北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

中国典型温带森林步甲（鞘翅目：步甲科）的区系组成及空间分布特征

谢琨珩 赵金羽 RobertSmith 张衍亮 赵金崎 JanAxmacher 桑卫国

Faunal analysis and spatial distribution characteristics of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in typical temperate forests of China

Xie Kunheng, Zhao Jinyu, Robert Smith, Zhang Yanliang, Zhao Jinqi, Jan Axmacher, Sang Weiguo

引用本文:
谢琨珩, 赵金羽, RobertSmith, 张衍亮, 赵金崎, JanAxmacher, 桑卫国. 中国典型温带森林步甲（鞘翅目：步甲科）的区系组成及空间分布特征[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(5):105–111. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250426
Xie Kunheng, Zhao Jinyu, Robert Smith, Zhang Yanliang, Zhao Jinqi, Jan Axmacher, Sang Weiguo. Faunal analysis and spatial distribution characteristics of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in typical temperate forests of China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(5):105–111. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250426

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250426

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

温带云冷杉混交林凋落物养分的空间分布特征

Spatial distribution characteristics of litter nutrients in temperate spruce–fir mixed forests

北京林业大学学报, 2021, 43(3): 73–84. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200065

黄土丘陵区典型人工林土壤有机碳储量的分布特征

Distribution characteristics of soil organic carbon stocks in typical plantations in loess hilly region of northwestern China

北京林业大学学报, 2023, 45(12): 100–107. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230097

基于MGWR模型的森林覆盖率分布特征及影响因素

Spatial patterns and drivers of forest cover: a MGWR modeling framework

北京林业大学学报, 2026, 48(2): 70–79. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250205

美洲黑杨表型和生理性状多样性及群体结构分析

Phenotypic and physiological trait diversity and population structure of *Populus deltoides*

北京林业大学学报, 2021, 43(6): 1–12. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200231

基于小班尺度的北京市密云区森林火灾危险性评价

Hazard assessment of forest fire in Miyun District of Beijing based on the subcompartment scale

北京林业大学学报, 2024, 46(2): 75–86. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230227

不同间伐强度对大别山黄山松人工林林下植物多样性的长期影响

Long–term effects of different thinning intensities on understory plant diversity of *Pinus taiwanensis* plantations in Dabieshan Mountain of central China

北京林业大学学报, 2025, 47(10): 11–18. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250208

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250426

中国典型温带森林步甲（鞘翅目:步甲科）的区系组成及空间分布特征

谢琨珩[1] 赵金羽[1] Robert Smith[2] 张衍亮[1] 赵金崎[1,3]
Jan Axmacher[2] 桑卫国[1]
（1. 中央民族大学生命与环境科学学院，北京 100081；2. 伦敦大学地理学院，伦敦 WC1E 6BT；3. 清华大学地球系统科学系，北京 100084）

摘要:【目的】步甲分布广泛且对环境变化敏感，是重要的指示生物。本研究旨在阐明我国典型温带森林步甲科昆虫的区系组成及其大尺度空间分布格局，为制定针对性的物种多样性保护策略提供科学依据。**【方法】**在中国北方不同纬度带的 9 个自然保护区内布设研究样地，采用陷阱法在整个生长季内采集地表步甲标本，并同步记录植物群落数据。基于采集结果，进行步甲多样性以及区系分析，并利用广义线性混合模型探讨步甲物种丰富度与地理因子（海拔、经度、纬度）及环境因子（气候、植被等）之间的关系。**【结果】**(1)共采集步甲 249 种，其中 190 种鉴定至种，隶属 8 亚科 21 族 43 属。在属级水平上，以单种属（48.83%）与寡种属（39.54%）为主。(2)该地区已定名的步甲在世界动物地理区划中仅有 6 种分布型，以古北种（61.05%）、古北界＋东洋界共有种（31.05%）为主。在中国动物地理区划中，研究区域内步甲共有 44 种分布型，其中东北区单区分布型占比最高，达 31.05%。(3)在空间分布格局方面，步甲物种丰富度与海拔呈显著负相关（$p < 0.05$）。在各环境因子中，步甲物种丰富度与草本丰富度亦呈显著负相关（$p < 0.05$）。**【结论】**研究区域内步甲种类丰富，区系组成具有典型的古北界特征。步甲物种丰富度随海拔升高呈现显著下降的分布格局；在所选取的环境因子中，草本丰富度是影响步甲物种丰富度的主要因子。因此，应加强对林下植被的科学管理，为步甲等小型无脊椎动物提供适宜的微生境。

关键词：步甲；温带森林；区系组成；空间分布；多样性；指示生物
中图分类号：S718.7；Q968 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)05−0105−07
引文格式：谢琨珩，赵金羽，Robert Smith，等. 中国典型温带森林步甲（鞘翅目：步甲科）的区系组成及空间分布特征［J］. 北京林业大学学报，2026，48(5)：105−111. Xie Kunheng, Zhao Jinyu, Robert Smith, et al. Faunal analysis and spatial distribution characteristics of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in typical temperate forests of China［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(5): 105−111.

Faunal analysis and spatial distribution characteristics of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in typical temperate forests of China

Xie Kunheng[1] Zhao Jinyu[1] Robert Smith[2] Zhang Yanliang[1]
Zhao Jinqi[1,3] Jan Axmacher[2] Sang Weiguo[1]
(1. College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing 100081, China;
2. Department of Geography, University College London (UCL), London WC1E 6BT, UK;
3. Department of Earth System Sciences, Tsinghua University, Beijing 100084, China)

Abstract: ［**Objective**］Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) are widely distributed and highly sensitive to environmental changes, making them important bioindicators. This study aimed to clarify the faunal

收稿日期: 2025−10−30 **修回日期:** 2026−03−06
基金项目: 国家重点研发计划（2022YFF1303202）。
第一作者: 谢琨珩。主要研究方向：生态学。Email: x19819062149@163.com 地址：100081 北京市海淀区中关村南大街 27 号中央民族大学生命与环境科学学院。
责任作者: 桑卫国，教授。主要研究方向：景观生态学。Email: swg@muc.edu.cn 地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn; https://journal.bjfu.edu.cn

composition and large-scale spatial distribution patterns of carabid beetles in typical temperate forests of China, and to provide a scientific basis for developing targeted biodiversity conservation strategies. [**Method**] Study plots were established in nine nature reserves across different latitudinal zones in northern China. Ground-dwelling carabid beetles were collected throughout the growing season using pitfall traps, while vegetation community data were recorded simultaneously. Based on the sampling results, analyses of carabid diversity and faunal composition were conducted. In addition, generalized linear mixed models (GLMMs) were used to examine the relationships between carabid species richness and geographic factors (elevation, longitude, and latitude), as well as environmental factors such as climate and vegetation. [**Result**] (1) A total of 249 carabid species were collected, of which 190 were identified to species level, belonging to 8 subfamilies, 21 tribes, and 43 genera. At the genus level, monotypic genera (48.83%) and oligotypic genera (39.54%) were predominant. (2) In terms of global zoogeographical distribution, the identified carabid species in the study area belonged to only six distribution types, dominated by Palaearctic species (61.05%) and species shared by the Palaearctic and Oriental realms (31.05%). Under the zoogeographical regionalization of China, the carabids in the study area were classified into 44 distribution types, among which the Northeast China single-region type accounted for the highest proportion (31.05%). (3) Regarding spatial distribution patterns, carabid species richness was significantly negatively correlated with elevation ($p < 0.05$). Among the environmental factors examined, species richness was also significantly negatively correlated with herb-layer richness ($p < 0.05$). [**Conclusion**] The study area harbors rich carabid diversity, and its faunal composition exhibits typical Palaearctic characteristics. Carabid species richness showed a significantly declining pattern with increasing elevation. Among the environmental factors considered, herb-layer richness was the main factor affecting carabid diversity. Therefore, scientific management of understory vegetation should be strengthened to provide suitable microhabitats for small invertebrates such as carabid beetles.

Key words: ground beetles; temperate forest; faunal composition; spatial distribution; diversity; bioindicator

物种多样性的空间分布格局及其形成机制是生态学和生物地理学研究的热点问题，其中纬度和海拔是公认的生物地理梯度，其产生的环境异质性驱动了多种物种分布格局的形成[1−3]。已有学者提出生产力假说[4]、资源利用假说[5]、生境异质性假说[6]等来解释不同分布格局的形成机制。此外，区系调查与分析也是研究物种空间分布格局的重要方法。基于物种的分布信息，探讨物种的多样性及区系组成情况，结合地质、地貌、气候及生态环境等特征进行空间分异研究，有助于理解物种区系起源及其进化，并为生物多样性保护提供依据[7]。

目前，植物和脊椎动物的空间分布格局已形成从格局描述到机制检验的较成熟体系，既积累了纬度与海拔梯度等经典格局的广泛证据，也发展了基于气候、生产力、生境结构、历史过程的综合解释框架，并在混合模型以及功能和系统发育多样性等方法上不断完善[8−11]。而昆虫等无脊椎动物类群庞大、生态位分化复杂且分布资料相对不足，其地理分布格局和形成机制的研究相对薄弱，目前正随着分类研究的深入而逐步得到加强[12]。步甲（鞘翅目：步甲科）作为昆虫纲鞘翅目最大的类群之一，全球已知37 亚科超 4 万种[13]。大多数步甲是捕食性昆虫，活跃在落叶层和土壤表面以捕食较小的无脊椎动物，而少部分则是杂食性或植食性昆虫。这一特点使它们对土壤表面栖息地和猎物分布的变化非常敏感，结合其相对容易捕捉和鉴定的特性，步甲被广泛用作生物指示物种，并应用于土地利用改变、栖息地破碎以及森林管理评估等研究中[14]。在步甲的分布格局方面，已有多个大尺度研究揭示了其多样性与环境因子的复杂关系。例如，在欧洲温带林区，步甲多样性随海拔升高的单峰格局较为常见，温度和植被高度等因素间接影响多样性[15−16]。但我国对步甲多样性空间分布特征及环境因子影响的研究多集中在草原[17]、农田[18]或单一山地生态系统[19−20]，大尺度森林生态系统的步甲空间分布格局研究仍需验证；此外，基于物种分布信息的区系组成比较有助于揭示群落来源与空间分异过程，但针对步甲等指示类群在区域尺度上的区系成分差异仍有待加强[21−22]。

我国温带林区是生物学研究的热点区域[23]。为弥补上述研究空缺，本研究选取温带林区内 9 个自然保护区进行采样。所选区域在动物区系上位于古北界，在气候带上自南向北横跨暖温带、中温带和寒

温带，是探究多因子（年均温、降水、植被丰富度）协同作用下步甲多样性格局的理想研究区域。结合以往研究结果，本研究提出以下假设：（1）步甲多样性随着海拔的升高而下降；（2）在所选环境因子中，降水和草本丰富度是影响多样性分布格局的主要环境因子。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区域概况

本研究在中国北方温带林区（32°18′～49°12′N，103°18′～135°18′E）按纬度梯度，选取北京百花山国家级自然保护区、河北辽河源省级自然保护区、辽宁医巫闾山国家级自然保护区、辽宁白石砬子国家级自然保护区、吉林长白山国家级自然保护区、黑龙江牡丹峰国家级自然保护区、黑龙江帽儿山国家森林公园、黑龙江呼中国家级自然保护区和黑龙江凉水国家级自然保护区 9 个自然保护区进行采样。海拔跨度为 335～2 000 m，各采样点的年平均气温变化范围为−5～8 ℃，平均值为 2 ℃；年降水量为 493～988 mm，平均值为 628 mm。

1.2　研究方法

1.2.1　样本获取与鉴定

本研究于 2011—2024 年在上述保护区进行步甲样本采集，在所选取的 9 个保护区共布设 178 个采样点，采用样方法设置各采样点的样地，在样地内采用陷阱法进行步甲样本采集（各保护区采样时间、采样点数量见附表 1）。在每个保护区内选取 20 m × 20 m（400 m^2）的典型植被设置采样点，将 400 m^2 的采样点划分为 4 个 10 m × 10 m 小样地，每个小样地中间设置步甲陷阱诱捕装置。步甲陷阱诱捕装置使用高 13.5 cm、口径 7.5 cm 的塑料杯，杯中盛入占塑料杯容积 2/3 的饱和食盐水和适量洗涤剂（高浓度食盐水能够使步甲迅速脱水，并因其较低的溶解度而减缓样本腐败过程，从而有效降低样本损失；加入适量洗涤剂则可打破液体表面张力）。将盛有溶液的塑料杯埋入地下，杯口与地表面齐平，且杯壁与地表之间无缝隙，在距杯口正上方 6 cm 处放置 10 cm × 10 cm 金属盖以防止枯落物落入杯中和液体过度蒸发。在每年的步甲活跃期内（6—8 月），每隔两周收集一次捕获装置内的步甲样本，如遇阴雨天，则顺延至晴天进行采样，每个生长季内共采集 6 次数据。每个采样点的数据为该采样点内 4 个陷阱采样之和。

在每个 20 m × 20 m 采样点记录所有活乔木（DBH≥10 cm）树种、数量并测量胸径；同时在 20 m × 20 m 的采样点的 4 个角分别设置 1 个 5 m × 5 m（25 m^2）的灌木调查样地，记录灌木物种种类及数量；此外，在 20 m × 20 m 采样点的 4 个角分别设置 1 个 1 m × 1 m（1 m^2）的草本调查样地，记录草本物种及数量。对于部分无法现场辨认的标本，取得保护区工作人员同意后，采集完整植株制成标本并编号，在实验室进行后期物种鉴定。

所有步甲标本由昆虫专家进行鉴定。通过查阅 Catalogue of Palaearctic Coleoptera（第 1 卷）[24]明确步甲的属、族、亚科等信息。

1.2.2　环境变量和数据来源

本研究共选取 8 个变量，包括 3 个地理变量（经度、纬度、海拔）和 5 个环境变量（年均温、年降水量、乔木丰富度、灌木丰富度、草本丰富度）。使用全球定位系统（GPS）记录各个样地的纬度、经度。根据数字高程模型（DEM）获取各样地海拔高度。年平均气温（mean annual temperature，MAT）和年平均降水量（mean annual precipitation，MAP）来自世界气候数据网（http://www.worldclim.org）1 km × 1 km 分辨率的气候数据（1970—2000 年）。乔木丰富度、灌木丰富度和草本丰富度为各采样点的物种数。

1.2.3　多样性指标

为在不同样方之间进行物种多样性分析，并消除样本量差异对物种丰富度估计的影响，本研究采用稀疏标准化（rarefaction）方法计算标准化物种丰富度（rarefied species richness），下文统称为物种丰富度。该方法基于 Hurlbert 和 Sanders[25−26]提出的稀疏原理，通过随机重抽样将每个样方的序列数（或个体数）统一至相同深度，从而获得不受采样深度或采样强度影响的物种丰富度估计值；其数学表达式如下。标准化过程使用 R 语言 vegan 包中的 rarefy 函数实现，抽平深度设定为所有样方中的最小样本量 15。

$$E[S_n] = \sum_{i=1}^{S}\left[1 - \frac{\binom{N-N_i}{n}}{\binom{N}{n}}\right]$$

式中：S_n为抽样 n 个体时的期望物种数，S 为总物种数，N_i为物种 i 的个体数，N为总个体数。本研究的抽平深度设定为最小样本量的 100%，确保所有比较均在相同抽样强度下进行，同时保留了 90% 以上的原始序列数据。

1.3　区系组成分析

以 Wallace 对世界动物地理区系划分的 6 界系统（古北界、新北界、东洋界、非洲界、澳洲界和新热带界）和张荣祖对中国动物地理区系划分的 7 区系统（东北区、华北区、蒙新区、华中区、华南区、西南区和青藏区）为依据对我国典型温带森林的昆虫区

系组成成分、分布类型及区域分布特点进行具体分析[27−28]。

1.4 数据处理与分析

采用广义线性混合模型(generalized linear mixed model，GLMM)分析步甲物种丰富度的空间分布格局以及影响步甲分布的环境变量。通过方差膨胀因子(variance inflation factor，VIF)对回归模型的共线性进行诊断。当 VIF > 10 时，剔除 VIF 值较大的变量，并重新拟合模型，以筛选最优解释变量组合[29]。其中物种丰富度采用伽马分布(Gamma distribution)，链接函数为对数连接。模型优度通过残差诊断、过度离散检验及 AIC 比较进行评价。

使用 Microsoft Excel 2019(Microsoft Corporation, Redmond，WA，USA)对数据进行预处理，使用 R 4.1.3(R Core Team，2021)的 vegan 包进行物种丰富度指数计算，采用 lme4 包构建广义线性混合模型，使用 OriginPro 2024 绘制散点图。

2 结果与分析

2.1 种属组成

所选研究区域共采集步甲 249 种，其中已鉴定至种 190 种，分属 8 亚科 21 族 43 属(附表 2)。在亚科水平上，婪步甲亚科(Harpalinae Bonelli)和大步甲亚科(Carabinae Latreille)处于绝对优势地位，占总数的 85% 以上。在属水平上，婪步甲属(*Harpalus* Latreille)、通缘步甲属(*Pterostichus* Bonelli)以及大步甲属(*Carabus* Linnaeus)是优势类群，其物种丰富度显著高于其他属，分别占总物种数的 19.47%、15.79% 和 13.16%(附表 2)。表 1 显示，在属级阶元构成上，单种属(48.83%)与寡种属(39.54%)占绝对优势，而物种数>5 的多种属仅占 11.63%，表明该区域步甲科昆虫以单种属和寡种属的小类群为主，属级物种分化显著。

2.2 步甲区系组成

2.2.1 步甲与世界动物地理区的关系

对已鉴定至种的 190 种步甲物种进行世界动物地理区系分析，共得到 6 种分布类型(表 2)，其中古北界物种共计 116 种，占总数的 61.05%；古北界 + 东洋界共有种共计 59 种，占总数的 31.05%；古北界 + 新北界共有种共计 12 种，占总数的 6.32%；其余 3 种分布型各 1 种，共占总数的 1.59%。结果表明，中国温带森林步甲区系以古北界为主，所有物种均具有古北界成分，其中典型古北界分布型占优势；同时，部分物种兼具东洋界或新北界成分，不存在世界广布种。该地区步甲区系组成较为单一，与其余各界联系并不紧密。

表 1 步甲科昆虫的属级阶元的物种组成

Tab. 1 The species composition of Carabidae genera

属	属数	占比/%
单种属(仅1种)	21	48.83
寡种属(2～5种)	17	39.54
多种属(5种以上)	5	11.63

表 2 步甲科昆虫在世界动物地理区划中的分布类型

Tab. 2 Distribution of Carabidae insects in the zoological geographical division of the world

组合类型	种数	占比/%
古北界	116	61.05
古北界 + 东洋界	59	31.05
古北界 + 新北界	12	6.32
古北界 + 澳洲界	1	0.53
古北界 + 澳洲界 + 非洲界	1	0.53
古北界 + 东洋界 + 新北界	1	0.53

2.2.2 步甲与中国动物地理区的关系

对中国温带森林的 190 种步甲进行中国动物地理区划分析共得 44 个分布类型(附表 3)。其中 78 种步甲(41.05%)是单区分布型，主要为东北区单区分布型、华北区单区分布型、蒙新区单区分布型 3 个分布类型；31 种步甲(16.32%)是二区分布，具体分布类型有 7 个；40 种步甲(21.05%)是三区分布型，具体分布类型较多，有 12 个；16 种步甲(8.42%)为四区分布型，具体分布类型有 8 个；11 种步甲(5.79%)为五区分布型，具体分布类型为 9 个；8 种步甲(4.21%)为六区分布型，具体分布类型则有 4 个；全国广布型 6 种(3.16%)(表 3)。

单区分布型以东北区为主，有 59 种，占总种数的 31.05%，且在所有分布型中占主导地位。二区分布型以“蒙新 + 东北”分布型为主，有 15 种，占总物种数的 7.89%。三区分布型以“蒙新 + 东北 + 华北”分布型为主，有 23 种，占总物种数的 12.11%。四区分布型以“蒙新 + 华北 + 东北 + 华中”和“蒙新 + 华北 + 东北 + 青藏”分布型为主，分别有 4 种，其余四区分布型物种数较少。五区分布型和六区分布型中每个分布型的物种数仅有 1～3 种，分布较为平均(见附表 3)。所选区域的步甲区系分布以东北区成分占优势。进一步以东北区为主体，对包含东北区的跨区分布物种进行复计比较。结果表明，与东北区共同出现频率最高的是蒙新区，共 68 种，占 35.79%；其次为华北区，共 54 种，占 28.42%(表 4)。说明除东北区外，中国温带森林的步甲与蒙新和华

表 3　步甲科昆虫在中国动物地理区划中各分布型的比重

Tab. 3　The percent of distribution type of Carabidae in the zoological geographical division of China

分布型	种数	比重/%
单区分布型	78	41.05
二区分布型	31	16.32
三区分布型	40	21.05
四区分布型	16	8.42
五区分布型	11	5.79
六区分布型	8	4.21
全国广布型	6	3.16

表 4　步甲科昆虫在中国动物地理区跨区分布的复计率

Tab. 4　Recalculation rate of cross area distribution of Carabidae in the zoological geographical division

含特定区的跨区分布型	复计种数	复计比重/%
蒙新区	68	35.79
青藏区	14	7.37
华北区	54	28.42
华中区	24	12.63
华南区	12	6.32
西南区	24	12.63

北区联系最为紧密。

2.3　步甲的空间分布特征

由表 5 可以看出，中国温带森林步甲物种丰富度与海拔呈现显著负相关（$p < 0.05$），而与纬度则无明显的相关关系。随着海拔的升高，物种丰富度随之下降，表明在低海拔区域存在着较高的步甲物种丰富度（图 1）。在影响物种多样性空间分布格局的环境因子中，物种丰富度仅与草本丰富度呈显著的负相关关系（$p < 0.05$），随着草本丰富度的增加，步甲物种的丰富度随之下降（表 6）。

3　讨　　论

3.1　步甲的组成情况

本文对我国典型温带森林 9 个自然保护区的步甲物种进行分析，已鉴定至种 190 种，其中大步甲属、婪步甲属和通缘步甲属是优势类群，这与大兴安岭地区的步甲多样性研究结果[30]相一致。表明上述优势类群在温带森林生态系统中可能具有广泛的适应性和较强的生态竞争力。其次，在物种组成上，单种属和寡种属占绝对优势，表明该地区的步甲群落分化较为复杂，且多数物种占据狭窄的生态位。

表 5　广义线性混合模型分析步甲丰富度指标与地理因子的关系

Tab. 5　Analysis of the relationship between carabid beetle richness indices and geographical factors using generalized linear mixed models

变量	经度	纬度	海拔高度
稀疏外推物种丰富度	0.014 500	−0.001 360	−0.000 144*

注：*代表在$p < 0.05$水平上显著相关。下同。

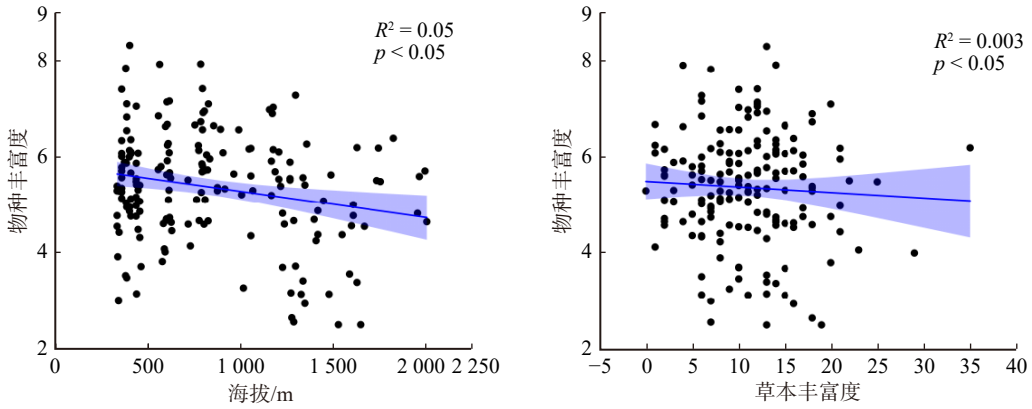


图 1　步甲物种丰富度沿海拔和草本丰富度变化情况

Fig. 1　Variation in carabid beetle species richness along altitude and herbaceous richness

表 6　广义线性混合模型分析步甲丰富度指标与环境因子的关系

Tab. 6　Generalized linear mixed models analysis of the relationship between carabid beetle richness indices and environmental factors

变量	年均温	年降水量	乔木丰富度	灌木丰富度	草本丰富度
稀疏外推丰富度	−0.012 467	−0.000 080	0.012 020	0.002 715	−0.007 559*

在世界地理区划中，我国典型温带森林 9 个保护区的步甲区系分布型较为单一，主要以古北界为主，其次为古北界 + 东洋界共有种，这可能是因为古北界与东洋界在中国的东部地区缺少天然屏障，导致两区种类互相渗透[31]。上述两种分布类型占总物种数的 92.1%，其余分布型所占比例较低，无全球广布型，可见我国典型温带森林的步甲种类与其他地区的步甲物种接触并不紧密。

相较于世界地理区划中较为单一的分布型，在中国地理区划中，所选研究区域共有 44 种步甲分布型，以单区型分布占主导，其中东北区分布型占绝对优势。以东北区为主体进行跨区复计分析，与蒙新区和华北区共有种类较多，表明中国温带森林步甲具有明显的古北区系性质。一方面是因为所选的部分采样点位于上述两区，辽河源位于蒙新区，而百花山则位于华北区；另一方面这与其所处的地理位置有关，欧洲动物和植物区系在自然状态下物种较为贫乏，并在更新世经历了显著衰退[32]。相比之下，中国东部省份在冰期基本保持无冰状态，这为温带物种从寒冷环境向中国南方山脉主要更新世避难所以及更接近物种当前分布范围的微避难所迁移创造了有利条件[33−34]。这可能导致更多步甲物种在区域尺度上得以幸存，其能够通过不受主要地理障碍阻隔的分布区迁移来躲避不利的环境变化，从而实现各区域间的物种交流。

3.2 步甲空间分布格局及影响因素

物种多样性沿海拔和纬度有多种分布模式，影响这种分布模式的主要因素有温度、降水、植被组成等。在本研究中，纬度变化与步甲的多样性指标无显著相关关系，其原因可能为所选研究区域的气候变化与海拔高度存在内在关联，而与纬度变化关联较弱。这与先前对蚂蚁、黄蜂等昆虫开展的空间分布格局的研究结果一致；均表现为随着纬度的增加，多样性并不改变[35]。此外，步甲的物种丰富度随着海拔的升高而降低，呈现出典型的负相关模式。这一结果与在中国温带地区开展的植被群落[36]、蜘蛛[37]和蚂蚁[38]等无脊椎动物群落的研究中观察到的趋势一致。步甲物种丰富度与草本丰富度呈现显著负相关。草本丰富度升高往往伴随地表结构复杂化与植被覆盖增强，从而改变步甲的可用微生境与移动通道，降低其活动与觅食效率，导致偏好开阔地表的物种减少。另一方面，草本层增强可能改变地表微气候并促进少数适应封闭环境的优势种占据，从而降低整体物种丰富度[39]。这一结果对于在气候变化与植被改造背景下，制定针对性的步甲物种多样性保护策略具有重要指导意义。

4 结 论

我国典型温带森林步甲资源丰富，共得定名物种 190 种，分属 8 亚科 21 族 43 属。在物种组成上，单种属和寡种属占绝对优势。在世界动物地理区划中，步甲物种以古北种和古北界 + 东洋界共有种占绝对优势，在中国动物地理区划中，以东北区分布为主体，与华北区和蒙新区联系最为密切。可知在区系组成上，步甲物种呈现明显的古北界性质。

我国典型温带森林步甲多样性呈现随海拔升高而下降的单峰模式，在所选区域的环境因子中，草本丰富度是影响步甲空间分布的主要环境变量。

参 考 文 献

[1] Hillebrand H. On the generality of the latitudinal diversity gradient [J]. The American Naturalist, 2004, 163(2): 192−211.

[2] Stein A, Gerstner K, Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales [J]. Ecology Letters, 2014, 17(7): 866−880.

[3] Mittelbach G G, Schemske D W, Cornell H V, et al. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography [J]. Ecology Letters, 2007, 10(4): 315−331.

[4] Price P W. Insect ecology [M]. New York: John Wiley and Sons, 1975: 61−69.

[5] Currie D J. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness [J]. The American Naturalist, 1991, 137(1): 27−49.

[6] Cox C B, Moore P D, Ladle R J. Biogeography: an ecological and evolutionary approach [M]. New York: John Wiley & Sons, 2016: 101−121.

[7] 杨贵军, 王敏, 杨益春, 等. 贺兰山甲虫物种丰富度分布格局及其环境解释 [J]. 生物多样性, 2019, 27(12): 1309−1319.
Yang G J, Wang M, Yang Y C, et al. Distribution patterns and environmental interpretation of beetle species richness in Helan Mountain of northern China [J]. Biodiversity Science, 2019, 27(12): 1309−1319.

[8] McCain C M. Elevational gradients in diversity of small mammals [J]. Ecology, 2005, 86(2): 366−372.

[9] Hawkins B A, Field R, Cornell H V, et al. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness [J]. Ecology, 2003, 84(12): 3105−3117.

[10] Bolker B M, Brooks M E, Clark C J, et al. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2009, 24(3): 127−135.

[11] Večeřa M, Axmanová I, Chytrý M, et al. Decoupled phylogenetic and functional diversity in European grasslands [J]. Preslia, 2023, 95(4): 413−445.

[12] 沈梦伟, 陈圣宾, 毕孟杰, 等. 中国蚂蚁丰富度地理分布格局及其与环境因子的关系 [J]. 生态学报, 2016, 36(23): 7732−7739.
Shen M W, Chen S B, Bi M J, et al. Relationships between geographic patterns of ant species richness and environmental factors in China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(23): 7732−7739.

[13] Gómez R, Maddison D. Novelty and emergent patterns in sperm: morphological diversity and evolution of spermatozoa and sperm

conjugation in ground beetles (Coleoptera: Carabidae) [J]. Journal of Morphology, 2020, 281(8): 862−892.

[14] Zou Y, Sang W, Zhou H, et al. Altitudinal diversity patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the forests of Changbai Mountain, Northeast China [J]. Insect Conservation and Diversity, 2014, 7(2): 161−171.

[15] Heino J, Alahuhta J, Fattorini S. Macroecology of ground beetles: species richness, range size and body size show different geographical patterns across a climatically heterogeneous area [J]. Journal of Biogeography, 2019, 46(11): 2548−2557.

[16] Schuldt A, Assmann T. Belowground carabid beetle diversity in the western Palaearcti-effects of history and climate on range-restricted taxa (Coleoptera, Carabidae) [J]. ZooKeys, 2011, 100: 461−474.

[17] 刘学琴. 宁夏草原步甲群落特征及其对环境因子的响应 [D]. 银川: 宁夏大学, 2022.
Liu X Q. Community characteristics of carabid beetle and its response to environmental factors within grassland in Ningxia [D]. Yinchuan: Ningxia University, 2022.

[18] Axmacher J C, Liu Y, Wang C, et al. Spatial α-diversity patterns of diverse insect taxa in northern China: lessons for biodiversity conservation [J]. Biological Conservation, 2011, 144(9): 2362−2368.

[19] Shen Y, Zou Y, Song K, et al. Dispersal limitation and environmental filtering effects: the taxonomic and functional beta diversity of ground beetles along the altitudinal gradient in Chinese warm-temperature forests [J]. Ecology and Evolution, 2024, 14(6): e11492.

[20] Zou Y, Sang W, Wang S, et al. Diversity patterns of ground beetles and understory vegetation in mature, secondary, and plantation forest regions of temperate northern China [J]. Ecology and Evolution, 2015, 5(3): 531−542.

[21] 张越, 任国栋, 郜振华. 冀京津地区甲虫物种多样性与区系分布 [J]. 环境昆虫学报, 2014, 36(2): 157−165.
Zhang Y, Ren G D, Gao Z H. The analyses of the species diversity and fauna distribution of Coleoptera in Beijing - Tianjin - Hebei of China [J]. Journal of Environmental Entomology, 2014, 36(2): 157−165.

[22] 刘琦, 霍书芹, 任国栋. 甘肃东南部拟步甲总科的物种多样性与区系组成 [J]. 甘肃农业大学学报, 2024, 59(2): 250−261.
Liu Q, Huo S Q, Ren G D. Species diversity and faunal composition of the superfamily Tenebrionoidea in southeastern Gansu Province [J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2024, 59(2): 250−261.

[23] Yang X G, Mu Y Q, Yang L, et al. Impacts of climate change on forest biodiversity changes in Northeast China [J]. Remote Sensing, 2024, 16(21): 4058.

[24] Löbl E, Smetana A. Catalogue of palaearctic coleoptera [M]. New York: Apollo Books, 2003: 79-574.

[25] Hurlbert S H. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters [J]. Ecology, 1971, 52(4): 577−586.

[26] Sanders H L. Marine benthic diversity: a comparative study [J]. The American Naturalist, 1968, 102: 243−282.

[27] Wallace A R. The geographical distribution of animals: volume 1[M]. New York: Harper & Brothers, 1876.

[28] 张荣祖. 中国动物地理 [M]. 北京: 科学出版社, 2011.
Zhang R Z. Zoogeography of China[M]. Beijing: Science Press, 2011.

[29] O'Brien R M. A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors [J]. Quality and Quantity, 2007, 41(5): 673−690.

[30] 马美轩, 宋悦心, 桑卫国, 等. 大兴安岭地区兴安落叶松林步甲群落多样性时间动态分析 [J]. 生态学报, 2021, 41(24): 9910−9919.
Ma M X, Song Y X, Sang W G, et al. Temporal-dynamics of ground beetles in *Larix gmelinii* forest in Greater Khingan Mountains, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(24): 9910−9919.

[31] 刘亦仁, 杨振琼, 苏寿泓, 等. 河南地区已知蚊类及其地理区划研究: 蚊类区系古北界与东洋界在河南境内分界线初探 [J]. 环境昆虫学报, 2013, 35(1): 18−27.
Liu Y R, Yang Z Q, Su S Z, et al. The mosquitoes and their distribution in Henan Province with thedelimitation of zoogeographical regions: a study on the dividing line between Palaearctic region and oriental region in Henan on the basis of mosquitoes fauna [J]. Journal of Environmental Entomology, 2013, 35(1): 18−27.

[32] Axmacher J C, Sang W, Brennan E, et al. Regional sets of diverse, specialized ground beetle and plant assemblages recolonise China's restored temperate forest landscapes [J]. Forest Ecology and Management, 2023, 549: 121479.

[33] López-Bedoya P A, Magura T, Edwards F A, et al. What level of native beetle diversity can be supported by forestry plantations? A global synthesis [J]. Insect Conservation and Diversity, 2021, 14(6): 736−747.

[34] Bao L, Kudureti A, Bai W, et al. Contributions of multiple refugia during the last glacial period to current mainland populations of Korean pine (*Pinus koraiensis*) [J]. Scientific Reports, 2015, 5(1): 18608.

[35] Perillo L N, de Castro F S, Solar R, et al. Disentangling the effects of latitudinal and elevational gradients on bee, wasp, and ant diversity in an ancient neotropical mountain range [J]. Journal of Biogeography, 2021, 48(7): 1564−1578.

[36] 史恭发, 徐诺, 牛钊倩, 等. 内蒙古大兴安岭东部林下植物生物多样性海拔差异 [J]. 生态学报, 2024, 44(7): 3004−3015.
Shi G F, Xu N, Niu Z Q, et al. Altitudinal differences of understory plant biodiversity in eastern Greater Xing'an Mountains, Inner Mongolia [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(7): 3004−3015.

[37] Wu P, Xiang L, Zhao Q, et al. Vegetation affects the responses of canopy spider communities to elevation gradients on Changbai Mountain, China [J]. Insects, 2024, 15(3): 154.

[38] 杨林, 熊忠平, 刘霞, 等. 新疆天山中部蚂蚁物种多样性 [J]. 林业科学, 2023, 59(6): 102−111.
Yang L, Xiong Z P, Liu X, et al. Species diversity of ants in the middle of Tianshan Mountain, Xinjiang [J]. Scientia Silvae Sinice, 2023, 59(6): 102−111.

[39] Tang K Y, Mian G, Yue H R, et al. Climatic seasonality shapes insect community composition on the Mongolian Plateau [J]. Ecological Indicators, 2025, 175: 113595.

（责任编辑　范　娟
责任编委　骆有庆）