

DOI: 10.20103/j.stxb.202209292768

高梅香, 叶妍妍, 孙佳欢, 宋国华, 金光泽, 原作强, 王绪高, 张卫国, 周利军. 东北阔叶红松林地地表葬甲群落多样性及其空间变异特征. 生态学报, 2023, 43(18): 7536-7552.

Gao M X, Ye Y Y, Sun J H, Song G H, Jin G Z, Yuan Z Q, Wang X G, Zhang W G, Zhou L J. Species diversity and its spatial variability of ground-dwelling carrion beetle (Coleoptera, Silphidae) community in broad-leaved Korean pine forests in Northeast China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(18): 7536-7552.

东北阔叶红松林地地表葬甲群落多样性及其空间变异特征

高梅香^{1,2,*}, 叶妍妍^{1,2}, 孙佳欢^{1,2}, 宋国华³, 金光泽⁴, 原作强⁵, 王绪高⁶, 张卫国⁷, 周利军⁸

1 宁波大学地理与空间信息技术系, 宁波 315211

2 宁波市高等学校协同创新中心“宁波陆海国土空间利用与治理协同创新中心”, 宁波 315211

3 黑龙江丰林国家级自然保护区管理局, 伊春 153000

4 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

5 西北工业大学生态环境学院, 西安 710129

6 中国科学院沈阳应用生态研究所, 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110000

7 黑龙江胜山国家自然保护区服务中心, 黑河 164300

8 绥化学院农业与水利工程学院, 绥化 152061

摘要:为了探明我国东北阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林地地表葬甲多样性及其空间变异特征,在胜山、丰林、凉水 and 长白山的 4 个大型森林动态监测样地内,通过布置 900 个陷阱调查了 36 hm²范围内的地表葬甲群落基本特征。基于群落物种数量、个体数量和总体长,分析了地表葬甲多样性及其空间变异性。结果表明:(1)东北阔叶红松林区域物种库包含 12 个葬甲物种,密度为 0.018 只/m²,总平均体长达 0.32 mm/m²。北方花葬甲(*Nicrophorus tenuipes*)是东北阔叶红松林内的广布物种,黑葬甲(*Nicrophorus concolor*)等五个物种具有明显的生境偏好,仅存在于单个局域物种库内。(2)物种数量、个体数量和总体长在胜山、丰林、凉水和长白山样地存在明显差异,其中纬度较低的局域物种库(凉水、长白山)可维持更高的物种多样性,纬度最高的局域物种库(胜山)维持较低的物种多样性。(3)地表葬甲群落在胜山和丰林样地存在显著的空间自相关性,在凉水和长白山样地则不显著。(4)葬甲群落具有较明显的空间异质性,长白山样地的空间变异性与其他样地差异较大,这些空间变异性主要受确定性和/或非确定性过程调控,但二者的作用强度在 4 个样地表现不同。本研究表明东北阔叶红松林内,地表葬甲的多样性和空间变异性在不同纬度存在差异,该研究为地带性顶极植被—阔叶红松林内土壤动物多样性维持和保护提供了理论依据和数据支撑。

关键词:葬甲;空间变异;多样性;体长;阔叶红松林

Species diversity and its spatial variability of ground-dwelling carrion beetle (Coleoptera, Silphidae) community in broad-leaved Korean pine forests in Northeast China

GAO Meixiang^{1,2,*}, YE Yanyan^{1,2}, SUN Jiahuan^{1,2}, SONG Guohua³, JIN Guangze⁴, YUAN Zuoqiang⁵, WANG Xugao⁶, ZHANG Weiguo⁷, ZHOU Lijun⁸

1 Department of Geography and Spatial Information Techniques, Ningbo University, Ningbo 315211, China

基金项目:国家自然科学基金项目(42271051,41871042);宁波市自然科学基金项目(2021J129);黑龙江省自然科学基金项目(LH2019D018)

收稿日期:2022-09-29; **网络出版日期:**2023-05-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gaomeixiang@nbu.edu.cn

2 Ningbo Universities Collaborative Innovation Center for Land and Marine Spatial Utilization and Governance Research at Ningbo University, Ningbo 315211, China

3 Management Bureau of Heilongjiang Fenglin National Nature Reserve, Yichun 153000, China

4 School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

5 College of Ecology and Environment, Northwestern Polytechnical University, Xi'an 710129, China

6 Chinese Academy of Sciences Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110000, China

7 Service Center of Heilongjiang Shengshan National Nature Reserve, Heihe 164300, China

8 College of Agriculture and Hydraulic Engineering, Suihua University, Suihua 152061, China

Abstract: In order to explore the diversity and its spatial variability of ground beetles in broad-leaved Korean pine forests in Northeast China, this study investigated the ground-dwelling carrion beetle communities within 36 hm² by 900 pitfall traps in four large forest dynamic monitoring plots of broad-leaved Korean pine forests (i.e., Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan) in Northeast China. Based on the indices of species number, individual number and total body length, the diversity and its spatial variability of the carrion beetle communities were analyzed. The results showed that: (1) There were twelve species of carrion beetles in the regional species pool of broad-leaved Korean pine forests in Northeast China, with a density of 0.018 individuals/m² and an average body length of 0.32 mm/m². *Nicrophorus tenuipes* was the widespread species in the broad-leaved Korean pine forests in Northeast China which existed in all plots with a relatively large individual number. Five species, that is *Nicrophorus concolor*, *Silpha obscura*, *Calosilpha brunnicollis*, *Oiceoptoma thoracicum* and *Dendroxena sexcarinata*, had obvious habitat preference and only existed in a single local species pool. (2) The indices of species number, individual number and total body length were significantly different among Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots, indicating that the relatively warm local species pool (Liangshui and Changbaishan) could maintain higher species diversity, while the coldest local species pool (Shengshan) only maintained low species diversity. (3) There were significantly spatial autocorrelations of species number, individual number and total body length of the carrion beetle communities in both Shengshan and Fenglin plots with relatively higher latitudes. However, the indices above mentioned did not showed significantly spatial autocorrelations in the Liangshui and Changbaishan plots with relatively lower latitudes. (4) Carrion beetle communities showed significantly spatial variabilities. The spatial variability of carrion beetle community in the Changbaishan plot with the lowest latitude and highest altitude was significantly different from other plots. These spatial variabilities of carrion beetle communities were mainly regulated by deterministic and/or non-deterministic processes based on the results of semivariogram parameters, but the relative roles of the deterministic and non-deterministic processes were different in the four plots. The results of this study showed that the diversity and spatial variability of ground-dwelling carrion beetle communities were different at different latitudes in the broad-leaved Korean pine forests in Northeast China. This study provided theoretical basis and data support for the maintenance and protection of soil fauna diversity in the zonal climax vegetation, that is broad-leaved Korean pine forests.

Key Words: Silphidae; spatial variability; diversity; body length; Korean pine forest

阔叶红松 (*Pinus koraiensis*) 林主要分布在亚洲东北部、俄罗斯远东地区南部、朝鲜半岛和日本北部山地^[1],在我国分布面积最广^[2]。阔叶红松林是我国东北东部山区的地带性顶极植被,主要分布在长白山、张广才岭、小兴安岭和完达山山地^[3],林内具有高度复杂的结构和多样性,在维持东北生态屏障和促进经济发展中发挥着重要作用。20世纪以来强烈的人类活动干扰使阔叶红松林遭到严重破坏,其分布面积急剧萎缩并片段化^[3],目前代表性的分布区仅为北部亚区、中部—北部过渡区、中部亚区和南部亚区^[2],该现状对该林型内生物多样性的保护和维持带来不利影响。

土壤动物是森林生态系统的重要组成部分^[4],在凋落物分解、碳循环等过程中发挥重要作用^[5-6],其物种数、个体密度、多样性指数等群落特征对环境变化响应敏感^[7],可作为反映阔叶红松林生态系统变化的指示指标。目前,不同学者针对阔叶红松林已经开展了系统的研究,揭示了不同纬度阔叶红松林生物多样性特征及其生态功能^[8-9],但相关研究主要集中在地上生物群落,对地下生物多样性尤其是土壤动物的分布特征尚不清楚。

葬甲(Coleoptera, Silphidae)是我国北方森林中重要的地表土壤动物。目前我国东北地区共记录葬甲 29 个物种^[10],邻近的韩国共记录 26 个物种^[11],但仍不清楚我国东北阔叶红松林内地表葬甲的物种多样性及其水平空间变异性特征。大型森林动态监测样地为研究土壤动物多样性的空间变异性、维持机制和功能作用提供了平台^[12],我国已在不同纬度建成了多个阔叶红松林大型森林动态监测样地,开展了多年的连续监测与研究,并取得了丰硕的成果,为系统研究东北阔叶红松林地表葬甲多样性及其空间变异性提供了支撑平台。

空间变异性是土壤动物研究的重要内容之一^[13],是采用“格局—过程”方式揭示土壤动物多样性维持机制的有效途径^[14]。相关研究已经在我国原始阔叶红松林的中部—北部过渡区和中部亚区开展调查^[15-16],发现地表葬甲多样性存在明显的空间变异性,但仍不清楚北部亚区和南部亚区葬甲的多样性及其空间变异性^[2]。本研究在我国原始阔叶红松林北部亚区(胜山)、中部—北部过渡区(丰林)、中部亚区(凉水)和南部亚区(长白山)的大型森林动态监测样地内^[2],采用陷阱法捕捉地表葬甲,以说明东北典型阔叶红松林内地表葬甲群落多样性及其空间变异性,探索并回答以下 2 个科学问题:(1)东北典型阔叶红松林内地表葬甲群落的物种数量、个体数量、体长和优势物种等多样性特征,(2)东北典型阔叶红松林内地表葬甲群落的空间自相关性、半方差函数和空间插值图等空间变异性特征。本研究将为我国东北阔叶红松林土壤动物多样性维持机制研究奠定基础,为该区域生物多样性保护提供数据支撑。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区自北向南分别为胜山、丰林、凉水和长白山国家级自然保护区(表 1),这些区域是我国原始阔叶红松林的典型分布区。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与野外样品采集

实验样地分别设置在胜山、丰林、凉水和长白山国家自然保护区的阔叶红松林大型动态监测样地内,样地大小分别为 10.4 hm²(400 m×260 m)、30 hm²(500 m×600 m)、9 hm²(300 m×300 m)和 25 hm²(500 m×500 m),分别是我国原始阔叶红松林北部亚区、中部—北部过渡区、中部亚区和南部亚区的典型代表^[2]。为保持 4 个样地具有相同的调查空间范围,在每个大型森林动态监测样地内随机选择 9 hm²范围进行调查,然后将 9 hm²样地划分成 225 个 20 m×20 m 的单元格。

相关研究表明 7—8 月是研究区森林内地表葬甲丰富度较高的时期^[24-25],故于 2019 年 7—8 月使用陷阱法捕获地表葬甲。以每个 20 m×20 m 单元格的中心点为圆心,在 20 cm 为半径的圆内布置一个陷阱,每个样地布置 225 个陷阱。当设定范围内存在积水、石块、倒木等情况难以布置陷阱时,选择在该单元格中心点 50 cm 圆半径内布置。首先移除地表凋落物露出土壤表面,使用内径 7 cm 的土钻挖一个深 15 cm 的土柱,将高 14 cm、内径 7 cm 的塑料杯置于土柱中,使杯口与地面齐平,然后回填凋落物。杯中倒入饱和 NaCl 溶液(大约距杯口 1/3 处),为防止雨水、凋落物、林冠节肢动物和其他飞行动物等进入陷阱,在杯口上方约 10 cm 处,用四根长度为 15 cm 的筷子支撑一次性塑料透明餐盒作为防护。陷阱在野外放置 14 天,具体日期为:胜山(7 月 17 日—8 月 5 日)、丰林(7 月 17—8 月 5 日)、凉水(7 月 16 日—8 月 4 日)和长白山(8 月 2 日—8 月 16 日)。为防止雨水过多导致标本流失并避免葬甲标本腐烂,分别于第 7、14 天收集陷阱内样品,将 2 次样品混合作为每个采样点的样品。每个样地分别采集 225 份样品,4 个样地共采集 900 份样品。

表 1 研究区基本信息

Table 1 Basic information of the study area

指标 Indices	胜山国家级自然保护区 Shengshan National Nature Reserve	丰林国家级自然保护区 Fenglin National Nature Reserve	凉水国家级自然保护区 Liangshui National Nature Reserve	长白山国家级自然保护区 Changbaishan National Nature Reserve
纬度 Latitude	49°25'—49°40' N	48°02'—48°12' N	47°60'—47°16' N	41°41'—42°25' N
经度 Longitude	126°27'—127°02' E	128°58'—129°15' E	128°47'—128°57' E	127°42'—128°16' E
地理区域 Geographical area	小兴安岭西北坡	小兴安岭南坡北段	小兴安岭南坡达里带岭 支脉东坡	长白山北坡
气候类型 Climate type	寒温带大陆性季风气候	温带大陆性季风气候	温带大陆性季风气候	温带大陆性山地气候
年均温/℃ Annual mean temperature	-2.0	-0.5	-0.3	3.6
年均降水量/mm Annual mean precipitation	550—620	688	676	674
土壤类型 Soil type	暗棕壤	山地棕色森林土	暗棕壤	山地棕色森林土
样地平均海拔/m Average elevation of plot	450.00	438.55	508.00	801.50
样地主要树种 Main tree species in plot	以红松 (<i>Pinus koraiensis</i>) 为主,伴生树种主要有红皮云杉 (<i>Picea koraiensis</i>)、兴安落叶松 (<i>Larix gmelini</i>)、紫椴 (<i>Tilia amurensis</i>)、白桦 (<i>Betula platyphylla</i>)、黑桦 (<i>B. davurica</i>)、裂叶榆 (<i>Ulmus laciniata</i>)、色木槭 (<i>Acer mono</i>) 等。	以红松为主,伴生树种主要有臭冷杉 (<i>Abies nephrolepis</i>)、紫椴、裂叶榆、色木槭、红皮云杉、鱼鳞云杉 (<i>Picea jezoensis</i>)、冷杉 (<i>Abies fabri</i>)、落叶松 (<i>Larix gmelinii</i>)、白桦等。	以红松为主,伴生树种主要有大青杨 (<i>Populus ussuriensis</i>)、枫桦 (<i>Betula costata</i>)、水曲柳 (<i>Fraxinus mandshurica</i>)、臭冷杉、花楷槭 (<i>A. ukurunduense</i>) 等。	以红松为主,伴生树种主要有紫椴、蒙古栎 (<i>Quercus mongolica</i>)、水曲柳、色木槭、青楷槭 (<i>A. tegmentosum</i>) 等。
参考文献 References	[17—19]	[20—21]	[2, 16]	[22—23]

1.2.2 室内实验处理

显微镜下鉴定和计数,主要依据《中国土壤动物检索图鉴》^[26]、《中国东北的葬甲科研究》^[10]等资料将葬甲鉴定到种,将成虫与幼虫分别计数,仅将成虫用于后续处理分析。物种体长使用平均身体长度(mm),数据从文献资料中获取^[10]。

1.3 数据处理分析方法

1.3.1 土壤动物群落基本特征

以每个采样点获取的数据作为一个样品,每个样地的 225 份样品作为 1 个地表葬甲群落,计算地表葬甲群落的物种数、个体数、变异系数、Raunkiaer 频度并划分多度等级。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。每个样地内根据物种出现的次数与样点总数的比值计算 Raunkiaer 频度,0—20% 为 A 级,21%—40% 为 B 级,41%—60% 为 C 级,61%—80% 为 D 级,81%—100% 为 E 级^[27]。按照个体数占总捕获量的百分比来划分多度等级,个体数占总捕获量 10% 以上为优势种(+++),1%—10% 为常见种(++),1% 以下为稀有种(+)^[28]。每个群落的总体长(mm)为群落内所有个体体长的总和。基于采样点的物种稀释度曲线,说明对 4 个样地中的葬甲物种采样是否充分,样品中物种是否丰富^[11]。

在 R 4.1.2 软件中进行如下分析^[29]。使用 Shapiro-Wilk 方法对地表葬甲群落物种数量、个体数量和总体体长进行正态分布和方差齐性检验。在 stats 程序包中分别使用 *shapiro.test* 和 *bartlett.test* 命令函数检验数据的正态分布和方差齐性^[29],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 (One Way-ANOVA) 和多重比较 (Tukey HSD 方法) 检验不同样地间地表葬甲群落物种数量、

个体数量、总体长等数据间的差异显著性,在 stats 程序包中分别使用 *aov* 和 *TukeyHSD* 命令函数进行单因素方差分析。采用 Pearson 相关性分析每个样地葬甲物种数量、个体数量和总体长的关系,在 *corrplot* 程序包中使用 *corr*, *cor.mtest* 和 *corrplot* 函数进行 Pearson 相关性分析^[30]。使用 *vegan* 程序包中的 *specaccum* 函数分析和计算物种稀释度曲线^[31]。

1.3.2 物种多样性

采用以下方法计算地表葬甲群落的物种多样性:

(1) Shannon-Wiener 多样性指数^[32]:

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

(2) Pielou 均匀性指数^[33]:

$$J = H' / \ln S \quad (2)$$

(3) Simpson 优势度指数^[34]:

$$C = \sum_{i=1}^s \left(\frac{n_i}{N} \right)^2 \quad (3)$$

(4) Margalef 丰富度指数^[35]:

$$D = (S - 1) / \ln N \quad (4)$$

式中, P_i 为群落第 i 个物种的个体数占总个体数的比例; S 为群落所有物种数; n_i 为该群落内第 i 个物种的个体数; N 为全部物种的总个体数。

(5) Jaccard 相似性系数(群落相似度指数)^[36]:

$$q = c / (a + b - c) \quad (5)$$

式中, c 为群落 A 和 B 的共有物种数, a 和 b 分别为两个群落的物种数, 若 $0 < q < 0.25$, 表示群落 A 和群落 B 极不相似; 若 $0.25 \leq q < 0.50$, 表示中等不相似; 若 $0.50 \leq q < 0.75$, 表示中等相似; 若 $0.75 \leq q < 1.00$, 表示极相似。

1.3.3 主成分分析

利用主成分分析法(Principal component analysis, PCA)来刻画 4 个样地间葬甲群落组成的相似性,使用 stats 程序包的 *prcomp* 函数进行 PCA 分析,使用 *factoextra* 程序包的 *fviz_pca_ind* 函数绘制 PCA 分析结果图^[37]。以上分析在 R 4.1.2 软件中进行^[29]。

1.3.4 空间变异性分析

(1) 空间自相关性

Tobler 提出空间自相关(Spatial autocorrelation)是指某些变量在同一个分布区内的观测值存在潜在的相互依赖性^[38]。表示空间自相关的指数和方法很多,最常用的是 Moran's I 指数,该指数定量描述研究变量在空间上的依赖关系以及反映空间邻接或空间邻近的区域单元的属性值的相似程度^[39-40]。Moran's I 指数可以判断样地内葬甲群落是否存在空间聚集(或空间分散),还可通过其指数的大小直接判断葬甲群落在空间位置上是否存在集聚与分散。表达式如下:

$$I = \frac{n}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij}} \times \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \quad (6)$$

式中, x_i 和 x_j 是变量 x 在相邻配对空间单元的取值, \bar{x} 为 n 个单元属性平均值, W_{ij} 为二进制的相邻空间权值。本文使用 150 m 为活跃滞后距离(研究样地长度的一半),第一滞后距离为 20 m(取样尺度)。Moran's I 的值为 $[-1, 1]$, Moran's I 值为 0 代表群落不存在空间自相关; Moran's I 值大于 0 说明全局自相关性是正相关,小于 0 为负相关关系;其绝对值越大自相关程度越大。正空间自相关代表相邻空间具有相似的特征或属性(呈现聚集的空间格局),负空间自相关则表示相邻空间具有不同的属性或特征(呈现离散的空间格局)^[41]。

Moran's I 偏离预期值的显著程度采用零假设的 P 值检验法, $P \leq 0.01$ 表示存在高度显著相关关系; $0.01 < P \leq 0.05$ 表示存在显著相关关系。

(2) 半方差函数

半方差函数 (Semivariograms) 用来表征葬甲群落物种数量、个体数量和总体长空间变异的特征和程度^[42]。其计算公式为:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [(Z(x_i) - Z(x_i + h))]^2 \quad (7)$$

式中, $\gamma(h)$ 为变异函数, h 为样本间距又称滞后距离, $N(h)$ 为距离为 h 时对应的样点对数, $Z(x_i)$ 和 $Z(x_i + h)$ 分别为区域化变量 Z 在空间位置 x_i 和 $x_i + h$ 处的观测值。

半方差函数通过块金值 (C_0)、基台值 ($C_0 + C$)、结构比 $C / (C_0 + C)$ 和变程 (自相关尺度, A_0) 描述葬甲群落个体数量、物种数量和总体长的空间变异性^[42]。块金值是间隔距离小于采样间距时的测量误差或空间变异, 其参数过大表示较小尺度上的某种过程不可忽视。基台值是变量在研究范围内最大的变异程度, 其值越大表示总的空间变异程度越高。结构比用来揭示变量的空间自相关部分引起的空间异质程度, 它反映了空间自相关性的程度和随机性和/或结构性因素引起的空间变异占总变异的比值, 比值 $< 25\%$ 表明空间相关性较弱, 葬甲群落空间变异主要由随机性因素引起; 比值在 $25\% - 75\%$ 之间表明具有中等的空间相关性, 群落空间变异由结构性和随机性因素共同调控; 比值 $> 75\%$ 表明空间相关性很强, 群落空间变异主要由结构性因素引起^[43]。变程表示区域化变量存在空间自相关特性的平均最大距离^[44], 反映群落自相关的空间范围, 在自相关尺度内葬甲群落具有空间自相关性, 自相关尺度以外具有空间独立性。

(3) 普通克里格空间插值

普通克里格 (Ordinary Kriging) 插值是在变异函数理论和结构分析基础上, 在有限区域内对区域化变量进行的无偏最优估计^[42], 其计算公式为:

$$Z(x_0) = \sum_{i=1}^n \gamma Z(x_i) \quad (8)$$

式中, $Z(x_0)$ 是在未经观测的点 x_0 上的内插估计值, $Z(x_i)$ 是在点 x_0 附近的若干观测点上获得的实测值; n 为估值搜索半径内的样点数量; γ 为权重系数。通过空间局部估计绘制区域上的空间分布图, 比较不同样地葬甲群落物种数量、个体数量和总体长的斑块形状、大小及其变化的空间变异性特征^[45]。

在 R 4.1.2 软件中, 使用 `vegan`^[31] 和 `automap`^[46] 程序包中的 `dnearneigh` 和 `sp.correlogram` 函数计算空间自相关性, 通过 `vegan`^[31]、`geoR`^[47] 和 `gstat`^[48] 程序包中的 `shapiro.test`、`autofitVariogram`、`autoKrige` 函数完成半方差函数分析和空间插值。

2 结果

2.1 地表葬甲群落多样性

2.1.1 群落组成

研究期间共捕获葬甲 6572 只、12 物种, 总体长为 114391 mm。胜山、丰林、凉水、长白山样地分别捕获 402、2064、1728、2378 只和 2、6、9、7 种, 其总体长分别为 7836、36777、30006、39772 mm (表 2)。

在胜山样地, 捕获的 2 物种分别为优势和常见物种; 红带花葬甲 (*Nicrophorus investigator*) 为优势物种, 其数量为 399 只, 占总捕获量的 99.25% 以上; 在 38 个采样点出现, Raunkiaer 频度为 A 级; 其总体长为 7780.5 mm, 达到群落总体长的 99.29%。在丰林样地, 共捕获优势、常见和稀有物种 1、1 和 4 个; 北方花葬甲 (*Nicrophorus tenuipes*) 为优势物种, 其数量为 1728 只, 占总捕获量的 83.68%; 在 151 个采样点出现, Raunkiaer 频度为 D 级; 其总体长为 31968 mm, 达到群落总体长的 86.92%。在凉水样地, 共捕获优势、常见和稀有物种 4、2 和 3 个; 北方花葬甲、黑光葬甲 (*Phosphuga atrata*)、红斑花葬甲 (*Nicrophorus vespilloides*)、四星花葬甲 (*Nicrophorus quadripunctatus*) 的数量分别为 1006、238、205、186 只, 分别占总捕获量的 58.21、13.77、11.86 和

表 2 胜山、丰林、凉水、凉水和长白山阔叶红松林样地葬甲群落组成
Table 2 Community composition of carrion beetle communities in Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots

样地 Plot	指数 Index	ZJ1	ZJ2	ZJ3	ZJ4	ZJ5	ZJ6	ZJ7	ZJ8	ZJ9	ZJ10	ZJ11	ZJ12
胜山	个体数量/多度等级	/	3/+	399/++	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	变异系数 CV	/	8.62	4.61	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	Raunkiaer 频度	/	A	A	/	/	/	/	/	/	/	/	/
	总体长/mm	/	55.5	7780.5	/	/	/	/	/	/	/	/	/
丰林	个体数量/多度等级	/	1728/+++	/	/	67/+	261/++	/	/	/	1/+	7/+	1/+
	变异系数 CV	/	1.77	/	/	3.15	3.17	/	/	/	15	5.59	15
	Raunkiaer 频度	/	D	/	/	A	B	/	/	/	A	A	A
	总体长/mm	/	31968	/	/	1005	3654	/	/	/	14	122.5	14
凉水	个体数量/多度等级	5/+	1006/+++	50/++	186/+++	205/+++	4/+	238/+++	20/++	14/+	/	/	/
	变异系数 CV	7.89	1.24	3.22	2.38	2.70	11.84	1.38	3.21	5.59	/	/	/
	Raunkiaer 频度	A	D	A	B	B	A	C	D	A	/	/	/
	总体长/mm	175	18611	975	3162	3075	56	3332	340	280	/	/	/
长白山	个体数量/多度等级	/	637/+++	22/+	842/+++	777/+++	43/++	3/+	/	/	/	54/++	/
	变异系数 CV	/	1.88	6.26	2.07	2.55	4.06	8.62	/	/	/	2.41	/
	Raunkiaer 频度	/	C	A	C	B	A	A	/	/	/	A	/
	总体长/mm	0	11784.5	429	14314	11655	602	42	0	0	0	945	0

ZJ1-黑葬甲 (*Nicrophorus concolor*), ZJ2-北方花葬甲 (*Nicrophorus tenuipes*), ZJ3-红带花葬甲 (*Nicrophorus investigator*), ZJ4-四星花葬甲 (*Nicrophorus quadripunctatus*), ZJ5-红斑花葬甲 (*Nicrophorus vespilloides*), ZJ6-黄斑花葬甲 (*Nicrophorus praedator*), ZJ7-黑光葬甲 (*Phosphuga arata*), ZJ8-*Silpha brunnicalis*), ZJ9-双色丽葬甲 (*Calosilpha brunnicalis*), ZJ10-赤胸皱葬甲 (*Oiceoptoma thoracicum*), ZJ11-隧葬甲 (*Silpha perforata*), ZJ12-六脊树葬甲 (*Dendroxena sexcarinata*), 下同。A、B、C 和 D 分别代表 Raunkiaer 频度的 A、B、C 和 D 等级; /: 未捕获

10.76%; 在 175、113、60、63 个采样点出现, Raunkiaer 频度为 D、C、B、B 级; 总体长为 18611、3332、3075、3162 mm, 分别占群落总体长的 62.02、11.10、10.25 和 10.54%。在长白山样地, 共捕获优势、常见和稀有物种 3、2 和 2 个, 四星花葬甲、红斑花葬甲、北方花葬甲为优势物种, 其数量分别为 842、777、637 只, 占总捕获量的 35.41、32.67 和 26.79%; 在 110、89、132 个采样点出现, Raunkiaer 频度为 C、B、C 级; 总体长为 14314、11655、11785 mm, 占群落总体长的 40.00、29.30 和 29.63% (表 2)。

由图 1 可知, 胜山、丰林、凉水、长白山样地间葬甲的物种数量均存在显著差异, 其中胜山样地物种数量最少, 显著低于其他 3 个样地 ($P < 0.05$); 凉水样地物种数量最多, 显著高于其它样地 ($P < 0.05$)。长白山样地葬甲的个体数最多, 明显多于凉水和胜山样地 ($P < 0.05$); 胜山样地个体数量最少, 显著少于其他 3 个样地; 凉水样地个体数仅明显多于胜山样地。丰林、凉水及长白山 3 个样地的葬甲总体长显著大于胜山样地 ($P < 0.05$), 且这 3 个样地的总体长差异不显著。

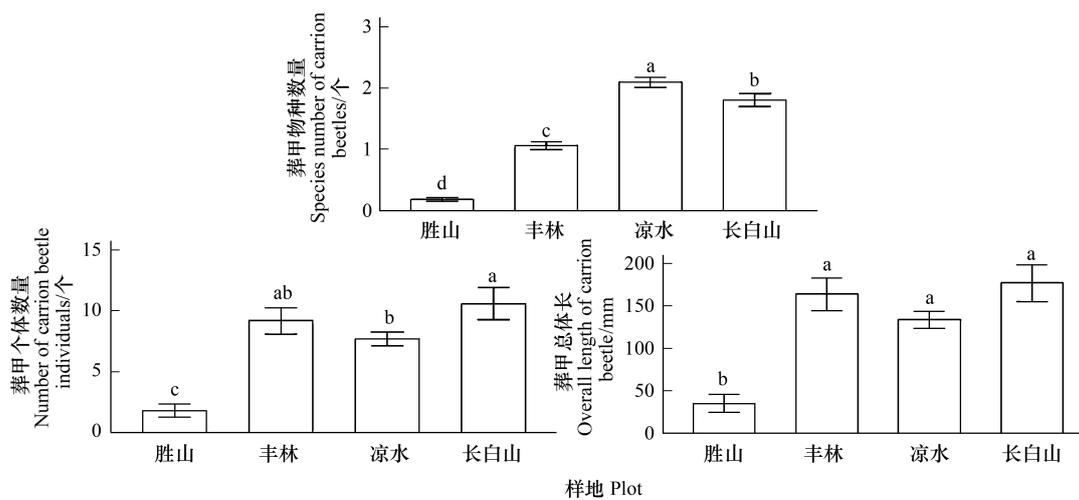


图 1 胜山、丰林、凉水和长白山阔叶红松林样地葬甲物种数量、个体数量和总体长

Fig.1 Individual number, species number and total body length (mm) of carrion beetle communities in Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots

SS: 胜山阔叶红松林样地; FL: 丰林阔叶红松林样地; LS: 凉水阔叶红松林样地; CBS: 长白山阔叶红松林样地; a、b、c、d 表示不同样地间的葬甲物种数量、个体数量和总体长存在显著差异 ($P < 0.05$)

物种稀释度曲线表明, 所有样地中物种数量均随着采样点数量的增加而增加, 曲线均趋于平缓, 所采集的样品可以反映样地中葬甲物种基本状况, 说明本研究方案可衡量 4 个样地葬甲物种多样性 (图 2)。

2.1.2 群落物种多样性

Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀性指数的数值均表现为: 长白山 > 凉水 > 丰林 > 胜山。Simpson 优势度指数的大小为: 长白山 < 凉水 < 丰林 < 胜山, 表明长白山样地内不同物种的个体数量分布最均匀, 胜山样地优势种的地位最突出。Margalef 丰富度指数表现为: 凉水 > 长白山 > 丰林 > 胜山。各个样地之间多样性指数与优势度指数的变化趋势相反, 表明长白山样地内葬甲物种丰富且个体数量较多, 但优势度低; 胜山样地物种优势度指数最高, 但物种数最少 (表 3)。

Jaccard 群落相似性指数表明, 凉水样地与长白山样地为中等相似; 胜山样地与丰林、凉水样地均为极不相似; 丰林样地与凉水、长白山样地, 胜山与长白山样地均为中等不相似; 总体来看 4 个样地之间的相似性较低 (表 4)。

2.1.3 葬甲多样性与体长的相关性

在胜山、凉水和长白山样地, 葬甲物种数量、个体数量、优势物种数量与体长的相关性均达到显著性水平。在丰林样地, 葬甲个体数量、优势物种数量与体长的相关性达到显著性水平, 而个体数量与体长的相关性未达

到显著性水平(图 3)。

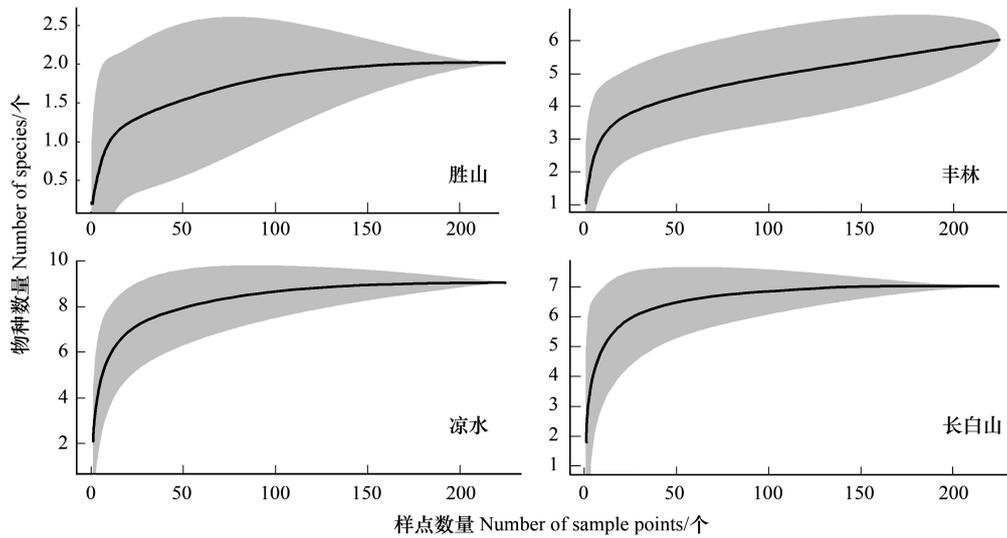


图 2 胜山、丰林、凉水 and 长白山阔叶红松林样地葬甲群落物种稀释度曲线

Fig.2 Species rarefaction curves of carrion beetle communities in Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots

图中阴影部分表示 95% 的置信区间

表 3 胜山、丰林、凉水 and 长白山阔叶红松林样地葬甲群落物种多样性指数

Table 3 Biodiversity indices of carrion beetle communities in Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots

多样性指数 Diversity index	胜山	丰林	凉水	长白山
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index(H')	0.04	0.44	1.03	1.15
Pielou's 均匀度指数 Pielou's evenness index(J)	0.06	0.24	0.47	0.59
Simpson 指数 Simpson index(C)	0.98	0.71	0.38	0.30
Margalef 指数 Margalef index(D)	0.16	0.65	1.07	0.77

表 4 胜山、丰林、凉水 and 长白山阔叶红松林样地葬甲群落 Jaccard 相似性系数

Table 4 Jaccard similarity indices of carrion beetle communities in Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots

样地 Plot	胜山	丰林	凉水
丰林	0.14		
凉水	0.22	0.25	
长白山	0.28	0.44	0.60

2.1.4 主成分分析

PCA 分析结果表明,第一主成分和第二主成分共解释了 28.3% 的原始变量信息,胜山、丰林、凉水 and 长白山样地葬甲群落在 PC1—PC2 主成分分析中重叠相对比较少,说明 4 个样地葬甲群落组成相似性相对较低(图 4)。

2.2 地表葬甲空间变异性

2.2.1 空间自相关性

在胜山样地,葬甲群落个体数量和总体长在 240 m 的空间尺度上存在显著正的空间自相关性;物种数量在 20 m 的空间尺度上存在显著正的空间自相关性。在丰林样地,葬甲群落的个体数量、物种数量和总体长在

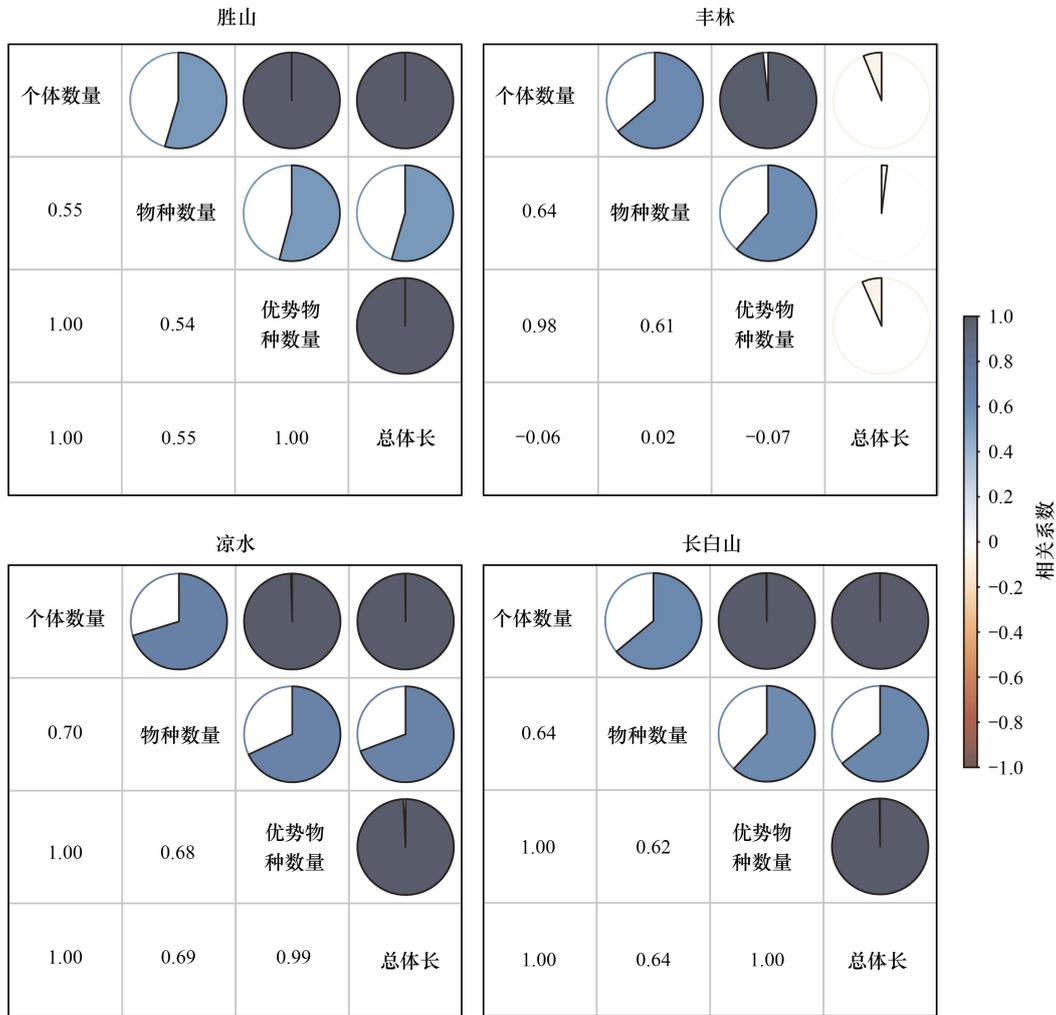


图3 胜山、丰林、凉水、长白山阔叶红松林样地葬甲群落物种数量、个体数量、优势物种数量与体长(mm)的相关性

Fig.3 Correlation between the species number, individual number, individual number of dominant species and total body length (mm) of carrion beetle communities in Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots

20 m 和 280 m 的空间尺度上都表现出显著正的空间自相关性;个体数量和总体长在 120 m、200 m 空间尺度上均为显著负的空间自相关性,在 260 m 空间尺度上均为显著正的空间相关性;物种数量在 60 m、120 m 空间尺度上分别为显著的负的、正的空间自相关。在凉水和长白山样地,葬甲群落的个体数量、物种数量和总体长均未呈现显著的空间自相关性(表 5)。

2.2.2 半方差函数

各样地葬甲群落个体数量和总体长的最优拟合模型以球状模型和 Stein 氏参数化模型为主,且每个样地葬甲群落个体数量和总体长的最优拟合模型均相同;物种数量的最优拟合模型为球状模型、Stein 氏参数化模型和高斯模型(表 6)。

除了凉水样地,胜山、丰林和长白山样地葬甲群落总体长块金值的数值均相对较高。说明相较于个体数量和物种数量,更小尺度(小于 20 m)上的空间变异对总体长空间变异的贡献更大,建议关于总体长的相关研究应该适当降低初始的样方大小,应考虑对小于 20 m 空间范围的葬甲群落进行研究。各样地物种数量的块金值均相对较小,说明更小尺度(小于 20 m)上的空间变异对葬甲物种数量空间变异的贡献相对较低(表 6)。

在所有样地,总体长的基台值最高,其次为个体数量,物种数量的基台值最低。表明各样地葬甲群落总体长的空间变异程度最大,物种数量的空间变异程度最小。各样地基台值的对比表明,葬甲群落个体数量和物

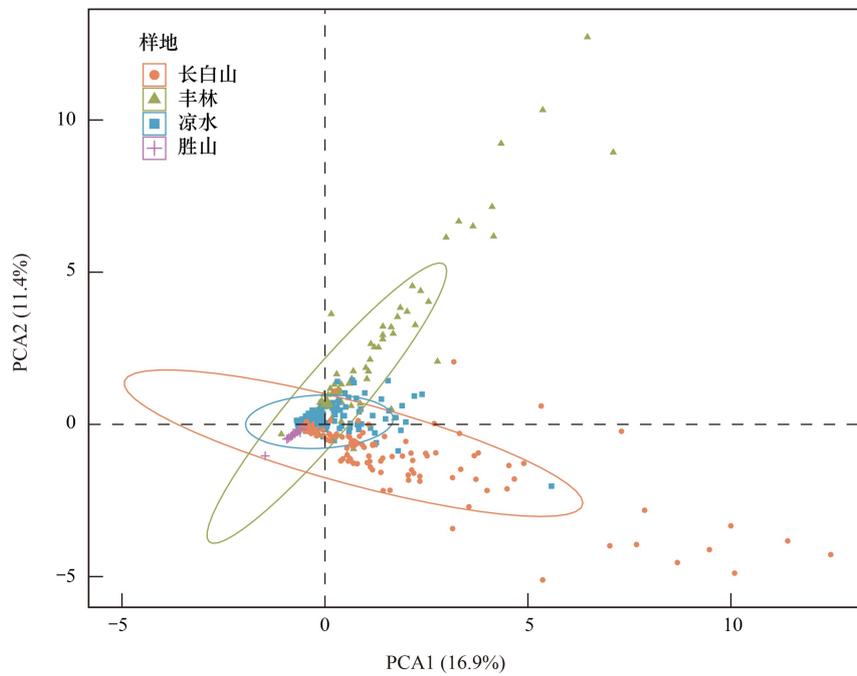


图4 胜山、丰林、凉水 and 长白山阔叶红松林样地葬甲群落主成分分析图

Fig.4 Principal component analysis (PCA) diagram of the carrion beetle communities in Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots

种数量的空间变异程度均表现为长白山>丰林>凉水>胜山;总体长的空间变异程度表现为长白山>丰林>胜山>凉水。长白山和丰林样地葬甲群落个体数量、物种数量和总体长的空间变异程度高于胜山和凉水(表6)。

表5 胜山、丰林、凉水 and 长白山阔叶红松林样地葬甲群落的 Moran's I 指数

Table 5 Moran's I indices of carrion beetle communities in Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots

分割距离/m Segmentation distance	胜山			丰林			凉水			长白山		
	个体数量	物种数量	总体长/mm	个体数量	物种数量	总体长/mm	个体数量	物种数量	总体长/mm	个体数量	物种数量	总体长/mm
20	0.001	0.100*	0.001	0.161**	0.145**	0.167**	0.072	0.033	0.071	-0.028	0.010	-0.031
40	-0.021	0.020	-0.021	0.019	-0.041	0.022	0.001	-0.027	-0.004	-0.032	-0.044	-0.029
60	-0.014	-0.013	-0.014	-0.002	-0.073*	0.001	-0.020	-0.024	-0.019	0.003	-0.002	0.005
80	0.004	0.029	0.004	0.028	0.004	0.027	-0.020	-0.032	-0.018	0.004	0.042	0.005
100	-0.026	-0.019	-0.026	-0.009	-0.005	-0.009	0.020	-0.008	0.021	-0.019	0.008	-0.019
120	-0.005	0.022	-0.005	-0.057*	0.015	-0.058*	-0.024	0.018	-0.025	0.026	-0.023	0.026
140	0.019	0.012	0.019	-0.024	-0.022	-0.027	-0.015	0.028	-0.015	-0.018	0.013	-0.019
160	0.010	-0.008	0.010	-0.030	0.005	-0.031	-0.016	-0.019	-0.015	-0.024	0.011	-0.024
180	-0.014	-0.015	-0.014	-0.023	0.001	-0.022	-0.013	0.002	-0.011	-0.003	0.002	-0.003
200	0.001	-0.028	0.001	-0.058*	0.002*	-0.058*	0.007	0.002	0.010	-0.007	-0.028	-0.008
220	-0.022	-0.008	-0.022	-0.007	-0.046	-0.010	0.003	-0.006	0.004	0.029	0.000	0.028
240	0.039*	-0.024	0.039*	0.034	-0.003	0.032	-0.011	-0.028	-0.011	-0.023	0.015	-0.024
260	-0.012	-0.003	-0.012	0.064**	0.012	0.067**	0.011	-0.016	0.009	-0.001	-0.013	0.000
280	-0.031	-0.042	-0.031	0.053*	0.069**	0.056*	-0.023	-0.012	-0.024	0.015	-0.003	0.016
300	0.009	0.034	0.009	0.025	-0.007	0.024	0.006	0.004	0.003	0.023	0.034	0.023

*表示 0.05 水平上显著; **表示 0.01 水平上显著

表 6 胜山、丰林、凉水和长白山阔叶红松林样地葬甲群落半变异函数参数

Table 6 Semivariogram parameters of carrion beetle communities in Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots

样地 Plot	模型 Model	块金值 Nugget variance C_0	基台值 Structural variance sill (C_0+C)	变程 Range (A_0)	残差平方和 Residual sum of squares (RSS)	结构比 Proportion (C/C_0+C)	
胜山	个体数量	球状模型	0.00	0.57	21	0.000715	1.00
	物种数量	Stein 氏参数化模型	0.07	0.07	55	0.000096	0.00
	总体长	球状模型	2.30	2.70	34	0.003373	0.15
丰林	个体数量	球状模型	0.10	1.80	33	0.003920	0.94
	物种数量	球状模型	0.04	0.24	34	0.000177	0.83
	总体长	球状模型	2.10	6.20	39	0.062310	0.66
凉水	个体数量	Stein 氏参数化模型	0.00	0.93	13	0.006373	1.00
	物种数量	高斯模型	0.00	0.22	14	0.000265	1.00
	总体长	Stein 氏参数化模型	0.00	2.60	14	0.088649	1.00
长白山	个体数量	Stein 氏参数化模型	2.00	3.20	644	0.163694	0.38
	物种数量	Stein 氏参数化模型	0.42	0.66	680	0.010557	0.36
	总体长	Stein 氏参数化模型	6.00	8.00	587	1.417375	0.25

在胜山样地,葬甲群落个体数量的结构比大于 75%,说明其空间相关性很强,其空间变异主要由确定性过程决定;物种数量和总体长的结构比均小于 25%,表明空间相关性较弱,这两个指数的空间变异主要由随机性因素引起。在丰林样地,个体数量、物种数量和总体长的结构比均较高,但个体数量和物种数量的空间相关性明显更强,其空间变异由确定性过程决定。在凉水样地,葬甲群落个体数量、物种数量、总体长的结构比均大于 75%,说明前述指数的空间相关性很强,且其空间变异主要由确定性过程决定。在长白山样地,葬甲群落个体数量、物种数量、总体长的结构比在 25%—75%范围内,说明前述指数的空间相关性处于中等水平,其空间变异由确定性过程和随机性过程共同决定(表 6)。

2.2.3 空间变异性

在胜山样地,葬甲群落个体数量和总体长均出现零星聚集斑块,二者的空间变异性具有很大的相似性;物种数量在样地左下方和右上方呈现出较大的聚集斑块。在丰林样地,葬甲群落的个体数量、物种数量和总体长出现较多小的聚集斑块,其个体数量和总体长的空间变异性具有很大的相似性,物种数量的空间聚集斑块相对复杂。在凉水样地,个体数量、物种数量和总体长有较多小的聚集斑块,且个体数量和总体长的空间变异性很相似,物种数量的空间聚集斑块相对复杂。在长白山样地,20 m—300 m 的空间尺度上未发现葬甲群落明显的聚集斑块,葬甲群落的个体数量、物种数量和总体长分布较为均匀(图 5)。

3 讨论

3.1 东北阔叶红松林地表葬甲多样性特征

本实验通过 14 天的野外捕获时期,说明了 7—8 月东北阔叶红松林区域物种库(regional species pool)包含葬甲 12 个物种,密度为 0.018 只/m²,其总平均体长达 0.32 mm/m²。目前在我国东北地区共记录葬甲 29 物种^[10],胜山、丰林、凉水和长白山这 4 个阔叶红松林区域内,葬甲物种占我国东北地区葬甲物种的 41.38%,具有较高的物种多样性。

本研究表明,北方花葬甲是我国东北阔叶红松林内的广布物种,在南北跨 18 个纬度的 1998 km 的广大北方区域均有分布;其在丰林、凉水和长白山的个体数量均达 600 只以上,是各局域物种库(local species pool)内明显的优势物种,而在纬度最高的胜山样地其数量最少,仅发现 3 只成体。以上结果说明北方花葬甲虽然可以分布在年均温差达 5.6℃(-2—3.6℃)的地区(表 1),但在 7—8 月份其更喜好年均温高于-0.5℃(丰林)以

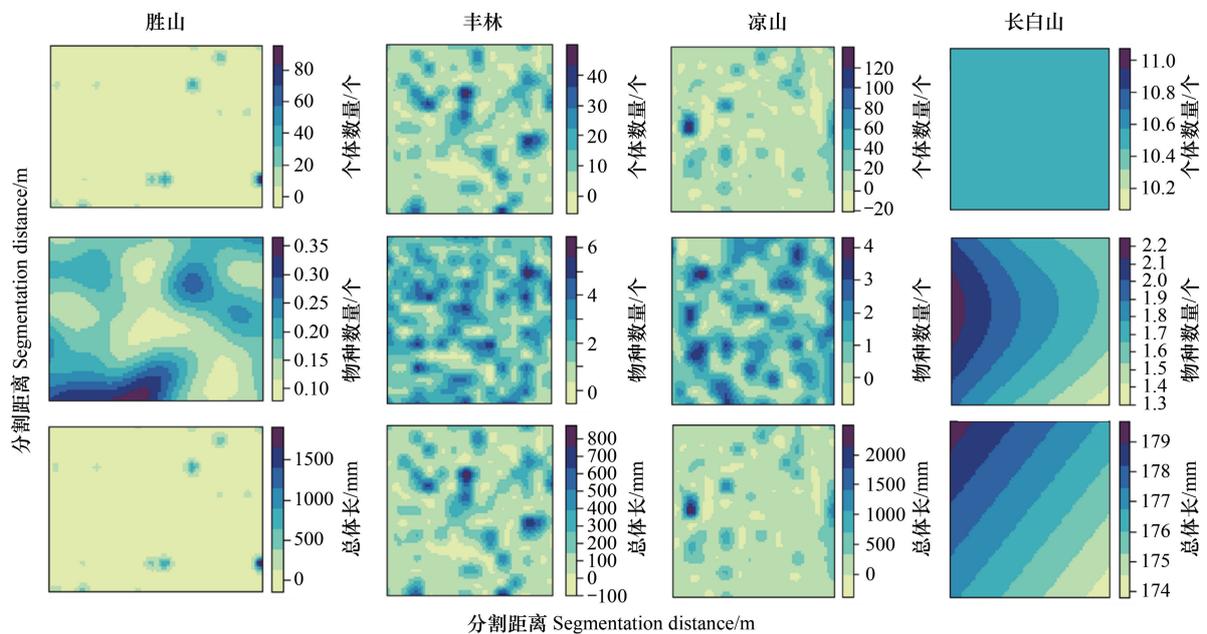


图5 胜山、丰林、凉水和长白山阔叶红松林样地葬甲群落物种数量、个体数量和总体长的克里格空间插值图

Fig.5 Kriging interpolation diagrams of carrion beetle communities in Shengshan, Fenglin, Liangshui and Changbaishan broad-leaved Korean pine forest plots

SS_Num: 胜山样地葬甲个体数量; FL_Num: 丰林样地葬甲个体数量; LS_Num: 凉水样地葬甲个体数量; CBS_Num: 长白山样地葬甲个体数量; SS_Spe: 胜山样地葬甲物种数量; FL_Spe: 丰林样地葬甲物种数量; LS_Spe: 凉水样地葬甲物种数量; CBS_Spe: 长白山样地葬甲物种数量; SS_Length: 胜山样地葬甲总体长; FL_Length: 丰林样地葬甲总体长; LS_Length: 凉水样地葬甲总体长; CBS_Length: 长白山样地葬甲总体长

南的区域,年均温为 -2°C 的胜山所在的 $49^{\circ}40' \text{N}$,有可能接近其地理分布的北界,推测温度可能是影响其分布的重要因子^[2, 17, 20, 22]。北方花葬甲在我国东北三省和内蒙古地区均有报道^[10],在日本^[49]和韩国^[11]也有分布,在我国具体分布在丰林阔叶红松林^[50]、吉林蛟河阔叶红松林^[51]、帽儿山温带落叶阔叶林^[52]、帽儿山红松人工林内^[25]。本研究进一步发现北方花葬甲可以分布在黑龙江省阔叶红松林的北部亚区,说明其不仅对寒冷季节的低温和降温有很好的适应性^[53],对高纬度地区较低年均温和较大年温差也有较强的适应性。事实上,北方花葬甲对急剧的自然干扰有很强的适应能力,如研究发现其在短时暴雨结束初期(6d后)个体数量明显减少,由常见物种变为稀有物种;至短时暴雨结束后期(11d后),其个体数量迅速增加并恢复到常见物种水平^[54]。这说明北方花葬甲在我国东北阔叶红松林的广泛分布,一方面得益于其对温度因子有较宽适应范围,也得益于其对温度因子波动性和强烈自然干扰的强适应能力和恢复能力。当然,除了温度之外,植被(郁闭度、林龄、枯落物厚度、草本盖度等)、地形(海拔高度、坡度、坡向等)、森林管理^[24]等因素也可能影响其分布,相关原因和机制仍有待于进一步深入研究。

黑葬甲、*Silpha obscura*、双色丽葬甲、赤胸皱葬甲和六脊树葬甲的分布范围有较明显的区域喜好性,仅分布在单个局域物种库内,推测地形、土壤、食物资源等局域环境可能是影响其分布的重要因素。黑葬甲是日本从北海道到九州区域内体型最大、分布较广的物种之一^[49],在韩国也有较广的分布^[11]。本研究说明黑葬甲对我国东北阔叶红松林有一定的选择性,其分布具有较强的偏好性。*Silpha obscura*在我国森林^[55]和白俄罗斯农田^[56]生境中均有报道。赤胸皱葬甲和*Silpha obscura*在欧洲莫尔多瓦(Mordovia)的多种生境内丰富度高且广泛分布^[57]。可见,在我国东北阔叶红松林内,这5种葬甲的分布受到某些因子的限制或阻碍。当然,目前的研究是对2019年7—8月群落的调查结果,难以说明前述5种葬甲是否为不同区域的生境特有种(habitat specialists),鉴于森林内具有明显生境偏好的地表甲虫对外界干扰往往有较敏感的反应^[58],建议对该区域前述物种开展进一步的调查和研究。

3.2 不同样地阔叶红松林内地表葬甲多样性

胜山、丰林、凉水 and 长白山这 4 个局域物种库内,葬甲物种数量、个体数量、总体长未发现随纬度的明显规律性变化。但总体看来,在高纬度地区葬甲物种数量、个体数量和总体长的数值相对较低,而低纬度地区则相对较高。4 个局域物种库内葬甲物种数量和个体数量均有显著差异,这导致 4 个局域物种库内葬甲群落物种组成相似性很低且存在较大的差异。另外,总体长的数值在纬度最高的胜山局域物种库出现最低值,在纬度最低的长白山局域物种库达到最高值。而且,在胜山、凉水和长白山局域物种库,个体数量和总体长之间具有明显的相关性,这导致个体数量和总体长在整个区域的分布趋势基本一致,多样性指数也表现出类似的分布特征。这与其它鞘翅目昆虫的分布有相似之处,如龟象亚科在我国低纬度地区丰富度高,在高纬度地区丰富度低^[59]。综合前述研究结果,进一步说明相对温暖的局域物种库(凉水、长白山)维持了更高的葬甲物种多样性,而最寒冷的局域物种库(胜山)只能维持较低的葬甲物种多样性。

地表葬甲多样性在东北阔叶红松林不同纬度样地的分布规律,与我国东北阔叶红松林乔木物种多样性及丰富度的分布规律基本一致,后者物种多样性和丰富度在低纬度地区(丹东)显著高于高纬度地区(丰林)^[60]。研究认为可能是低纬度地区温度较高、降水充足,导致乔木群落物种丰富、结构复杂,而高纬度地区乔木群落组成简单、结构单一^[60]。本研究中地表葬甲群落也出现了类似现象,进一步说明温度、降水等气候因子可能是东北阔叶红松林葬甲在不同纬度分布的重要影响因子。本研究表明东北阔叶红松林内,地表葬甲多样性与地上乔木多样性的纬度分布格局具有一定的相似规律,二者的区域分布格局可能受到相似潜在机制的调控,进一步表明“地上一地下”生物多样性可能具有紧密的联系^[61]。关注“地上一地下”生物多样性格局和维持机制,应该是我国东北阔叶红松林生物多样性保护和恢复的一个重要内容。

我国东北阔叶红松林地表葬甲相关研究表明,在胜山、凉水和丰林阔叶红松林内分别发现葬甲 1^[19]、9^[55]和 5^[50]个物种,其物种数量的纬度规律与本实验基本相同,但缺少关于体长的相关研究。科学家研究了葬甲在欧洲的分布特征^[62],分析了葬甲种内和种间的体长规律^[63],发现了从郊区到城市该食腐肉甲虫多样性逐渐减少的现象^[64],但关于地表葬甲沿纬度的区域大尺度研究相对较少,地表步行虫的相关成果较多,可以作为参考和借鉴。在亚欧大陆西岸,从法国南部到瑞典中部跨越 2100 km 的温带落叶林内,地表步行虫的物种多样性沿纬度梯度呈现驼峰型格局(hump-shaped distribution),区域大尺度宏观气候梯度可能是主要影响因子^[65]。对于体长,地表步行虫物种 *Pterostichus niger* 的鞘翅长度随着纬度的增加而降低^[66]。我国东北阔叶红松林内地表葬甲及其它地表节肢动物沿纬度梯度的研究明显不足,这方面的研究对揭示温带森林对气候变化及人为干扰的响应尤其重要。

3.3 东北阔叶红松林地表葬甲群落空间变异性

空间自相关性被称为地理学第一定律^[67-68],群落生态学相关研究也证明葬甲群落在我国温带落叶阔叶林^[52]、阔叶红松林^[69]存在明显的空间自相关性。本研究进一步证明空间自相关性是地表葬甲群落的一个重要特征。在纬度较低的凉水和长白山样地,葬甲群落的个体数量、物种数量和总体长均未出现显著的空间自相关性,而在纬度较高的胜山和丰林样地,均在多个空间尺度呈现显著的空间自相关性。虽然 4 个样地半方差函数的最优拟合模型基本相同,但长白山和丰林样地内葬甲群落个体数量、物种数量和总体长的空间变异程度高于胜山和凉水,且最优模型插值结果表明胜山、丰林和凉水样地葬甲群落的个体数量、物种数量和总体长出现较多零星的聚集斑块,而长白山样地未发现明显的聚集斑块。纬度最低的长白山阔叶红松林样地海拔最高,推测较高年均温和较高海拔间复杂的相互作用,可能导致了该样地与其他 3 个样地有明显不同的空间变异性。

目前研究主要以物种数量和个体数量为指标,在多个尺度研究地表葬甲群落的空间变异性特征^[69]。本研究将葬甲群落的总体长作为一个重要指标进行考虑,发现与个体数量和物种数量相比,总体长的块金值和基台值均最高,这一方面说明关于总体长的相关研究应该适当降低初始的最小样方面积,应充分考虑小于 20 m 空间范围内的生态过程;另一方面,也说明葬甲群落总体长的空间变异程度更大,将总体长与物种数量、个

体数量相结合,有助于更深入揭示地表葬甲群落空间变异性的复杂特征。

结构比分析结果表明,在纬度最高的胜山样地,葬甲群落个体数量的空间变异主要由确定性过程决定,而物种数量和总体长的空间变异主要由随机性过程引起;在纬度居中的凉水 and 丰林样地,葬甲群落个体数量、物种数量和总体长的空间变异主要由确定性过程决定;在纬度最高的长白山样地,葬甲群落个体数量、物种数量和总体长的空间变异由确定性和随机性过程共同决定。国内外相关研究表明,地表甲虫群落空间变异性是由确定性和/或非确定性过程共同调控的结果^[70-71],阔叶红松林地表鞘翅目成虫的空间变异同样受确定性和/或非确定性过程的影响^[15-16, 72-73],其中种间竞争对葬甲空间变异性的影响并不明显^[69],植被和微气候等确定性过程可能比较显著^[72]。本实验的结果进一步发现这两个过程的作用强度具有局域性差异。确定性和非确定性过程主要在纬度相对较高和较低的区域共同起作用,而在纬度居中的区域确定性过程的作用可能更明显,海拔、土壤属性、叶面积指数、空间过程等都可能是重要的影响因子^[73-74],相关研究有待于后续深入研究。

需要说明的是,本研究仅揭示了单次采样的结果。考虑到土壤动物多样性及其空间变异性具时间动态性^[14],建议开展多次野外调查和深入研究,以揭示东北阔叶红松林地表葬甲多样性及其空间变异性的动态特征。

4 结论

本研究调查了我国东北阔叶红松林典型分布区地表葬甲群落多样性及其空间变异性,结果发现:(1)7—8月东北原始阔叶红松林区域物种库包含葬甲12个物种,密度为0.018只/m²,其总体长达0.32mm/m²。北方花葬甲是东北阔叶红松林内的广布物种,黑葬甲、*Silpha obscura*、双色丽葬甲、赤胸皱葬甲和六脊树葬甲具有更明显的生境偏好,仅分布在单个局域物种库内。(2)物种数量、个体数量和总体长在胜山、丰林、凉水和长白山局域物种库基本都存在显著的差异,相对温暖的局域物种库(凉水、长白山)可维持更高的物种多样性,而最寒冷的局域物种库(胜山)仅维持较低的物种多样性。(3)葬甲群落的空间自相关性并不如期望的那样广泛和普遍,仅在纬度较高区域(胜山和丰林)存在显著的空间自相关性。(4)东北阔叶红松林葬甲群落的空间变异性具有较明显的空间异质性特征,但纬度最高、海拔最高的长白山样地则明显不同,这些空间变异性主要受确定性和非确定性过程调控,但二者的作用强度因区域而异。本研究较系统的研究了我国东北阔叶红松林地表葬甲多样性及其空间变异性特征,为地带性顶极植被阔叶红松林内土壤动物多样性维持和保护提供了理论基础和数据支撑。

参考文献(References):

- [1] 吴晓蕾,朱彪,赵淑清,朴世龙,方精云. 东北地区阔叶红松林的群落结构及其物种多样性比较. 生物多样性, 2004, 12(1): 174-181.
- [2] 徐丽娜,金光泽. 小兴安岭凉水典型阔叶红松林动态监测样地: 物种组成与群落结构. 生物多样性, 2012, 20(4): 470-481.
- [3] 贾翔,马芳芳,周旺明,周莉,于大炮,秦静,代力民. 气候变化对阔叶红松林潜在地理分布区的影响. 生态学报, 2017, 37(2): 464-473.
- [4] Jiang Y F, Yin X Q, Wang F B. The influence of litter mixing on decomposition and soil fauna assemblages in a *Pinus koraiensis* mixed broad-leaved forest of the Changbai Mountains, China. European Journal of Soil Biology, 2013, 55: 28-39.
- [5] Luan J W, Li S Y, Wang Y, Ding L P, Cai C J, Liu S R. Decomposition of diverse litter mixtures affected by drought depends on nitrogen and soil fauna in a bamboo forest. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 173: 108783.
- [6] Guidi C, Frey B, Brunner I, Meusburger K, Vogel M E, Chen X M, Stucky T, Gwiazdowicz D J, Skubała P, Bose A K, Schaub M, Rigling A, Hagedorn F. Soil fauna drives vertical redistribution of soil organic carbon in a long-term irrigated dry pine forest. Global Change Biology, 2022, 28(9): 3145-3160.
- [7] Wang J Q, Zheng Y F, Shi X Z, Lam S K, Lucas-Borja M E, Huang Z Q. Nature restoration shifts the abundance and structure of soil nematode communities in subtropical forests. Plant and Soil, 2022, 471(1): 315-327.
- [8] Zhang X J, Wang S L. Joint control of plant ecological strategy by climate, regeneration mode, and ontogeny in Northeastern Chinese forests. Ecology and Evolution, 2021, 11(11): 6703-6715.
- [9] Jia S H, Wang X G, Yuan Z Q, Lin F, Ye J, Lin G G, Hao Z Q, Bagchi R. Tree species traits affect which natural enemies drive the Janzen-Connell effect in a temperate forest. Nature Communications, 2020, 11: 286.

- [10] 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.
- [11] Park S H, Moon T Y. Carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) of potential forensic importance and their pictorial identification key by user-friendly characters in Korea. *Korean Journal of Legal Medicine*, 2020, 44(4): 143-149.
- [12] 马克平, 徐学红. 中国森林生物多样性监测网络有力支撑生物群落维持机制研究. *中国科学: 生命科学*, 2020, 50(4): 359-361.
- [13] Decaëns T. Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(3): 287-302.
- [14] 高梅香, 林琳, 常亮, 孙新, 刘冬, 吴东辉. 土壤动物群落空间格局和构建机制研究进展. *生物多样性*, 2018, 26(10): 1034-1050.
- [15] 倪娟平, 程赛赛, 高梅香, 卢廷玉, 金光泽. 丰林典型阔叶红松林地表鞘翅目成虫空间异质性及其与环境因子的空间关联性. *生物多样性*, 2018, 26(1): 14-26.
- [16] 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.
- [17] 王晓春, 赵玉芳. 黑河胜山自然保护区红松和红皮云杉生长释放判定及解释. *生态学报*, 2011, 31(5): 1230-1239.
- [18] 彭密, 国庆喜. 胜山阔叶红松林群落空间结构的最小面积研究. *北京林业大学学报*, 2016, 38(12): 21-27.
- [19] 李格格, 刘启龙, 陈婷, 刘爽, 卢廷玉, 高梅香. 胜山阔叶红松林蚂蚁巢穴对其他地表节肢动物多样性的影响. *生态学杂志*, 2022, 41(2): 324-333.
- [20] 刘晓梅, 布仁仓, 邓华卫, 胡远满, 刘志华, 吴志伟. 基于地统计学丰林自然保护区森林生物量估测及空间格局分析. *生态学报*, 2011, 31(16): 4783-4790.
- [21] 陈镜园, 毕连柱, 宋国华, 张伟, 王全波, 刘妍妍, 金光泽. 小兴安岭丰林阔叶红松林木质残体的贮量特征分析. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2016, 40(6): 76-84.
- [22] 郝占庆, 李步杭, 张健, 王绪高, 叶吉, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林样地(CBS): 群落组成与结构. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 238-250.
- [23] 张健, 郝占庆, 李步杭, 叶吉, 王绪高, 姚晓琳. 长白山阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林种子雨组成及其季节动态. *生态学报*, 2008, 28(6): 2445-2454.
- [24] 程赛赛, 倪娟平, 高梅香, 李景科. 小兴安岭森林地表鞘翅目成虫对不同干扰梯度的响应. *生态学报*, 2018, 38(9): 3097-3109.
- [25] 朱纪元, 李景科, 高梅香, 胡媛媛, 张雪萍. 帽儿山红松人工林鞘翅目成虫群落小尺度空间异质性变化特征. *生态学报*, 2017, 37(6): 1975-1986.
- [26] 尹文英. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998.
- [27] Raunkiaer C, Gilbert-Carter H, Fausbøll A, Tansley A G. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford: The Clarendon Press, 1934.
- [28] 殷秀琴, 吴东辉, 韩晓梅. 小兴安岭森林土壤动物群落多样性的研究. *地理科学*, 2003, 23(3): 316-322.
- [29] Team R C. R: A language and environment for statistical computing. [2022-09-20]. <https://www.R-project.org/>.
- [30] Wei T Y, Simko V. R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix. [2022-09-20]. <https://github.com/taiyun/corrplot>.
- [31] Oksanen J, Simpson G L, Blanchet F G, Kindt R, Legendre P, Minchin P R, O'Hara R B, Solymos P, Stevens M H H, Szocs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, Caceres M D, Durand S, Evangelista H B A, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M O, Lahti L, McGlenn D, Ouellette M, Cunha E R, Smith T, Stier A, Braak C J F T, Weedon J. *vegan: Community Ecology Package*. [2022-09-20]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- [32] Shannon C E, Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: University of Illinois Press, 1949.
- [33] Pielou E C. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 1966, 13: 131-144.
- [34] Simpson E H. Measurement of diversity. *Nature*, 1949, 163(4148): 688.
- [35] Margalef R. Diversidad de especies en Las comunidades naturales. *Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada*, 1951, 6: 59-72.
- [36] Jaccard P. Distribution de la flore alpine dans le bassin des dranses et dans quelques régions voisines. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 1901, 37: 241-272.
- [37] Kassambara A, Mundt F. *factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses*. [2022-09-20]. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>.
- [38] Tobler W R. A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic Geography*, 1970, 46(sup1): 234-240.
- [39] Moran P A P. The interpretation of statistical maps. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B: Methodological*, 1948, 10(2): 243-251.
- [40] 陈彦光. 基于 Moran 统计量的空间自相关理论发展和方法改进. *地理研究*, 2009, 28(6): 1449-1463.
- [41] Zhao K L, Zhang L Y, Dong J Q, Wu J S, Ye Z Q, Zhao W M, Ding L h, Fu W J. Risk assessment, spatial patterns and source apportionment of soil heavy metals in a typical Chinese hickory plantation region of southeastern China. *Geoderma*, 2020, 360: 114011.
- [42] 王政权. *地统计学及在生态学中的应用*. 北京: 科学出版社, 1999.
- [43] Cambardella C A, Moorman T B, Novak J M, Parkin T B, Karlen D L, Turco R F, Konopka A E. Field-scale variability of soil properties in central Iowa soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1994, 58(5): 1501-1511.
- [44] 郭旭东, 傅伯杰, 马克明, 陈利顶, 杨福林. 基于 GIS 和地统计学的土壤养分空间变异特征研究——以河北省遵化市为例. *应用生态学报*, 2000, 11(4): 557-563.
- [45] Rossi R E, Mulla D J, Journel A G, Franz E H. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological*

- Monographs, 1992, 62(2): 277-314.
- [46] Hiemstra P H, Pebesma E J, Twenhofel C J W, Heuvelink G B M. Real-time automatic interpolation of ambient gamma dose rates from the Dutch radioactivity monitoring network. *Computers & Geosciences*, 2009, 35(8): 1711-1721.
- [47] Justiniano P, Jr R, Diggle P, Christensen O, Schlather M, Bivand R, Ripley B. *geoR: Analysis of Geostatistical Data*. [2022-09-20]. <https://CRAN.R-project.org/package=geoR>.
- [48] Gräler B, Pebesma E, Heuvelink G. Spatio-temporal interpolation using *gstat*. *The R Journal*, 2016, 8(1): 204.
- [49] Ikeda H, Kubota K, Kagaya T, Abe T. Niche differentiation of burying beetles (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorinae) in carcass use in relation to body size: estimation from stable isotope analysis. *Applied Entomology and Zoology*, 2006, 41(4): 561-564.
- [50] 倪娟平, 程赛赛, 高梅香, 张超, 李景科. 阔叶红松林地表鞘翅目多样性及种间关联性. *生态学杂志*, 2018, 37(5): 1417-1425.
- [51] 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.
- [52] 胡媛媛, 朱纪元, 闫龙, 曹阳, 高梅香, 卢廷玉. 温带落叶阔叶林地表鞘翅目成虫小尺度空间格局动态分析. *生态学报*, 2018, 38(5): 1841-1851.
- [53] 王晶晶, 王继富, 胡媛媛, 刘俊, 高梅香, 李景科. 气温变冷季节地表甲虫小尺度的逐日动态变化规律. *东北林业大学学报*, 2016, 44(10): 101-106.
- [54] 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.
- [55] 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.
- [56] Turishcheva N A. On the question of the composition of the harmful fauna in sugar-beet fields in the conditions of Belorussia. *Vliyanie Khozyaistvennoi Deyatelnosti Cheloveka Na Bespozvonochnykh*, 2015.
- [57] Ruchin A B, Egorov L V, Alekseev S K. The annotated list of carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Mordovia. *Естественные науки. Биология*, 2013, 2(2): 27-40.
- [58] Magura T, Ferrante M, Lövei G L. Only habitat specialists become smaller with advancing urbanization. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(11): 1978-1987.
- [59] 黄俊浩, 张润志, Kyungduk HAN. 中国龟象亚科分布概况(鞘翅目, 象虫科). *动物分类学报*, 2006, 31(1): 75-80.
- [60] 李婷婷, 姬兰柱, 于大炮, 周莉, 周旺明, 毛沂新, 代力民. 东北阔叶红松林群落分类、排序及物种多样性比较. *生态学报*, 2019, 39(2): 620-628.
- [61] Bardgett R D, Wardle D A. *Aboveground-belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford: Oxford University Press, 2010.
- [62] Dekeirrschieter J, Verheggen F, Lognay G, Haubruge E. Large carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Western Europe: a review. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 2011, 15(3): 435-447.
- [63] Collard A E, Wettlaufer J D, Burke K W, Beresford D V, Martin P R. Body size variation in a guild of carrion beetles. *Canadian Journal of Zoology*, 2021, 99(2): 117-129.
- [64] Ulrich W, Zalewski M, Komosiński K. Diversity of carrion visiting beetles at rural and urban sites. *Community Ecology*, 2007, 8(2): 171-181.
- [65] Marrec R, Le Roux V, Martin L, Lenoir J, Brunet J, Cousins S, De Smedt P, Deconchat M, Diekmann M, Ehrmann S, Gallet - Moron E, Giffard B, Liira J, Lindgren J, Valdés A, Verheyen K, Wulf M, Decocq G. Multiscale drivers of carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in small European woodlands. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 30: 165-182.
- [66] Sukhodolskaya R. Intra-specific body size variation of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in latitudinal gradient. *Periodicum Biologorum*, 2016, 118(3): 273-280.
- [67] 孙俊, 潘玉君, 和瑞芳, 刘海琴, 常楠静, 刘树芬, 李会仙. 地理学第一定律之争及其对地理学理论建设的启示. *地理研究*, 2012, 31(10): 1749-1763.
- [68] 朱阿兴, 闫国年, 周成虎, 秦承志. 地理相似性: 地理学的第三定律?. *地球信息科学学报*, 2020, 22(4): 673-679.
- [69] Gao M X, Cheng S S, Ni J P, Lin L, Lu T Y, Wu D H. Negative spatial and coexistence patterns and species associations are uncommon for carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) at a small scale. *European Journal of Soil Biology*, 2017, 83: 52-57.
- [70] Magura T, Lövei G L. Environmental filtering is the main assembly rule of ground beetles in the forest and its edge but not in the adjacent grassland. *Insect Science*, 2019, 26(1): 154-163.
- [71] Zalewski M, Sienkiewicz P, Kujawa K, Hajdamowicz I, Ulrich W. Ground beetles on Islands: on the effects of habitat and dispersal. *Annales Zoologici Fennici*, 2012, 49(3): 139-151.
- [72] 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.
- [73] Gao M X, Sun X, Qiao Z H, Hou H Y, Lu T Y, Wu D H, Jin G Z. Distinct patterns suggest that assembly processes differ for dominant arthropods in above-ground and below-ground ecosystems. *Pedobiologia*, 2018, 69: 17-28.
- [74] 刘志理, 毕连柱, 宋国华, 王全波, 刘琪, 金光泽. 典型阔叶红松林叶面积指数的空间异质性. *北京林业大学学报*, 2018, 40(11): 1-11.