阔叶红松林地表鞘翅目多样性及种间关联性

倪娟平[1,2] 程赛赛[1,2] 高梅香[1,2*] 张 超[1,2] 李景科[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)

摘 要 生物间相互作用被认为是群落构建机制的重要驱动力,然而目前不同空间尺度土壤动物群落物种间相互关联性仍不清楚。为了揭示小尺度空间地表鞘翅目成虫的物种组成、多样性及种间关联性,并验证是否亲缘关系较近的同属(科)物种之间多表现为负关联性,本实验于2015年8月、10月在丰林自然保护区9 hm^2阔叶红松林固定监测样地,采用陷阱法捕获地表鞘翅目土壤动物。结果表明:(1) 两次实验共捕获地表鞘翅目成虫1394只,隶属9科58种,其中步行虫科和隐翅虫科为优势科。10月捕获的个体数量和物种数相较于8月明显减少,群落多样性在8月和10月间具明显差异。(2) 8月份,葬甲科、步行虫科和隐翅虫科群落丰富度均为显著的正关联,不同科地表鞘翅目成虫物种之间空间生态位重叠度较低,种间关系多为随机关系;同科内物种之间大多数为随机关系,极少数物种之间表现为显著的正/负的关联性。本研究表明,小尺度空间地表鞘翅目成虫群落组成和多样性在2个月份间具有明显变化,群落内物种间多为随机性关系,亲缘关系较近的物种间并未表现较多显著的负关联性。

关键词 鞘翅目成虫; 物种组成; 群落结构; 物种间相关性; 小兴安岭

Diversity and interspecific associations of ground Coleoptera in a broad-leaved Korean pine mixed forest. NI Juan-ping[1,2], CHENG Sai-sai[1,2], GAO Mei-xiang[1,2*], ZHANG Chao[1,2], LI Jing-ke[1,2] ([1]*College of Geographical Sciences, Harbin Normal University, Harbin* 150025, *China*; [2]*Key Laboratory of Remote Sensing Monitoring of Geographic Environment of Heilongjiang Provincial Colleges, Harbin Normal University, Harbin* 150025, *China*).

Abstract: Biotic interaction is considered as an important driver for community assembly. However, it is still unclear for the interspecific associations of soil animal communities at different spatial scales. To reveal species composition, diversity and interspecific associations of ground Coleoptera adults at small scale, and to verify whether negative interspecific associations are common in congeneric/coordinal species pairs, an experiment was conducted in a 9-hm^2 permanent plot in a broad-leaved Korean pine mixed forest in Xiaoxing'an Mountains, Heilongjiang Province, China. Traps were used to capture ground Coleoptera beetles in August and October 2015. The results showed that: (1) A total of 1394 Coleoptera adults were collected in the two months, belonging to nine families and 58 species, in which Carabidae and Staphylinidae beetles were dominant in abundance. The abundance and species richness of Coleoptera in October were significantly lower than those in August. Moreover, the community diversity was significantly different between the two months. (2) The associations among individuals in Carabidae, Silphidae and Staphylinidae communities were significantly positive. The overlaps of spatial niche between two species from different families were narrow and the species associations between them were almost random. For beetles from the same family, most species pairs were random associations and few species pairs were significantly positive/negative associations. Our results demonstrated that the species composition and diversity were significantly different for ground Coleoptera adults in sum-

国家自然科学基金项目(41471037,41371072,41430857)、黑龙江省普通本科高等学校青年创新人才培养计划项目(UNPYSCT-2015054)和哈尔滨师范大学优秀青年基金项目(XKYQ201401)资助。
收稿日期: 2017-08-07 接受日期: 2018-01-19
*通讯作者 E-mail: gmx102@hotmail.com

mer and autumn at small scale. Random associations were detected for almost all species pairs, whereas negative associations were not common for congeneric/coordinal species pairs.

Key words: Coleoptera adults; species composition; community structure; interspecific correlation; Xiaoxing'an Mountains.

生物多样性的形成和维持机理即群落构建(community assembly)机制一直是生态学研究的核心论题(牛克昌等,2009)。生态位理论认为,不同的物种受到不同生境因子的影响,各物种通过占有不同的资源、时间和空间以实现共存(Levine *et al.*, 2009;王自力等,2011),从而表现出一定的相关性。而物种间关系(如正相互作用(Crotty *et al.*,2015)、负相互作用(Cronin *et al.*,2016))是物种空间分布、群落演替、物种共存的重要基础(范娟等,2012;Zhu *et al.*,2013)。达尔文在《物种起源》中提出各方面彼此最像的类型之间竞争一般进行的最为激烈。经典生态学理论也认为亲缘关系越近的物种竞争越激烈(Tilman,1982),例如,同属物种是一个共同祖先(common ancestor)最近的后裔(recent descendant),和关系较远的物种比起来具有更大的生态位重叠度,且同属物种之间在形态和生态方面更相似。有研究表明,植物群落中亲缘物种间的竞争较为普遍(刘巍等,2013),亲缘关系较近的鸟类也存在着激烈的竞争(高玮等,1997),Chesson(2000)提出了"当代物种共存理论"说明生态位差异对于物种共存的重要作用,Webb 等(2002)针对群落谱系研究中发现竞争排斥使得生态位相似的物种无法共存于同一个环境,之后研究者们在草地生态系统(Godoy *et al.*,2014)也得到验证。那么鞘翅目成虫群落中具有相似习性的同属(科)的物种是否也存在激烈的竞争?而生物间相互作用具有尺度依赖性,小(地点)尺度空间($<10^1 \sim 10^3$ m)(Hortal *et al.*,2010)食物、空间等资源有限,生物间相互作用(如竞争)可能会更激烈。因此我们假设在小尺度空间,同属(科)物种间比不同属(科)物种间应表现出更强烈的相互排斥更容易发现较多的负的相互关联性。

阔叶红松林是中国东北东部山区的地带性森林植被,和全球同纬度地区的森林相比,以其建群种独特、物种多样性丰富及含有较多的亚热带成分而著称。丰林是我国目前保存较为完整的阔叶红松林地区之一。不同季节生境条件不同,群落结构存在差异,夏季群落构成较秋季丰富(朱纪元等,2016),而物种间的相互关联性是否也存在季节差异。本实验于2015年8月(夏季)和10月(秋季)在小兴安岭丰林阔叶红松林固定监测样地内(300 m×300 m),采用陷阱法对地表鞘翅目成虫进行调查,尝试性地阐明不同月份小尺度空间地表鞘翅目成虫的群落组成和多样性特征,并通过分析物种种间关系验证是否亲缘关系越近的物种之间(同属/同科)越多地表现为显著负的种间关联性,不同月份的种间关联性是否存在差异,为开展局地尺度地表鞘翅目成虫空间格局及生物多样性维持机制的研究奠定基础。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

丰林国家级自然保护区位于小兴安岭山脉的中段,在黑龙江省北部伊春市五营区境内(128°59′ E—129°15′ E,48°02′ N—48°12′ N),总面积为18165 hm^2,是目前世界上为数不多保存最为典型而完整的北温带原始阔叶红松林生态系统之一(刘林馨等,2011)。年均温为-0.5 ℃,年平均降水量640.5 mm,主要集中在6—9月,空气相对湿度为73%,无霜期120 d左右,生长期雨量集中,温度适宜属于大陆性季风气候。土壤以山地棕色森林土为主,土层厚度20~50 cm。全区属于低地丘陵地形,海拔在285~688 m,三面环水,呈孤岛状,地势由北、东南部边缘向中部缓慢抬高,中部低山所占面积最大,占65%以上,海拔集中在300~450 m。山地一般顶部浑圆,坡度为10°~35°,最大坡度为50°,平缓地段占90%以上,境内主要河流有汤旺河、丰林河、平原河等9条河流,以及季节性流水小溪,纵贯全区,构成完整水系网络。保护区地带性植被类型是以红松林为优势的针阔混交林,森林面积为17398 hm^2,森林覆被率95.8%,森林蓄积量460.71万 m^3,是我国目前原始红松林生态系统保存最完整、面积最大的近纯天然的原始林,主要针叶乔木树种有红松(*Pinus koraiensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、鱼鳞云杉(*P. jezoensis*)、兴安落叶松(*Larix gmelinii*)等,主要阔叶乔木有白桦(*Betula platyphylla*)、枫桦(*B. costata*)、黑桦(*B. dahurica*)、山杨(*Populus davidiana*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、糠椴(*T. mandschuri-*

ca)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、黄檗(*Pellodendron amurens*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)等(刘晓梅等,2011)。

1.2 样地设置与研究方法

黑龙江丰林自然保护区内的 30 hm^2 阔叶红松林样地,是中国森林生物多样性监测网络的一块重要样地。本次实验样地设置在丰林样地西北角 9 hm^2 范围内,以 20 m 为间隔将样地划分为 225 个 20 m×20 m 的单元格,共计 256 个网格交叉点。

采用陷阱法采集地表鞘翅目(于晓东等,2001)。陷阱法受野外条件限制较小,它是利用地表昆虫的活动,捕获落入诱杯中的昆虫个体,该方法适用于捕获地表鞘翅目甲虫(周红章等,2014)。2015 年 8 月和 10 月在网格交叉点(样点水泥桩)20 cm 半径圆范围内进行不重复采样(共 256 个采样点)。当该范围内存在积水、树桩、倒木、大块岩石等条件不允许布置陷阱时,选择在该网格交叉点 50 cm 半径圆内布置陷阱。先用内径约 7 cm 的土钻挖取一个约 15 cm 深的柱状土坑,将高 14 cm、内径 7 cm 的诱捕杯置于坑内使杯口与地面齐平。诱捕杯中加入占诱捕杯容积 2/3 的饱和 NaCl 溶液,该溶液无毒无刺激性气味,不易挥发,不会影响土壤动物的正常活动,防止对环境污染的同时降低保存液对甲虫的引诱作用(周红章等,2014)。在杯口上部距离地面约 10 cm 处支起 1 个一次性餐盘作为防护,置于野外 7 天 7 夜后将其取回。

样品取回后在室内采用手拣法将每个采样点捕获到的大型土壤动物挑拣出来,放置于 95%医用酒精内保存。参照《中国东北的葬甲科研究》(李景科等,2011)、《原色中国东北土壤甲虫图鉴步行虫类》(李井科等,2015a)、《原色中国东北土壤甲虫图鉴隐翅虫类拟步甲类》(李井科等,2015b)等,将鞘翅目昆虫鉴定到种,鞘翅目成虫与幼虫分别计数,仅将成虫用于后续处理分析。

1.3 数据处理

1.3.1 群落多样性测度 采用以下几个参数分析土壤动物群落多样性:

Shannon 多样性指数(Simpson,1949):

$$H = -\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i$$

Pielou 均匀度指数(Pielou,1977):

$$E = H/\ln S$$

Simpson 优势度指数(Simpson,1949):

$$C = -\sum_{i=1}^{S} (n_i/N_i)^2$$

Margalef 丰富度指数(Margalef,1958):$D = (S-1)/\ln N$

式中,n_i 为该样地内第 i 个类群的个体数,N 为样地内所有类群的个体数量 $P_i = n_i/N$ 为第 i 类群的百分比,S 为样地内类群个数。

群落相似度指数,采用 Jaccard 相似性系数判断群落的相似程度,公式为:

$$q = c/(a+b-c)$$

式中,c 为两个群落的共有物种数,a 和 b 分别为群落 A 和群落 B 的物种数(Jaccard,1901),若 $0<q<0.25$,表示群落 A 和群落 B 极不相似;若 $0.25 \leqslant q<0.50$,表示中等不相似;若 $0.50 \leqslant q<0.75$,表示中等相似;若 $0.75 \leqslant q<1.00$,表示极相似。

除了对整个群落的多样性进行计算分析外,还分析群落中优势科的群落多样性以及优势科在 8、10 月之间的相似性,而其他科无论是物种数和个体均数量极少,属于稀有科,无常见科,不进行群落多样性和相似性的分析。

1.3.2 多度等级划分、Raunkiaer 频度指数、变异系数 各科、物种数量多度等级的划分:个体数量大于等于总个体数 10.00%为优势科/种,大于等于1.00%但小于 10.00%为常见科/种,小于 1.00%则为稀有科/种。频度是指群落中某物种出现的样方数占整个样方数的百分比。物种 Raunkiaer 频度等级划分: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(Raunkiaer,1934)。变异系数(CV)是原始数据标准差与原始数据平均数的比,$CV = SD/MN$,式中 SD 为标准差,MN 为平均值,用于比较各物种的变异情况,$CV<0.1$,0.1~1.0,>1.0 分别为弱变异、中等变异和强变异,变异系数越大,物种离散程度越大,反之越小(Yonker *et al.*,1988)。

1.3.3 显著性检验、Spearman 相关系数、生态位重叠值 用独立样本 T 检验分析群落多样性的各项指数在 8、10 月之间的差异性是否显著,用单因素方差分析检验各科之间的多样性指数的差异性。

衡量随机变量相关性的方法主要有 3 种:Pearson 相关系数、Spearman 相关系数、Kendall 相关系数。Pearson 相关系数只适用于两变量呈线性相关时,Spearman 相关系数是一种无参数检验方法,使用范围比 Pearson 相关系数广,Kendall 相关系数适

用于两个变量均为有序分类的情况。地表鞘翅目物种数据不符合正态分布无线性相关关系,因此采用Spearman相关系数分析物种之间关联性。$r>0$,表示物种之间为正相关关系,$r<0$,表示负相关关系,正相关关系反映了物种之间在生境内的分布趋势相近,负相关关系反映了在生境内分布趋势相反。8月和10月捕获的物种中,除了三大优势科之外,其余科中捕获物种数均为1,因此对于同一科内的物种相关性只在优势科中进行分析,其次,也对不同科之间的优势种和常见种的相关性进行比较分析。

根据Pianka公式(Pianka,1973)计算空间生态位重叠:$Q_{ij}=\sum_{k=1}^{n}(P_{ik}P_{jk})/\left(\sqrt{\sum_{k=1}^{n}P_{ik}^{2}\sum_{k=1}^{n}P_{jk}^{2}}\right)$。式中,$Q_{ij}=Q_{ji}$为物种$i$和物种$j$的空间生态位重叠值;$P_{ik}(P_{jk})$为物种$i(j)$在第$k$个样点的个体占总样点中该物种总数的比例。

数据处理均在EXCEL和SPSS 21.0中进行。

2 结果与分析

2.1 鞘翅目成虫群落组成

本次实验两月调查共获得地表鞘翅目成虫1394只,隶属9科58种(表1)。8月份捕获8科47种1346只个体,其中步行虫科、葬甲科和隐翅虫科为优势科,个体数量分别占总捕获量的43.53%、39.15%和15.38%,其余5科的个体数量占总捕获量的1.94%,均为稀有科。优势种为葬甲科的*Nicrophorus tenuipes*、步行虫科的*Pterostichus adstrictus*、*Aulonocarabus canaliculatus*和隐翅虫科的*Philonthus wuesthoffi*,分别占总个体数的35.07%、14.56%、13.52%和11.89%。10月份,共获得地表鞘翅目成虫4科22种48只个体,相比8月份,10月份捕获的个体数量和物种数都明显减少($P<0.01$)。其中步行虫科、隐翅虫科为优势科个体数量分别占总捕获量的64.58%、31.25%,优势种为步行虫科的*Pterostichus adstrictus*和*Platynus ezoanus*,其个体数量分别占总捕获量的31.25%和16.67%,其他20种均为常见种,其个体数量占总捕获量的2.08%~6.25%。

8月份的4个优势种*Nicrophorus tenuipes*、*Pterostichus adstrictus*、*Aulonocarabus canaliculatus*、*Philonthus wuesthoffi*的频度等级分别为D、C、D、B,而其余物种的频度等级均为A级。10月份,所捕获的22个物种的频度等级均为A级,均为偶见种。8月和10月Raunkiaer频度基本表现为A>B>C>D>E,符合Raunkiaer频度定律,即群落中低频度物种数目高于频度较高物种的数目(Raunkiaer,1934)。8月和10月物种均以弱变异居多,无强变异物种,且优势种的变异性高于常见种和稀有种(表1)。

表1 8月、10月地表鞘翅目成虫群落物种组成及数量特征

Table 1 Species composition and quantitative characteristics of ground Coleoptera adults in August and October

物种	8月				10月			
	个体数	数量百分比(%)	Raunkiaer频度	*CV*	个体数	数量百分比(%)	Raunkiaer频度	*CV*
葬甲科 Silphidae								
Nicrophorus concolor	29	2.15	A	0.31				
Nicrophorus tenuipes	472	35.07	D	0.76	1	2.08	A	0.06
Nicrophorus investigator	12	0.89	A	0.09				
Nicrophorus vespilloides	1	0.07	A	0.06				
Nicrophorus praedatro	13	0.97	A	0.16				
小葬甲科 Leiodidae								
Sciodrepoides fumatus	8	0.59	A	0.17				
步行虫科 Carabidae								
Pterostichus heilongjiangensis	7	0.52	A	0.16				
Pterostichus maoershanensis	35	2.60	A	0.34	1	2.08	A	0.06
Pterostichus adstrictus	196	14.56	C	0.66	15	31.25	A	0.23
Pterostichus bituberculatus	1	0.07	A	0.06	1	2.08	A	0.06
Pterostichus microcephalus	4	0.30	A	0.10				
Pterostichus orientalis	1	0.07	A	0.06				
Pterostichus sulcitarsis	13	0.97	A	0.22	1	2.08	A	0.06
Carabus billbergi	45	3.34	A	0.38				
Megodontus vietinghoffi	38	2.82	A	0.36	1	2.08	A	0.06
Aulonocarabus canaliculatus	182	13.52	D	0.65				

续表 1
Table 1 Continued

物种	8 月				10 月			
	个体数	数量百分比(%)	Raunkiaer 频度	*CV*	个体数	数量百分比(%)	Raunkiaer 频度	*CV*
Nebria livida	2	0.15	A	0.09	1	2.08	A	0.06
Anthracus horni	6	0.45	A	0.15	1	2.08	A	0.06
Bembidion lissontum	24	1.78	A	0.31				
Bembidion pseadducillum	1	0.07	A	0.06				
Cryptophilus obliteratus	1	0.07	A	0.06				
Colpodes elainus	1	0.07	A	0.06				
Dicranoncus femoralis	8	0.59	A	0.13	1	2.08	A	0.06
Platynus ezoanus					8	16.67	A	0.17
Platynus thoreyi					1	2.08	A	0.06
Platynus gracilis	1	0.07	A	0.06				
Platynus ogurae	1	0.07	A	0.06				
Pristosia proxima	5	0.37	A	0.11				
Pristosia vigil	5	0.37	A	0.14				
Stenolophus difficilis	1	0.07	A	0.06				
Syncechus callitheres	7	0.52	A	0.14				
Syncechus cycloderus	1	0.07	A	0.06				
隐翅虫科 Staphylinidae								
Acidota chinensis	2	0.15	A	0.09				
Acotylus mimulus					1	2.08	A	0.06
Aleochara curtula	2	0.15	A	0.09				
Anotylus minulus	17	1.26	A	0.24	3	6.25	A	0.06
Boreaphilus japonicus					1	2.08	A	0.06
Carpelimus vagus	2	0.15	A	0.09	2	4.17	A	0.09
Lathrobium pallipes					1	2.08	A	0.06
Philonthus aeneipenuis	1	0.07	A	0.06				
Philonthus brannicollis					1	2.08	A	0.06
Philonthus cyanipennis	1	0.07	A	0.06				
Philonthus gastralis					2	4.17	A	0.09
Philonthus havellkai	1	0.07	A	0.06				
Philonthus numata	2	0.15	A	0.09				
Philonthus sericans	2	0.15	A	0.09				
Philonthus solidus	10	0.74	A	0.19				
Psephidonus sinuatus					2	4.17	A	0.06
Philonthus tenuicornis	2	0.15	A	0.09				
Philonthus wuesthoffi	160	11.89	B	0.61				
Psephidonus sinuatus	5	0.37	A	0.09				
Quedius praeditus					1	2.08	A	0.06
Tachyporus celatus					1	2.08	A	0.06
象甲科 Curculionidae								
Poiyaumbus gebleri	1	0.07	A	0.00				
伪叵甲科 Sphaeritidae								
Spaerites politus	13	0.97	A	0.26				
拟虎甲科 Elaphriidae								
Elaphrus punctatus	3	0.22	A	0.00				
叶甲科 Chrysomelidae								
Ambrostoma guadriimpressum	1	0.07	A	0.00				
叩甲科 Elateridae								
Ampedus sanguinolentus					1	2.08	A	0.00
总计 物种数量		47 a				22 b		
个体数量		1346 a				48 b		

同一行字母相同表示差异不显著,字母不同表示差异显著($P<0.05$)。

2.2 鞘翅目成虫群落及优势科的多样性及相似性特征

3个优势科多样性比较显示(表2):8月,丰富度指数为步甲科>隐翅虫科>葬甲科,优势度指数为隐翅虫科>葬甲科>步甲科,均匀度指数和Shannon多样性指数均为步甲科>葬甲科>隐翅虫科;10月,丰富度指数和优势度指数均为隐翅虫科>步甲科,均匀度指数和Shannon多样性指数反之。不同月份多样性差异比较显示:整个鞘翅目成虫群落来说,8月份仅丰富度指数大于10月;优势科的比较中,步甲科8月的均匀度指数和Shannon多样性指数均大于10月,隐翅虫科10月的各指数均大于8月,经检验同科不同月份间的各指数不存在显著差异。

Jaccard相似性系数表明,8、10月地表鞘翅目成虫群落极不相似($q=0.19$)。3个优势科群落组成比较显示,葬甲科、步行虫科和隐翅虫科分别为极不相似($q=0.20$)、中等不相似($q=0.31$)和极不相似($q=0.10$)。在群落和优势科水平,8月和10月的群落组成都有较大差异。

2.3 鞘翅目成虫物种之间相关性

相关性指数表明,葬甲科和步行虫科($r=0.168, P=0.007$)、隐翅虫科($r=0.164, P=0.009$)在8月呈极显著的正相关关系,10月则均为不显著的负相关关系。步行虫科和隐翅虫科8月为极显著的正相关关系($r=0.268, P<0.001$),10月则为不显著的正相关关系(表3),不同月份各科之间的相关性存在差异。

对8月份同科中的优势种和常见种的相关性进行两两分析发现:葬甲科中的*Nicrophorus tenuipes*和*Nicrophorus concolo*表现为极显著正相关($r=0.179$, $P=0.004$);步行虫科中仅2个物种对表现为显著的正相关关系,分别是*Pterostichus adstrictus*和*P. maoershanensis*($r=0.256, P<0.001$)、*P. adstrictus*和*Carabus billbergi*($r=0.176, P=0.005$),其余物种对均为不显著的相关关系;隐翅虫科中的*Philonthus wuesthoffi*与*Anotylus minulus*为不显著的负相关关系。同科间对比的物种有17对,3个物种对(占总物种对数的17.65%)表现为显著或极显著正相关关系,剩余的14个物种对(占总物种对数的82.35%)的相关关系不显著。对于8月不同科物种之间的相关性分析结果表明:物种间相关关系表现为显著或极显著的正相关关系仅葬甲科与步行虫科3对,葬甲科与隐翅虫科1对,隐翅虫科与步甲科两对,其余物种对的相关关系均不显著(表4)。

表2 8月、10月地表鞘翅目成虫群落及优势科群落多样性指数

Table 2 Diversity indices of ground beetle community and dominant beetle communities in August and October

科	月份	丰富度指数(D)	优势度指数(C)	均匀度指数(E)	多样性指数(H)
葬甲科	8	0.638	−0.124	0.337	0.542
	10	−	−	−	−
步行虫科	8	3.609	−0.043	0.379	1.203
	10	2.621	−0.129	0.568	1.307
隐翅虫科	8	2.250	−0.014	0.171	0.440
	10	3.323	−0.012	0.458	1.054
鞘翅目	8	6.385	−0.181	0.593	2.285
成虫群落	10	5.425	−0.141	0.816	2.523

10月葬甲科捕获仅1只,因此未计算其多样性指数。

表3 地表鞘翅目成虫各科数量的相关性指数r及P值

Table 3 Correlation coefficient (r) and P values of the number distribution of Coleoptera adults

科	月份	步行虫科	隐翅虫科
葬甲科	8	**0.168(0.007)**	**0.164(0.009)**
步行虫科	8		**0.268(<0.001)**
	10		0.117(0.610)

加粗表示两个物种具有显著的相关性,下同。

2.4 鞘翅目成虫空间生态位重叠度

8月份样地内优势种和常见种之间的空间生态位重叠值明显不同。葬甲科的*Nicrophorus tenuipes*和隐翅虫科的*Philonthus wuesthoffi*重叠值最大,步行虫科的*Pterostichus adstrictus*和隐翅虫科的*Philonthus wuesthoffi*次之,葬甲科的*Nicrophorus concolor*和步行虫科的*Bembidion lissontum*的重叠值最小(0.016)。隐翅虫科中的*Philonthus wuesthoffi*与非隐翅虫科物种之间的重叠值较大,与同科*Anotylus minulus*的重叠值较小(表5)。

3 讨 论

3.1 地表鞘翅目成虫群落的物种组成

基于典型的原始阔叶红松林样地,2次调查共捕获地表鞘翅目成虫1394只,隐翅虫科和步行虫科在8月和10月均为优势科,葬甲科在8月为仅次于步行虫科的优势科,这与顾伟等(2014)对小兴安岭阔叶红松林的研究结果相似。物种组成在夏季和秋季差异显著,10月群落的多样性和丰富度趋于简单化,这种时间变异性主要受到生境环境因子的影响。土壤含水量、温度的变化均会影响物种的生存,造成物种的减少(亓东明,2012)。8月份采样期间样地内气温在11~27 ℃,10月份样地内气温均低于

表 4 8 月优势种和常见种数量分布的相关系数 r 及 P 值

Table 4 Correlation coefficient (r) and P values of the distribution of dominant species and common species numbers in August

物种	*Nicrophorus tenuipes*	*Pterostichus maoershanensis*	*Pterostichus adstrictus*	*Carabus billbergi*	*Megodontus vietinghoffi*	*Aulonocarabus canaliculatus*	*Bembidion lissontum*	*Anotylus minulus*	*Philonthus wuesthoffi*
Nicrophorus concolor	**0.179 (0.004)**	**0.127 (0.043)**	0.107 (0.087)	0.061 (0.329)	**0.183 (0.003)**	0.101 (0.108)	−0.009 (0.881)	0.063 (0.318)	0.118 (0.060)
Nicrophorus tenuipes		0.093 (0.137)	0.062 (0.320)	−0.007 (0.909)	0.022 (0.732)	**0.139 (0.026)**	−0.040 (0.527)	−0.075 (0.234)	**0.235 (0.000)**
Pterostichus maoershanensis			**0.256 (0.000)**	0.106 (0.089)	−0.073 (0.247)	0.066 (0.290)	−0.038 (0.542)	0.019 (0.762)	**0.253 (0.000)**
Pterostichus adstrictus				**0.176 (0.005)**	−0.069 (0.273)	0.048 (0.445)	0.002 (0.969)	0.093 (0.140)	**0.176 (0.005)**
Carabus billbergi					0.005 (0.938)	0.074 (0.236)	0.046 (0.466)	−0.050 (0.429)	0.100 (0.111)
Megodontus vietinghoffi						0.111 (0.077)	0.043 (0.498)	0.100 (0.112)	0.007 (0.912)
Aulonocarabus canaliculatus							0.084 (0.182)	0.043 (0.490)	0.121 (0.053)
Bembidion lissontum								0.011 (0.856)	0.043 (0.497)
Anotylus minulus									−0.016 (0.794)

表 5 8 月份地表优势种及常见种空间生态位重叠值

Table 5 Spatial niche overlap values of ground dominant and common species in August

物种	*Nicrophorus tenuipes*	*Pterostichus maoershanensis*	*Pterostichus adstrictus*	*Carabus billbergi*	*Megodontus vietinghoffi*	*Aulonocarabus canaliculatus*	*Bembidion lissontum*	*Philonthus wuesthoffi*	*Anotylus minulus*
Nicrophorus concolor	0.250	0.110	0.234	0.172	0.154	0.150	0.016	0.217	0.080
Nicrophorus tenuipes		0.267	0.367	0.209	0.234	0.423	0.069	0.518	0.098
Pterostichus maoershanensis			0.353	0.227	0.043	0.203	0.018	0.327	0.060
Pterostichus adstrictus				0.348	0.122	0.335	0.068	0.427	0.169
Carabus billbergi					0.129	0.209	0.090	0.307	0.025
Megodontus vietinghoffi						0.273	0.056	0.173	0.126
Aulonocarabus canaliculatus							0.126	0.352	0.112
Bembidion lissontum								0.107	0.026
Philonthus wuesthoffi									0.080

10 ℃,最低达到零下(有 5 日达到零下),而甲虫具有冬眠特性,温度的降低会限制其活动能力,从而影响它们的季节性活动规律(Lövei *et al.*,1996)。10 月在环境条件的胁迫下(主要是温度和湿度),使得一些物种死亡或迁移地下深层土壤,从而使得 10 月份捕获到的物种数和个体数明显减少。另外,鞘翅目的大部分种类其寿命在一年以上,葬甲科、步行虫科、隐翅虫科的成虫多出现于 5—9 月,因此这种群落组成的变化可能还受到物种自身生活史特征的影响(李景科等,2005)。8 月优势种在样地内分布较均匀,而 10 月优势种的空间分布相对较集中。表明具有相对较强的抗寒能力的物种在寒冷季节仍然具有较强的活动能力,但活动范围可能有所减少。

3.2 群落多样性和相似性

Shannon 多样性指数的变化趋势主要与物种数、个体数的动态变化密切相关,通常物种数与个体数增加,多样性指数增大(董满宇等,2011)。8 月份群落中的物种数和个体数都明显大于 10 月,但是无论是群落还是各科的多样性指数均小于 10 月,这个结果与 8 月群落和各科的均匀度均小于 10 月有关。有研究表明,当两个群落间的种数差值与均匀度差值为正、负相反时,Shannon 多样性指数对多样性的指示效果即与生境状况相反(廖崇惠等,2009)。某一群落的优势度指数越低,群落内个体在物种间分配越均匀,均匀度指数就越大(孙儒泳等,1999)。而鞘翅目成虫群落中 8 月步行虫科的优势度、均匀度均小于 10 月,这可能受到某些物种的数量(如 *Aulonocarabus canaliculatus*)在 2 个月份的急剧变化、或者受到外界环境的一些不确定因素的干扰。8 月和 10 月的相似性系数表明除步行虫科在两个月

份间为中等不相似,其余无论是全部的鞘翅目成虫还是单个科的群落组成均为极不相似。地表鞘翅目成虫群落的多样性在夏季和秋季具有明显差异。主要原因是两个季节之间的环境条件差异,使得物种数量明显变少,地表凋落物也可能对其产生影响(许湘琴等,2011)。8月份稀有科(大都为植食性科(Kato *et al.*,1995))的物种数目和个体数均较少,而10月份地表凋落物增加,使得原8月份的稀有种能继续生存数目变化较小,从而也造成了月份间多样性的差异。

3.3 物种之间关联性

8月葬甲科、步行虫科、隐翅虫科3科之间丰富度(个体数量)均呈现出极显著的正相关性,而10月隐翅虫科与步甲科之间丰富度为不显著的正相关性。3科物种的生境和食物喜好有一定的分化也有一定的重叠性。葬甲科物种常聚集分布在动物尸体或非干燥的动物粪便上(李井科等,2015b),以新鲜的动物尸体或蜗牛、蝇蛆、蛾类幼虫或植物为食。步行虫科喜潮湿土壤或靠近水源的地方,多以蚯蚓、蜘蛛等小昆虫或软体动物为食。隐翅虫科栖居在铺垫物与土壤、腐烂的植物残渣、真菌、粪便、尸体、腐木等生境中(亓东明,2012),以腐败的植物、动物、粪肥、菌类为食。8月水热条件较适宜,食物资源丰富,葬甲科和隐翅虫科受到死亡尸体的吸引,会形成临时性的集群。不同科丰富度之间的正关联性并不能够说明群落水平的相互依赖性,可能是由于食物、生境等环境条件的间接调控而产生的显著正关联性,后续可针对食物资源和环境因子进行相关实验研究。

群落中对不同科优势种和常见种之间的相关性分析表明,大多数物种之间不存在显著的相关性,仅有较少物种之间存在显著的正相关关系,无显著的负相关关系。在自然界中,绝对的正关联可能只出现在某些寄生物和单一宿主之间以及完全取食于一种植物的单食性昆虫间(孙儒泳等,1999),同样竞争排斥也是群落中少数物种间的关联类型。地表鞘翅目成虫的食性复杂,8月份资源丰富,生境条件优越,物种之间的空间生态位重叠度较低,优势物种和常见物种间多为随机关系。

经典生态学理论认为生态位越接近且重叠越多,种间竞争越激烈(张雪萍,2011)。步行虫科中仅2个物种对为显著的正相关,其中 *Pterostichus adstrictus* 和 *P. maoershanensis* 为同属物种,葬甲科中的仅存在1个物种对为极显著的正相关关系,这两个物种均属于花葬甲属(*Nicrophorus*),生活习性相近(李景科等,2011),但存在极显著物种对的物种间生态位重叠度均不高。这样结果并不能完全支持以上物种之间存在显著的相互促进/依赖关系,8月研究区生境条件优越且食物资源充足,可能受到小生境和食物资源的吸引,导致这些物种之间出现显著的正的相互关联性。同属物种存在显著的正相互作用关系,也可能是环境过滤的一个过程,共存物种拥有相似的性状以适应环境,从而导致亲缘物种被发现正相互作用。Swenson 等(2006)对美洲和亚洲的样地进行研究时也发现小尺度上的生境过滤也会起主导作用。在格局与过程研究中,对以上具有显著关联性的物种应该引起更多的重视,可能有助于我们进一步揭示生物过程在群落构建机制中的调控作用。

4 结 论

2015年8月、10月在丰林阔叶红松林内共捕获地表鞘翅目成虫1394只,隶属9科58种,夏季和秋季群落物种组成和多样性具明显变化。地表鞘翅目成虫物种间关系多为随机关系,仅有少数物种之间为显著的正/负的相关性。同科物种间多为随机关系,葬甲科和步行虫科同科内仅发现少数显著的正相关物种对,隐翅虫科同科内发现1个显著的负相关物种对。本实验并未发现亲缘关系较近的同属(科)物种间存在较多显著的负相关关系,这些显著相关性的可能原因还有待于进一步深入探讨。

致 谢 感谢朱纪元、闫龙、曹阳、胡媛媛在野外调查和物种鉴定中的帮助,感谢丰林自然保护区在实验开展过程中提供的支持。

参考文献

董满宇, 殷秀琴, 付关强, 等. 2011. 羊草草原植被不同演替阶段土壤鞘翅目昆虫群落特征. 土壤学报, **48**(2): 397-404.

范 娟, 赵秀海, 汪金松, 等. 2012. 江西九连山亚热带常绿阔叶林优势种空间分布格局. 生态学报, **32**(9): 2729-2737.

高 玮, 李万超, 吕杰娣. 1997. 三种啄木鸟的生态位和竞争. 东北师范大学学报: 自然科学版, (1): 78-81.

顾 伟, 马 玲, 刘哲强, 等. 2014. 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, (1): 131-135.

李井科, 林 琳, 张雪萍. 2015a. 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.
李井科, 张利敏, 张雪萍. 2015b. 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.
李景科, 高梅香, 张雪萍. 2005. 昆虫的寿命研究. 哈尔滨师范大学: 自然科学学报, **21**(6): 79-86.
李景科, 张雪萍, 林 琳, 等. 2011. 中国东北的葬甲科研究. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社.
廖崇惠, 李健雄. 2009. 再论 DG 指数的性质与应用. 生物多样性, **17**(2): 127-134.
刘 巍, 曹 伟. 2013. 长白山植物群落谱系结构及环境因子对其的影响. 干旱区资源与环境, **27**(5): 63-68.
刘林馨, 刘传照, 毛子军. 2011. 丰林世界生物圈自然保护区森林生态系统服务功能价值评估. 北京林业大学学报, (3): 38-44.
刘晓梅, 布仁仓, 邓华卫, 等. 2011. 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, **31**(16): 4783-4790.
牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 等. 2009. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, **17**(6): 579-593.
亓东明. 2012. 贡嘎山南麓鞘翅目昆虫多样性研究初探——以九龙县为例. 野生动物学报, **33**(1): 37-41.
孙儒泳, 李 博, 诸葛阳, 等. 1999. 普通生态学. 北京: 高等教育出版社.
王自力, 陈 勇, 陈晓鸣, 等. 2011. 白蜡虫及其 3 种优势寄生蜂的时空生态位. 生态学报, **31**(4): 914-922.
许湘琴, 林植华, 陈慧丽. 2011. 凋落物分解对土壤生物的影响. 生态学杂志, **30**(6): 1258-1264.
于晓东, 周红章, 罗天宏. 2001. 云南西北部地区地表甲虫的物种多样性. 动物学研究, **22**(6): 454-460.
张雪萍. 2011. 生态学原理. 北京: 科学出版社.
周红章, 于晓东, 罗天宏, 等. 2014. 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, **51**(5): 1367-1375.
朱纪元, 李景科, 程赛赛, 等. 2016. 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, **44**(12): 57-63.
Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**: 343-366.
Cronin JT, Reeve JD, Xu DH, *et al*. 2016. Variable prey development time suppresses predator-prey cycles and enhances stability. *Ecology Letters*, **19**: 318-327.
Crotty SM, Bertness MD. 2015. Positive interactions expand habitat use and the realized niches of sympatric species. *Ecology*, **96**: 2575-2582.
Godoy O, Levine JM. 2014. Phenology effects on invasion success: Insights from coupling field experiments to coexistence theory. *Ecology*, **95**: 726-736.
Hortal J, Roura-Pascual N, Nathan J, *et al*. 2010. Understanding (insect) species distributions across spatial scales. *Ecography*, **33**: 51-53.
Jaccard P. 1901. Distribution de la Flore Alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. *Bulletin De La Societe Vaudoise Des Sciences Naturelles*, **37**: 241-272.
Kato M, Inoue T, Hamid AA, *et al*. 1995. Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. *Researches on Population Ecology*, **37**: 59-79.
Levine JM, HilleRislambers J. 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, **461**: 254-257.
Lövei GL, Sunderland KD. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, **41**: 231-256.
Margalef R. 1958. Information theory in ecology. *International Journal of General Systems*, **3**: 36-37.
Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**: 53-74.
Pielou EC. 1977. Mathematical Ecology. New York: Wiley Interscience.
Raunkiaer C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford: Oxford University Press.
Simpson EH. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, **163**: 688.
Swenson NG, Enquist BJ, Pither J, *et al*. 2006. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, **87**: 2418-2424.
Tilman D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton: Princeton University Press.
Webb CO, Ackerly DD, McPeek MA, *et al*. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 475-505.
Yonker CM, Schimel DS, Paroussis E, *et al*. 1988. Patterns of organic carbon accumulation in a semiarid shortgrass steppe, Colorado. *Soil Science Society of America Journal*, **52**: 478-583.
Zhu Y, Getzin S, Wiegand T, *et al*. 2013. The relative importance of Janzen-Connell effects in influencing the spatial patterns at the Gutianshan subtropical forest. *PLoS ONE*, **8**: e74560.

作者简介 倪娟平,女,1992 年生,硕士,研究方向为土壤生态与管理。E-mail: nijp1992@163.com
责任编辑 魏中青