类群生活习性不同, 短时暴雨对地表甲虫群落不同类群与优势种的影响各不相同。例如: 优势种 *Pterostichus maoershanensis*、*Pterostichus adstrictus* 和 *Aulonocarabus canaliculatus* 暴雨结束初期的个体数量均显著少于暴雨发生前期的个体数量, 优势种 *P. maoershanensis* 暴雨结束后期的个体数量极显著少于暴雨结束初期和暴雨发生前期, 优势种 *Nicrophorus tenuipes* 暴雨结束初期的个体数量极显著少于暴雨发生前期。地表甲虫群落和步甲科在暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的多样性指数(H')和优势度指数(D)呈逐渐减少的趋势, 步甲科暴雨结束后期的多样性指数(H')、优势度指数(D)和均匀度指数(J)均显著少于暴雨发生前期($P < 0.05$)。地表甲虫群落在暴雨结束初期和后期的 beta 多样性均显著高于暴雨发生前期, 说明地表甲虫群落在暴雨结束初期和后期存在较高的群落物种替换, 即暴雨导致地表甲虫群落较大的物种组成差异。本文表明, 短时暴雨对小兴安岭凉水阔叶红松林的地表甲虫群落物种组成和多样性产生一定的影响, 对群落不同类群及优势物种产生不同的影响, 并导致地表甲虫群落在暴雨后较大的物种替换。

关键词: 极端降水事件; 步甲科; 隐翅虫科; 葬甲科; 群落结构; 阔叶红松林

Effects of short-term rainstorm on ground-dwelling beetle community in a Korean pine forest in Liangshui Nature Reserve, northeast China

QIAO Zhihong^{1,2}, HOU Hongyu^{1,2}, GAO Meixiang^{2,3,*}, LU Tingyu^{1,2}

1 College of Geographical Sciences, Harbin Normal University, Harbin 150025, China

2 Key Laboratory of Remote Sensing Monitoring of Geographic Environment, College of Heilongjiang Province, Harbin Normal University, Harbin 150025, China

3 Department of geography, Ningbo University, Ningbo 315211, China

Abstract: Under the background of global change, the precipitation anomaly caused by climate change has an important

基金项目: 国家自然科学基金项目(41471037, 41101049, 41430857)

收稿日期: 2019-05-13; 网络出版日期: 2020-04-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gmx102@hotmail.com

impact on many ecological processes and functions. However, the current studies about the influence of extreme precipitation events on the composition and diversity of soil animal communities are extremely limited. From July 24 to 25, 2018, Liangshui National Nature Reserve experienced continuous rainfall characterized by heavy rain which was classified as extreme precipitation event (short-term rainstorm), with daily rainfall reaching 50—100 mm and causing relatively serious damage. In this study, ground-dwelling beetles were captured by trap method in the prestorm (July 19—24), early stage (July 29—August 3) and late stage of the end of flooding (August 4—14) of Liangshui broad-leaved Korean pine forest in the study area. We aim to clarify the impact of short-term rainstorm on the composition and diversity of ground-dwelling beetle community. The results showed that 650 individuals belonging to 35 species of ground beetle community were captured in the experiment. There was no significant difference in the number of individuals of ground-dwelling beetle community, carabidae and staphylinidae in the prestorm, early stage and late stage of the end of flooding. It indicated that short-term rainstorm had no significant effect on the number of individuals in the above communities, while the number of individuals of silphidae in the early stage of the end of flooding was significantly less than that in the prestorm and late stage of the end of flooding. Due to the different living habits of different groups of soil animal community, the effects of short rainstorm on different groups and dominant species of ground-dwelling beetle community are different. For example, the number of individuals of dominant species *Pterostichus maoershanensis*, *Pterostichus adstrictus* and *Aulonocarus canaliculatus* in the early stage of the end of flooding was significantly less than that of individuals in the prestorm ($P < 0.05$). The number of individuals of dominant species *P. maoershanensis* in the late stage of the end of flooding was significantly less than that in the early stage of the end of flooding and prestorm ($P < 0.01$). The number of individuals of dominant species *Nicrophorus tenuipes* in the early stage of the end of flooding was significantly less than that in the prestorm ($P < 0.001$). The diversity of species (H') and dominance index (D) of the ground-dwelling beetle community and Carabidae decreased gradually in the prestorm, early stage, and late stage of the end of flooding, and H' , D and J in the late stage of the end of flooding were significantly less than those in the prestorm ($P < 0.05$). The beta diversity of ground-dwelling beetle community in the early stage and late stage of the end of flooding was significantly higher than that in the prestorm, which presented that there was a high turnover or replacement of species in ground-dwelling beetles community in the early stage and late stage of the end of flooding, that is, the rainstorm caused a large difference in species composition of ground-dwelling beetle community. In conclusion, the short-term rainstorm had a certain effect on species composition and diversity of ground-dwelling beetle community in Liangshui broad-leaved Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, and had different effects on different groups and dominant species of community, leading to larger species turnover of ground-dwelling beetle community after the rainstorm.

Key Words: extreme precipitation events; carabidae; staphylinidae; silphidae; community structure; Korean pine forest

全球变化背景下极端气候事件(如极端降水和干旱)频发,降水的异常变化对陆地生态系统结构、功能和生物多样性产生深远影响^[1-2]。阐明全球变化对土壤动物群落的影响有利于加强气候变化对陆地生态系统结构和功能影响的理解和认识,为保护生物多样性和维持生态系统功能稳定研究提供指导。极端降水事件对地上生态系统中植物的生理、生态影响已经开展了较多研究^[3-7],而对地下生态系统中土壤动物的群落组成、多样性的影响研究还很薄弱^[8-9]。地表甲虫是土壤动物的重要组成部分,其类群丰富、数量较多、活动能力较强且分布广泛,是揭示群落格局与过程的理想实验对象^[10-11]。地表甲虫对环境有很强的依赖性,对外界环境变化响应敏感^[12],因此其物种的组成和数量变化可以作为监测环境变化的重要指标^[13]。目前,国外研究发现极端降水事件导致的降水异常变化将直接影响土壤动物群落数量和生物多样性^[14]。但极端降水事件对土壤动物群落的影响因类群、地域、季节及其生境条件而异^[15-17]。因不同类群的土壤动物生活习性不同,所处生境条件不同,因此对极端降水事件的响应不同。极端降水事件通过改变土壤湿度及土壤资源有效性进而影

响土壤动物的密度与活性,可促进跳虫的取食与生长,增加螨类的数量和多样性,但部分类群因对降雨变化的响应较其他类群敏感^[18],因此极端降水事件对螨类和跳虫的影响存在明显差异^[19-20];地表甲虫对极端降水事件具较低的群落抵抗力,在暴雨后物种数量和多样性明显减少,且群落物种周转率达到最高值^[21],在极端降水事件对蚂蚁群落的影响研究中也发现相似的结果^[22]。

极端气候事件最常见的一种描述,是以气候变量的统计分布为基础,将特定区域在一段时间内某一气候变量(如降水、温度)频次分布<10%的部分定义为极端气候事件^[23],即在统计学意义上认为是不易发生的事件。中国气象局基于逐日资料对极端降水事件定义的绝对阈值为日降水量 ≥ 50 mm。2018年7月底,黑龙江省小兴安岭凉水国家级自然保护区经历一次极端降水事件;此次短时暴雨日降雨量为50—80 mm,进而引发保护区内较为严重的洪水和地质灾害等次生灾害,导致大量原始森林树木倒伐以及野生动物的栖息环境破坏,是研究区少见的极端降水事件(<https://yichun.dbw.cn/system/2018/07/27/058041913.shtml>)。

为了阐明极端降水事件对土壤动物群落的影响,本研究在凉水国家级自然保护区阔叶红松林内,以地表甲虫为实验对象开展研究。步甲科、隐翅虫科和葬甲科,是研究区地表甲虫的重要组成部分,在维持生物多样性和生态系统平衡方面具有重要作用^[24]。本研究分别在暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期对上述地表甲虫群落进行调查,旨在解决以下科学问题:(1)暴雨是否显著影响地表甲虫群落的个体数量和物种数量;(2)暴雨对地表甲虫群落主要类群及优势种的影响是否具有差异性;(3)暴雨是否显著改变地表甲虫群落物种组成结构;(4)暴雨对地表甲虫群落生物多样性的影响。该研究将有助于阐明极端降水事件如何影响土壤动物群落结构及其生态系统功能,有助于加深全球变化对土壤生态系统结构与功能作用影响的认识,为生物多样性保护和管理提供理论依据和数据支撑。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区为黑龙江省凉水国家级自然保护区(47°10'50"N,128°53'20"E),该区地处小兴安岭南坡达里带岭支脉东坡,位于伊春市南部带岭区。研究区海拔高度为280—707 m,地貌类型为典型的低山丘陵。本区位于北半球中纬度大陆东岸,为明显的温带大陆性季风气候,夏季温热多雨,冬季严寒干燥,年均温-0.3℃左右,地带性土壤为暗棕壤。境内森林密布,覆盖率达96%。地带性植被以红松(*Pinus koraiensis*)为主,伴生的阔叶林树种有青楷槭(*Acer tegmentosum*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)等;针叶林树种有臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)等;灌木有刺五加(*Acanthopanax senticosus*)、毛榛子(*Corylus mandshurica*)、东北山梅花(*Philadelphus schrenkii*)等^[25]。

研究区全年降水量为661 mm,降水期全年为130 d左右,降水多集中在7、8、9三个月份,其降水量可达全年降水量的一半以上,7至8月份降水量偏大,一般在160.5—174.8 mm;1—2月降水量偏少,一般在44—46 mm(<http://www.ycdlq.gov.cn/zjdl/dlqh/2015/07/76120.html>)。2018年夏季北方地区受第10号台风“安比”减弱后的残留环流影响,7月24日黑龙江省中、东部出现连续降雨事件,以大到暴雨为主,在暴雨发生前发布暴雨橙色预警信号;在25日下午研究区降雨量达到50 mm以上,导致该区域内河流域全线告急,进一步诱发中小河流洪水、山洪及泥石流、滑坡、崩塌等地质灾害;达到中国气象局基于逐日资料的日降水量对极端降水的绝对阈值,已属于极端降水事件。由于该次极端降水事件持续事件相对较短,后将该次极端降水事件也称为短时暴雨。

1.2 样地设置与野外取样方法

本研究在黑龙江省凉水阔叶红松林开展,阔叶红松林结构复杂、组成独特、生物多样性丰富,是东北典型的温带针阔叶混交林地带性顶极植被,也是北温带生物多样性最高的森林类型^[25]。实验样地为2005年在凉水建立的东北典型阔叶红松林固定监测样地^[26],关于该样地的地形、植被群落组成参考文献^[27-28]。在实验样地内随机选取3个20 m×20 m的样地,彼此至少间隔50 m以上,以4 m为间隔将每个样地划分为25个4 m

×4 m 的单元格。于暴雨发生前期(7 月 19 日—24 日,采样期共计 6 d)、暴雨结束初期(7 月 29 日—8 月 3 日,采样期共计 6 d)和暴雨结束后期(8 月 4 日—8 月 14 日,在暴雨结束初期后的采样期共计 11 d),使用陷阱法在样地内用五点取样法采集地表甲虫,每个采样点随机设置 3 个重复陷阱,每个重复彼此相距 20 cm 左右,每次调查共收集 45 个陷阱样品(5 采样点×3 重复×3 个样地)。布置陷阱时,先用内径约 7 cm 的土钻挖一个土坑,将高 14 cm、瓶口内径 7 cm、瓶底外径 5 cm 的塑料杯置于坑内,杯口与地面齐平,将杯子周围的凋落物填回原地,内置约占诱捕杯容积 2/3 的饱和 NaCl 溶液,同时在杯口上部距离地面约 5—10 cm 处支起一个透明餐盒作为防护,陷阱放置野外,调查期间均在 14:00—16:00 进行逐日采样。室内将样品放置于饱和 NaCl 溶液内,采用手捡法分拣地表甲虫,参照《原色中国东北土壤甲虫图鉴:步行虫类》^[29]、《原色中国东北土壤甲虫图鉴:隐翅虫类,拟步甲类》^[30]、《中国东北的葬甲科研究》^[31]、《中国土壤动物检索图鉴》^[32] 等将地表甲虫鉴定到种,将成虫与幼虫分别计数,本文仅将成虫用于后续处理分析。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 地表甲虫群落基本特征

以每个采样点获取的数据作为一个样本,暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的数据分别作为 3 个群落,计算地表甲虫的个体数量、物种数量、标准差、变异系数,划分多度等级和绘制稀释度曲线。变异系数用来说明暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期地表甲虫群落的变异程度,变异系数(CV) = 标准差/平均值,当 CV < 0.1 时为弱变异,0.1 ≤ CV ≤ 1 时为中等变异,CV > 1 时为强变异^[33]。按照个体数量占总捕获量的百分比来划分多度等级,>10% 为优势种(科)、1%—10% 为常见种(科)、0.1%—1% 为稀有种(科)、<0.1% 为极稀有种(科)^[34-35]。基于采样点的稀释度曲线检验物种-强度的调查关系^[36]。使用 Shapiro—Wilk 检验方法对地表甲虫群落个体数量和物种数量进行正态分布检验,对不符合正态分布的数据进行 $\ln(x+1)$ 转换,使其符合或近似符合正态分布。利用单因素方差分析(Oneway—ANOVA)和多重比较(Tukey HSD 方法)来比较暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的地表甲虫群落个体数量和物种数量等数据间的差异显著性。

在 Microsoft Excel 2010 中对原始数据进行基本分析和预处理。由于步甲科、隐翅虫科和葬甲科是研究区地表甲虫的重要组成部分,本文分别计算地表甲虫群落(即捕获的所有甲虫)、步甲科、隐翅虫科和葬甲科的个体数量、物种数量、标准差、变异系数和多度等级。在 R3.5.1 软件中,在 vegan 软件包中,使用 aov 函数进行正态分布检验与单因素方差分析,使用 specaccum 函数绘制基于采样点的稀释度曲线,使用 Multcomp 软件包中的 glht 函数进行多重比较分析。

1.3.2 多样性指数

物种多样性是群落生物组成结构的重要指标,是用来判断群落或生态系统的稳定性指标^[37],可反映群落内物种的多少和生态系统食物网络的复杂程度^[38]。选择以下指数来分析地表甲虫群落多样性特征:

Shannon-wiener 多样性指数:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \quad (1)$$

Simpson 优势度指数:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (2)$$

Pielou 均匀度指数:

$$J = \frac{H'}{\ln S} \quad (3)$$

式中, S 为地表甲虫群落中的所有物种数, P_i 为地表甲虫群落中第 i 物种个体数占总个体数的比例。使用 R3.5.1 软件中的 vegan 软件包的 diversity 函数计算物种多样性指数,并通过单因素方差分析比较地表甲虫群落暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期物种多样性指数间的差异显著性。

1.3.3 Beta 多样性

Beta 多样性是不同时空尺度群落间物种组成的差异^[39-41],也被称为物种周转率,用来反映群落间物种组成的变化^[39,42-44],是理解生态系统功能、对生物多样性保护和实施生态系统管理的一个重要指标^[45-46]。Andres Baselga 于 2010 年提出的 BAS 法^[47](总体 beta 多样性分解为物种周转和嵌套部分)来分解 beta 多样性,本文使用 BAS 法来分析与解释暴雨发生前后地表甲虫群落的 beta 多样性及其两个不同组分代表的生态学意义。

随着 beta 多样性研究的逐渐深入,加性分配法和相似性(或相异性)指数等多种 beta 多样性测定方法被提出^[48-50]。在这些方法中,相似性与相异性指数最为常用,并被广泛用来测定群落物种组成在时间和空间维度上的变化,这些指数中 Jaccard 和 Sørensen 指数应用最广^[51]。本文基于 Sørensen 非相似性指数计算 beta 多样性(β_{SOR}),进而将其分为空间物种转换或替换(spatial species turnover or replacement)(β_{SIM})和物种集群镶嵌或嵌套(nestedness of species assemblages)(β_{SNE})。空间物种转换指的是一些物种被其他物种替换,该现象是环境排序或空间及历史限制的后果。与此相反,物种集群镶嵌反映了物种缺失的非随机性过程^[52];这里的物种缺失指的是一些物种在一些研究地点没有出现,并非指物种灭绝或分化的扩散能力^[53]等潜在的机制过程。空间物种转换和物种集群镶嵌作为 beta 多样性的两种完全不同的生态过程,其分别对应的物种替换和物种缺失是两个相对立的过程,而这两种格局及组合可能由不同机制调控。计算公式如下:

$$\beta_{\text{SOR}} = \frac{\left[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[\sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{2 \left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[\sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]} \quad (4)$$

$$\beta_{\text{SIM}} = \frac{\left[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{\left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]} \quad (5)$$

$$\beta_{\text{SNE}} = \beta_{\text{SOR}} - \beta_{\text{SIM}} = \frac{\left[\sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right] - \left[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{2 \left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[\sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]} \times \frac{\left[\sum_i S_i - S_T \right]}{\left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]} \quad (6)$$

式中, S_i 为样点 i 的全部物种数, S_T 为全部调查样点的全部物种数, b_{ij} 和 b_{ji} 分别为群落 i 和群落 j 各自所特有的物种数。 β_{SOR} 为群落 Sørensen 非相似性, β_{SIM} 为群落 Sørensen 非相似性的空间物种转换部分(即 Simpson 非相似性), β_{SNE} 为群落 Sørensen 非相似性的物种集群镶嵌部分。由于空间物种转换和物种集群镶嵌是两个分离的可加部分,所以全部 beta 多样性表达式为 $\beta_{\text{SOR}} = \beta_{\text{SIM}} + \beta_{\text{SNE}}$ ^[54]。

采用 PERMDISP2 方法^[55]计算凉水阔叶红松林地表甲虫(包括地表甲虫群落、步甲科、隐翅虫科和葬甲科)的 beta 多样性,在 R3.5.1 软件平台,使用 vegan 软件包中的 *betadisper* 函数计算 beta 多样性。使用置换检验分别评估地表甲虫群落暴雨前期、暴雨结束初期和后期 beta 多样性的差异显著性,使用 vegan 软件包中 *permutest* 函数进行检验(置换 999 次)。

2 结果

2.1 暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的地表甲虫群落物种组成特征

本次调查共捕获地表甲虫 628 只、35 种,暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期分别捕获地表甲虫 237、196、195 只和 19、23 和 18 种。暴雨发生前期的优势科为步甲科、隐翅虫科和葬甲科;暴雨结束初期的优势科为步甲科;暴雨结束后期的优势科为步甲科和葬甲科(表 1)。地表甲虫群落的物种数量和个体数量在暴雨发

生前期、暴雨结束初期和后期均表现为中等变异性。从暴雨发生前期、到暴雨结束初期和后期,地表甲虫群落个体数量逐渐减少,但三个时期的个体数量间无显著差异;暴雨结束后期的物种数量极显著少于暴雨发生前期($P<0.01$),显著少于暴雨结束初期($P<0.05$),而暴雨发生前期与暴雨结束初期的物种数量无显著差异(图 1)。

暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期,地表甲虫群落优势物种的数量(及其占其取样期间全部物种数量的比例)分别是 3(15.7%)、2(8.6%)、4(22.2%),常见种物种的数量分别为 10(52.6%)、16(69.5%)、11(61.1%),稀有种物种的数量分别为 6(31.5%)、5(21.7%)、3(16.6%),3 个时期常见种所占比例均较大。暴雨发生前期的优势种为步甲科的 *P.maoershanensis*、*A.canaliculatus* 和葬甲科的 *N.tenuipes*,暴雨结束初期的优势种为步甲科的 *P.rasilis* 和 *P.sulcitaris*,暴雨结束后期的优势种为步甲科的 *P.adstrictus*、*P.rasilis*、*A.canaliculatus* 和葬甲科的 *N.tenuipes*(表 1)。物种稀释度曲线表明暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的物种数量均随采样点的增加而逐步趋于稳定,此次采样点的数量能够说明此次短时暴雨对地表甲虫群落的影响(图 2)。

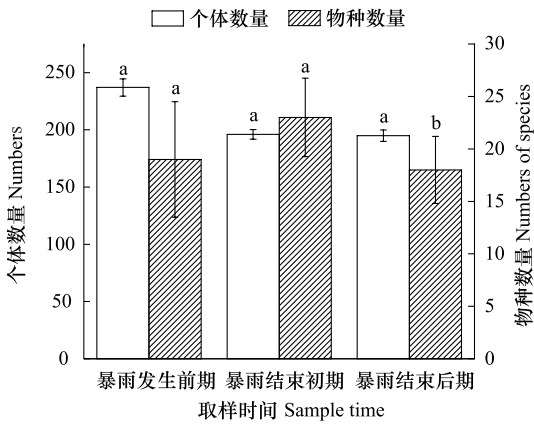


图 1 暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的地表甲虫群落个体数量与物种数量

Fig.1 Individual number and species number of ground-dwelling beetle community in pre-flooding stage, early stage and late stage of the end of flooding

图中小写字母顺序表示该组数据平均数由大到小的排列,不同小写字母表示暴雨前后 3 次不同取样期间个体数量差异显著($P<0.05$)

表 1 暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的地表甲虫群落组成

Table 1 Species composition of ground-dwelling beetle communities in pre-flooding stage, early stage and late stage of the end of flooding							
科 Family	物种代码 Species mode	暴雨发生前期 pre-flooding stage		暴雨结束初期 early stage of the end of flooding		暴雨结束后期 late stage of the end of flooding	
		个体数量 Individual numbers	%	个体数量 Individual numbers	%	个体数量 Individual numbers	%
步甲科	QC1	22	9.28	15	7.65	9	4.62
Carabidae	QC2	43	18.14 *	18	9.18	—	—
	QC3	18	7.59	12	6.12	32	16.41 *
	QC4	15	6.33	39	19.90 *	43	22.05 *
	QC5	21	8.86	29	14.80 *	11	5.64
	QC6	—	—	1	0.51	—	—
	QC7	8	3.38	6	3.06	7	3.59
	QC8	29	12.24 *	11	5.61	22	11.28 *
	QC9	7	2.95	10	5.10	5	2.56
	QC10	2	0.84	—	—	—	—
	QC11	—	—	2	1.02	—	—
	QC12	—	—	1	0.51	—	—
	QC13	—	—	5	2.55	4	2.05
	QC14	—	—	8	4.08	—	—
	QC15	—	—	6	3.06	4	2.05
	QC16	—	—	1	0.51	—	—
	QC17	1	0.42	—	—	—	—
	QC18	—	—	3	1.53	—	—

续表

科 Family	物种代码 Species code	暴雨发生前期 pre-flooding stage		暴雨结束初期 early stage of the end of flooding		暴雨结束后期 late stage of the end of flooding	
		个体数量 Individual numbers	%	个体数量 Individual numbers	%	个体数量 Individual numbers	%
隐翅虫科 Staphylinidae	QC19	6	2.53	—	—	2	1.03
	QC20	—	—	1	0.51	—	—
	QC21	—	—	2	1.02	—	—
	QC22	1	0.42	—	—	—	—
	QC23	—	—	1	0.51	—	—
	QC24	2	0.84	—	—	—	—
	QC25	3	1.27	10	5.10	10	5.13
	QC26	—	—	3	1.53	4	2.05
	QC27	2	0.84	—	—	—	—
	QC28	12	5.06	—	—	—	—
葬甲科 Silphidae	QC29	—	—	—	—	1	0.51
	QC30	39	16.46 *	3	1.53	21	10.77 *
	QC31	—	—	—	—	3	1.54
	QC32	1	0.42	—	—	—	—
	QC33	5	2.11	9	4.59	15	7.58
	QC34	—	—	—	—	1	0.51
	QC35	—	—	—	—	1	0.51
总计 Total		237(19)		196(23)		195(18)	

物种代码如下: QC1: *Pterostichus heilongjiangensis*; QC2: *Pterostichus maoershanensis*; QC3: *Pterostichus adstrictus*; QC4: *Pterostichus rasilis*; QC5: *Pterostichus sulcitaris*; QC6: *Carabus billbergi*; QC7: *Megodontus vietinhoffi*; QC8: *Aulonocarabus canaliculatus*; QC9: *Colpodes elainus*; QC10: *Morphocarabus wulfiusi*; QC11: *Trigonognatha coreana*; QC12: *Pterostichus dandongensis*; QC13: *Morphocarabus chenpengi*; QC14: *Harpalus pallidipennis*; QC15: *Aulonocarabus canaliculatus rufinus*; QC16: *Coptolabrus jankowskii*; QC17: *Harpalus calceatus*; QC18: *Tribolium confusum*; QC19: *Ocypus gloriosus*; QC20: *Ocypus harbinensis*; QC21: *Philonthus cyanipennis*; QC22: *Philonthus wuesthoffi*; QC23: *Agelosus carinatus*; QC24: *Aleochara curtura*; QC25: *Ocypus lewisius*; QC26: *Tachinus nigriceps*; QC27: *Cafius nudus*; QC28: *Philonthus longicornis*; QC29: *Aleochara parens*; QC30: *Nicrophorus tenuipes*; QC31: *Nicrophorus investigator*; QC32: *Nicrophorus quadripunctatus*; QC33: *Phosphuga atrata*; QC34: *Ptomascopus morio*; QC35: *Nicrophorus maculifrons*。—表示取样期该物种未出现,数量百分比是物种的个体数量在每个取样期内全部的个体数量的占比;表格中百分比这一列部分数字后面带有*符号,表示该物种在该取样时间为优势种;表格最后一行为各个取样时间的个体数量总数,其括号中为该取样时间的物种数量

2.2 步甲科、隐翅虫科、葬甲科和地表甲虫群落优势种的差异分析

步甲科和隐翅虫科的个体数量为暴雨发生前期>暴雨结束初期>暴雨结束后期,葬甲科的个体数量为暴雨发生前期>暴雨结束后期>暴雨结束初期;步甲科和隐翅虫科在暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的个体数量间无显著差异,说明此次短时暴雨对于阔叶红松林步甲科和隐翅虫科个体数量影响并不显著;葬甲科的个体数量在暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期有显著差异($P<0.05$),且暴雨结束初期显著少于暴雨发生前期,在暴雨结束后期个体数量又恢复到暴雨发生前期的水平,说明此次短时暴雨对葬甲群落的个体数量产生显著影响(图3)。

优势种 *P.maoershanensis*、*P.adstrictus* 和 *A.canaliculatus* 暴雨结束初期的个体数量均显著少于暴雨发生前期的个体数量($P<0.05$);优势种 *P.maoershanensis* 暴雨结束后期的个体数量极显著少于暴雨结束初期和暴雨发生前期($P<0.01$),优势种 *N.tenuipes* 暴雨结束初期的个体数量极显著少于暴雨发生前期($P<0.001$),说明此次短时暴雨对三个优势种的显著影响主要在暴雨结束初期,使得其个体数量显著减少;优势种 *P.rasilis* 的个体数量从暴雨发生前期到暴雨结束后期呈逐渐递增的趋势,其个体数量在暴雨结束后期显著多于暴雨发生前期;优势种 *P.sulcitaris* 在暴雨结束初期的个体数量显著增加,高于暴雨结束后期的个体数量,由上可知,此次短时暴雨对地表甲虫群落不同优势种影响各不相同(表2)。

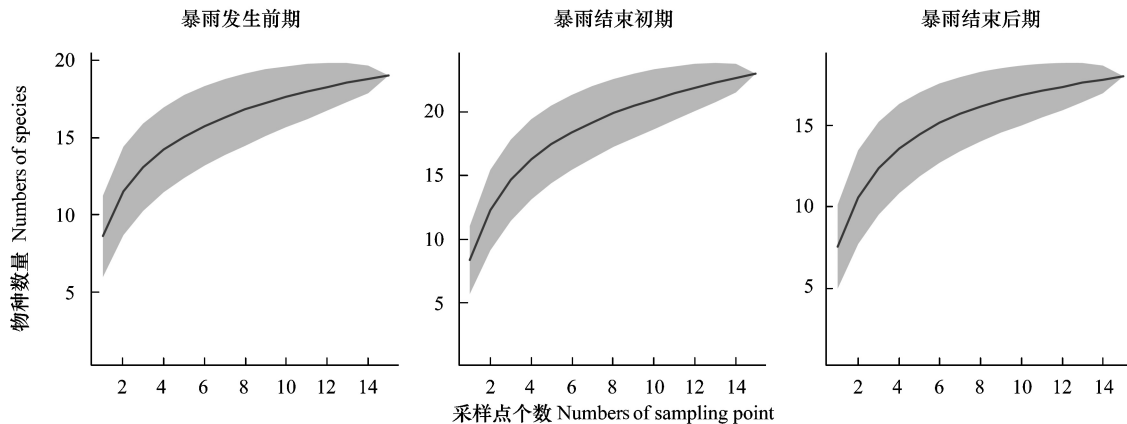


图2 暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的地表甲虫群落物种稀释度曲线

Fig.2 Species rarefaction curves of individuals for ground-dwelling beetle communities in pre-flooding stage, early stage and late stage of the end of flooding

2.3 群落多样性

地表甲虫群落和步甲科的多样性指数在暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的变化趋势相同,即多样性指数(H')和优势度指数(D)呈逐渐减少的趋势:暴雨发生前期>暴雨结束初期>暴雨结束后期;均匀度指数(J)呈现先增后减的变化趋势,在暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期存在差异显著,地表甲虫群落在暴雨结束后期的均匀度指数显著低于暴雨结束初期;步甲科暴雨结束后期的多样性指数(H')、优势度指数(D)和均匀度指数(J)均显著少于暴雨发生前期($P<0.05$)(图4)。隐翅虫科和葬甲科群落个体数量较少,未比较在物种多样性指数的差异性。

2.4 群落 beta 多样性

暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期地表甲虫群落的 beta 多样性存在极显著的差异($P<0.01$),且暴雨结束初期>暴雨结束后期>暴雨发生前期,说明地表甲虫群落在暴雨结束初期和后期存在较高的群落物种替换。地表甲虫群落和步甲科的 beta 多样性主要由空间物种转换组成,物种集群镶嵌的贡献很小;隐翅虫科的 beta 多样性,在暴雨发生前期和暴雨结束后期都主要由空间物种转换组成,在暴雨结束初期主要由物种集群镶嵌组成;葬甲科的 beta 多样性在暴雨发生前期主要由物种集群镶嵌组成,暴雨结束初期和后期主要由空间物种转换组成(图5)。

3 讨论

3.1 短时暴雨对地表甲虫群落物种组成的影响

短时暴雨对地表甲虫群落个体数量的影响因类群而异。短时暴雨并未导致地表甲虫群落、步甲科和隐翅虫科个体数量在暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的显著差异,说明此次短时暴雨对地表甲虫群落、步甲和

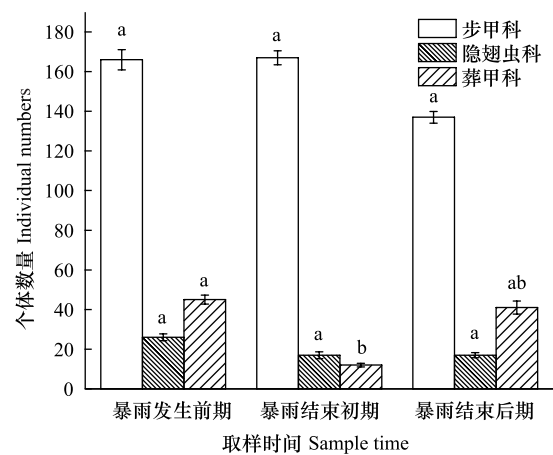


图3 暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的步甲科、隐翅虫科和葬甲科的个体数量

Fig.3 Individual number of Carabidae, Staphylinidae and Silphidae in pre-flooding stage, early stage and late stage of the end of flooding

图中小写字母顺序表示该组数据平均数由大到小的排列,不同小写字母指暴雨前后3次不同类群不同取样时间之间个体数量差异显著($P<0.05$)

表 2 地表甲虫群落优势种个体数量差异性

Table 2 Significant difference between individual number of dominant species in ground-dwelling beetle communities					
科 Family	物种名称 Species name	<i>P</i>	暴雨结束初期: 暴雨发生前期	暴雨结束后期: 暴雨结束初期	暴雨结束后期: 暴雨发生前期
步甲科 Carabidae	<i>P.maoershanensis</i>	<0.001 ***	0.017 * (-)	0.008 ** (-)	<0.001 *** (-)
	<i>P.adstrictus</i>	0.058	0.693 (-)	0.051 (+)	0.254 (+)
	<i>P.rasilis</i>	0.027 *	0.055 (+)	0.994 (+)	0.044 * (+)
	<i>P.sulcitaris</i>	0.021 *	0.406 (+)	0.015 * (-)	0.249 (-)
	<i>A.canaliculatus</i>	0.052	0.041 * (-)	0.525 (+)	0.338 (-)
葬甲科 Silphidae	<i>N.tenuipes</i>	<0.001 ***	<0.001 *** (-)	0.048 * (-)	0.102 (-)

P<0.001、***, *P*<0.01、**, *P*<0.05、*;—表示未捕获, (-) 和 (+), 分别表示两个取样时间个体数量是减少还是增加, 如物种 *P.maoershanensis* 表中暴雨结束初期:暴雨发生前期=0.017 * (-), 指的是物种 *P.maoershanensis* 暴雨结束初期的个体数量比暴雨发生前期的个体数量显著减少

隐翅虫科未产生显著影响,这可能与短时暴雨后水分的增加促进植物的生长,增加了植物种群密度、根生物量和微生物群落,为地表甲虫群落提供更多的食物来源^[56],进而通过上行效应减轻短时暴雨对其群落的负面影响;但葬甲科在暴雨结束初期的个体数量极显著少于暴雨发生前期,这可能与葬甲科对温度变化比较敏感有关^[57],所以短时暴雨发生后温度降低可能是影响葬甲科物种生存和数量多少的决定因素;即葬甲科个体数量对暴雨事件响应较敏感。短时暴雨对地表甲虫群落不同类群个体数量的差异影响可能与地域、季节和生境条件差异以及地表甲虫群落自身的季节性活动规律有关,极端降水事件对土壤动物群落及不同动物类群的影响因地域生境条件差异而异,在食物资源匮乏、自然条件限制的干旱荒漠生态系统中,降水脉动(具有高度的不确定性或变异性的频率、强度及数量的自然降水事件)不仅对个体较小、生活史周期较短的中小型土壤动物有显著影响,而且对个体较大、生活史周期较长的大型土壤动物如甲虫、蜘蛛等均具有明显的调控作用^[58];本研究区位于自然条件良好的森林生态系统,实验期间雨热同期,能够为土壤动物生存、生长提供丰富的食物资源、多样的栖息环境和适宜的地表温湿度等^[59],这可能在某种程度上补偿极端降水事件对地表甲虫群落、步甲科和隐翅虫科的负面影响,导致此次短时暴雨对甲虫群落个别类群个体数量的影响不显著。此外,研究还发现极端降水事件对土壤动物群落的短期影响(土壤动物对降水变化的短期效应)存在一定的时间滞后性^[60],例如地表甲虫群落在暴雨结束后期的物种数量极显著少于暴雨发生前期(*P*<0.01);优势物种 *P.rasilis* 个体数量从暴雨发生前期、到暴雨结束初期和后期逐渐增加,在暴雨结束后期的个体数量显著高于暴雨发生前期(*P*<0.05)。优势物种 *P.maoershanensis*、*P.sulcitaris* 和 *N.tenuipes* 对短时暴雨响应较敏感,在暴雨结束初期显著低于或高于暴雨发生前期的个体数量,并在暴雨结束后期迅速恢复到暴雨发生前期的个体数量水平;可见,短时暴雨对地表甲虫群落内不同优势物种的影响存在差异。

3.2 短时暴雨对地表甲虫群落物种多样性的影响

多样性指数(*H'*)的动态变化特征主要与物种数量、个体数量的动态变化密切相关,通常物种数量与个体数量增加,多样性指数(*H'*)增大;个体数量增加,物种数量减少,多样性指数(*H'*)减少。暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期地表甲虫群落的个体数量和物种数量逐渐减少,进而导致多样性指数呈递减趋势,即暴雨发生前期>暴雨结束初期>暴雨结束后期。这可能是短时暴雨后一些物种由于不能适应外界环境的变化在样地中消失,例如:物种 *P.maoershanensis*、*O.gloriosus*、*P.longicornis*、*N.tenuipes* 的个体数量在暴雨结束初期或后期减少甚至消失,通过减少重叠的生态位阈值,而削弱与其他物种之间的竞争关系,改变自身的生物学特征而生存下来^[61]。一般认为某一群落的优势度指数较低,群落内个体在物种间分配越均匀,均匀度指数就越大^[62];地表甲虫群落暴雨结束初期均匀度指数显著高于暴雨结束后期。步甲科暴雨结束后期的多样性指数(*H'*)、优势度指数(*D*)和均匀度指数(*J*)均显著少于暴雨发生前期(*P*<0.05),这可能与暴雨发生前期的个体数量和物种数量均高于暴雨结束后期有关、加上暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的稀有种所占比例均较小,不符合稀有种(偶见种)数比常见种数多的一般现象^[63]。

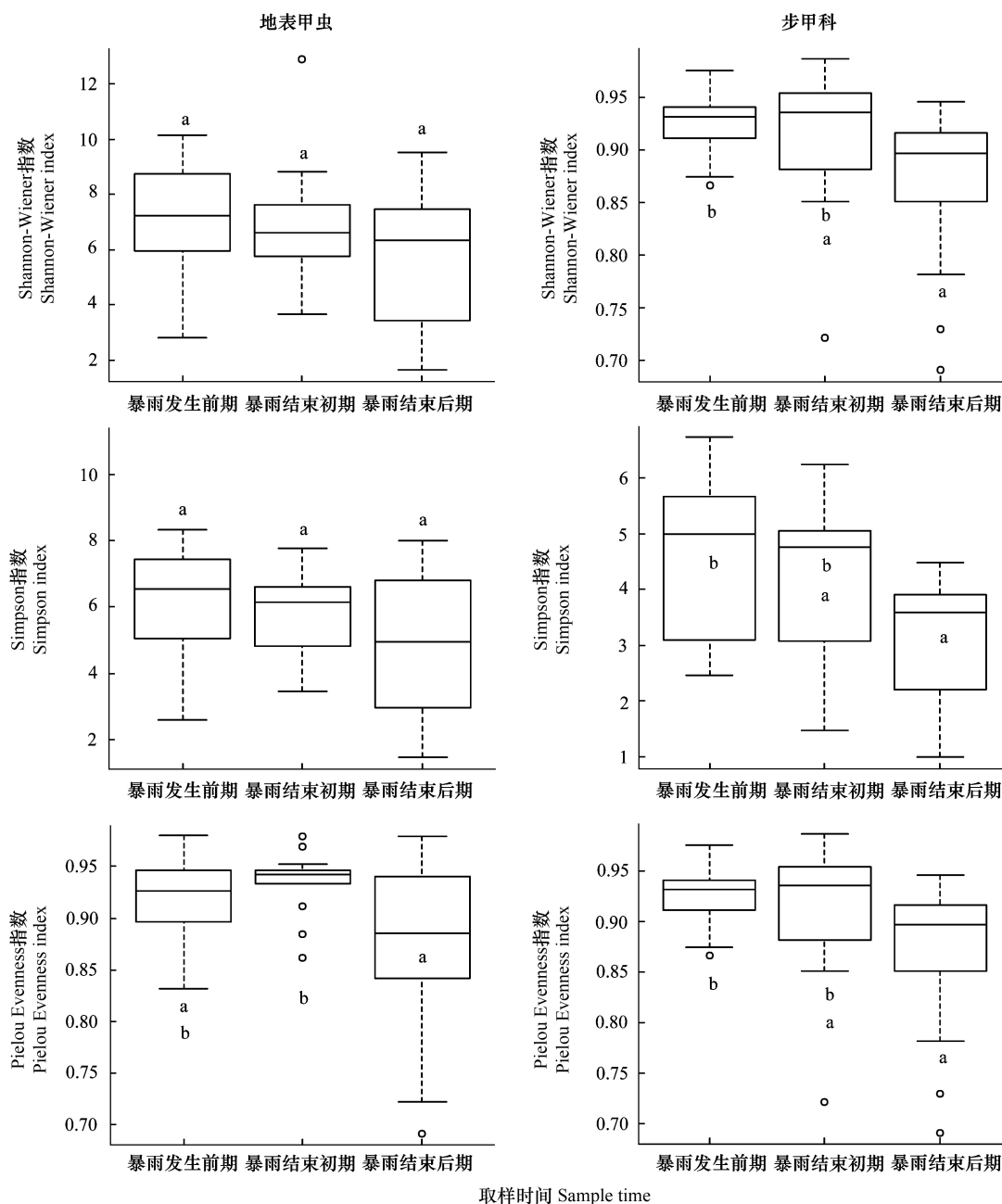


图4 地表甲虫群落和步甲科在暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的物种多样性

Fig.4 Species diversity of ground-dwelling beetle community and Carabidae in pre-flooding stage, early stage and late stage of the end of flooding

图中不同小写字母表示暴雨前后3次取样期间物种多样性指数差异显著 ($P < 0.05$)

3.3 暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期 beta 多样性

地表甲虫群落、步甲科、隐翅虫科和葬甲科的 beta 多样性结果表明,除隐翅虫科,地表甲虫群落和步甲科、葬甲科的 beta 多样性表现均为暴雨结束初期>暴雨结束后期>暴雨发生前期,说明暴雨后发生比较显著的群落物种转换与替换,即暴雨导致地表甲虫群落较大的物种组成差异;这与 Michael Gerisch 于 2012 年中欧地区极端暴雨干扰后地表甲虫群落的长期恢复的研究结果相同,即相较于暴雨发生前、暴雨结束后的连续几年的 beta 多样性仍保持高的水平,说明其群落物种组成保持持续稳定的物种替换或变换^[12]。暴雨发生前期、暴

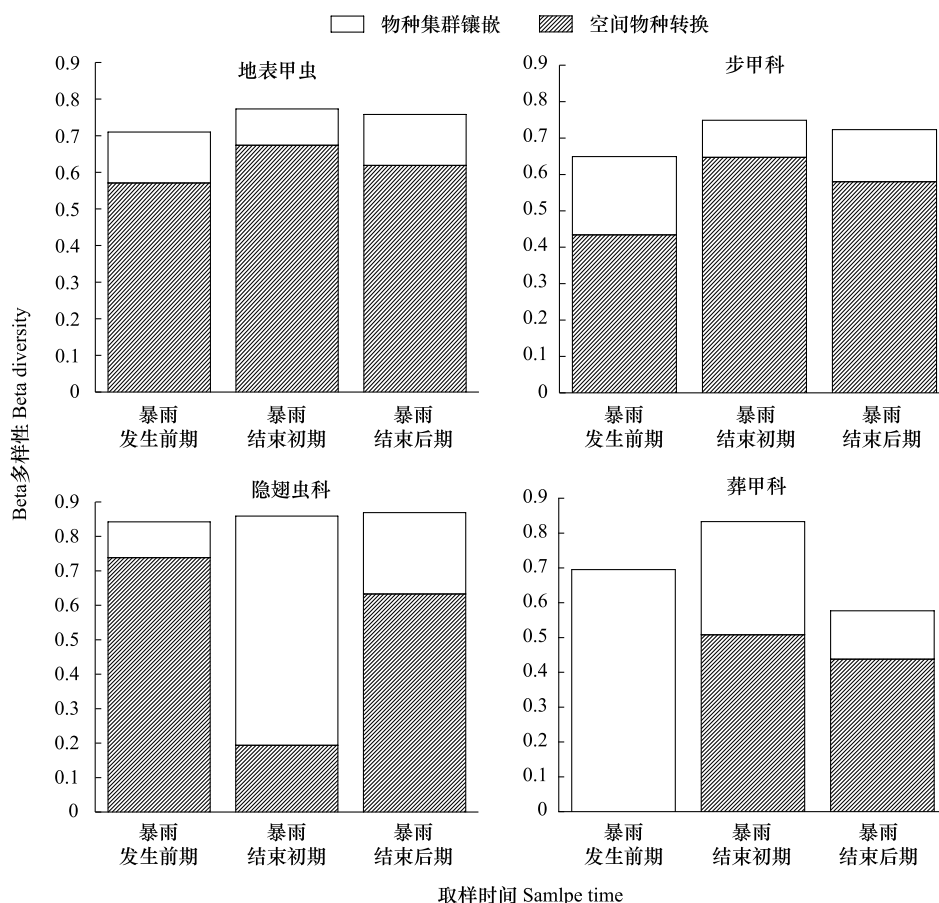


图5 地表甲虫群落、步甲科、隐翅虫科和葬甲科在暴雨发生前期、暴雨结束初期和后期的 β 多样性

Fig.5 Beta diversities of ground-dwelling beetle community, Carabidae, Staphylinidae and Silphidae in pre-flooding stage, early stage and late stage of the end of flooding

雨结束初期和后期 β 多样性的显著变化与气候变化确实导致了物种组成在时间上的变化有关^[64]。地表甲虫群落与步甲科的 β 多样性主要由较高的空间物种转换组成,也进一步表明其物种组成变异是由物种替换引起的,即由本地物种之间较高的转换或替换引起的^[65]。这可能与地表甲虫较强的空间扩散能力有关, β 多样性与扩散能力间存在一定程度的负相关^[66-67],如具有较强的扩散能力的陆栖脊椎动物能够较为容易地越过地理屏障,从而形成较低的 β 多样性^[67-68]和较高的周转组分^[69],步甲科具高繁殖率、扩散和再定殖能力,能够主动躲避环境胁迫的影响^[21],因此地表甲虫群落和步甲科具有较低的 β 多样性和较高的周转组分(即空间物种转换)。在温带森林群落中 β 多样性研究结果也表明,发现环境和扩散共同影响 β 多样性的物种周转(空间物种转换)和嵌套格局(物种集群镶嵌),但 β 多样性格局主要由物种周转组成,即说明扩散的影响作用大于环境^[70]。地表甲虫群落和步甲科的 β 多样性主要由空间物种转换组成,物种集群镶嵌的贡献很小,说明其物种组成变异主要由物种替换引起,物种缺失并不显著,这与2015年8月凉水阔叶红松地表甲虫群落和步甲科在300m的研究尺度上的 β 多样性的研究结果相似,但葬甲科和隐翅虫科的研究结果却与之相反^[71],这种对比关系可能与隐翅虫和葬甲的微生境选择、种群活动密度等生物学特性和人为干扰等方面原因有关,其确切原因还有待进一步调查。

4 结论

本实验就短时暴雨对小兴安岭凉水阔叶红松林地表甲虫群落的影响进行了研究,结果表明短时暴雨对地

表甲虫群落、步甲科和隐翅虫科的个体数量的影响并不显著,但对葬甲科的个体数量影响极为显著。短时暴雨对地表甲虫群落优势种的影响各不同,步甲科在暴雨结束后期的物种多样性指数显著低于暴雨发生前期,暴雨结束初期的地表甲虫群落 β 多样性显著高于暴雨发生前期和暴雨结束后期,存在较为较高的物种替换,说明此次短时暴雨对小兴安岭凉水阔叶红松林的地表甲虫群落物种组成和多样性产生一定的影响。因此,本实验为极端降水事件对土壤动物群落的影响研究,有助于深入理解全球变化趋势下降水异常变化对土壤生态系统过程和功能的改变,进而模拟与预测未来全球变化对陆地生态系统的影响。

致谢:感谢张超、李佳、张蕊、滕乾玉和罗盼在野外调查取样中提供的帮助,感谢凉水国家级自然保护区在实验中提供的支持。

参考文献 (References):

- [1] 张彬, 朱建军, 刘华民, 潘庆民. 极端降水和极端干旱事件对草原生态系统的影响. 植物生态学报, 2014, 38(9): 1008-1018.
- [2] Thibault K M, Brown J H. Impact of an extreme climatic event on community assembly. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(9): 3410-3415.
- [3] Gellesch E, Wellstein C, Beierkuhnlein C, Kreyling J, Walter J, Jentsch A. Plant community composition is a crucial factor for heath performance under precipitation extremes. Journal of Vegetation Science, 2015, 26(5): 975-984.
- [4] Concilio A L, Nippert J B, Ehrenfeucht S, Cherwin K, Seastedt T R. Imposing antecedent global change conditions rapidly alters plant community composition in a mixed-grass prairie. Oecologia, 2016, 182(3): 899-911.
- [5] Prev y J S, Seastedt T R. Increased winter precipitation benefits the native plant pathogen *Ustilago bullata* that infects an invasive grass. Biological Invasions, 2015, 17(10): 3041-3047.
- [6] Callaghan T V, Bergholm F, Christensen T R, Christensen T R, Jonasson C, Kokfelt U, Johansson M. A new climate era in the sub - Arctic: accelerating climate changes and multiple impacts. Geophysical Research Letters, 2010, 37(14): L14705.
- [7] Andriuzzi W S, Pulleman M M, Schmidt O, Faber J H, Brussaard L. Anecic earthworms (*Lumbricus terrestris*) alleviate negative effects of extreme rainfall events on soil and plants in field mesocosms. Plant and Soil, 2015, 397(12): 103-113.
- [8] Blankinship J C, Niklaus P A, Hungate B A. A meta-analysis of responses of soil biota to global change. Oecologia, 2011, 165(3): 553-565.
- [9] Huang G, Li Y, Su Y G. Effects of increasing precipitation on soil microbial community composition and soil respiration in a temperate desert, northwestern China. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 83: 52-56.
- [10] 乔志宏, 侯宏宇, 高梅香, 卢廷玉, 金光泽, 吴东辉. 小兴安岭凉水阔叶红松林地表隐翅虫群落空间异质性. 生态学杂志, 2019, 38(2): 500-512.
- [11] Rainio J, Niemel  J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. Biodiversity & Conservation, 2003, 12(3): 487-506.
- [12] 常虹, 孙海莲, 董玮, 乌兰吐雅. 环境因子对步甲昆虫的影响研究进展. 安徽农业科学, 2014, 42(23): 7754-7756, 7772-7772.
- [13] 顾伟, 马玲, 刘哲强, 焦玥, 王利东, 张琛. 凉水自然保护区不同林型地表甲虫物种多样性. 东北林业大学学报, 2014, 42(1): 131-135.
- [14] Wall D H, Bardgett R D, Kelly E. Biodiversity in the dark. Nature Geoscience, 2010, 3(5): 297-298.
- [15] Darby B J, Neher D A, Housman D C, Belnap J. Few apparent short-term effects of elevated soil temperature and increased frequency of summer precipitation on the abundance and taxonomic diversity of desert soil micro- and meso-fauna. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(7): 1474-1481.
- [16] Holmstrup M, S rensen J G, Schmidt I K, Nielsen P L, Mason S, Tietema A, Smith A R, Bataillon T, Beier C, Ehlers B K. Soil microarthropods are only weakly impacted after 13 years of repeated drought treatment in wet and dry heathland soils. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 66: 110-118.
- [17] Wu T J, Su F L, Han H Y, Du Y, Yu C D, Wan S Q. Responses of soil microarthropods to warming and increased precipitation in a semiarid temperate steppe. Applied Soil Ecology, 2014, 84: 200-207.
- [18] 刘继亮, 李锋瑞, 赵文智, 孙特生. 干旱荒漠螨类和跳虫对降雨的响应. 中国沙漠, 2017, 37(3): 439-445.
- [19] Coulson S J, Hodkinson I D, Wooley C, Webb N R, Block W, Worland M R, Bale J S, Strathdee A T. Effects of experimental temperature elevation on high-arctic soil microarthropod populations. Polar Biology, 1996, 16(2): 147-153.
- [20] Hodkinson I D, Healey V, Coulson S. Moisture relationships of the high Arctic collembolan *Onychiurus arcticus*. Physiological Entomology, 1994, 19(2): 109-114.
- [21] Gerisch M, Dzi ck F, Schanowski A, Ilg C, Henle K. Community resilience following extreme disturbances: the response of ground beetles to a

- severe summer flood in a Central European lowland stream. *River Research and Applications*, 2012, 28(1): 81-92.
- [22] Ballinger A, Lake P S, Nally R M. Do terrestrial invertebrates experience floodplains as landscape mosaics? Immediate and longer-term effects of flooding on ant assemblages in a floodplain forest. *Oecologia*, 2007, 152(2): 227-238.
- [23] Griggs D J, Noguer M. Climate change 2001: the scientific basis. Contribution of working group I to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change. *Weather*, 2002, 57(8): 267-269.
- [24] 周红章, 于晓东, 罗天宏, 李晓燕, 王凤艳, 李德娥, 周毓灵子, 赵彩云. 土壤步甲和隐翅虫的采集与田间调查取样技术. *应用昆虫学报*, 2014, 51(5): 1367-1375.
- [25] 赵雪, 徐丽娜, 金光泽. 地形对典型阔叶红松林灌木更新的影响. *生物多样性*, 2015, 23(6): 767-774.
- [26] 毛宏蕊, 陈金玲, 金光泽. 氮添加对典型阔叶红松林凋落叶分解及养分释放的影响. *北京林业大学学报*, 2016, 38(3): 21-31.
- [27] 陈金玲, 金光泽, 赵凤霞. 小兴安岭典型阔叶红松林不同演替阶段凋落物分解及养分变化. *应用生态学报*, 2010, 21(9): 2209-2216.
- [28] 高伟峰, 史宝库, 金光泽. 模拟氮沉降对典型阔叶红松林土壤呼吸的影响. *南京林业大学学报自然科学版*, 2016, 40(1): 8-14.
- [29] 李井科, 林琳, 张雪萍. 原色中国东北土壤甲虫图鉴步行虫类. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2015.
- [30] 李井科, 张利敏, 张雪萍. 原色中国东北土壤甲虫图鉴 隐翅虫类, 拟步甲类. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2015.
- [31] 李景科, 张雪萍, 林琳, Flutsch G, 于强. 中国东北的葬甲科研究. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2011.
- [32] 尹文英. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998.
- [33] 雷志栋, 杨涛秀, 谢森传. 土壤水动力学. 北京: 清华大学出版社, 1988.
- [34] 殷秀琴, 王海霞, 周道玮. 松嫩草原区不同农业生态系统土壤动物群落特征. *生态学报*, 2003, 23(6): 1071-1078.
- [35] 肖红艳, 刘红, 李波, 袁兴中, 孙书存, 陈忠礼. 亚高山草甸冬夏季牧场土壤动物群落多样性. *中国农业科学*, 2012, 45(2): 292-301.
- [36] Si X F, Pimm S L, Russell G J, Ding P. Turnover of breeding bird communities on islands in an inundated lake. *Journal of Biogeography*, 2014, 41(12): 2283-2292.
- [37] 王永繁, 余世孝, 刘蔚秋. 物种多样性指数及其分形分析. *植物生态学报*, 2002, 26(4): 391-395.
- [38] 钱迎倩, 马克平. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994.
- [39] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, 21(2/3): 213-251.
- [40] Kimmins J P. *Forest Ecology*. New York: Macmillan Publishing Company, 1987.
- [41] Condit R, Pitman N, Leigh E G Jr, Chave J, Terborgh J, Foster R B, Núñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau H C, Losos E, Hubbell S P. Beta-diversity in Tropical forest trees. *Science*, 2002, 295(5555): 666-669.
- [42] Magurran A. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1988.
- [43] 左小安, 赵哈林, 赵学勇, 郭轶瑞, 张铜会, 毛伟, 苏娜, 冯静. 科尔沁沙地不同恢复年限退化植被的物种多样性. *草业学报*, 2009, 18(4): 9-16.
- [44] Harrison S, Ross S J, Lawton J H. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 1992, 61(1): 151-158.
- [45] Legendre P, Borcard D, Pere-Neto P R. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 2005, 75(4): 435-450.
- [46] Legendre P. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(5): 976-981.
- [47] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 134-143.
- [48] Tuomisto H. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 2010, 33(1): 2-22.
- [49] Tuomisto H. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, 2010, 33(1): 23-45.
- [50] Anderson M J, Crist T O, Chase J M, Vellend M, Inouye B D, Freestone A L, Sanders N J, Cornell H V, Comita L S, Davies K F, Harrison S P, Kraft N J B, Stegen J C, Swenson N G. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 2011, 14(1): 19-28.
- [51] 陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 肖赓. Beta 多样性研究进展. *生物多样性*, 2010, 18(4): 323-335.
- [52] Gaston K J, Blackburn T M. *Pattern and Process in Macroecology*. Oxford: Blackwell Science, 2000.
- [53] Ulrich W, Almeida-Neto M, Gotelli N J. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 2009, 118(1): 3-17.
- [54] Baselga A, Orme C D L. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(5): 808-812.
- [55] Anderson M J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 2006, 62(1): 245-253.
- [56] 宋敏. 增加降水及施氮对弃耕草地土壤线虫和小型节肢动物的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(3): 631-639.
- [57] 朱纪元, 李景科, 程赛赛, 闫龙, 胡媛媛, 曹阳, 倪娟平, 刘俊, 王继富, 高梅香. 小兴安岭阔叶红松林局地尺度地表鞘翅目成虫群落结

- 构. 东北林业大学学报, 2016, 44(12): 57-63.
- [58] 刘继亮, 赵文智, 李锋瑞. 干旱荒漠土壤动物分布格局对降水脉动的响应研究进展. 中国沙漠, 2014, 34(5): 1337-1342.
- [59] Lövei G L, Sunderland K D. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). Annual Review of Entomology, 1996, 41: 231-256.
- [60] Nielsen U N, Ball B A. Impacts of altered precipitation regimes on soil communities and biogeochemistry in arid and semi-arid ecosystems. Global Change Biology, 2015, 21(4): 1407-1421.
- [61] 张大治. 宁夏荒漠草原破碎化生境对昆虫多样性及种间关系影响的研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2011.
- [62] Halme E, Niemelä J. Carabid beetles in fragments of coniferous forest. Annales Zoologici Fennici, 1993, 30(1): 17-30.
- [63] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [64] Flenner I, Sahlén G. Dragonfly community re-organisation in boreal forest lakes: rapid species turnover driven by climate change? Insect Conservation and Diversity, 2008, 1(3): 169-179.
- [65] Baselga A. Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. Ecography, 2008, 31(2): 263-271.
- [66] Nekola J C, White P S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. Journal of Biogeography, 1999, 26(4): 867-878.
- [67] Qian H. Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. Global Ecology and Biogeography, 2009, 18(3): 327-332.
- [68] Steinitz O, Heller J, Tsoar A, Rotem D, Kadmon R. Environment, dispersal and patterns of species similarity. Journal of Biogeography, 2006, 33(6): 1044-1054.
- [69] Baselga A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. Global Ecology and Biogeography, 2012, 21(12): 1223-1232.
- [70] Wang X G, Wiegand T, Anderson-Teixeira K J, Bourg N A, Hao Z Q, Howe R, Jin G Z, Orwig D A, Spasojevic M J, Wang S Z, Wolf A, Myers J A. Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests. Global Ecology and Biogeography, 2018, 27(5): 581-592.
- [71] 高梅香, 朱纪元, 倪娟平, 李景科, 林琳, 吴东辉. 小兴安岭阔叶红松林地表甲虫 Beta 多样性. 生态学报, 2018, 38(2): 457-463.