

DOI: 10.5846/stxb201707301371

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地表甲虫 Metacommunity 格局.生态学报 2018 ,38( 16) :5636–5648.  
Gao M X Zhang C ,Qiao Z H ,Hou H Y ,Jin G Z ,Lu T Y ,Wu D H.Metacommunity patterns of ground-beetle assemblages in two mixed broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests in the Xiao Xing'an Mountains.Acta Ecologica Sinica 2018 ,38( 16) :5636–5648.

## 小兴安岭阔叶红松林地地表甲虫 Metacommunity 格局

高梅香<sup>1,2,3</sup>,张超<sup>1,2</sup>,乔志宏<sup>1,2</sup>,侯宏宇<sup>1,2</sup>,金光泽<sup>4</sup>,卢廷玉<sup>1,2,\*</sup>,吴东辉<sup>3</sup>

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(哈尔滨师范大学),哈尔滨 150025

3 东北师范大学植被科学教育部重点实验室,长春 130024

4 东北林业大学生态研究中心,哈尔滨 150040

**摘要:** Metacommunity 理论框架为理解生物群落的时空格局及其构建机制提供了一个强有力的方法。然而,少有研究揭示土壤动物 metacommunity 的格局及其构建机制,小尺度空间的研究更是少见。于 2015 年分别在凉水 and 丰林小兴安岭典型阔叶红松林长期动态监测样地内,通过空间直观定位调查监测的方法获得地表甲虫群落,揭示小尺度空间(300 m)地表甲虫 metacommunity 的格局,并进一步分析地形、土壤因子与这种 metacommunity 格局的相关性。结果表明:镶嵌型(nestedness)和随机型(random)是小尺度空间地表甲虫 metacommunity 的常见格局。地表甲虫的 metacommunity 格局具有类群依赖性,步行虫科和葬甲科多形成镶嵌型格局,而隐翅虫科则仅形成随机型格局。地表甲虫 metacommunity 格局具有季节波动性,在相对温暖的季节易形成显著的镶嵌型格局,而在相对寒冷的季节多为随机型格局。凉水和丰林地地表甲虫的 metacommunity 格局没有明显差异。地形和土壤因子对地表甲虫 metacommunity 格局有重要的影响,该影响过程相对复杂,依类群和时间而异。本实验表明镶嵌型和随机型是小尺度空间小兴安岭典型阔叶红松林地地表甲虫的常见格局,地形、土壤因子对这些格局的形成有重要的影响。  
**关键词:** metacommunity 格局;地表甲虫;metacommunity 结构参数分析(EMS);典型阔叶红松林;丰林国家级自然保护区;凉水国家级自然保护区

## Metacommunity patterns of ground-beetle assemblages in two mixed broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests in the Xiao Xing'an Mountains

GAO Meixiang<sup>1,2,3</sup>, ZHANG Chao<sup>1,2</sup>, QIAO Zhihong<sup>1,2</sup>, HOU Hongyu<sup>1,2</sup>, JIN Guangze<sup>4</sup>, LU Tingyu<sup>1,2,\*</sup>, WU Donghui<sup>3</sup>

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

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

3 Key Laboratory of Vegetation Ecology of Ministry of Education, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

4 Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

**Abstract:** A metacommunity is defined as a set of local communities that are linked by the dispersal of multiple potentially interacting species. Metacommunity theory framework provides a powerful method for the understanding of spatio-temporal patterns and explaining the underlying processes of a community structuring. Metacommunity framework has been used in various organism communities (including plant, bat, arbuscular mycorrhizal fungi, bird, and invertebrate communities). However, few studies have been used to recognize the metacommunity patterns and their underlying processes for soil animal

基金项目: 国家自然科学基金项目(41471037, 41430857); 黑龙江省普通本科高等学校青年创新人才培养计划(UNPYSCT-2015054); 哈尔滨师范大学优秀青年基金项目(XKYQ201401)

收稿日期: 2017-07-30; 网络出版日期: 2018-05-11

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 32270447@qq.com

<http://www.ecologica.cn>

communities at multiple scales , especially at small scales. In 2015 , an experiment was conducted in two permanent dynamic monitoring plots in two typical mixed broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forests in the Liangshui (LS) and Fenglin (FL) National Nature Reserves. Each plot consisted of a 9-hm<sup>2</sup> area with 300 m × 300 m and was equally divided into 225 squares by 20 m. Based on a spatially explicitly investigating method , ground beetles were collected by pitfall traps in July , August , and October in the LS plot and in August and October in the FL plot. The topographic variables , that is elevation , slope convexity , slope steepness and slope aspect , were measured for each square both in LS and FL plots. The soil variables , including bulk density , soil organic carbon content , total nitrogen , available phosphorus , total phosphorus , pH , available potassium , hydrolyzable nitrogen and soil moisture , were measured for each square in LS plot. The metacommunity patterns of ground beetles were determined by elements of metacommunity structure (EMS). We evaluated if the Clementsian pattern is common for ground beetle metacommunities at such small scales. Then we explained the association between the site scores along the first axis of the reciprocal averaging and geographic and/or soil variables by Spearman rank correlation. Results of the EMS showed that nestedness and random patterns were common for ground beetle metacommunities at small scales , such as in the two studied typical mixed broad-leaved Korean pine forests. The Clementsian pattern was not detected for any ground beetle metacommunity. Moreover , metacommunity patterns of ground beetles were group-dependent. Metacommunity patterns were nestedness for Carabid and Silphidae beetles , while metacommunity patterns were random for Staphylinidae beetles. At the same time , metacommunity patterns of ground beetles were seasonal dynamic. The nestedness patterns were formed in warm seasons ( i.e. July and August ) , and the random patterns were formed in a relatively cool season ( October ). Metacommunity patterns between the LS and FL plots were not significantly different. The site scores along the first axis of the reciprocal averaging were correlated with topographic and/or soil variables for Carabid , Silphidae , and total beetle communities. Important factors included mean elevation , aspect , slope , total nitrogen , pH , and soil organic matter content. These variables were suggested influences on ground beetle metacommunity patterns. However , the influences were relatively complicated and were group-dependent and season-dependent. This study suggests that nestedness and random patterns are common for ground beetle metacommunities at small scales in the typical mixed broad-leaved Korean pine forests in the Xiao Xing'an Mountains. Additionally , topographic and soil variables may be important factors for formatting these metacommunity patterns.

**Key Words:** metacommunity pattern; ground beetle; elements of metacommunity structure (EMS); typical mixed broad-leaved Korean pine forest; Fenglin National Nature Reserve; Liangshui National Nature Reserve

阐明生物多样性格局及其调控机制是目前群落生态学的重点内容之一 ,这种格局与过程具有尺度依赖性<sup>[1]</sup> ,即在不同的时空尺度条件下其格局与过程不同。区域尺度的过程 ,如扩散和景观连接度 ,通常在较大的时空尺度调控到达局地群落的物种 ;在局地尺度 ,种群可能通过环境过滤(如觅食和巢穴微生境)和生物间交互作用来选择物种<sup>[2]</sup>。同时 ,随机定殖和灭绝事件也能够调控群落多样性<sup>[3]</sup> ,尤其是在精细尺度<sup>[4]</sup>具有更大的作用。以上过程可能会同时作用于特定时空尺度的群落 ,且在不同的时空尺度上识别和解释这种格局与过程一直是生态学研究的难点。近年来 ,metacommunity 理论框架被认为是识别多尺度格局及其调控机制的一个强有力途径<sup>[5]</sup>。一个 metacommunity 被定义为在不同地点的一系列生态群落 ,每一个生态群落由特定地点的物种集群组成 ,且这些生态群落潜在的(但不是必须的)通过扩散而联系<sup>[5]</sup>。虽然 metacommunity 的概念和框架已经被应用于很多有机体群落 ,诸如鸟类<sup>[2]</sup>、鱼类<sup>[6]</sup>、蝙蝠<sup>[7]</sup>等 ,但是调控 metacommunity 格局的潜在机制仍不清楚。

在 metacommunity 概念和框架的发展过程中 ,生态学家开发了许多新奇的方法来识别和解释 metacommunity 格局及其调控机制<sup>[5-8]</sup>。其中 metacommunity 结构参数是目前最有效的一种途径 ,该方法通过相互平均法(也称为对应分析)对物种矩阵进行排序 ,相互平均法被认为是识别物种变异对环境梯度响应的

最有效间接排序方法<sup>[9-10]</sup>。然后,基于一致性、物种周转和边界聚集这3个指标<sup>[11]</sup>,metacommunity结构参数对几种格局进行评估,并从中选择一个最适模型或最优格局。这几种metacommunity格局包括棋盘型格局,镶嵌型格局,Clementsian格局,Gleasonian格局,均匀空间型格局和随机型格局<sup>[11]</sup>。棋盘型格局的产生是由于物种对之间的相互排斥分布,这些相互排斥的物种对独立于其他的物种对<sup>[11-12]</sup>。当物种贫乏的群落是物种丰富的群落的子集时便形成镶嵌型格局<sup>[11,13]</sup>。Clementsian格局表明环境梯度导致明显的群落,这些群落以组群的形式彼此替换<sup>[11,14]</sup>。Gleasonian格局表明环境梯度导致物种周转,但是物种范围沿着环境梯度的组织是随机的<sup>[11,15]</sup>。均匀空间型格局表明环境梯度导致不明显的群落,但现实物种范围的组织比随机期望值更均匀<sup>[11,16]</sup>。随机型格局表明物种沿着地点没有梯度或其他类型的格局<sup>[11,17]</sup>。其中,每个最适模型都受到特定机制的调控<sup>[7,18]</sup>。所以,通过识别一个metacommunity的最理想格局,便可以量化物种是如何对环境梯度进行响应的,这有助于我们深入揭示多尺度条件下生物多样性的调控机制。

尽管地下生态系统的生物多样性高于大部分陆地生态系统的生物多样性<sup>[19]</sup>,然而,地下生物群落(尤其是土壤动物群落)多样性格局与过程的进展非常缓慢。地表甲虫是土壤生态系统重要的组成部分,其类群丰富、数量较多、活动能力较强且分布广泛,是研究地下生态系统群落格局与过程的良好实验对象。在区域尺度( $2 \times 10^6 - 2 \times 10^5$  m)<sup>[20]</sup>,Clementsian格局被认为是甲虫metacommunity的常见格局<sup>[21]</sup>,并强调区域气候和历史限制(通过扩散限制或随机定殖)<sup>[21-22]</sup>的调控作用。在景观尺度( $2 \times 10^5 - 10^4$  m)<sup>[20]</sup>,Tonkin等<sup>[23]</sup>也发现地表甲虫metacommunity的组成为Clementsian格局,并强调环境过滤和微弱空间过程的重要调控作用(如较弱的扩散限制)<sup>[23]</sup>。然而目前已发表的研究只能说明较大空间尺度的格局与过程,我们仍不清楚这种大尺度的metacommunity格局是否适用于小尺度,对于小尺度空间地表甲虫metacommunity的格局及其调控机制所知甚少。

本研究分别在凉水 and 丰林国家级自然保护区内,基于两个森林长期动态监测样地(9 hm<sup>2</sup>),通过空间直观点定位的方法获得阔叶红松林地表甲虫群落,基于metacommunity结构参数方法筛选地表甲虫的最适metacommunity格局,来检验Clementsian格局是否为小尺度空间地表甲虫metacommunity的最适格局,分析获得的metacommunity格局与地形、土壤因子的相关性。通过本文的研究,揭示小兴安岭阔叶红松林小尺度空间地表甲虫metacommunity格局,阐明地形、土壤因子对这些格局的影响,本研究将为多尺度条件下地表甲虫metacommunity格局与过程研究提供基础数据和支撑。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究地区

阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林是我国东北东部山区的地带性顶级植被,按照群落特征和物种组成可分为南部亚区(以南部红松林为代表)、中部亚区(以典型红松林为代表)和北部亚区(以北部红松林为代表)<sup>[24]</sup>。分布区内阔叶红松林与水热条件的相关性具有明显的区域性特征,凉水自然保护区位于中部亚区典型分布区,丰林自然保护区邻近中部亚区和北部亚区的交界位置,后者的阔叶红松林对水热条件变化可能更敏感。因此我们推测,凉水和丰林典型阔叶红松林内地表甲虫metacommunity最适格局及其与地形、土壤因子的相关性可能会体现出区域性差异。因此,本研究将凉水(47°7′—47°14′ N, 128°48′—128°55′ E)和丰林(47°54′—48°19′ N, 129°06′—129°30′ E)国家级自然保护区作为研究区。凉水自然保护区地处小兴安岭南坡达里带岭支脉东坡,海拔280—707 m,为典型的低山丘陵地貌,土壤为地带性暗棕壤。具明显的温带大陆性季风气候,冬季严寒干燥而夏季温热多雨,年均温-0.3℃左右,年均降水量676 mm,且多集中在7—8月份。地带性植被是以红松为主的针阔混交林,主要乔木树种有青楷槭(*Acer tegmentosum*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、色木槭(*A. mono*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、鱼鳞云杉(*P. jezoensis*)等<sup>[25]</sup>。丰林自然保护区位于小兴安岭山脉中段,海拔285—688 m,属低山丘陵地貌,土壤为山地棕色森林土。气候属大陆性季风气候,年均温-0.5℃,年均降水量

641 mm,主要集中在6—9月份。地带性植被为以红松为优势的针阔混交林,主要乔木树种有红松、红皮云杉、鱼鳞云杉、冷杉(*Abies nephrolepis*)、落叶松(*Larix gmelinii*)、白桦(*Betula platyphylla*)、枫桦(*Betula costata*)、山杨(*Populus davidiana*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)等<sup>[26]</sup>。

## 1.2 样地设置与调查方法

### 1.2.1 样地设置

凉水 and 丰林阔叶红松林动态监测样地是中国森林多样性监测网络(<http://www.cbiodiv.org>)的重要组成部分,凉水实验样地设置于2005年建立的阔叶红松林9 hm<sup>2</sup>(300 m×300 m)动态监测样地内<sup>[25]</sup>。丰林实验样地设置于2009年建立的阔叶红松林30 hm<sup>2</sup>(500 m×600 m)动态监测样地内,为了在相同的空间幅度内开展调查,考虑到丰林动态监测样地西北部的坡向与凉水样地相似,因此本实验在丰林30 hm<sup>2</sup>样地西北角为起点的9 hm<sup>2</sup>样地内开展调查。本实验分别将这两个样地划分成225个20 m×20 m的单元格,共计225个网格交叉点。

### 1.2.2 地表甲虫的获取

研究区7、8月降雨集中且温度适宜,地表甲虫丰富度较高,而10月气温降低,地表甲虫丰富度明显减少,因此7、8月和10月地表甲虫的metacommunity最适格局可能表现不同。因此,于2015年7月(7月4日—7月11日)、8月(8月25日—9月1日)和10月(10月2日—10月9日)在凉水开展调查,2015年8月和10月于相同的时间段在丰林开展调查。使用陷阱法捕获地表甲虫,在每个网格交叉点20 cm圆半径内布置一个陷阱,凉水和丰林分别计675(225个/次×3次)和450(225个/次×2次)个陷阱。当该范围内条件不允许布置陷阱时,选择在该网格交叉点50 cm圆半径内布置陷阱。使用内径约7 cm的土钻挖一个土坑,将高14 cm、内径7 cm诱捕杯置于土坑内,保持杯口与地面齐平。内置约占诱捕杯容积2/3的饱和NaCl溶液,在杯口上部距离地面约5—10 cm处支起1个一次性餐盘作为防护,将陷阱置于野外7天7夜后取回。室内手拣出所有的地表甲虫并将其置于95%医用酒精内,依据参考文献<sup>[27-30]</sup>将地表甲虫鉴定到种,成虫与幼虫分别计数。由于幼虫难以鉴定,所以本文仅将成虫用于后续处理分析。每次获得的metacommunity群落中,步行虫科(Carabidae)、隐翅虫科(Staphylinidae)和葬甲科(Silphidae)成虫均在数量上占明显优势(个体数量总和均占每次调查的90%以上)鉴于个体数量较少的metacommunity群落(<10只)的metacommunity结构参数分析效果较差、且容易产生偏倚结果<sup>[18]</sup>,所以仅分析步行虫科、隐翅虫科和葬甲科成虫的metacommunity格局。本文在两个水平上阐述metacommunity格局及其与环境因子的相关性,即全部甲虫和各科甲虫群落,全部甲虫即每次捕获的步行虫科、隐翅虫科和葬甲科成虫的数量总和,各科甲虫分别包括步行虫科、隐翅虫科和葬甲科的丰富度。

### 1.2.3 地形因子和土壤因子的获取

地形因子包括每个20 m×20 m单元格的海拔高度、坡向、坡度和凹凸度。坡向分为阴坡(337.5°—22.5°, 22.5°—67.5°)、半阴坡(67.5°—112.5°, 292.5°—337.5°)、平地、半阳坡(112.5°—157.5°, 247.5°—292.5°)和阳坡(157.5°—247.5°)5个等级,坡度分为<6°, 6°—15°, 16°—25°和>25°共4个等级<sup>[25]</sup>。凉水样地平均值分别为:海拔高度(463.25±18.19) m,坡度15.91°±5.87°,凹凸度(0.01±0.30) m。丰林样地平均值分别为:海拔高度(438.48±8.57) m,坡度9.24°±4.53°,凹凸度(-0.06±0.93) m。两个样地坡向的变异性较强,详见参考文献<sup>[25]</sup>。参照巴拿马BCI(Barro Colorado Island)50 hm<sup>2</sup>样地采样方案,获得每个20 m×20 m单元格土壤样品<sup>[31]</sup>,凉水样地土壤因子平均值为:土壤容重((0.62±0.10) g/kg)、土壤有机质((75.75±30.76) g/kg)、土壤全磷((0.82±0.14) g/kg)、土壤有效磷((8.83±6.73) mg/kg)、土壤全氮((8.40±1.56) g/kg)、土壤水解氮((1103.60±157.67) g/kg)、土壤有效钾((332.61±57.43) mg/kg)、土壤pH(5.77±0.16)和土壤含水量(91.49%±22.55%),具体的采集方案和实验测量方法详见参考文献<sup>[32]</sup>。凉水样地具有地形和土壤因子数据,丰林样地仅有地形因子数据。

<http://www.ecologica.cn>

### 1.3 数据处理分析

#### 1.3.1 Metacommunity 结构参数分析

Leibold 和 Mikkelsen<sup>[11]</sup> 提出 metacommunity 结构参数可以阐明一个 metacommunity 的格局,即检验其属于镶嵌型,棋盘型, Clementsian, Gleasonian, 均匀空间型和随机型格局<sup>[11]</sup>中的哪一种。计算过程中,首先将基于“地点—物种”的丰富度矩阵转换为有无矩阵。然后,使用相互平均法对这些矩阵进行排序,相互平均法被认为是识别群落变异对环境梯度响应的最有效的间接排序方法<sup>[9,10]</sup>。基于这种排序方法,具有相似物种组成的采样点在排序空间彼此邻接,同时,出现在相似采样点的物种沿着一个给定的排序轴彼此接近<sup>[33]</sup>。metacommunity 结构参数基于 3 个指标来判断一个 metacommunity 的格局,即一致性,物种周转和边界聚集<sup>[11]</sup>。物种周转和边界聚集只有在合理的一致性范围内才最有意义,所以 metacommunity 结构参数首先需要计算一致性指标<sup>[11]</sup>。

一致性能够反映沿着环境梯度的物种分布结构水平,一致性指的是镶嵌缺失的数量,即在一个相互平均法排序之后的数据矩阵中物种分布或者地点组成的中断。在一个排序矩阵中,出现于每个行或者列极端的缺失被定义为镶嵌缺失。该指标的计算决定于在一个排序轴中镶嵌缺失的数量,然后基于零分布的模拟矩阵来获得镶嵌缺失的一致性模拟值(即期望值),最后将一致性的实测值和期望值进行比较。如果一致性的实测值明显的小于期望值,表明为正一致性。反之,如果一致性实测值明显的大于期望值,表明为负一致性。如果一个地表甲虫 metacommunity 为完全一致性,即 metacommunity 的一致性实测值为 0,这种情况被认为没有镶嵌缺失。一个显著的负一致性表明该 metacommunity 为棋盘型格局。一个不显著的一致性表明该 metacommunity 为随机型格局。一个正一致性表明该 metacommunity 为镶嵌型,均匀空间型, Gleasonian 或者 Clementsian 格局<sup>[11]</sup>,具体属于哪一种格局,还需要基于物种周转和边界聚集这 2 个指标做进一步判断(图 1)。

在获得正一致性实测值的情况下<sup>[34]</sup>,开始计算物种周转指标。物种周转的计算为在一个排序轴中,两个采样点之间一个物种替代另一个物种的次数。当物种周转实测值明显的小于期望值时,即为显著的负物种周转,表明为镶嵌型格局。当物种周转实测值明显的大于期望值时,即为显著的正物种周转,表明为均匀空间型, Gleasonian 或者 Clementsian 格局,具体属于哪一种格局,仍需要借助边界聚集指标来辅助判断(图 1)。

边界聚集代表聚集在一起的不同物种范围边界的程度。使用 Morista 扩散指标(Morista's dispersion index)和卡方检验(chi-square test)相结合的方法,来检验边界聚集实测值和期望值之间的差异显著性。当 Morista 扩散指标和 1 差别不显著,即为随机型分布范围边界,表明为 Gleasonian 格局。如果 Morista 扩散指标明显大于 1,即为聚集范围边界,表明为 Clementsian 格局。如果 Morista 扩散指标显著小于 1,即为高度扩散范围边界,表明为均匀空间型格局<sup>[11]</sup>。

尽管 Leibold 和 Mikkelsen<sup>[11]</sup>最初提出的 metacommunity 结构参数方法能够识别一个 metacommunity 的格局,但该方法的应用并不普遍,且研究者常常不能够识别一个现实 metacommunity 的最优格局<sup>[18]</sup>。产生该现象的原因有三<sup>[18]</sup>。其一,Leibold 和 Mikkelsen<sup>[11]</sup>最初提出的 6 种理想格局并没有描述一致性、物种周转和边界聚集这三个指标的所有可能组合。其二,这些理想格局代表那些决定现实 metacommunity 格局属性的一个多维连续统一体的一部分,并不能够代表全部。其三,metacommunity 格局分析过程中,往往忽视空间尺度问题。以上原因导致我们不容易识别调控 metacommunity 格局的环境梯度,并难以进一步挖掘在特定空间尺度上的调控机制<sup>[18]</sup>。为了解决这个问题,Presley 等<sup>[18]</sup>对 Leibold 和 Mikkelsen<sup>[11]</sup>提出的 metacommunity 结构参数方法进行补充和完善。基于组合的物种周转和边界聚集,Presley 等<sup>[18]</sup>首先提出了镶嵌型格局的 3 种非随机格局,即镶嵌聚集物种丧失、镶嵌随机物种丧失和镶嵌高度扩散物种丧失(图 2);然后定义了与 Clementsian、Gleasonian、均匀空间、镶嵌分布的概念基础一致的六种 Quasi 格局(图 2);最后 Presley 等强调对 metacommunity 格局的探索和解释依赖于分析尺度,并证明了较小空间幅度的格局组合如何聚集并形成较大空间幅度的 Clementsian 格局;这些改进促使我们阐明 metacommunity 的最适格局及与格局相关的构建机制,

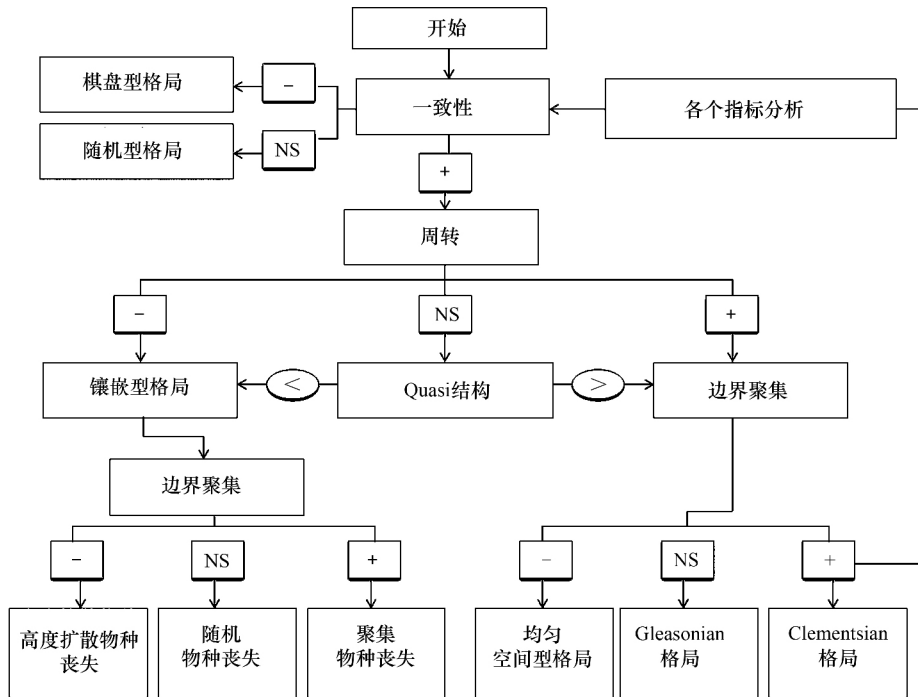


图1 基于 metacommunity 结构参数的格局分析途径和理想格局的判断流程<sup>[11, 18]</sup>

Fig.1 Diagrammatic representation of the hierarchical approach based on analysis of EMS and combinations of results that are consistent with each idealized structures<sup>[11, 18]</sup>

EMS: metacommunity 结构参数, elements of metacommunity structure; +为显著的的正的结果; -为显著的负的结果; NS: 不显著, non-significant

也有助于我们发现揭示以上科学问题的合适尺度<sup>[18]</sup>。因此,结合 Leibold 和 Mikkelsen<sup>[11]</sup> 和 Presley 等<sup>[18]</sup> 的 metacommunity 结构参数框架,本文将识别凉水 and 丰林不同季节每个地表甲虫 metacommunity 的最优格局。

本文在 R (3.2.2) 软件平台中同时使用 vegan<sup>[35]</sup> 和 metacom<sup>[36]</sup> 程序包,首先使用 ‘decostand’ 函数(参数设置为 method="pa") 将基于“地点-物种”的丰富度矩阵转换为有无矩阵,然后使用 metacom 程序包中的 ‘Coherence’、‘Turnover’ 和 ‘BoundaryClump’ 函数进行 metacommunity 结构参数分析,分别计算一致性、物种周转和边界聚集。使用 ‘Coherence’ 和 ‘Turnover’ 计算一致性和物种周转的过程中,选择“r0”模型(参数设置为 method="r0") 构建随机矩阵<sup>[11]</sup>,该模型使用 vegan 程序包基于 999 次模拟构建随机矩阵<sup>[35]</sup>,并使用随机化<sup>[37]</sup> 比较一致性和物种周转实测值和期望值差异显著性。当群落个体数量较少 (<10 只) 和/或捕获样点数较少 (<10 个捕获点) 时,metacommunity 结构参数阐明的 metacommunity 格局说服力相对较弱<sup>[18]</sup>。因此,本文将个体数量 < 10 只和/或捕获点数量 < 10 个的 metacommunity 剔除,这包括凉水 10 月葬甲科、丰林 8 月葬甲科、丰林 10 月隐翅虫科和葬甲科。

边界聚集 Boundary clumping	+	Clementsian 格局	Quasi-Clementsian 格局	Quasi-镶嵌聚集物种丧失	镶嵌聚集物种丧失
	NS	Cleasonian 格局	Quasi-Gleasonian 格局	Quasi-镶嵌随机物种丧失	镶嵌随机物种丧失
	-	均匀空间型格局	Quasi-均匀空间型格局	Quasi-镶嵌高度扩散物种丧失	镶嵌高度扩散物种丧失
		+	NS(>)	NS(<)	-
			物种周转 Species turnover		

图2 基于物种周转和边界聚集定义的 metacommunity 的 12 种理想格局。

Fig.2 Twelve coherent metacommunity structures defined by species turnover and boundary clumping

+为显著的的正的结果; -为显著的负的结果; NS 为不显著的边界聚集; NS(>) 为不显著的物种周转,但是其物种替换大于随机模拟的 metacommunity 的平均物种替换; NS(<) 为不显著的物种周转,但是其物种替换小于随机模拟的 metacommunity 的平均物种替换<sup>[18]</sup>

### 1.3.2 Spearman 秩相关分析

相互平均法排序轴的采样点得分代表了沿着物种分布的潜在环境梯度,因此相互平均法排序轴的采样点得分与环境变量之间的相关性分析,有助于揭示潜在环境梯度在地表甲虫 metacommunity 构建中的作用<sup>[2,38]</sup>。本文关注最重要物种的组成梯度,所以着重基于相互平均法第一排序轴来评估每一个地表甲虫 metacommunity 格局。获得每个地表甲虫 metacommunity 最优格局之后,使用 metacom 程序包中的 'OrderMatrix' 函数导出并存储沿相互平均法第一排序轴获得的采样点得分,使用 Spearman 秩相关系数来评估采样点得分和地形因子、土壤因子的相关性,进而来说明环境梯度对每一个地表甲虫 metacommunity 格局的潜在影响。基于 pspearman 程序包<sup>[39]</sup>中的 'spearman.test' 函数计算 Spearman 秩相关。

## 2 结果

凉水 7、8、10 月分别发现地表甲虫 41、29、16 种和 2550、730、126 只,丰林 8、10 月分别发现地表甲虫 39、14 种和 1146、36 只。凉水 7 月全部甲虫、步行虫科、葬甲科,凉水 8 月全部甲虫,丰林 8 月全部甲虫和葬甲科,其一致性的实测值显著小于模拟值,表现为正一致性;这 6 个 metacommunity 的物种周转实测值均显著的小于模拟值,表现为负的物种周转;且其 Morista 扩散指标的实测值均显著大于 1,表现为正的边界聚集,因此,这些 metacommunity 的最优格局为镶嵌聚集物种丧失。8 月凉水葬甲科的最优 metacommunity 格局为镶嵌随机物种丧失。其他 metacommunity 的一致性和模拟值没有显著差异,均为随机型格局(表 1)。

凉水 7 月全部甲虫和隐翅虫科、凉水 8 月全部甲虫和葬甲科、凉水 10 月全部甲虫和步行虫科 metacommunity 的相互平均法第一排序轴采样点得分都和地形因子、土壤因子显著相关。凉水 7 月步行虫科、凉水 8 月隐翅虫科 metacommunity 的第一排序轴采样点得分分别与土壤水解氮和土壤有机质显著相关。凉水 10 月隐翅虫科、丰林 8 月葬甲科 metacommunity 的第一排序轴采样点得分分别与坡度和坡向显著相关(表 2)。

## 3 讨论

在科水平,五个(42%)地表甲虫的 metacommunity 为显著的正一致性和负物种周转,表明这些 metacommunity 的物种共存受到潜在环境梯度的调控,以组群形式对潜在的环境梯度进行响应。正的边界聚集进一步表明四个 metacommunity 的最优格局为镶嵌聚集物种丧失,另一个 metacommunity(凉水 8 月葬甲科)的最优格局为镶嵌随机物种丧失。其中,科水平的镶嵌型格局仅发现于步行虫科和葬甲科,隐翅虫科无论在丰林还是凉水都表现为随机型格局,这表明地表甲虫 metacommunity 格局具有类群依赖性,该发现建议在探讨 metacommunity 格局过程中需要考虑类群的差异和特征。另外,全部甲虫 metacommunity 在相对温暖的生长季节(7、8 月)为镶嵌聚型格局,而在相对寒冷的季节(10 月)则为随机型格局。说明特定 metacommunity 的格局具有季节波动性,这与科水平 metacommunity 格局表现规律相同。相关研究表明甲虫在较大的区域和景观尺度形成 Clementsian 格局<sup>[21,23]</sup>,本实验发现在小的空间尺度(300 m)地表甲虫则形成镶嵌型格局。说明地表甲虫的 metacommunity 格局具有尺度依赖性,大尺度的 metacommunity 格局不能简单的套用于小尺度空间。另外,高梅香等<sup>[40]</sup>发现在一个温带落叶阔叶林内,小尺度空间(50 m)土壤螨类 metacommunity 在两个年份内均表现为 Clementsian 格局,进一步说明小尺度空间土壤动物 metacommunity 格局的类群差异性。因此,在土壤动物 metacommunity 格局与过程研究中,尺度梯度和类群差异是两个不容忽视的过程,建议在今后研究中需着重考虑。

很多研究提出镶嵌型是自然群落的一种常见格局<sup>[41-42]</sup>,该格局发现于蝙蝠<sup>[34]</sup>、蚊<sup>[43]</sup>、丛枝状菌根<sup>[44]</sup>等,但目前一个 meta 分析表明镶嵌型格局并没有生态学家之前所想的那么常见<sup>[45]</sup>。土壤动物群落研究中镶嵌型格局鲜少报道,但不能说明镶嵌型格局在土壤动物群落中不普遍,这主要是研究缺乏所致,我们仍需要更多的研究来发现和阐明这些格局。如果物种多样性贫乏地点的群落是物种多样性丰富地点群落的子集,便会

表 1 全部和各科地表甲虫的最优 metacommunity 格局分析结果  
Table 1 Results of the elements of metacommunity structure (EMS) for total and each family ground beetles

样地 Plot	月份 Month	集群 Assemblage	一致性 Coherence			物种周转 Species turnover			边界聚集 Boundary clumping			一致性 Coherence	物种周转 Species turnover	边界聚集 Boundary clumping	最适格局 Best-fit pattern	
			<i>Als</i>	<i>P</i>	均值 Mean	标准差 SD	<i>Rep</i>	<i>P</i>	均值 Mean	标准差 SD	<i>M</i>					<i>P</i>
凉水 LS	7 月 July	全部甲虫 Entire	3783	<0.001	5966.14	154.59	239586	<0.001	1881048	4262.99	10.58	<0.001	正	负	正	镶嵌聚集物种丧失
		步行虫科 Carabidae	802	<0.001	1497.08	101.45	55289	<0.001	206356.8	841.99	5.18	<0.001	正	负	正	镶嵌聚集物种丧失
		隐翅虫科 Staphylinidae	84	0.33	119.22	36.35	3240	<0.001	9329.93	86.7	3.4	<0.001	NS	负	正	随机型格局
		葬甲科 Silphidae	198	<0.001	845.34	55.99	2955	<0.001	82445.22	372.6	2.38	<0.001	正	负	正	镶嵌聚集物种丧失
8 月 Aug.	8 月 Aug.	全部甲虫 Entire	953	<0.001	2566.92	134.65	66532	<0.001	327532.2	961.44	6.07	<0.001	正	负	正	镶嵌聚集物种丧失
		步行虫科 Carabidae	583	0.81	563.45	83	12620	<0.001	111911.9	547.41	6.44	<0.001	NS	负	正	随机型格局
		隐翅虫科 Staphylinidae	0	0.57	1.93	3.42	487	<0.001	731.95	12.11	1.09	0.19	NS	负	NS	随机型格局
		葬甲科 Silphidae	0	<0.001	39	4.19	2013	<0.001	5587.36	60.37	—	—	正	负	NS	镶嵌随机物种丧失
10 月 Oct.	10 月 Oct.	全部甲虫 Entire	28	0.72	33.29	14.97	1356	<0.001	2465.6	46.52	3.75	<0.001	NS	负	正	随机型格局
		步行虫科 Carabidae	0	0	0	0	53	<0.001	89.22	5.88	2.11	<0.001	NS	负	正	随机型格局
		隐翅虫科 Staphylinidae	15	0.88	13.69	8.86	577	<0.001	919.74	30.02	1.03	0.32	NS	负	NS	随机型格局
		葬甲科 Silphidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
丰林 FL	8 月 Aug.	全部甲虫 Entire	2243	<0.001	4819.78	165.54	143652	<0.001	1249202	2872.87	4.88	<0.001	正	负	正	镶嵌聚集物种丧失
		步行虫科 Carabidae	976	<0.001	1704.92	104.59	26548	<0.001	258580	1098.09	4.9	<0.001	正	负	正	镶嵌聚集物种丧失
		隐翅虫科 Staphylinidae	27	0.07	118.56	51.17	3720	<0.001	8370.46	52.02	6.56	<0.001	NS	负	正	随机型格局
		葬甲科 Silphidae	13	<0.01	131.18	39.4	364	<0.001	10620.32	63.33	2.92	<0.001	正	负	正	镶嵌聚集物种丧失
10 月 Oct.	10 月 Oct.	全部甲虫 Entire	5	0.41	2.8	2.66	403	<0.001	518.98	10.67	3.94	<0.001	NS	负	正	随机型格局
		步行虫科 Carabidae	0	0.75	0.2	0.63	251	<0.001	322.75	7.85	3.58	<0.001	NS	负	正	随机型格局
		隐翅虫科 Staphylinidae	—	—	—	—	14	0.16	12.02	1.42	0.6	<0.001	—	—	—	—
		葬甲科 Silphidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

LS 和 FL 分别为凉水 and 丰林实验样地；平均值和标准差为基于 'r0' 零模型矩阵的 999 次交互作用的计算结果；*Als*: 镶嵌缺失数量, embedded absences; *SD*: 标准差, standard deviation; *Rep*: 物种周转数量, species turnover; *M*: Monista 扩散指数, Monista's dispersion index; NS: 实测值与期望值差异不显著, non-significant difference between observed and simulated values



表2 地形和/或土壤因子与相互平均法第一排序轴采样点得分的 spearman 秩相关分析结果  
 Table 2 Spearman-rank correlation between topographic and/or soil variables and site scores extracted from the first axis of the reciprocal averaging (RA) used to ordinate species distribution in the EMS framework

样地 Plot	月份 Month	集群 Assemblage	参数 Parameter	地形变量 Topographic variable				土壤变量 Soil variable							
				海拔 Elevator /m	坡度 Slope / (°)	坡向 Aspect	凹凸度 Convexity /m	土壤容重 Bulk density /(g/m <sup>3</sup> )	土壤有机质 Organic matter content/ (g/kg)	土壤全磷 Total P /(g/kg)	土壤有效磷 Available P /(mg/kg)	土壤全氮 Total N /(g/kg)	土壤水解氮 Hydrolysable N / (g/kg)	土壤有效钾 Available K / (mg/kg)	土壤 pH Soil pH
凉水 LS	7月 Jul.	全部甲虫	P	0.12	<0.001***	0.73	0.56	0.55	0.91	0.17	0.24	<0.01**	<0.01**	0.02*	0.08
		Entire rho	rho	-0.11	-0.26	0.02	-0.04	0.01	0.09	0.08	0.17	0.15	-0.12	0.22	
	步行虫科 Carabidae	P	0.78	0.92	0.08	0.69	0.99	0.83	0.62	0.12	0.02*	0.17	0.74		
		rho	0.02	-0.01	-0.13	-0.03	0	-0.02	-0.04	-0.12	-0.17	-0.11	0.03		
	隐翅虫科 Staphylinidae	P	0.68	<0.01**	0.69	0.47	0.02*	0.07	0.13	0.62	<0.01**	0.11	0.18		
		rho	-0.05	0.29	-0.05	0.09	0.27	-0.22	-0.18	0.06	-0.44	-0.19	0.16		
	葬甲科 Silphidae	P	0.6	0.06	0.24	0.23	0.94	0.2	0.44	0.14	0.58	0.92	0.37		
		rho	-0.04	-0.13	-0.08	0.08	-0.01	-0.09	-0.05	-0.1	-0.04	0.01	-0.06		
	8月 Aug.	全部甲虫	P	0.01*	<0.001***	0.06	0.89	0.56	<0.01**	0.01**	0.1	<0.01**	0.04*	0.06	
		Entire rho	rho	-0.19	-0.25	-0.14	-0.01	-0.04	0.22	0.19	0.12	0.24	0.15	-0.14	
步行虫科 Carabidae	P	0.21	0.97	0.84	0.31	0.66	0.87	0.28	0.86	0.68	0.92	0.12			
	rho	-0.11	0	0.02	0.09	-0.04	0.01	0.09	0.02	0.04	-0.01	-0.13			
隐翅虫科 Staphylinidae	P	0.4	0.03*	0.48	0.35	0.8	<0.01**	0.28	0.81	0.33	0.39	0.21			
	rho	-0.14	-0.34	-0.11	-0.15	-0.04	0.44	0.17	0.04	0.16	0.14	-0.2			
10月 Oct.	葬甲科 Silphidae	P	0.19	0.09	<0.01**	0.55	0.3	0.23	0.3	0.71	0.04*	0.51	<0.01**		
	rho	0.11	0.15	0.22	0.05	0.09	-0.1	-0.09	0.03	-0.18	-0.03	0.27			
全部甲虫 Carabidae	P	0.04*	0.02*	0.2	0.37	0.7	<0.01**	<0.001***	0.12	<0.01**	0.07	0.23			
	rho	0.3	0.36	0.2	0.14	-0.06	-0.44	-0.53	-0.24	-0.47	-0.28	0.18			
步行虫科 Carabidae	P	0.28	0.38	0.81	0.04*	0.12	0.43	0.97	0.67	0.1	0.43	0.44			
	rho	-0.31	0.25	-0.07	0.56	0.44	-0.23	-0.01	-0.12	-0.46	-0.23	0.23			
隐翅虫科	P	0.38	0.03*	0.52	0.67	0.19	0.56	0.48	1	0.09	0.11	0.69			

http://www.ecologica.cn

续表

样地 Plot	月份 Month	集群 Assemblage	参数 Parameter	地形变量 Topographic variable				土壤变量 Soil variable							
				海拔 Elevator /m	坡度 Slope / (°)	坡向 Aspect	凹凸度 Convexity /m	土壤容重 Bulk density /(g/m <sup>3</sup> )	土壤有机质 Organic matter content/ (g/kg)	土壤全磷 Total P /(g/kg)	土壤有效磷 Available P /(mg/kg)	土壤全氮 Total N /(g/kg)	土壤水解氮 Hydrolysable N / (g/kg)	土壤有效钾 Available K /(mg/kg)	土壤 pH Soil pH
丰林 FL	8 月	Staphylinidae	rho	-0.16	0.37	0.12	-0.08	0.23	-0.1	-0.13	0	-0.3	-0.33	-0.28	0.07
		葬甲科	P	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		Silphidae	rho	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		全部甲虫	P	0.63	0.28	0.06	0.89	—	—	—	—	—	—	—	—
		Entire	rho	0.03	0.08	0.13	0.01	—	—	—	—	—	—	—	—
		步行虫科	P	0.71	0.15	0.13	0.56	—	—	—	—	—	—	—	—
	10 月	Carabidae	rho	-0.03	0.11	-0.12	0.04	—	—	—	—	—	—	—	—
		隐翅虫科	P	0.09	0.33	0.27	0.21	—	—	—	—	—	—	—	—
		Staphylinidae	rho	-0.16	-0.09	0.1	-0.12	—	—	—	—	—	—	—	—
		葬甲科	P	0.18	0.12	0.03*	0.59	—	—	—	—	—	—	—	—
		Silphidae	rho	0.11	0.13	0.17	-0.04	—	—	—	—	—	—	—	—
		全部甲虫	P	0.53	0.73	0.48	0.34	—	—	—	—	—	—	—	—
Oct.	Entire	rho	0.12	-0.07	-0.13	-0.18	—	—	—	—	—	—	—	—	
	步行虫科	P	0.59	0.18	0.83	0.16	—	—	—	—	—	—	—	—	
	Carabidae	rho	0.11	0.27	0.05	0.28	—	—	—	—	—	—	—	—	
	隐翅虫科	P	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	Staphylinidae	rho	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	葬甲科	P	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Silphidae	rho	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		

LS 和 FL 分别为凉水 and 丰林实验样地; rho: 斯皮尔曼等级相关系数, Spearman's rank correlation; \* P<0.05, \*\* P<0.01, \*\*\* P<0.001

形成镶嵌型格局<sup>[13,41]</sup>。对于一个镶嵌型格局来说,从物种丰富的地点到物种贫乏的地点物种多样性逐渐丧失,因此本研究中表现为镶嵌型格局的 metacommunity 内许多地点具有相似的地表甲虫物种组成<sup>[18,46]</sup>。镶嵌型格局并不典型的由相互竞争产生<sup>[47]</sup>,可能由群落大小<sup>[44]</sup>、环境过滤<sup>[44]</sup>或物种之间生态学差异<sup>[48]</sup>引起。群落大小指的是不同大小的群落具有差异性环境条件,较大的群落能够维持更丰富的物种<sup>[49]</sup>。本研究是基于空间直观规则采样法进行的调查,因此可以排除群落大小对这种镶嵌型格局的影响。如果不同物种对于各个地点环境条件的容忍度不同,敏感的物种可能会沿着一个环境梯度消失(如农业管理强度<sup>[44]</sup>、景观类型变化<sup>[2]</sup>或池塘水因子梯度变化<sup>[50]</sup>)。此时环境过滤便会导致镶嵌型格局的产生<sup>[44]</sup>。

科水平地表甲虫 metacommunity 格局受到地形和/或土壤潜在梯度的影响,且影响不同地表甲虫的地形和/或土壤因子各异。凉水步行虫科受到凹凸度、土壤水解氮、土壤含水量的影响,凉水葬甲科受到坡向、土壤全氮、pH 值的影响,丰林葬甲科受到坡向的影响。相较于科水平甲虫,全部甲虫的 metacommunity 格局受到更多的土壤和地形因子的影响。凉水全部甲虫受到坡度、海拔和土壤有机质、全磷、全氮、水解氮、有效钾、土壤含水量的影响。步行虫具有明显的生境喜好<sup>[51]</sup>,其体型大小<sup>[52]</sup>、物种多样性和丰富度<sup>[53]</sup>、物种周转格局均受到海拔高度的影响。样地捕获的一种葬甲虫(*Nicrophorus investigator*) 喜好活动于较开阔的温暖微生境<sup>[54]</sup>。地形因子一般是环境变量(包括温度、太阳辐射和湿度<sup>[55]</sup>)的综合反映,同时也会影响森林土壤有机碳、含水量、全氮、pH 等基本属性<sup>[56]</sup>。因此,海拔、坡度和坡向可能通过影响地表微生境(如地表温度、初级生产力)和土壤因子(如土壤湿度、有机质、pH 等<sup>[52]</sup>)进而影响地表甲虫 metacommunity 格局。虽然凉水 7 月葬甲科和丰林 8 月步行虫科表现为镶嵌型格局,但并未发现与地形或土壤因子的显著相关性,这说明地形和土壤的环境过滤作用复杂,葬甲科和步行虫科可能同时受到其他未测量环境因子或过程的影响。

科水平七个(58%)地表甲虫 metacommunity 表现为随机型格局,全部甲虫 metacommunity 在 10 月同为随机型格局。这种随机型格局表明地表甲虫物种对相同环境梯度没有响应<sup>[11]</sup>,即地表甲虫 metacommunity 没有梯度或格局<sup>[11]</sup>。然而,这并不能确定的说明这些甲虫物种的出现完全是随机过程,如果这些甲虫物种和不同的环境梯度相关,那么我们将难以发现沿着单个共同环境梯度的一致性<sup>[18]</sup>。凉水 8 月步行虫科、丰林 10 月步行虫科的随机型 metacommunity 格局不受地形或土壤因子的影响;隐翅虫科虽然受到部分地形和/或土壤因子的影响,其 metacommunity 格局仍为随机型。可见,地表甲虫 metacommunity 格局的调控机制非常复杂,除了本文考察的地形和土壤因子外,物种之间相互作用关系(如捕食、竞争、促进)、扩散限制、来自区域物种库的迁移等确定性和非确定性过程都可能调控地表甲虫的 metacommunity 格局,基于同位素的同营养级和多营养级关系的研究和基于功能性状的构建机制的探讨<sup>[57]</sup>,是接下来需要深入研究的方向,有助于深入揭示多尺度空间地表甲虫 metacommunity 格局及其构建机制。

#### 4 结论

本研究表明在小兴安岭典型阔叶红松林内,小尺度空间(300 m)地表甲虫的 metacommunity 表现为镶嵌型和随机型两种格局,在较大空间尺度形成的 Clementsian 格局并不是小尺度地表甲虫的常见格局。地表甲虫 metacommunity 格局在凉水和丰林没有明显的差异性,但具有类群依赖性和季节波动性。海拔、坡向、坡度和土壤有机质、全氮、全磷、pH 值和含水量等对这些格局有重要的影响,丰林地表甲虫受到地形因子的影响较弱,即地形和土壤对地表甲虫 metacommunity 格局的影响有具体生境差异性。

#### 参考文献(References):

- [1] Chase J M, Leibold M A. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 2002, 416(6879): 427-430.
- [2] Bonthoux S, Balent G. Bird metacommunity processes remain constant after 25 years of landscape changes. *Ecological Complexity*, 2015, 21: 39-43.
- [3] Stegen J C, Freestone A L, Crist T O, Anderson M J, Chase J M, Comita L S, Cornell H V, Davies K F, Harrison S P, Hurlbert A H, Inouye B D, Kraft N J B, Myers J A, Sanders N J, Swenson N G, Vellend M. Stochastic and deterministic drivers of spatial and temporal turnover in

- breeding bird communities. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(2): 202–212.
- [ 4 ] Campbell S P, Witham J W, Hunter M L Jr. Stochasticity as an alternative to deterministic explanations for patterns of habitat use by birds. *Ecological Monographs*, 2010, 80(2): 287–302.
- [ 5 ] Leibold M A, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase J M, Hoopes M F, Holt R D, Shurin J B, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 2004, 7(7): 601–613.
- [ 6 ] Erős T, Súly P, Takács P, Higgins C L, Bíró P, Schmera D. Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia*, 2014, 722(1): 31–43.
- [ 7 ] López-González C, Presley S J, Lozano A, Stevens R D, Higgins C L. Metacommunity analysis of Mexican bats: environmentally mediated structure in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography*, 2012, 39(1): 177–192.
- [ 8 ] Leibold M A, Miller T E. From metapopulations to metacommunities//Hanski I A, Gaggiotti O E, eds. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Burlington, MA: Elsevier Academic Press, 2004.
- [ 9 ] Gauch H G Jr, Whittaker R H, Wentworth T R. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *Journal of Ecology*, 1977, 65(1): 157–174.
- [10] Hall J B. *The Interpretation of Ecological Data: A Primer on Classification and Ordination*: E.C. Pielou Wiley, New York, NY, 1984. 263 pp., £ 34.50. ISBN 0-471-88950-4. *Forest Ecology and Management*, 1986, 14(3): 237–237.
- [11] Leibold M A, Mikkelsen G M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 2002, 97(2): 237–250.
- [12] Diamond J. *Assembly of species communities*//Cody M L, Diamond J, eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press, 1975.
- [13] Patterson B D, Atmar W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1986, 28(1/2): 65–82.
- [14] Clements F E. *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*. Science, 1916, 45(1162): 339–341.
- [15] Gleason H A. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1926, 53(1): 7–26.
- [16] Tilman D. Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology*, 1982, 17: 1–296.
- [17] Simberloff D. Competition theory, hypothesis-testing, and other community ecological buzzwords. *The American Naturalist*, 1983, 122(5): 626–635.
- [18] Presley S J, Higgins C L, Willig M R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, 2010, 119(6): 908–917.
- [19] Wardle D A. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters*, 2006, 9(7): 870–886.
- [20] Hortal J, Roura-Pascual N, Sanders N J, Rahbek C. Understanding (insect) species distributions across spatial scales. *Ecography*, 2010, 33(1): 51–53.
- [21] Heino J, Alahuhta J. Elements of regional beetle faunas: faunal variation and compositional breakpoints along climate, land cover and geographical gradients. *Journal of Animal Ecology*, 2016, 84(2): 427–441.
- [22] Baselga A. Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. *Ecography*, 2008, 31(2): 263–271.
- [23] Tonkin J D, Stoll S, Jähnig S C, Haase P. Contrasting metacommunity structure and beta diversity in an aquatic-floodplain system. *Oikos*, 2016, 125(5): 686–697.
- [24] 王义弘, 陈大珂, 祝宁. 阔叶红松林的出现和形成//王业蓬. 阔叶红松林. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1995.
- [25] 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.
- [26] 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.
- [27] 尹文英, 胡圣豪, 沈韞芬, 宁应之, 孙希达, 吴纪华, 诸葛燕, 张云美, 王敏, 陈建英, 徐成刚, 梁彦龄, 王洪铸, 杨潼, 陈德牛, 张国庆, 宋大祥, 陈军, 梁荣荣, 胡成业, 王慧英, 张崇洲, 匡溥人, 陈国孝, 赵立军, 谢荣栋, 张骏, 刘宪伟, 韩美贞, 毕道英, 肖宁年, 杨大荣. *中国土壤动物检索图鉴*. 北京: 科学出版社, 1998.
- [28] 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.
- [29] 李井科, 林琳, 张雪萍. 原色中国东北土壤甲虫图鉴: 步行虫类. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2015.
- [30] 李井科, 张利敏, 张雪萍. 原色中国东北土壤甲虫图鉴: 隐翅虫类, 拟步甲类. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2015.
- [31] Webster R, Oliver M A. *Geostatistics for Environmental Scientists*. 2nd ed. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, 2007.
- [32] Shi B K, Gao W F, Cai H Y, Jin G Z. Spatial variation of soil respiration is linked to the forest structure and soil parameters in an old-growth mixed broadleaved-Korean pine forest in northeastern China. *Plant and Soil*, 2016, 400(1/2): 263–274.
- [33] Gauch H G. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.

- [34] Presley S J, Willig M R. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(2): 185–199.
- [35] Oksanen J, Blanchet F G, Kindt R, Legendre P, O'Hara R B. *Vegan: community ecology package*. *Journal of Statistical Software*, 2011, 48(9): 1–21.
- [36] Dallas T. *metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure*. *Ecography*, 2014, 37(4): 402–405.
- [37] Manly B F J. A note on the analysis of species co-occurrences. *Ecology*, 1995, 76(4): 1109–1115.
- [38] Meynard C N, Lavergne S, Boulangeat I, Garraud L, Van Es J, Mouquet N, Thuiller W. Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography*, 2013, 40(8): 1560–1571.
- [39] Savicky P. Spearman's rank correlation test. Documentation for package 'pspearman' version 0.3–0. 2014. <http://finzi.psych.upenn.edu/R/library/pspearman/html/00Index.html>.
- [40] Gao M X, Liu D, Lin L, Wu D H. The small-scale structure of a soil mite metacommunity. *European Journal of Soil Biology*, 2016, 74: 69–75.
- [41] Wright D H, Patterson B D, Mikkelsen G M, Cutler A, Atmar W. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 1997, 113(1): 1–20.
- [42] Honnay O, Verhaeghe W, Hery M. Plant community assembly along dendritic networks of small forest streams. *Ecology*, 2001, 82(6): 1691–1702.
- [43] Heino J. Metacommunity patterns of highly diverse stream midges: gradients, checkerboards, and nestedness, or is there only randomness? *Ecological Entomology*, 2005, 30(5): 590–599.
- [44] Verbruggen E, Van Der Heijden M G A, Weedon J T, Kowalchuk G A, Røling W F M. Community assembly, species richness and nestedness of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Molecular Ecology*, 2012, 21(10): 2341–2353.
- [45] Ulrich W, Gotelli N J. Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, 2007, 88(7): 1824–1831.
- [46] Podani J, Schmera D. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos*, 2011, 120(11): 1625–1638.
- [47] Heino J. Species co-occurrence, nestedness and guild-environment relationships in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 2009, 54(9): 1947–1959.
- [48] Azeria E T, Kolasa J. Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity in a dynamic natural model system. *Oikos*, 2008, 117(7): 1006–1019.
- [49] Ricklefs R E, Lovette I J. The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, 1999, 68(6): 1142–1160.
- [50] Chase J M. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(44): 17430–17434.
- [51] Buse A. Habitat selection and grouping of beetles (Coleoptera). *Holarctic Ecology*, 1988, 11(4): 241–247.
- [52] Maveety S A, Browne R A. Patterns of morphology in carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) along a Neotropical altitudinal gradient. *International Journal of Tropical Insect Science*, 2014, 34(3): 157–171.
- [53] Staunton K M, Nakamura A, Burwell C J, Robson S K A, Williams S E. Elevational distribution of flightless ground beetles in the tropical rainforests of north-eastern Australia. *PLoS One*, 2016, 11(5): e0155826.
- [54] Wilhelm S I, Larson D J, Storey A E. Habitat preference of two burying beetles (Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorus*) living among seabirds. *Northeastern Naturalist*, 2001, 8(4): 435–442.
- [55] Lomolino M V. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 2001, 10(1): 3–13.
- [56] Li X P, Chang S X, Liu J T, Zheng Z M, Wang X H. Topography-soil relationships in a hilly evergreen broadleaf forest in subtropical China. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(4): 1101–1115.
- [57] Gao M X, He P, Zhang X P, Liu D, Wu D H. Relative roles of spatial factors, environmental filtering and biotic interactions in fine-scale structuring of a soil mite community. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 79: 68–77.