

DOI: 10.5846/stxb202012013072

马美轩, 宋悦心, 桑卫国, Jan Axmacher. 大兴安岭地区兴安落叶松林步甲群落多样性时间动态分析. 生态学报, 2021, 41(24): 9910-9919.

Ma M X, Song Y X, Sang W G, Axmacher J. Temporal-dynamics of ground beetles in *Larix gmelinii* forest in Greater Khingan Mountains, China. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(24): 9910-9919.

大兴安岭地区兴安落叶松林步甲群落多样性时间动态分析

马美轩¹, 宋悦心², 桑卫国^{1,*}, Jan Axmacher²

¹ 中央民族大学, 北京 100081

² 伦敦大学学院, 伦敦, 英国 WC1E 6BT

摘要:兴安落叶松林是大兴安岭地区代表性的植被类型,其生物多样性具有独特性。步甲是森林生态系统环境和多样性的指示性物种,以及认识环境变化和生物多样性特征的关键物种。为研究大兴安岭地区兴安落叶松林步甲群落多样性的时间动态,分析步甲群落对时间变化的响应规律,于 2019 年 5 月下旬—8 月下旬步甲活跃期,利用陷阱诱捕法在兴安落叶松林 5 个样地中采集步甲标本共 15 属 34 种 1149 头,其中大兴安岭地区地理新纪录物种 7 种,中国地理新纪录物种 6 种。研究结果表明,通缘步甲属(*Pterostichus*)和大步甲属(*Carabus*)物种丰富度最高;通缘步甲属未定种 5(*Pterostichus eximius*)为极优势物种,对时间变化最敏感。兴安落叶松林小生境类型的多样化和步甲休眠期的选择是步甲群落个体数和物种数随时间变化呈双峰模式的主要因素,最高峰均出现在 6 月下旬;多样性与均匀度指数均在 7 月上旬达高峰期,8 月下旬多样性下降而均匀度上升,各指数之间相关性较低。步甲群落在 6 月下旬到 7 月下旬对环境具有较高的适应度;群落结构在环境条件相对稳定的 6 月下旬到 7 月下旬和 8 月上旬到 8 月下旬均表现为极相似($I>0.75$)。物种取食特征和生活史策略的多样化使步甲群落各指数随时间变化具有显著差异,而物种取食特征和生活史策略受环境因子的综合影响较大。稳定的森林环境条件下,步甲活跃期更长,群落结构相似度更高。该结果为步甲群落时间动态研究奠定了一定的理论基础,为大兴安岭地区地下生物多样性的保护和管理策略制定提供了一定的理论和数据依据。

关键词:兴安落叶松;步甲;多样性;时间动态

Temporal-dynamics of ground beetles in *Larix gmelinii* forest in Greater Khingan Mountains, China

MA Meixuan¹, SONG Yuexin², SANG Weiguo^{1,*}, AXMACHER Jan²

¹ Minzu University of China, Beijing 100081, China

² University College London, London WC1E 6BT, UK

Abstract: *Larix gmelinii* forest is the most typical vegetation types with unique biodiversity in the Greater Khingan Mountains, and its biodiversity is unique. The ground beetle is an indicator species for the environment and diversity of forest ecosystems, as well as a key species for understanding the characteristics of environmental change and biodiversity. In order to study the temporal dynamics of ground beetle's diversity in *L. gmelinii* forest, and analyze the response of ground beetles to changes in time, this paper collected 1149 ground beetles of 34 species and 15 genera from 5 large plots of *L. gmelinii* forest during the active period from late May to late August in 2019, and the pitfall trapping method was used to collect the ground beetles. Among all of the obtained ground beetles, seven new species were discovered for the first time in the Greater Khingan Mountains, six of which were new geography record species in China. The results show that *Pterostichus* and *Carabus* were the most abundant genera; *Pterostichus eximius* was the most dominant species and was the most sensitive to temporal variation in this study. The main factors that caused the number of individuals and species to show a double peak

基金项目:民族地区生态环境重点实验室基金资助(KLEEMA202105);国家自然科学基金项目(31770567)

收稿日期:2020-12-01; **网络出版日期:**2021-08-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: swg@muc.edu.cn

in times were the diversity of habitat types in the *L. gmelinii* forest and the selection of the ground beetle's dormant period. The highest peak appeared in late June. The diversity and evenness index reached the peak in early July, while the diversity decreased and the evenness increased slowly in late August. The biodiversity indexes of ground beetles were found to have a low correlation. The ground beetles had extremely significant differences in their adaptability to the environment in different time periods, among which, they had higher adaptability to the environment from late June to late July. The community structure of ground beetles was very similar from late June to late July and early August to late August ($I > 0.75$). The changes of feeding characteristics and life history strategies resulted in significant differences in the indices of ground beetles over time, while the changes of species feeding characteristics and life history strategies were greatly affected by environmental factors. The active time of the ground beetle was longer in a stable forest climate, and the ground beetle community structure was more similar. The results provide a theoretical foundation for ground beetle temporal dynamics, as well as a theoretical and data basis for the formulation of underground biodiversity conservation and management strategies in the Greater Khingan Mountains.

Key Words: *Larix gmelinii* forest; carabid beetles; diversity; temporal dynamics

步甲(鞘翅目:步甲科)是昆虫纲鞘翅目中占比最大的类群之一,已定名物种约有4万多种^[1-4]。独特的身体结构和较小的活动范围,使步甲对环境变化具有较强的敏感性^[5-6]。多样化的取食行为及生活史策略使步甲广泛分布于各种生态系统,并扮演着重要的角色^[7-12]。步甲多样性的研究对揭示生态系统生物多样性现状及维持稳定的机制具有不可替代的作用^[13-15],其物种及数量变化常被用来作为环境变化的检测指标^[16-19]。

多项研究表明步甲多样性随时间变化具有显著差异,且不同生态系统中步甲数量变化在不同的时间段内呈现单峰或双峰模式^[20-24]。在植物生长季内,植物物种多样性经历了由低到高再到低的过程,温度、湿度等环境条件、森林结构以及林下小生境条件的变化对步甲的分布和丰度具有显著影响^[20-22]。不同研究区的环境条件和植被结构随时间的变化模式差异较大,使林下物种多样性时间动态表现出区域差异。大多数温带地区研究结果中,步甲多样性时间动态呈单峰模式^[23-26],仅在少数研究结果中表现为双峰模式^[27-28],受植物生长期和气候条件的影响,不同研究区步甲时间动态的高峰期不同。

兴安落叶松林作为大兴安岭地区重要的寒温带生物基因库,对我国东北地区生态系统功能的发挥具有一定的地理和生物意义^[29]。随时间发生变化的森林结构和环境条件对步甲数量的时间动态产生怎样的影响,较高的生物多样性造成的多样化的生境类型是否影响步甲的数量特征,步甲的生活史策略在其中如何发挥作用是当前需要探讨的主要问题。本研究在兴安落叶松林步甲活跃期连续采集样本,从物种水平揭示了步甲多样性的时间动态,分析了步甲对时间变化的响应规律,以期为探讨步甲时间动态等研究奠定一定的理论基础,为大兴安岭地区地下生物多样性保护与管理提供理论和数据依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区为黑龙江省西北部大兴安岭地区呼中国家级自然保护区,地处呼中区南侧,北纬123°12'—123°37'、东经51°30'—52°2'之间。研究区海拔高度为562—671 m,属寒温带大陆性季风气候,冬长夏短,夏季持续时间为6—8月,日照时间长达17小时,昼夜温差大,降水期全年130天左右,年平均降水量476 mm。森林覆被率达60%以上,地带性植被以兴安落叶松占优势的明亮针叶林为主,主要有兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、白桦(*Betula platyphylla*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、山杨(*Populus davidiana*)等,是我国东北重要的生态屏障和国家森林保育区。

研究样地选取杜鹃落叶松林(*Rhododendron dauricum*-*Larix gmelinii* Forest)、杜香落叶松林(*Ledum*-*Larix gmelinii* Forest)、针阔混交林(Coniferous and Broad-leaved Mixed Forest)、白桦纯林(*Betula platyphylla* Forest)、以及樟子松纯林(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)5种典型森林类型。杜鹃落叶松林乔木以兴安落叶松为主,灌

木层为杜鹃、杜香及红豆越橘。杜香落叶松林乔木以兴安落叶松为主,杜鹃、杜香为主要灌木优势物种。针阔混交林乔木以兴安落叶松、白桦为主,灌木层主要为绣线菊等。白桦纯林主要树种为白桦,灌木层有杜鹃等。樟子松纯林主要为樟子松,灌木层主要为杜鹃、绣线菊。

1.2 取样与标本鉴定

选取研究区具有代表性的 5 种森林类型作为取样区域,每种森林类型中设置 4 个间距 50 m 以上的 20 m×20 m 大样地作为重复,以避免边缘效应^[30-31]。每个大样地设置 4 个步甲陷阱诱捕装置,将大样地分为 4 个 10 m×10 m 样地,步甲诱捕装置设在 10 m×10 m 样地中心位置。数据处理时,对每个 20 m×20 m 大样地的 4 个步甲诱捕装置中采集到的步甲进行加和处理。

步甲陷阱诱捕装置使用高 13.5 cm、口径 7 cm 的塑料杯,盛入占塑料杯容积 2/3 的饱和食盐水,并加入适量洗涤剂打破液体的表面张力,将盛有溶液的塑料杯埋入地下,杯口与地表面齐平,且杯壁与地表之间没有缝隙,在距杯口正上方 6 cm 处放置 10 cm×10 cm 金属盖以防止枯落物落入杯中和液体过度蒸发。

取样时间跨度包括了步甲的整个活跃期(2019 年 5 月下旬—2019 年 8 月下旬),从诱捕装置设立开始,每隔 14 天对步甲进行回收,如遇雨天,则顺延一天。步甲具体标本回收时间为六月上旬、六月下旬、七月上旬、七月下旬、八月上旬、八月下旬,共 6 次。所有步甲标本均由中国林业大学史宏亮教授鉴定。

1.3 分析方法

物种累积曲线常用于描述随着抽样量的加大物种增加的状况,是理解调查样地物种组成和预测物种丰富度的有效工具^[32]。在对所有采集到的标本进行物种积累曲线分析之后得到的结果中,若曲线末端呈上升趋势,则说明取样量不够充分,不具有统计学意义,若曲线先呈急剧上升趋势,后趋于平缓,则说明取样量充足,对研究区实际步甲物种量具有代表意义。

采用 Berger-Parker 优势指数对步甲物种进行优势度划分^[33-34],公式为: $W = N_i/N$ 。以个体数量占全部捕获量 5% 及以上为优势物种,其中大于等于 25% 为极优势物种;处于 0.5%—5% 之间(包含 0.5%) 为常见物种;0.5% 以下为稀有物种,其中小于 0.1% 为极稀有物种。

步甲多样性选取以下指数进行分析^[35]:个体数量表示样本中包含的总个体数,公式为: $N = \sum N_i$;物种数量表示样本中包含的总物种数,公式为: $S = i$;多样性指数选取 Shannon-wiener 多样性,公式为: $H' = - \sum P_i \ln P_i$;均匀度指数选取 Pielou 均匀度,公式为: $J = H'/\ln S$;在式中, N 为物种多度, S 为物种丰度, H' 为多样性指数, J 为均匀度指数; N_i 为第 i 个种的个体数量, P_i 为第 i 个种在全体物种中的重要性比例,即 $P_i = N_i/N$ 。

相似性系数使用 Jaccard 相似性,公式为: $I = C/(A + B - C)$,式中, A 和 B 分别为两种生境类型的物种数, C 为 2 种生境类型中共有的物种数。 I 为 0.00—0.25 时,为极不相似; I 为 0.25—0.50 时,为中等不相似; I 为 0.50—0.75 时,为中等相似; I 为 0.75—1.00 时,为极相似。对应分析过程,将优势物种和常见物种中,在六次取样时间内连续出现的物种,根据个体数量的变化划分为单峰变化物种和双峰变化物种分别进行分析。

1.4 数据处理

利用 Excel 2019 软件对原始数据进行预处理,物种积累曲线使用 R 软件“vegan”包中的“specaccum”函数,多样性指数计算使用 R 软件“vegan”包中的“diversity”函数。不同时间步甲多样性差异分析和显著性检验、Pearson 相关性分析、以及对应分析均在 SPSS 软件中进行。使用 Origin 软件绘制步甲多样性指数变化曲线。使用 Photoshop 软件对图片进行后期处理。

2 结果与分析

2.1 兴安落叶松林步甲群落组成

1.2.1 步甲物种积累曲线

如图 1 所示,对样本进行物种积累曲线分析,曲线末端上升趋势趋于平缓,表明此次采集到的步甲物种能够代表研究区实际步甲物种数,故可进行进一步分析。

1.2.2 兴安落叶松林步甲群落组成

本次共采集步甲 1149 头,隶属于 15 属 34 种(表 1)。采用 Berger-Parker 优势指数对步甲全部样本进行优势物种划分。结果显示,样本中优势物种(个体数占比 $\geq 5\%$)共 5 种,占总物种数的 14.71%,其中通缘步甲属未定种 5(*Pt. eximius*)为极优势物种。常见物种包括断通缘步甲(*Pt. interruptus*)、肩步甲(*Ca. hummeli*)等 14 个物种,占总物种数的 41.18%。稀有物种包括库步甲(*Ca. kruberi*)等 15 个物种,占总物种数的 44.12%,其中极稀有物种共 9 种。

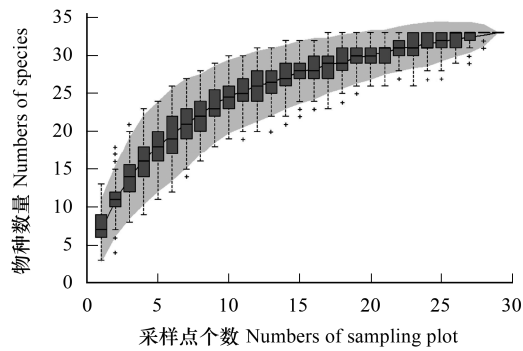


图 1 步甲物种积累曲线
Fig.1 Species accumulation curve of ground beetles

表 1 兴安落叶松林步甲群落组成

Table 1 Composition of ground beetles in Larix gmelinii forest

物种名 Species name	序号 Species number	个体数 Number of individuals	%	物种名 Species name	序号 Species number	个体数 Number of individuals	%
通缘步甲属未定种 5 <i>Pterostichus eximius</i> **	Sp34	302	26.68	达乌里通缘步甲 <i>Pterostichus dauricus</i> **	Sp33	178	15.49
脊步甲 <i>Carabus canaliculatus</i>	Sp32	164	14.27	黯通缘步甲 <i>Pterostichus adstrictus</i>	Sp31	106	9.23
维金步甲 <i>Carabus vietinghoffi</i>	Sp30	88	7.66	断通缘步甲 <i>Pterostichus interruptus</i>	Sp29	54	4.70
肩步甲 <i>Carabus hummeli</i>	Sp28	49	4.26	比利步甲 <i>Carabus billbergi</i>	Sp27	36	3.13
心步甲属未定种 1 <i>Nebria gyllenhali</i>	Sp26	27	2.35	暗步甲属未定种 2 <i>Amara brunnea</i>	Sp25	25	2.18
通缘步甲属未定种 4 <i>Pterostichus saxicola</i> **	Sp24	18	1.57	黑盗步甲 <i>Leistus niger</i>	Sp23	14	1.22
猛步甲属未定种 1 <i>Cymindis vaporariorum</i>	Sp22	12	1.04	脊角步甲属未定种 1 <i>Poecilus lamproderus</i>	Sp21	11	0.96
通缘步甲属未定种 3 <i>Pterostichus discrepans</i> **	Sp20	10	0.87	莫氏通缘步甲 <i>Pterostichus morawitzianus</i>	Sp19	9	0.78
怠步甲属未定种 1 <i>Bradycellus glabratus</i>	Sp18	7	0.61	阿文步甲 <i>Carabus arvensis</i>	Sp17	6	0.52
通缘步甲属未定种 2 <i>Pterostichus cancellatus</i> **	Sp16	6	0.52	库步甲 <i>Carabus kruberi</i>	Sp15	5	0.44
扬科通缘步甲 <i>Pterostichus jankowskyi</i>	Sp14	4	0.35	湿步甲属未定种 2 <i>Notiophilus brevisculus</i>	Sp13	3	0.26
速步甲属未定种 1 <i>Badister bullatus</i>	Sp12	2	0.17	暗步甲属未定种 1 <i>Amara magnicollis</i>	Sp11	2	0.17
麦克步甲 <i>Carabus macleayi</i> *	Sp10	2	0.17	锥须步甲属未定种 1 <i>Bembidion elevatum</i>	Sp09	1	0.09
<i>Tachyta</i> 属未定种 1 <i>Tachyta nana</i>	Sp08	1	0.09	齿爪步甲属未定种 1 <i>Synuchus intermedius</i>	Sp07	1	0.09
通缘步甲属未定种 1 <i>Pterostichus</i> sp.1 **	Sp06	1	0.09	湿步甲属未定种 1 <i>Notiophilus fasciatus</i>	Sp05	1	0.09
婪步甲属未定种 2 <i>Harpalus</i> sp.2	Sp04	1	0.09	中华婪步甲 <i>Harpalus sinuatus</i>	Sp03	1	0.09
婪步甲属未定种 1 <i>Harpalus major</i>	Sp02	1	0.09	细胫步甲属未定种 1 <i>Agonum</i> sp.1	Sp01	1	0.09

(1) 标注 * 的物种为国内新纪录物种, * 为大兴安岭地区新纪录物种;(2) Sp:物种排序 Species number;(3) sp.:未定名物种序号 undefined species number;
(4) 未定名物种序号为属内排序

2.2 兴安落叶松林不同月份步甲多样性

2.2.1 兴安落叶松林不同月份步甲群落结构

兴安落叶松林不同月份步甲群落组成具有较大差异(表2),6次采样中,步甲属数(15个属)、物种数(22种)和个体数(244头)均在6月下旬达最高值,分别占各自总数的66.67%、64.71%和21.34%,8月下旬属数(15个属)、物种数(22种)和个体数(244头)最低,分别占33.33%、35.29和12.01%。

表2 2019年5月下旬—8月下旬兴安落叶松林步甲群落组成

Table 2 Composition of ground beetles in *Larix gmelinii* forest during June-E-August-L in 2019

物种 Species		6月上旬 June-Early		6月下旬 June-Late		7月上旬 July-Early		7月下旬 July-Late		8月上旬 August-Early		8月下旬 August-Late	
属名 Genus name	物种序号 Species number	个体数 Number of individuals	%	个体数 Number of individuals	%	个体数 Number of individuals	%	个体数 Number of individuals	%	个体数 Number of individuals	%	个体数 Number of individuals	%
通缘步甲属 <i>Pterostichus</i>	Sp34	88	52.69	76	31.15	59	25.99	18	11.61	12	5.50	49	35.51
	Sp33			56	22.95	45	19.82	50	32.26	17	7.80	10	7.25
	Sp31	26	15.57	26	10.66	32	14.10	11	7.10	7	3.21	4	2.90
	Sp29	1	0.60	8	3.28	30	13.22	5	3.23	4	1.83	6	4.35
	Sp24	15	8.98	2	0.82			1	0.65				
	Sp20			3	1.23	3	1.32	2	1.29	2	0.92		
	Sp19	6	3.59					2	1.29	1	0.46		
	Sp16	3	1.80					1	0.65	1	0.46	1	0.72
	Sp14	1	0.60	2	0.82					1	0.46		
	Sp06											1	0.72
大步甲属 <i>Carabus</i>	Sp32									109	50.00	55	39.86
	Sp30	2	1.20	6	2.46	19	8.37	31	20.00	27	12.39	3	2.17
	Sp28	3	1.80	13	5.33	14	6.17	3	1.94	11	5.05	5	3.62
	Sp27	7	4.19	26	10.66	3	1.32						
	Sp17	1	0.60	5	2.05								
	Sp15			4	1.64			1	0.65				
	Sp10			1	0.41	1	0.44						
婪步甲属 <i>Harpalus</i>	Sp04							1	0.65				
	Sp03					1	0.44						
	Sp02							1	0.65				
暗步甲属 <i>Amara</i>	Sp25			5	2.05	8	3.52	9	5.81	2	0.92	1	0.72
	Sp11	1	0.60	1	0.41								
湿步甲属 <i>Notiophilus</i>	Sp13							1	0.65	2	0.92		
	Sp05	1	0.60										
心步甲属 <i>Nebria</i>	Sp26	9	5.39					10	6.45	8	3.67		
盗步甲属 <i>Leistus</i>	Sp23	1	0.60	2	0.82	3	1.32			7	3.21	1	0.72
猛步甲属 <i>Cymindis</i>	Sp22			1	0.41	6	2.64	3	1.94	2	0.92		
脊角步甲属 <i>Poecilus</i>	Sp21			2	0.82			3	1.94	4	1.83	2	1.45
怠步甲属 <i>Bradycellus</i>	Sp18	2	1.20	2	0.82	1	0.44	2	1.29				
速步甲属 <i>Badister</i>	Sp12			1	0.41	1	0.44						
锥须步甲属 <i>Bembidion</i>	Sp09					1	0.44						
步甲科未定名属 <i>Tachyta</i>	Sp08			1	0.41								
齿爪步甲属 <i>Synuchus</i>	Sp07									1	0.46		
细胫步甲属 <i>Agonum</i>	Sp01			1	0.41								
合计 Total		167	100	244	100	227	100	151	100	218	100	138	100

所有样本中,通缘步甲属(*Pterostichus*)和大步甲属(*Carabus*)丰富度最高。通缘步甲属个体数在6月下旬达最高峰,物种数在7月下旬和8月上旬维持最高值,大步甲属个体数在8月上旬达最高峰,物种数在6月下旬达最高峰。通缘步甲属未定种5(*Pt. eximius*)个体数在6月上旬达最高峰,达乌里通缘步甲

(*Pt. dauricus*)、比利步甲(*Ca. billbergi*)个体数在6月下旬达最高峰,黯通缘步甲(*Pt. adstrictus*)、断通缘步甲(*Pt. interruptus*)、肩步甲(*Ca. hummeli*)个体数在7月上旬达最高峰,维金步甲(*Ca. vietinhoffi*)个体数在7月下旬达最高峰,脊步甲(*Ca. canaliculatus*)个体数最高峰发生在8月上旬,不同物种的个体数时间动态和发生期差异显著。

2.2.2 兴安落叶松林不同月份步甲群落物种多样性变化

步甲群落个体数随采样时间变化呈现双峰模式(图2),高峰期分别出现在6月下旬和8月上旬,7月上旬缓慢下降,7月下旬和8月下旬急剧下降,个体数随时间变化差异极显著($P<0.01$)。步甲物种数高峰期出现在6月下旬(图3),7月上旬急剧下降,7月下旬出现小高峰,8月上旬缓慢下降,8月下旬物种数达到最低,最高值与最低值具有极显著差异($P<0.01$)。不同采样时间步甲个体数与物种数相关性不显著。

Shannon 多样性高峰期出现在7月上旬(图4),8月下旬达到最低值,最高值与最低值间具有极显著差异($P<0.01$)。Pielou 均匀度指数在7月上旬达到最高值(图5),6月上旬为最低值,最高值与最低值之间差异显著($P<0.05$)。不同采样时间步甲多样性与均匀度指数相关性不显著。

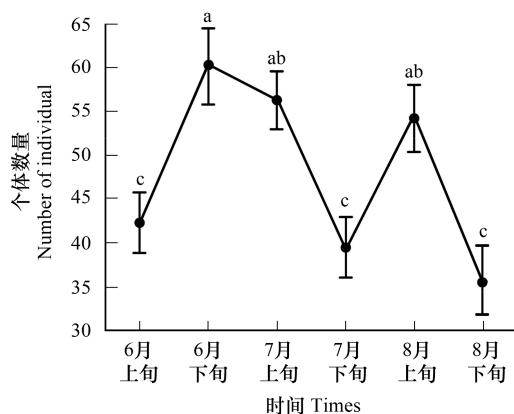


图2 步甲个体数量时间动态

Fig.2 The temporal dynamics in individual number of ground beetles

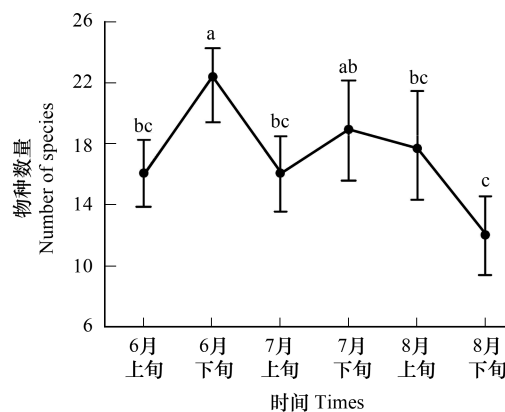


图3 步甲物种数量时间动态

Fig.3 The temporal dynamics in species number of ground beetles

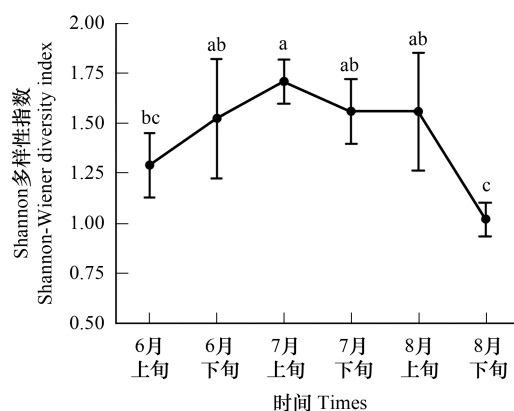


图4 步甲 Shannon 多样性指数时间动态

Fig.4 The temporal dynamics in Shannon-wiener diversity index of ground beetles

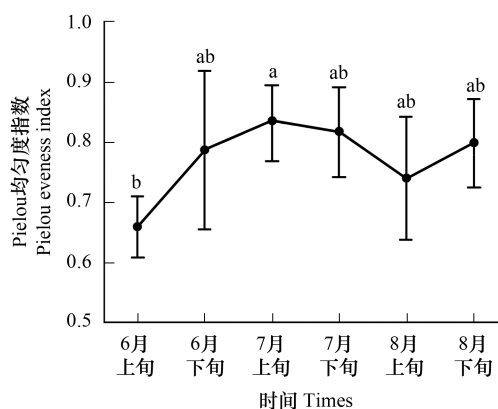


图5 步甲 Pielou 均匀度指数时间动态

Fig.5 The temporal dynamics in Pielou evenness index of ground beetles

字母“a, b, c”表示在 $P<0.05$ 水平上,同一指数在不同采样时间上具有显著性差异;字母标注包含同一字母时,表明差异不显著

2.2.3 兴安落叶松林步甲群落时间对应分析

个体数随时间变化呈现单峰变化和双峰变化的物种与采样时间的卡方检验结果显示,两个类群均与采样时间具有极显著关联($P<0.001$)。单峰变化物种时间对应分析结果显示(图6),除6月下旬受比利步甲(*Ca. billbergi*)个体数量影响较大外,其余5个采样时间按逆时针排列,时间箭头的长短和方向均不相同,表明单峰变化物种对不同时间的适应能力具有差异性。6月上旬到7月下旬4个采样时间对单峰变化物种的影响较为相似,8月上旬、8月下旬的影响较为相似。黯通缘步甲(*Pt. adstrictus*)对6月上旬、到7月上旬适应能力较强且程度相近,其中对7月上旬适应能力最强。暗步甲属未定种2(*Am. brunnea*)、维金步甲(*Ca. vietinghoffi*)对7月下旬的适应能力最强。脊步甲(*Ca. canaliculatus*)对8月上旬、8月下旬2个采样时间适应能力最强。比利步甲(*Ca. billbergi*)对6月下旬的适应能力最强,断通缘步甲(*Pt. interruptus*)对7月上旬适应能力最强。

双峰变化物种时间对应结果显示(图7),6个采样时间按箭头的长短和方向明显划分为3组,分别与3个步甲物种接近,表明3个步甲物种在6个采样时间中,分别有两个适应程度较高且相近的时间段。6月上旬、8月下旬对通缘步甲属未定种5(*Pt. eximius*)的影响具有较强的相似性,其中6月上旬的影响程度更高。7月上旬、8月上旬对肩步甲(*Ca. hummeli*)的影响更高且程度相近,达乌里通缘步甲(*Pt. dauricus*)对6月下旬、7月下旬具有较强的依赖性,且程度相近。

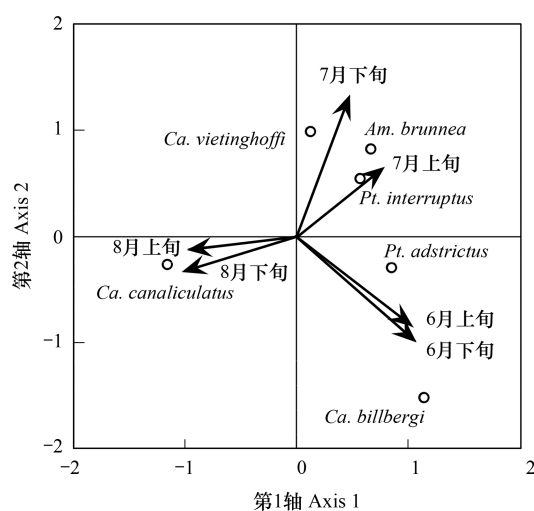


图6 步甲单峰变化物种与采样时间的对应分析

Fig.6 Correspondence analysis between single peak species of ground beetles and sampling time

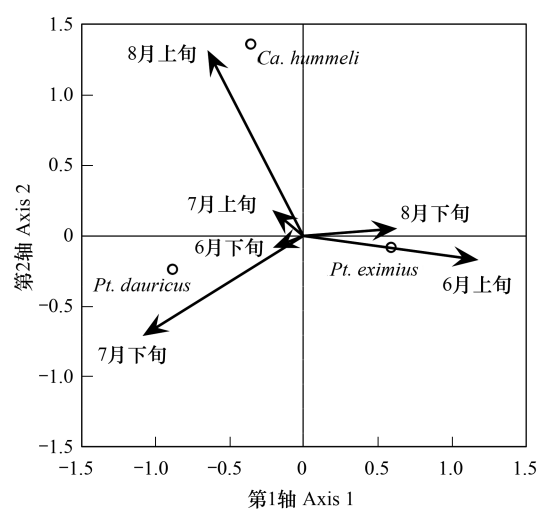


图7 步甲双峰变化物种与采样时间的对应分析

Fig.7 Correspondence analysis between double peak species of ground beetles and sampling time

2.2.4 兴安落叶松林不同时间步甲群落组成相似性

不同取样时间昆虫群落组成的相似性系数在一定程度上反映了步甲随时间变化的转化速率和差异性^[25],同时也反映了步甲群落活跃期的长短^[16]。对兴安落叶松林不同时间采集到的步甲群落相似性进行分析,结果显示(表3),6月上旬、6月下旬、7月上旬、7月下旬均具有较高的相似度,其中6月下旬和7月上旬的步甲相似性系数最高($I=0.90$),6月上旬、6月下旬、7月上旬步甲群落为极相似($I>0.75$),7月上旬、7月下旬步甲群落为中等相似($0.50\leq I<0.75$)。8月上旬与8月下旬步甲群落表现为极相似($I>0.75$)。

3 讨论

3.1 兴安落叶松林不同月份步甲群落组成

兴安落叶松林中共获取到步甲15属34种1149头。相对于其他相关研究成果,个体数量显著较少,但物

种数较为接近^[23-28]。寒温带冬季极端低温导致休眠成虫存活率低可能是引起步甲个体数量较少的原因之一。与刘生冬等的研究结果相似^[24,27],该区域获取到的稀有物种数占比较大,占总物种数 44.15%。可能的原因是,兴安落叶松林植被多样性高,复杂的森林结构形成多样化的林下小生境,使对环境条件具有高度专一性的步甲物种类别较多,同时,小生境对生物多样性的承载量低,对环境条件具有专一性的步甲存活的个体数量较少^[20-22]。

表 3 兴安落叶松林不同时间步甲群落组成相似性系数

Table 3 Similarity coefficient of ground beetles in *Larix gmelinii* forest in different months

取样时间 Sampling times	6 月上旬 June-Early	6 月下旬 June-Late	7 月上旬 July-Early	7 月下旬 July-Late	8 月上旬 August-Early	8 月下旬 August-Late
6 月上旬 June-Early	1					
6 月下旬 June-Late	0.77	1				
7 月上旬 July-Early	0.70	0.90	1			
7 月下旬 July-Late	0.25	0.67	0.73	1		
8 月上旬 August-Early	0.05	0.11	0.15	0.22	1	
8 月下旬 August-Late	0.59	0.53	0.50	0.23	0.78	1

3.2 兴安落叶松林不同月份步甲群落物种多样性变化

兴安落叶松林地处寒温带,植物生长期较温带地区短,6 月下旬为植物生长初期,植被盖度及密度低,食物资源相对充沛且被捕食者栖息环境相对暴露,步甲多为以虫卵、若虫等为食的捕食性物种,在该时期易于获取食物^[36-38],物种数及个体数达最高峰。相似的环境和林分条件使这一研究结果与胡媛媛等人在温带阔叶落叶林研究中,步甲物种数和个体数的高峰期相一致^[39]。

步甲个体数和物种数随时间变化呈双峰模式,这种变化模式可能受林下小生境的多样性和步甲繁殖休眠等生活史策略的影响。兴安落叶松林较高的生物多样性使林下生境更加多样化,各个小生境内步甲的生活习性也不相同,使不同物种活跃期表现出一定的差异性^[26,28]。同时,在气候条件适宜的温带地区,一代成虫产卵后形成的二代成虫倾向于继续休眠,在第二年春季活动以延长活跃期。而寒温带冬季极端低温使休眠的二代成虫存活率降低,长期自然选择使该地区步甲倾向于在卵孵化成成虫时结束休眠,导致兴安落叶松林步甲个体数和物种数在 7 月下旬到 8 月上旬出现第二次小高峰。

步甲多样性指数与均匀度指数在 7 月上旬达最高峰,8 月下旬多样性指数急剧下降,均匀度指数则缓慢上升,两指数具有较低的相关性。指数变化趋势与吉林蛟河阔叶红松林及国外一些相关研究结果相似^[40-41],其变化趋势的差异性受类群活跃期长短及物种数量变化的影响。大兴安岭地区 8 月下旬环境温度开始降低,植物花期基本结束,食物资源相对其他取样时间较为匮乏^[42],导致该时期步甲物种数、个体数及多样性降低,而均匀度缓慢上升。

3.3 兴安落叶松林步甲群落对不同时间的适应性

6 月到 7 月为大兴安岭地区植物丰富度最高的时间段,环境温度及湿度变化相对平缓,有研究表明在自然条件良好的森林生态系统中,雨热同期的时间段能够为步甲提供更充沛的食物资源和更多样化的栖息环境,更适合步甲生存^[43-44],与步甲在 6 月下旬到 7 月上旬对环境适应程度最高的研究结果相一致。相似性结果显示 6 月下旬、7 月上旬与 7 月下旬步甲群落结构极相似($I > 0.75$),这是由于 6 月下旬到 7 月下旬环境条件及植被结构较为稳定,对步甲群落结构影响相似^[45],8 月上旬和 8 月下旬步甲表现为中等相似($0.50 \leq I < 0.75$),这一时间段步甲物种的活跃期较 6 月下旬到 7 月下旬短,与长白山苔原带步甲群落结构研究结果较为相似,步甲活跃高峰期均集中在 7 月和 8 月^[5]。

步甲个体数、物种数、多样性及均匀度指数随时间变化差异显著($P < 0.05$),各指数之间无显著相关性。不同物种在不同时间的适应能力取决于环境条件的变化,环境条件较为稳定的时间段,物种发生期较长,群落结构较为相似。

4 结论

本文以步甲为研究对象,对大兴安岭地区兴安落叶松林步甲多样性时间动态进行研究。兴安落叶松林下小生境的多样化和寒温带步甲发育周期的自然选择可能是导致步甲类群在生长季内出现多个高峰期的主要原因。在步甲活跃期,随时间变化的森林环境条件综合变化导致步甲数量特征变化显著。稳定的森林环境条件下,步甲活跃期更长,群落结构相似度更高。研究结果为步甲时间动态的相关研究奠定了一定的理论基础,为大兴安岭地区地下生物多样性保护和管理策略的制定提供了一定的理论和数据依据。

致谢:感谢北京林业大学史宏亮老师对甲虫标本的鉴定,感谢黑龙江大兴安岭地区呼中国家级自然保护区工作人员在野外实验采样过程中提供的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Gómez R A, Maddison D R. Novelty and emergent patterns in sperm: morphological diversity and evolution of spermatozoa and sperm conjugation in ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Morphology*, 2020, 281(8): 862-892.
- [2] Diniz-filho J A F, de Marco Jr P, Hawkins B A. Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity*, 2010, 3(3): 172-179.
- [3] 张宇, 冯刚. 内蒙古昆虫物种多样性分布格局及其机制. *生物多样性*, 2018, 26(7): 701-706.
- [4] 刘继亮, 赵文智, 李锋瑞, 潘成臣. 人工固沙植被恢复对地表节肢动物群落组成及多样性的影响. *生态学报*, 2018, 38(4): 1357-1365.
- [5] 施莹, 张华麟, 关西越, 史佳琦, 吴新毅, 刘生冬, 刘世明. 长白山西坡苔原带地表甲虫群落结构分析. *吉林农业大学学报*, 2020, 42(2): 141-147.
- [6] 高梅香, 张超, 乔志宏, 侯宏宇, 金光泽, 卢廷玉, 吴东辉. 小兴安岭阔叶红松林地表甲虫 Metacommunity 格局. *生态学报*, 2018, 38(16): 5636-5648.
- [7] 许洪军, 于立忠, 黄选瑞, 朱教君, 杨晋宇, 高尚林, 王拥军. 辽东山区次生林与人工林大型地表节肢动物多样性. *生态学杂志*, 2015, 34(3): 727-735.
- [8] Tsafack N, Xie Y Z, Wang X P, Fattorini S. Influence of climate and local habitat characteristics on carabid beetle abundance and diversity in northern Chinese steppes. *Insects*, 2019, 11(1): 19.
- [9] García-Suabita W, Pinzón J, Spence J R, Florián O P P. Epiedaphic ground beetle (carabidae) diversity in ecosystems transformed by plantations of *Eucalyptus pellita* in the Orinoco region of Colombia. *Neotropical Entomology*, 2019, 48(1): 1014-1029.
- [10] 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.
- [11] Holzschuh A, Steffan-Dewenter I, Tschamtk T. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *The Journal of Animal Ecology*, 2010, 79(2): 491-500.
- [12] Rainio J, Niemelä J. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity & Conservation*, 2003, 12(3): 487-506.
- [13] Laiolo P, Pato J, Obeso J R. Ecological and evolutionary drivers of the elevational gradient of diversity. *Ecology Letters*, 2018, 21(7): 1022-1032.
- [14] 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.
- [15] Lencinas M V, Sola F J, Cellini J M, Peri P L, Pastur G M. Land sharing in South Patagonia: conservation of above-ground beetle diversity in forests and non-forest ecosystems. *Science of the Total Environment*, 2019, 690: 132-139.
- [16] 刘生冬, 孟庆繁, 高文韬, 李燕, 赵红蕊, 李天琦. 吉林蛟河阔叶红松林地表甲虫多样性时间动态分析. *生态学报*, 2018, 38(7): 2462-2470.
- [17] 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.
- [18] 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.
- [19] Klein B C. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology*, 1989, 70(6): 1715-1725.
- [20] Conover D, Dubeux J, Martini X. Phenology, distribution, and diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in North Florida's pastures and forests. *Environmental Entomology*, 2019, 48(4): 847-855.
- [21] Parisi F, Frate L, Lombardi F, Tognetti R, Campanaro A, Biscaccianti A B, Marchetti M. Diversity patterns of Coleoptera and saproxylic communities in unmanaged forests of Mediterranean mountains. *Ecological Indicators*, 2020, 110: 105873.

- [22] Barretto J, Salomão R P, Iannuzzi L. Diversity of dung beetles in three vegetation physiognomies of the Caatinga dry forest. *International Journal of Tropical Insect Science* volume, 2020, 40(2): 385-392.
- [23] Gibbs J P, Stanton E J. Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites, and flies. *Ecological Applications*, 2001, 11(1): 79-85.
- [24] 刘生冬, 孟昕, 尚军烨, 杨明明, 孟庆繁, 高文韬, 王戈戎. 长白山苔原带昆虫群落组成与时间动态. *昆虫学报*, 2019, 62(2): 233-240.
- [25] 仲雨霞. 北京野鸭湖湿地自然保护区甲虫群落多样性及其动态分布的研究[D]. 北京: 首都师范大学, 2007.
- [26] 贾凤龙, 梁铭球, 陈振耀, 庞虹, 谢委才, 陈里娥, 叶桂栋. 梧桐山甲虫物种多样性. *生物多样性*, 2000, 8(2): 169-171.
- [27] 刘生冬, 孟庆繁, 高文韬, 李燕. 张广才岭南段阔叶红松林天牛科昆虫物种多样性与成虫出现期时间动态. *林业科学*, 2016, 52(2): 74-81.
- [28] 杨星科. 长江三峡库区昆虫. 重庆: 重庆出版社, 1997: 34-53.
- [29] 张雪萍. 大兴安岭森林生态系统土壤动物结构及其功能研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2006.
- [30] 王巍巍, 贺达汉, 张大治. 荒漠景观地表甲虫群落边缘效应研究. *应用昆虫学报*, 2013, 50(5): 1383-1391.
- [31] 孙晓杰. 中国温带森林步甲多样性变化及影响因素[D]. 北京: 中央民族大学, 2019.
- [32] 李巧. 物种累积曲线及其应用. *应用昆虫学报*, 2011, 48(6): 1882-1888.
- [33] 李岳诚, 张大治, 贺达汉. 荒漠景观固沙柠条林地地表甲虫多样性及其与环境因子的关系. *林业科学*, 2014, 50(5): 109-117.
- [34] 杭佳, 石云, 刘文惠, 贺达汉. 宁夏黄土丘陵区不同生态恢复生境地表甲虫多样性. *生物多样性*, 2014, 22(4): 516-524.
- [35] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(下). *生物多样性*, 1994, 2(4): 231-239.
- [36] 乔志宏. 食物资源添加对小兴安岭凉水阔叶红松林地地表甲虫集合群落格局与形成机制的影响[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2020.
- [37] Sanderson R, Newton S, Selvidge J. Effects of vegetation cutting on invertebrate communities of high conservation value *Calluna* upland peatlands. *Insect Conservation and Diversity*, 2020, 13(3): 239-249.
- [38] 邵元虎, 张卫信, 刘胜杰, 王晓丽, 傅声雷. 土壤动物多样性及其生态功能. *生态学报*, 2015, 35(20): 6614-6625.
- [39] 胡媛媛, 朱纪元, 闫龙, 曹阳, 李景科, 高梅香. 温带落叶阔叶林小尺度空间地表鞘翅目成虫群落多样性. *哈尔滨师范大学自然科学学报*, 2016, 32(6): 67-73.
- [40] 刘生冬, 孟昕, 孟庆繁, 韩云鹤, 李燕, 赵红蕊. 吉林蛟河阔叶红松林中甲虫(鞘翅目)群落时间动态分析. *林业科学*, 2018, 54(10): 80-88.
- [41] Aldhafer H M, Abdel-Dayem M S, Aldryhim Y N, Fadl H H, El-Torkey A M, Elgharbawy A A, Setyaningrum H. Diversity and composition of ground-dwelling beetle assemblages (Insecta: Coleoptera) in Rawdhat Khorim National Park, Kingdom of Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, 2016, 127: 187-191.
- [42] 王鼎, 王梓璇, 冯倩倩, 舒洋, 葛鹏, 张波, 周梅, 赵鹏武. 兴安落叶松林植物物种组成及多样性对轻度火干扰的响应. *林业资源管理*, 2017, (3): 80-85, 103-103.
- [43] Lövei G L, Sunderland K D. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 1996, 41: 231-256.
- [44] 刘生冬, 孟昕, 孟庆繁, 李燕, 赵红蕊, 高文韬. 阔叶红松林不同林分对地表甲虫群落的影响. *林业科学*, 2018, 54(2): 110-118.
- [45] Duan M, Liu Y H, Li X, Wu P L, Hu W H, Zhang F, Shi H L, Yu Z R, Baudry J. Effect of present and past landscape structures on the species richness and composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) in a dynamic landscape. *Landscape and Urban Planning*, 2019, 192: 103649.