

边缘效应对卧龙自然保护区森林-草地群落交错带地表甲虫多样性的影响

于晓东^{1,2}, 罗天宏^{1,2}, 周红章^{1*}, 杨建³

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. 四川卧龙自然保护区, 四川汶川 623006)

摘要: 本文研究了卧龙自然保护区地表甲虫群落在天然落叶阔叶林森林边缘与森林内部和周围草地间多样性差异, 在科级水平上探讨边缘效应对地表甲虫群落的影响。调查共设 5 个重复样带(间距大于 500 m), 每个样带以距离梯度(25 m)的方式设置样点, 分别由边缘深入到森林内部和草地中央 100 m, 共设 45 个样点, 通过巴氏罐诱法调查地表甲虫群落组成和季节变化。本研究采集甲虫标本 4 736 号, 隶属于 28 个科, 步甲科、隐翅虫科和叩甲科分别占总数的 49.5%、23.5% 和 13.0%, 共同构成本研究地区地表甲虫的优势类群。甲虫的个体数量从森林内部、边缘到周围草地依次降低, 而科多样性和均匀度则依次增高, 都达到了显著差异。主坐标分析(PCoA)排序表明, 森林内部和周围草地间的地表甲虫群落组成差异较大; 而森林边缘的群落组成与两者都有较高程度的相似性, 反映了森林边缘的地表甲虫群落已经与森林内部的群落组成发生明显分化, 除了森林物种成分外, 还包含了若干从周围草地环境扩散来的物种成分。从季节动态看, 森林边缘和森林内部在丰富度和个体数量的季节变化曲线方面相似性更高。捕食类和腐食类地表甲虫的季节变化在森林内部和边缘相似性更高, 而植食类则在森林边缘和草地的相似性更高。多元回归分析表明, 枯落物覆盖率是影响地表甲虫科多样性和均匀度的决定因素, 枯落物厚度和林冠层覆盖率是决定甲虫个体数量分布的重要因素。以上结果表明, 在科级水平上, 地表甲虫群落在天然落叶阔叶林边缘已经与森林内部生境发生分化, 而且正在加剧的森林片段化进程将会产生更多的森林边缘, 因此, 保留大面积的天然落叶阔叶林免受破坏和干扰是保护地表甲虫多样性的必要措施。

关键词: 地表甲虫; 边缘效应; 多样性; 群落交错带; 森林片段化; 卧龙自然保护区

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2006)02-0277-10

Influence of edge effect on diversity of ground-dwelling beetles across a forest-grassland ecotone in Wolong Natural Reserve, Southwest China

YU Xiao-Dong^{1,2}, LUO Tian-Hong^{1,2}, ZHOU Hong-Zhang^{1*}, YANG Jian³ (1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3. Wolong National Natural Reserve, Wenchuan, Sichuan 623006, China)

Abstract: This paper studies the influences of edge effect on ground-dwelling beetles (Coleoptera) across a forest-grassland ecotone, where the forest interior, the forest-grassland edge and the grassland are compared using beetle diversity (abundance and composition in family level) as the main indicator. The study was conducted in Wolong Natural Reserve (102°52'–103°24'E, 30°45'–31°25'N), Sichuan, Southwest China. Beetles were collected with pitfall traps in 45 plots along five replicated transects extending 100 m from the edge into the forest interior and 100 m into the grassland, with a 25 m interval between different plots. During the field research, a total of 4 736 beetles were collected. Of these beetles belonging to 28 families, Carabidae comprised 49.5%, Staphylinidae 23.5%, and Elateridae 13.0% of the total, being considered as dominant groups. From forest interior to forest edge and then to grassland, family abundance decreased in sequence, but family diversity and evenness increased in sequence. Based on the family composition and abundance, ground-dwelling beetles from the forest interior and those from the grassland were separated from each other by PCoA

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G2000046800); 国家自然科学基金面上项目(30570215); IFS 国际合作项目(D/3684-1); 国家基础科学人才培养基金项目(NSFC-J0030092); 中国科学院知识创新工程领域前沿项目

作者简介: 于晓东, 男, 1973 年生, 助理研究员, 在职博士生, 从事昆虫学、动物生态学和生物多样性研究, E-mail: yuxd@ioz.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: zhouhz@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2005-07-11; 接受日期 Accepted: 2005-10-30

ordinations ; but the beetle assemblages in the forest edge were similar to those found in both the forest interior and grassland, suggesting that the beetle assemblages on the forest edge were dispersed from both of the two adjacent habitats. Seasonal dynamics of family richness and abundance in the forest edge were more similar to the forest interior than to grassland. Predators and scavengers of ground-dwelling beetles showed the similar seasonal changes between the forest interior and edge, while the seasonal variation of the phytophagous in the forest edge was more similar to that in grassland. Multiple linear regression analyses showed that litter cover was the most important factor determining the family diversity and evenness of ground-dwelling beetles, and litter depth and canopy cover affected the family abundance. The results indicated the forest edge had obviously different composition of ground-dwelling beetles from that in forest interior at the family level. Since increasing forest fragmentation would result in more edge, it is so necessary to preserve a large enough area of undisturbed deciduous broad-leaved forest for protecting the diversity of ground-dwelling beetles.

Key words : Ground-dwelling beetles ; edge effect ; diversity ; ecotone ; forest fragmentation ; Wolong Natural Reserve

森林片断化和栖息地退化或丧失是目前物种多样性丧失的最主要因素 (Saunders *et al.*, 1991 ; Andrén, 1994 ; Murcia, 1995 ; Didham *et al.*, 1996 ; Davis and Margules, 1998), 许多研究表明这些变化已经导致了若干物种灭绝 (Margules, 1996 ; Niemelä, 1997)。片断化的最直接后果是改变原有生境的面积和结构, 减少了最适栖息地面积, 提高了边缘的比例 (Murcia, 1995)。日益增加的生境边缘在风速、湿度、光照辐射、捕食、寄生以及其他种间关系方面与生境内部差异很大, 可以视为微生境类型丰富、独立于周围环境的新的生境类型 (Diamond, 1975 ; Saunders *et al.*, 1991 ; Murcia, 1995)。此外, 作为一种过渡的生态区域, 生境边缘, 尤其是森林边缘, 是一种典型的群落交错区 (ecotone), 可以作为中度空间尺度 (meso-spatial scale) 和群落水平研究的理想场所 (Holland *et al.*, 1991), 因此, 森林的边缘效应成为当前生态研究和保护的热点 (Saunders *et al.*, 1991 ; Niemelä *et al.*, 1993 ; Davis and Margules, 1998 ; Heliölä *et al.*, 2001 ; Magura, 2002)。然而, 与脊椎动物相比, 边缘效应影响无脊椎动物群落的研究仍然不系统, 处在数据积累阶段 (Didham *et al.*, 1996 ; 于晓东等, 2006)。

研究物种对生境边缘的行为反应或选择趋势对理解边缘效应十分重要 (Haila *et al.*, 1994)。由于昆虫对于生境变化高度敏感, 某些地表甲虫已经成为监测环境和生物多样性变化的指示类群 (Eyre *et al.*, 1996 ; Lövei and Sunderland, 1996 ; Bohac, 1999), 所以通过比较森林边缘与森林内部及周围环境间的甲虫组成和数量差异, 就能判断边缘效应对甲虫分布的影响。从目前研究看, 边缘效应没有对

甲虫多样性立即产生负面影响, 相反由于从周围开放生境扩散而来的若干物种, 森林边缘内的物种多样性在短期内还得到了提高 (Duchesne *et al.*, 1999 ; Heliölä *et al.*, 2001 ; Magura, 2002)。然而, 这些结论集中来自于两种边缘形式的群落交错区研究, 即森林砍伐后短期内形成的‘锋利’边缘以及存在过渡植被 (灌草带) 的‘模糊’边缘, 对已经形成多年的‘锋利的’森林边缘研究很少 (Kotze and Samways, 1999)。

卧龙国家自然保护区位于四川省西部 (30°45' ~ 31°25' N, 102°52' ~ 103°24' E, 1 150 ~ 6 250 m), 为四川盆地向川西高原的过渡地带, 地貌形态以高山深谷为主, 植被呈明显的垂直分带, 自从 1975 年成立保护区后, 禁止森林砍伐和刀耕火种等破坏原始植被的传统农业方式, 境内大面积原始天然植被得以保存 (卧龙自然保护区管理局等, 1987)。在卧龙海拔 2 000 ~ 3 000 m 区域, 植被类型呈森林和草地镶嵌排列, 森林植被以落叶阔叶林为主, 虽然多年来邻近农耕区受到破坏, 但由于与针叶林相比经济价值不高, 所以仍有大面积的原始落叶阔叶林完整地得以保存 ; 与阔叶林相邻的是比较干燥的草地植被, 一般为森林过度砍伐或火烧后并在频繁人为或自然因素干扰下形成的, 是当地居民的主要牧场, 已经存在了近 300 年, 由于在保护区成立前允许燃烧草场增加牧草产量以及牲畜频繁的啃食作用, 导致草地上幼树和灌丛稀疏, 森林与草地界限明显, 是典型的‘锋利’边缘 (hard edge) (Demaynadier and Hunter, 1998), 为研究长期形成的‘锋利的’边缘提供了理想的研究环境。本研究选择位于卧龙国家自然保护区的原始落叶阔叶林和草地镶嵌分布植被带为地点, 以地表甲虫为研究对象, 通过比较落叶阔叶林内部、森林边缘

以及周围草地生境间地表甲虫在科级水平上丰富度、个体数量、多样性和均匀度的差异及季节动态,并分析影响地表甲虫分布的环境因子,探讨边缘效应对该地区地表甲虫多样性的影响。

1 材料与方法

1.1 研究样地

研究地区位于四川卧龙自然保护区,地理上属于四川盆地西缘,邛崃山东南坡,为四川盆地向川西高原过渡地带,以高山峡谷为主。本文研究地点海拔范围为 2 500 ~ 2 700 m,落叶阔叶林为优势的天然森林植被,面积在 100 hm² 以上,树龄在 100 年左右,主要树种为槭树 *Acer* spp.、桦树 *Betula* spp.、藏刺榛 *Corylus ferox* var. *thibetica*、钓樟 *Lindera* spp.、花楸 *Sorbus* spp.、椴树 *Tilia* sp. 以及荚蒾 *Viburnum* spp. 等,林冠层约 7 ~ 15 m,林内郁闭度高,灌木层和草本层适中,地表枯落物较厚。与天然林邻近的是大面积的中度偏干的草地环境,面积在 400 hm² 以上,已经形成了 300 年左右,为当地重要的牧场,主要草种包括石竹 *Dianthus* sp.、蛇莓 *Duchesnea indica*、东方草莓 *Fragaria orientalis*、中华英果蕨 *Matteuccia intermedia*、早熟禾 *Poa* sp.、报春花 *Primula* sp. 以及鹅观草 *Roegneria* sp. 等,由于牲畜啃食,森林树种幼苗存活机会很小,导致草地上树木和灌木稀疏,草本层覆盖率几乎达到了 100%,枯落物很少。本研究中森林边缘与草地界限明显,没有灌木或草本过渡带,比较“锋利”,森林边缘树种组成与森林内部相似,灌木层和草本层适中。基于以上森林、边缘以及草地生境特点,我们选择了 5 个研究样带,每个样带均包括 3 种生境,为了保证取样的独立性,样带间距离在 500 m 以上。

1.2 取样方法和标本鉴定

本研究以巴氏罐诱法进行标本采集(Martin, 1978; 于晓东等, 2001; Yu *et al.*, 2004)。采用 400 mL 塑料杯(高 9 cm, 口径 7.5 cm)作为容器,杯壁上方 1/4 处(杯口下方约 2.5 cm)打一小孔(直径约 0.5 cm),以免由于雨水过多使标本流失,引诱剂为醋、糖、酒精和水的混合物,重量比为 2:1:1:20,每个诱杯内放引诱剂 40 ~ 60 mL。采集到的标本存放在 70% 的酒精内。采样时间为 2004 年 5 月初到 9 月底(无雪季节),覆盖了大部分植被生长季,每月采样两次,每次放置诱杯时间 3 天。

根据 Meiners 和 Pickett (1999) 及 Heliölä 等

(2001) 研究边缘效应的建议,以距离梯度形式研究森林内部、森林边缘和周围生境的差异。在设计样点时,每条样带以森林边缘为中心,分别向森林和草地延伸 100 m,以每隔 25 m 的距离设置样点,这样每个研究样带包括 9 个研究样点,森林边缘 1 个,森林内和草地内各 4 个(距森林边缘的距离分别为 25 m、50 m、75 m 和 100 m) 每个样点由 5 个诱杯组成,间距 5 m,呈直线排列,平行于森林边缘,每个样带包括 45 个诱杯。

为了研究环境因子对地表甲虫分布的影响,我们还调查了每个研究样点(以样点中央诱杯为中心,直径 2 m 的范围)的林冠层、灌木层、草本层、枯落物层的覆盖率,以及枯落物厚度,由于这些变量可能存在季节变化,我们统一在实验中期(2004 年 7 月)进行调查。

标本初步鉴定主要依据专著(Brues *et al.*, 1954),并对照中国科学院动物研究所标本馆藏定名标本,在有关专家帮助下完成鉴定。在功能群研究中,主要按成虫的食性将地表甲虫分为捕食类(predators, PR)、植食类(phytophagous, PH)、腐食类(scavengers, SC)和菌食类(fungivores, FU) 4 类。对某些兼食性的种类,按该科在该地区的分布特点进行权重,在分析时分别归到各功能群中。

1.3 数据分析处理

在数据分析时,以地表甲虫科级水平的丰富度、个体数量、多样性以及均匀度为对象,将 45 个研究地点(5 个研究样带,每个样带包括 9 个研究地点)根据与林缘的距离聚成 3 组:森林生境包括深入到森林内部的 3 个距离组(50 m、75 m 以及 100 m),草地生境包括深入到草地中央的 3 个距离组(50 m、75 m 以及 100 m),森林边缘包括其他 3 个距离组(边缘、深入森林生境 25 m,深入草地生境 25 m)。

科多样性分析采用 Shannon-Wiener 多样性指数,

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

$P_i = n_i / N$, 为第 i 科占总个体数 N 的比率;均匀度分析采用 Pielou 指数, $J = H' / \ln S$ 科丰富度采用科数(S)测度(马克平和刘玉明, 1994)。

采用非参数检验 Kruskal-Wallis 方差分析(non-parametric Kruskal-Wallis analysis of variance) 以及 Tukey 多重比较(Tukey post-hoc pairwise comparisons) 分析森林内部、边缘以及周围草地间地表甲虫科的丰富度、个体数量、多样性以及均匀度的差异。采用多元线性回归分析检验地表甲虫科的丰富度、个体

数量、多样性以及均匀度与环境因子之间关系。以上的数据分析使用数理统计软件 SPSS(1997)完成。

基于 Bray-Curtis 相似性系数,采用主坐标分析(PCoA, principal coordinate analysis)排序(Pielou, 1984; Ludwig and Reynolds, 1988),分别对森林内部、边缘以及周围草地间地表甲虫群落组成以及不同食性的功能群组成进行相似性分析,使用统计软件 PAST 完成(Hammer *et al.*, 2001)。

2 结果与分析

2.1 地表甲虫群落组成及多样性总和分析

表 1 地表甲虫数量分布

Table 1 Abundance of ground-dwelling beetles collected with pitfall traps

科 Family	功能群 Guild	森林 Forest	边缘 Edge	草地 Grassland	总计 Total	百分比 Percentage (%)
步甲科 Carabidae	PR	1 508	642	193	2 343	49.47
隐翅虫科 Staphylinidae	PR/FU	618	361	133	1 112	23.48
叩甲科 Elateridae	PH	11	275	331	617	13.03
拟步甲科 Tenebrionidae	SC/PH	174	44	0	218	4.60
金龟科 Scarabaeidae	SC/PH	79	62	30	171	3.61
蚁甲科 Pselaphidae	PR	16	23	21	60	1.27
象甲科 Curculionidae	PH	22	11	16	49	1.03
叶甲科 Chrysomelidae	PH	8	19	18	45	0.95
埋葬甲科 Silphidae	SC	1	25	3	29	0.61
丸甲科 Byrrhidae	PH	0	6	13	19	0.40
球蕈甲科 Leiodidae	FU	10	6	3	19	0.40
花萤科 Cantharidae	PR	9	4	2	15	0.32
瓢虫科 Coccinellidae	PR	0	4	4	8	0.17
露尾甲科 Nitidulidae	FU	0	4	0	4	0.08
阎甲科 Histeridae	PR	1	2	0	3	0.06
朽木甲科 Alleculidae	SC	1	1	1	3	0.06
芫菁科 Meloidae	PH	0	3	0	3	0.06
小蠹科 Scolytidae	PH	1	0	2	3	0.06
红萤科 Lycidae	FU	1	1	0	2	0.04
豆象科 Bruchidae	PH	0	1	1	2	0.04
天牛科 Cerambycidae	PH	0	0	1	1	0.02
锹甲 Lucanidae	PH	0	1	0	1	0.02
扁圆甲科 Sphaeritidae	PH	1	0	0	1	0.02
萤科 Lampyridae	PR	0	0	1	1	0.02
花蚤科 Mordellidae	PH	0	1	0	1	0.02
出尾蕈甲科 Scaphidiidae	FU	1	0	0	1	0.02
隐食甲科 Cryptophagidae	FU	0	0	1	1	0.02
郭公虫科 Cleridae	PR	1	0	0	1	0.02
其他 Other beetles		0	3	0	3	0.06
总计 Total		2 463	1 499	774	4 736	

PR:捕食类 Predators;PH:植食类 Phytophagous;SC:腐食类 Scavengers;FU:菌食类 Fungivores.

在科级水平上,甲虫的个体数量从森林内部、边缘到周围草地逐渐降低,3 种生境间有极显著差异($U = 31.79, df = 2, P < 0.001$) (图 1) 而多样性和均匀度的变化趋势相反,从森林内部、森林边缘到周围草地逐渐升高,均有显著性差异(多样性: $U = 18.30, df = 2, P < 0.001$ 均匀度: $U = 21.05, df = 2,$

共获得地表甲虫标本 4 736 号,分属于 28 科。其中步甲、隐翅虫和叩甲 3 科的个体数量较多,均占个体总数 10% 以上,合计占该地区地表甲虫总数的 86%,为该地区的优势类群。拟步甲、金龟、蚁甲和象甲 4 科的个体数量在 1% ~ 5% 之间,为该地区常见类群。叶甲、埋葬甲、丸甲、球蕈甲、花萤、瓢虫、露尾甲、阎甲、朽木甲、芫菁、小蠹、红萤、豆象、天牛、锹甲、扁圆甲、萤科、花蚤、出尾蕈甲、隐食甲和郭公虫等 21 科个体数量少于 1%,为该地区比较不常见的类群。此外,尚有少量的标本(仅 0.06%) 未能鉴定,需要将来进一步研究(表 1)。

$P < 0.001$) (图 2) 丰富度虽然在森林边缘高于森林内部和周围草地生境,但没有达到显著差异($U = 5.81, df = 2, P = 0.06$) (图 1)。

从基于地表甲虫群落组成为属性的排序图看(图 3),森林内部与周围草地的地表甲虫群落组成差异很大,在排序图上没有任何重叠 而森林边缘与

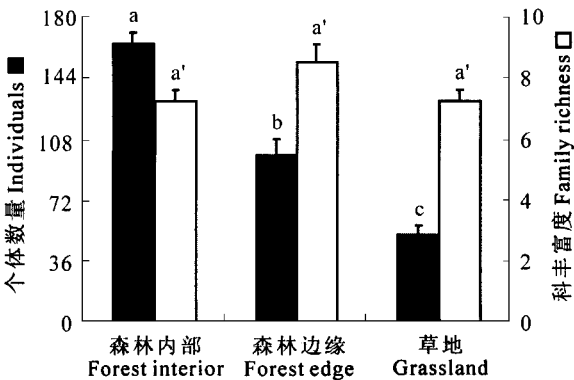


图1 科级水平上在森林内部、边缘以及周围草地间地表甲虫丰富度和个体数量

Fig. 1 Family richness and abundance of ground-dwelling beetles collected by pitfall traps across forest interior, edge and grassland

图中柱上不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$), 后同。Means with different letters in bars are significantly different ($P < 0.05$). The same for the following figures.

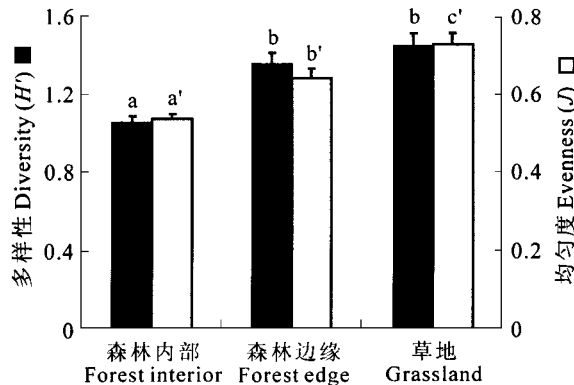


图2 科级水平上在森林内部、边缘以及周围草地间地表甲虫多样性和均匀度指数

Fig. 2 Family diversity and evenness of ground-dwelling beetles collected by pitfall traps across forest interior, edge and grasslands

森林内部以及周围草地间分布区重叠程度很高, 有较高的相似性。这一结果说明, 森林边缘的地表甲虫群落已经与森林内部的群落组成发生明显分化, 除了森林物种成分外, 还包含了若干从周围草地环境扩散来的物种成分。从功能群的排序看(图4), 功能群的分布界限并不明显, 4种功能群间互有重叠, 说明不同功能群对森林内部、边缘以及草地没有明显的选择趋势。

2.2 季节变化分析

在整个调查(5月~9月)中, 虽然森林边缘的科丰富度比森林内部和草地高(图1), 但从季节调查

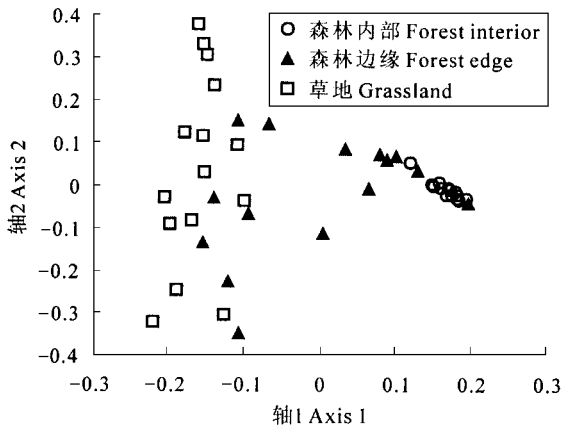


图3 以地表甲虫群落为属性对森林内部、边缘以及周围草地生境的排序(PCoA, 主坐标分析)

Fig. 3 Ordination plot (PCoA, principal coordinate analysis) of the range of pitfall catches per trap line within forest interior, edge and grassland

轴1和轴2分别解释了58%和11%的变异。Fifty-eight percent of the variation was explained by axis 1 and 11% by axis 2.

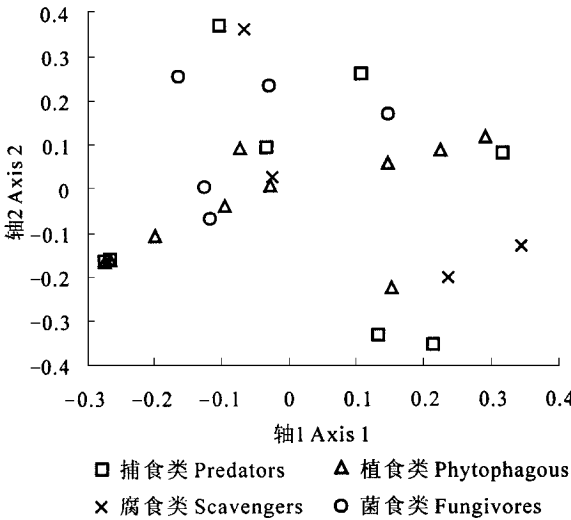


图4 以地表甲虫群落为属性对不同功能群的排序(PCoA, 主坐标分析)

Fig. 4 Ordination plot (PCoA, principal coordinate analysis) of the range of pitfall catches per trap line among four guilds

轴1和轴2分别解释了12%和11%的变异。Twelve percent of the variation was explained by axis 1 and 11% by axis 2.

看, 从森林内部、边缘到草地科丰富度依次降低(图5:A); 丰富度在3种生境内的季节变化趋势相似, 除了调查初期和末期有较大波动外, 季节变化相对平稳, 在调查中期略高, 尤其是森林内部和边缘的相似性更高(图5:A)。个体数量的季节变化与整个调查的总和趋势(图1)基本相符, 从森林内部、边缘到

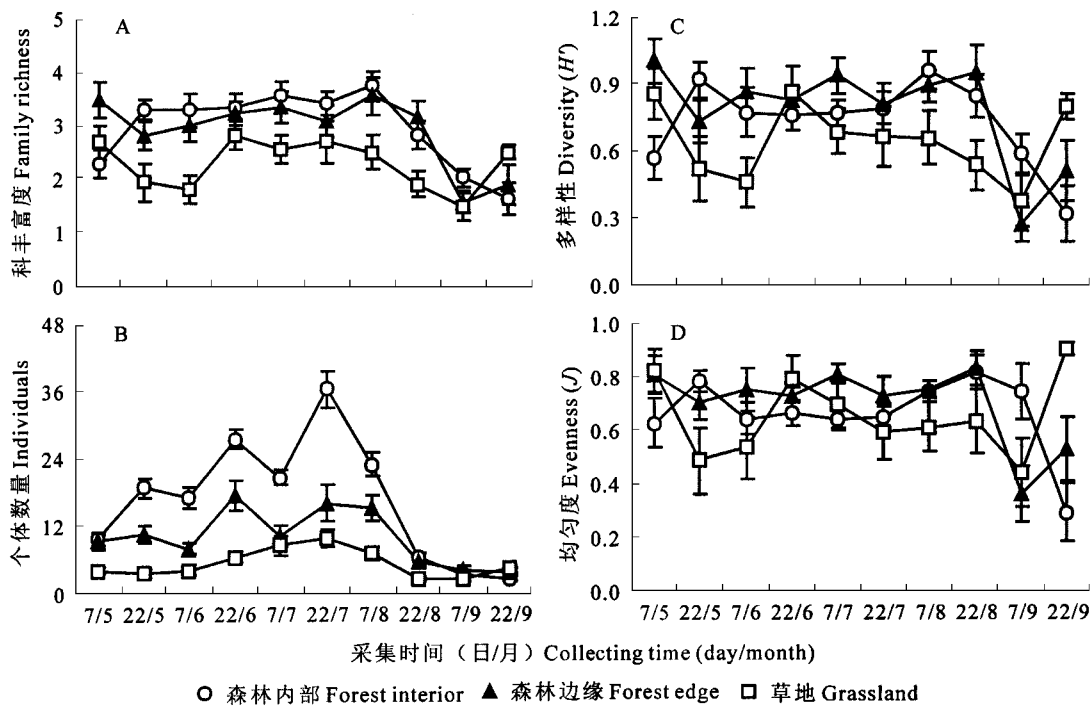


图 5 森林内部、边缘和草地间地表甲虫科丰富度(A)、个体数量(B)、多样性(C)以及均匀度(D)的季节变化
Fig. 5 Seasonal dynamics of family richness (A), abundance (B), diversity (C), and evenness (D) of ground-dwelling beetles collected with pitfall traps across forest interior, edge and grasslands

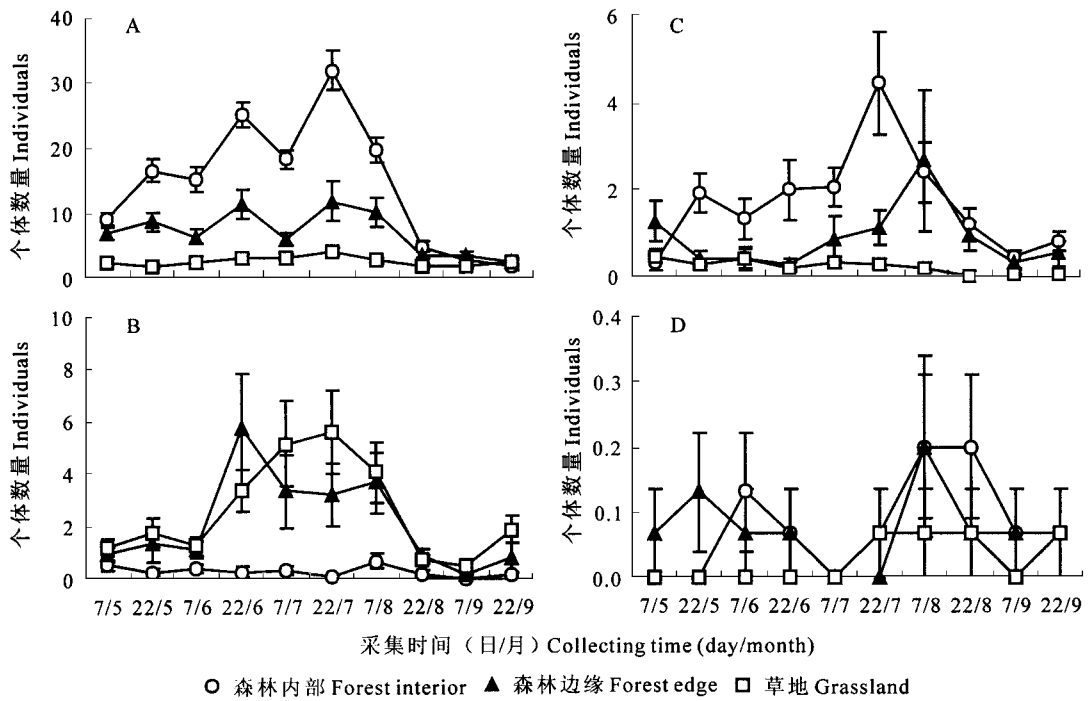


图 6 森林内部、边缘和草地间地表甲虫捕食类(A)、植食类(B)、腐食类(C)以及菌食类(D)的个体数量季节变化
Fig. 6 Seasonal dynamics of abundance of the predators (A), phytophagous (B), scavengers (C), and fungivores (D) of ground-dwelling beetles collected with pitfall traps across forest interior, edge and grasslands

草地依次降低(图 5 :B) ;森林内部和边缘间的个体数量季节变化趋势相似性较高,在季节早期到中期呈波状上升趋势,在末期呈曲线下降趋势,而草地内个体数量变化趋势明显不同,仅在季节中期形成一个单峰曲线(图 5 :B)。科的多样性和均匀度的季节变化与整个调查的总和趋势(图 1)不同,在森林内部、边缘和草地没有明显的趋势(图 5 :C, D) ;而且科多样性和均匀度的季节变化趋势在 3 种生境内也没有一致的变化模式,相似性很低(图 5 :C, D)。

捕食类和腐食类在森林内部数量较多,在森林边缘次之,草地生境内数量最少 ;而且捕食类和腐食类在两种森林生境内的季节变化趋势相似,捕食类在季节早期到中期间以波状形式上升,在末期呈曲线下降,腐食类主要在季节中期呈明显上升趋势,捕

食类和腐食类在草地生境内都比较平稳,没有明显的季节高峰(图 6 :A, C)。植食类在森林边缘和草地生境内数量较多,在森林内部数量较少 ;但植食类在森林边缘和草地的季节变化趋势略有差异,在森林边缘内出现的季节高峰比草地内更早些(图 6 :B)。菌食类在本研究中比例很低,在生境比较以及季节变化趋势上都没有明显的差异(图 6 :D)。

2.3 环境因子分析

不同生境内的环境因子差异较大,在林冠层覆盖率($U = 27.53, df = 2, P < 0.001$)、灌木层覆盖率($U = 11.69, df = 2, P = 0.003$)、草本层覆盖率($U = 18.79, df = 2, P < 0.001$)以及枯落物覆盖率($U = 27.73, df = 2, P < 0.001$)和厚度($U = 27.91, df = 2, P < 0.001$)等方面都有显著差异(表 2)。

表 2 不同研究生境的环境因子特征

Table 2 Mean of the environmental variables per trap location in the studied habitats ($n = 15$)

位置 Location	覆盖率 Coverage (%)				枯落物厚度 Depth of leaf litter layer (cm) (LD)
	林冠层 Canopy layer (CC)	灌木层 Shrub layer (SC)	草本层 Herbaceous layer (HC)	枯落物层 Leaf litter layer (LC)	
森林内部 Forest interior	71.33 ± 4.62 a	32.67 ± 5.18 a	63.33 ± 5.04 a	74.00 ± 4.53 a	6.97 ± 0.68 a
边缘 Forest edge	38.67 ± 9.43 b	24.67 ± 5.01 a	75.53 ± 6.25 a	46.00 ± 8.07 b	3.44 ± 0.74 b
草地 Grassland	0.00 ± 0.00 c	10.93 ± 2.36 b	90.93 ± 1.93 b	10.80 ± 2.78 c	0.73 ± 0.23 c

表中数据为平均值 ± 标准误,同列数据后不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。Data in the table are mean ± SE, and means within a column followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$) .

对地表甲虫科丰富度、个体数量、多样性以及均匀度与这 5 种环境变量进行多元回归检验,发现枯落物覆盖率是影响科多样性($r^2 = 0.48, F = 41.51, P < 0.001$)和均匀度($r^2 = 0.46, F = 38.19, P < 0.001$)的决定因素 ;而枯落物厚度和林冠层覆盖率是决定个体数量分布的两个重要因素($r^2 = 0.63, F = 38.03, P < 0.001$) ;但环境变量对科丰富度影响

不大,没有显著的回归关系 ;对 3 个优势科的回归分析也反映出不同类群对环境因子的反应存在差异,步甲的个体数量主要由林冠层覆盖率决定($r^2 = 0.69, F = 100.04, P < 0.001$),隐翅虫的数量受枯落物厚度所影响($r^2 = 0.53, F = 50.32, P < 0.001$),而叩甲的数量则由林冠层和枯落物覆盖率所决定的($r^2 = 0.41, F = 16.34, P < 0.001$)(表 3)。

表 3 环境因子与地表甲虫科丰富度、多样性、均匀度以及个体数量间的回归分析

Table 3 Regression analysis of environmental variables and family richness, diversity, evenness and abundance of ground-dwelling beetles

回归模型 Regression model	r^2 / P
科丰富度 Family richness	0.11/0.470
科多样性 Family diversity (H') = 1.53 - 0.57LC	0.48/0.000**
科均匀度 Family evenness (J) = 0.74 - 0.24LC	0.46/0.000**
个体数量 Family abundance	
所有甲虫 Beetle abundance = 56.97 + 7.72LD + 51.86CC	0.63/0.000**
步甲科 Carabidae abundance = 16.87 + 95.99CC	0.69/0.000**
隐翅虫科 Staphylinidae abundance = 11.30 + 3.61LD	0.53/0.000**
叩甲科 Elateridae abundance = 19.96 + 36.96CC - 60.70LC	0.41/0.000**
捕食类 Predator abundance = 27.16 + 6.56LD + 74.23CC	0.71/0.000**
植食类 Phytophagous abundance = 23.50 + 36.51LC - 62.54CC	0.43/0.000**
腐食类 Scavenger abundance = 3.02 + 17.29CC	0.38/0.000**
菌食类 Fungivore abundance = 0.27 + 0.09LD	0.12/0.011 *

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. 缩写代表覆盖率或枯落物厚度,同表 2。The abbreviations representing coverage or depth of leaflitter as defined in Table 2.

对 4 个功能群的数量与这 5 种环境变量进行多元回归检验,同样可以发现不同功能群对环境因子的敏感性存在很大差异,捕食类的个体数量由枯落物厚度和林冠层覆盖率决定($r^2 = 0.71$, $F = 53.85$, $P < 0.001$),植食类的个体数量由枯落物和林冠层覆盖率决定($r^2 = 0.43$, $F = 17.37$, $P < 0.001$),腐食类的个体数量由林冠层覆盖率决定($r^2 = 0.38$, $F = 27.84$, $P < 0.001$),菌食类的个体数量由枯落物厚度决定($r^2 = 0.12$, $F = 7.04$, $P < 0.05$) (表 3)。

3 讨论

本研究表明地表甲虫群落在森林生境与草地生境内有显著差异,而森林边缘已经与森林内部生境的群落组成发生明显的分化,其群落组成是森林物种和草地物种的混合体,除了包含森林成分外,还包含了若干由周围草地生境扩散而来的开放生境成分。这一结果与前人的研究相似,他们发现森林边缘的步甲物种主要来自周围生境扩散 (Kotze and Samways, 1999; Heliölä *et al.*, 2001; Magura *et al.*, 2001; Molnár *et al.*, 2001; Magura, 2002)。然而,在不同生境群落间的相似性比较方面,本研究中森林边缘与森林内部和周围草地的相似性都很高,这与上述步甲研究存在很大差异。在这些研究中,森林边缘与森林内部的步甲群落相似性比周围开放环境(草地或砍伐后形成的旷野)更高 (Kotze and Samways, 1999; Heliölä *et al.*, 2001; Magura *et al.*, 2001; Molnár *et al.*, 2001; Magura, 2002)。这种差异可能与研究对象有关,与以捕食性为主的步甲类群相比,本文中的研究对象为地表甲虫,包含类群多,在功能群和扩散能力等方面差异很大,而且本研究中群落组成基于科级水平,尚未达到物种水平可能也是影响分析结果的一个因素。

从科级多样性水平看,森林内部在个体数量上显著多于森林边缘和周围草地,但在丰富度上没有差异,而在多样性和均匀度上森林边缘和草地均显著高于森林内部生境。这可能与生境特点以及干扰水平密切相关,森林内部、边缘以及草地生境在多个环境因子上都存在显著差异(表 2),从森林内部、边缘到草地,枯落物覆盖率和厚度以及林冠层覆盖率逐步降低,而经过多元回归检验,已经证实其中林冠层的覆盖率以及枯落物覆盖率和厚度与多样性、均匀度和个体数量密切相关,多样性与均匀度与枯落物覆盖率间呈负相关关系,所有甲虫的个体数量则

与枯落物厚度和林冠层覆盖率呈正相关关系(表 3),因此导致了从森林内部、边缘到草地科多样性和均匀度逐步升高,而个体数量逐步降低。这与其他步甲研究差异很大,一般情况下,森林周围生境和森林边缘内物种种类个体数量显著多于森林内部 (Lenski, 1982; Niemelä *et al.*, 1988, 1993; Haila *et al.*, 1994; Duchesne *et al.*, 1999; Heliölä *et al.*, 2001; Magura *et al.*, 2001; Molnár *et al.*, 2001; Magura, 2002),可以归结为中度干扰提高物种多样性的假设 (Levin and Paine, 1974)。而南非步甲研究与我们结果相似,步甲物种种类和个体数量在森林内部和边缘显著高于邻近草地环境 (Kotze and Samways, 1999)。这主要由于我们所研究的森林边缘都是在形成多年的,但边缘比较“锋利”的森林和草地的群落交错带,而其他实验中的森林边缘或者形成时间短或者边缘模糊,而且与我们研究的草地生境相似,南非步甲研究中的草地生境也承受牲畜的啃食压力,干扰强度很高,也是最终导致物种丰富度和个体数量偏低的原因之一。

环境特征的复杂性与昆虫的多样性密切相关,决定了陆生节肢动物的丰度和多样性 (Murdoch *et al.*, 1972; Southwood *et al.*, 1979)。从我们目前研究结果看,由于森林边缘和周围森林生境以及草地生境在林冠层、灌木层、草本层以及枯落物等各方面环境特征上有着明显差异,导致了 3 种生境在环境特征复杂性上差异显著,但决定科多样性、均匀度以及丰度的环境因子存在差异 (表 3)。北美 Appalachian 地区的栎—山胡桃林内地表甲虫群落研究也支持这一结果,环境变量在解释甲虫科丰富度、个体数量、多样性以及均匀度等方面并不一致 (Rieske and Buss, 2001)。这可能与不同甲虫类群对特定环境变量的偏好和敏感性相关 (Golden and Crist, 1999; Humphrey *et al.*, 1999; Jonsson and Jonsell, 1999),不同食性的功能群的回归分析也证实了这一观点。菌食类甲虫与枯落物厚度正相关,这与真菌菌类生活在湿润且枯落物较厚的微生境中相对应。腐食类甲虫与林冠层覆盖率正相关,这与小型脊椎动物分布和密度相关,与草地相比,森林内密度明显偏高。而捕食类和植食类包含种类多,对环境的特异性要求不是很高,与林冠层和枯落物都有关系。

以上结果表明,森林边缘已经在科级水平上改变了森林地表甲虫群落组成,因此森林片断化导致了森林边缘的增加明显会在局域尺度水平上改变地表甲虫群落特点,所以如果保护卧龙地区天然落叶

阔叶林地表甲虫群落多样性,保留足够大面积的天然林不受人干扰十分必要。此外,因为牲畜的啃食压力是导致草地生境内地表甲虫群落个体数量过低的原因,最好能在发展牧区经济的同时降低牲畜数量,否则过度放牧不仅会导致草场退化,还会严重影响地表甲虫群落多样性水平。

致谢 本研究的野外工作得到了卧龙国家自然保护区周小平、黄金燕、周世强、姜远军、李国友、范术明和杨有钱等同志的大力协助,特此表示感谢。

参 考 文 献 (References)

Andrén H, 1994. Edge effects in habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat : a review. *Oikos*, 71 :355 – 366.

Bohac J, 1999. Staphylinid beetles as bioindicators. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 74 :357 – 372.

Brues CT, Melander AL, Carpenter FM, 1954. Classification of Insects. Keys to the living and extinct families of insects, and to the living families of other terrestrial arthropods. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 108 :1 – 917.

Davies K, Margules CR, 1998. Effects of habitat fragmentation on carabid beetles : experimental evidence. *J. Anim. Ecol.*, 67 :460 – 471.

Demaynadier PG, Hunter ML Jr, 1998. Effects of silvicultural edges on the distribution and abundance of amphibians in Maine. *Conserv. Biol.*, 12 :340 – 352.

Diamond JM, 1975. The island dilemma : lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.*, 7 :129 – 146.

Didham RK, Ghazoul J, Stork NE, Davis AJ, 1996. Insects in fragmented forests : a functional approach. *TREE*, 11 :255 – 260.

Duchesne LC, Lautenschlager RA, Bell FW, 1999. Effects of clear-cutting and plant competition control methods on carabid (Coleoptera : Carabidae) assemblages in Northwestern Ontario. *Environ. Monit. Assess.*, 56 :87 – 96.

Eyre MD, Lott DA, Garside A, 1996. Assessing the potential for environmental monitoring using ground beetles (Coleoptera : Carabidae) with riverside and Scottish data. *Ann. Zool. Fennici*, 33 :157 – 163.

Golden DM, Crist TO, 1999. Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects : community, guild and species responses. *Oecologia*, 118 :371 – 380.

Haila Y, Hanski IK, Niemelä J, Punttila P, Raivio S, Tukia H, 1994. Forestry and boreal fauna : matching management with natural forest dynamics. *Ann. Zool. Fennici*, 30 :17 – 30.

Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD, 2001. PAST : Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 :1 – 9.

Heliölä J, Koivula M, Niemelä J, 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ectone. *Conserv. Biol.*, 15 :370 – 377.

Holland MM, Risser PG, Naiman RJ, 1991. Ecotones. The Role of Landscape Boundaries in the Management and Restoration of Changing Environments. London : Chapman & Hall. 1 – 142.

Humphrey JW, Haws C, Peace AJ, Ferris-Kaan R, Jukes MR, 1999. Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. *Forest Ecol. Manage.*, 113 :11 – 21.

Jonsson BG, Jonsell M, 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodivers. Conserv.*, 8 :1 417 – 1 433.

Kotze DJ, Samways MJ, 1999. Invertebrate conservation at the interface between the grassland matrix and natural Afromontane forest fragments. *Biodivers. Conserv.*, 8 :1 339 – 1 363.

Lenski RE, 1982. The impact of forest cutting on the diversity of ground beetles (Coleoptera : Carabidae) in southern Appalachians. *Ecol. Entomol.*, 7 :385 – 390.

Levin SA, Paine RT, 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 71 :2 744 – 2 747.

Lövei GL, Sunderland KD, 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera : Carabidae). *Ann. Rev. Entomol.*, 41 :231 – 256.

Ludwig JA, Reynolds JF, 1988. Statistical Ecology. New York : Wiley. 1 – 337.

Ma KP, Liu YM, 1994. Measurement of biotic community diversity I : α diversity (Part 2). *Chinese Biodiversity*, 2 (4) :231 – 239. [马克平, 刘玉明, 1994. 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, 2 (4) :231 – 239]

Magura T, 2002. Carabids and forest edge : spatial pattern and edge effect. *Forest Ecol. Manage.*, 157 :23 – 37.

Magura T, Tóthmérész B, Molnár T, 2001. Forest edge and diversity : carabids along forest-grassland transects. *Biodivers. Conserv.*, 10 :287 – 300.

Margules CR, 1996. Experimental fragmentation. In : Settele J, Margules CR, Poschlod P, Henle K eds. Species Survival in Fragmented Landscapes. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers. 93 – 110.

Martin JEH, 1978. The Insects and Arachnids of Canada (Part 1 : Collecting, preparing and preserving insects, mites, and spiders). Hull : Supply and Services Canada. 1 – 182.

Meiners SJ, Pickett STA, 1999. Changes in community and population responses across a forest-field gradient. *Ecography*, 22 :261 – 267.

Molnár T, Magura T, Tóthmérész B, Elek Z, 2001. Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak-hornbeam forest-grassland transects. *Eur. J. Soil Biol.*, 37 :297 – 300.

Murcia C, 1995. Edge effects in fragmented forests : implications for conservation. *TREE*, 10 :58 – 62.

Murdoch WW, Evans FC, Peterson CH, 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology*, 53 :819 – 829.

Niemelä J, 1997. Invertebrates and boreal forest management. *Conserv. Biol.*, 11 :601 – 610.

Niemelä J, Haila Y, Halme E, Lahti T, Pajunen T, Punttila P, 1988. The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. *Ann. Zool. Fennici*, 25 :107 – 119.

Niemelä J, Langor D, Spence JR, 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera : Carabidae) in western Canada. *Conserv. Biol.*, 7 :551 – 561.

Pielou EC, 1984. The Interpretation of Ecological Data. New York :Wiley. 1 – 263.

Rieske LK, Buss LJ, 2001. Influence of site on diversity and abundance of ground- and litter-dwelling Coleoptera in Appalachian oak-hickory forests. *Environ. Entomol.*, 30 :484 – 494.

Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR, 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation : a review. *Conserv. Biol.*, 5 :18 – 22.

Southwood TRE, Brown VK, Reader PM, 1979. The relationships of plant and insect diversities in succession. *Biol. J. Linn. Soc.*, 12 :327 – 348.

SPSS Inc, 1997. SPSS Base 7.5 for Windows User’s Guide. Chicago :SPSS Inc. 1 – 883.

Wolong Natural Reserve, Department of Biology in Nanchong Normal University, Bureau of Forestry of Sichuan Province (P. R. China), 1987. Wolong Vegetation and Resource Plants. Chengdu : Sichuan Publishing House of Sciences and Technology. 1 – 488. [卧龙自然保护区管理局,南充师范学院生物系,四川林业厅保护处,1987.卧龙植被及资源植物.成都 :四川科学技术出版社. 1 – 488]

Yu XD, Luo TH, Zhou HZ, 2004. *Carabus* (Coleoptera : Carabidae) assemblages of native forests and non-native plantations in Northern China. *Entomol. Fennica*, 15 :129 – 137.

Yu XD, Luo TH, Zhou HZ, 2006. Effects of forestry practices and forest fragmentation on beetle diversity and conservation strategies. *Acta Entomologica Sinica*, 49(1) :126 – 136. [于晓东,罗天宏,周红章,2006.林业活动和森林片断化对甲虫多样性的影响及保护对策.昆虫学报,49 (1) :126 – 136]

Yu XD, Zhou HZ, Luo TH, 2001. Species diversity of litter-layer beetles in Northwest Yunnan Province, Southwest China. *Zoological Research*, 22 (6) :454 – 460. [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]

(责任编辑 :袁德成)