

内蒙古典型草原粪食性金龟的取食偏好和日活动节律特征*

翟娜 阿拉腾巴根 刘新民**

(内蒙古师范大学, 生命科学与技术学院, 呼和浩特 010022)

摘要 【目的】为研究内蒙古典型草原粪食性金龟对放牧牲畜粪的取食偏好和日活动节律特征。

【方法】2010年6、8和10月,以3种放牧牲畜(牛、马和羊)鲜粪块为诱饵,采用诱捕法采集粪食性金龟。【结果】内蒙古典型草原粪食性金龟显示对3种放牧牲畜(牛、马和羊)粪块的多食性特征,但不同功能群或不同物种显示不同取食偏好以及不同的日活动节律特征。中型掘洞型粪食性金龟(如小驼喙蜣螂 *Onthophagus gibbulus*、黑缘喙蜣螂 *O. marginalis nigrimargo* 和游荡蜣金龟 *Aphodius erraticus*)显示对牛粪的取食偏好、以及昼行性行为特征;中型和小型粪居型粪食性金龟(如马粪蜣金龟 *A. subterraneus*、泥蜣金龟 *A. sordescens* 和符号蜣金龟 *A. comma* 等)则偏好取食马粪,小型粪居型粪食性金龟(如符号蜣金龟)有全天活动的行为特征。【结论】在内蒙古典型草原粪食性金龟取食偏好和日活动节律的形成和进化中,体型和行为特征是主要内因,牲畜粪块的外形和理化性质、以及季节更替中的气温变化是重要外因。

关键词 粪食性金龟, 取食偏好, 多食性, 日活动节律, 内蒙古典型草原

Feeding preferences and daily activity rhythms of dung beetles on the Inner Mongolian steppe

ZHAI Na Alatenbagen LIU Xin-Min**

(College of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Huhhot 010022, China)

Abstract 【Objectives】To understand the feeding preferences and daily activity rhythms of dung beetles on typical Inner Mongolian steppe. 【Methods】Fresh dung of three kinds of livestock (cattle, horse and sheep) were used to lure dung beetles into pitfall traps in the spring, summer and autumn of 2010. 【Results】Dung beetles were attracted by all 3 kinds of livestock dung but those with different feeding habits had different preferences and daily activity rhythms. The medium-sized paracoprids (e.g. *Onthophagus gibbulus*, *O. marginalis nigrimargo* and *Aphodius erraticus*) preferred cattle dung and were diurnal whereas the medium to small-sized endocoprids (e.g. *A. subterraneus*, *A. immundus* and *A. comma*) preferred horse dung and small endocoprids (e.g. *A. comma*) were unusual in being active day and night. 【Conclusion】The body size and feeding habits (e.g. paracoprid or endocoprid) of dung beetles were important endogenous factors affecting their diurnal rhythm but the size and physicochemical properties of dung, as well as seasonal temperature variation in the grassland environment, were important external factors.

Key words dung beetle, feeding preference, polyphagy, daily activity rhythm, Inner Mongolia steppe

粪食性金龟(Dung beetles)主要包括粪金龟科(Geotrupidae)和金龟科(Scarabaeidae)下的蜣螂亚科(Scarabaeinae)和蜣金龟亚科(Aphodiinae)的种类。它们以哺乳动物粪为食,

或把哺乳动物粪作为繁殖活动的场所(Halffter and Matthews, 1966; Halffter, 1991; Philips, 2011),是放牧生态系统中的重要分解者动物。一些种类对哺乳动物粪的埋藏作用,不但清洁了

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金项目(41561055); 内蒙古自然科学基金项目(2015MS0370)

**通讯作者 Corresponding author, E-mail: liuxm6596671@163.com

收稿日期 Received: 2018-03-19, 接受日期 Accepted: 2018-05-07

地表,还提高了土壤肥力。它们的活动可以降低土壤紧实度,改善土壤质量。在埋藏粪的同时,也把其中的植物种子埋入了土壤,减少了食种子动物对植物种子的影响 (Edwards and Aschenborn, 1987; Horgan, 2001)。此外,粪食性金龟还与生态系统中植物种子的扩散、脊椎动物寄生物的控制、有机质及养分循环有着密切关系 (Fincher, 1981; Davis *et al.*, 2002; Nichols *et al.*, 2008)。因此,粪食性金龟在维持放牧生态系统稳定性方面具有极重要作用。

长期的自然选择中,由于物种间的相互竞争,形成了不同种类粪食性金龟在选择利用哺乳动物粪便类型、粪利用时间以及利用方式上的分化 (Bourg *et al.*, 2016; Iannuzzi *et al.*, 2016; Salomão *et al.*, 2017)。

自然环境中,除了取食哺乳动物粪块外,粪食性金龟还形成了多样化的取食习性;例如,取食腐败的动物尸体和水果等,甚至还形成了捕食习性 (白明和杨星科, 2008; Halffter and Halffter, 2009; Larsen *et al.*, 2009),即使同一物种,也较少专一性的以某种哺乳动物粪块为食,多食性 (Polyphagus) 是粪食性金龟的普遍取食特征 (Hanski and Cambefort, 1991; Larsen *et al.*, 2006; Wurmitzer *et al.*, 2017)。但有研究 (Estrada *et al.*, 1993; Finn and Giller, 2002; Dormont *et al.*, 2004) 表明,在多种食物资源同时存在的情况下,多数粪食性金龟倾向于在某种特定食物资源中取食和活动,即对不同食物资源表现出特殊偏好。这种取食偏好差别在不同地理区域或不同环境条件 (如,郁闭的森林和开阔的草地) 之间更加显著 (Bourg *et al.*, 2016; Salomão *et al.*, 2017); 在热带森林中,人粪块和腐肉是诱捕粪食性金龟的理想诱饵;而在森林片段之间的开阔草地中,食草动物粪块对粪食性金龟更有吸引力 (Martin-Piera and Lobo, 1996; Bogoni and Hernández, 2014)。

不同粪食性金龟采取不同特征的日活动节律 (昼行性和/或夜行性) 是减少种间竞争的重要机制之一,主要受环境温度、湿度和光照的影响 (Hanski and Cambefort, 1991; Hernandez,

2002, 2007; Feer and Pincebourne, 2005; Lopes *et al.*, 2011), 并与粪食性金龟的体型和体色以及对粪块的利用方式 (滚粪球型、掘洞型和/或粪居型) 有关。在热带地区,某些小体型蜣螂多倾向于为昼行性,而大型种类多为夜行性 (Hanski and Cambefort, 1991)。夜行性种类体色多为黑色或深色,昼行性种类则体色多变 (Feer and Pincebourde, 2005)。不同种类还选择一天中的不同时段活动,以降低物种之间的竞争 (Feer and Pincebourde, 2005)。昼行性物种中,无论活动节律形式还是物种丰富度均高于夜行性物种。

以上分析表明,对粪食性金龟取食特征和日活动节律的研究多见于热带地区,并以蜣螂亚科为主要研究对象。温带草原和针对粪食性金龟群落的相关研究较为少见。

内蒙古典型草原地处温带半干旱地区,以放牧利用为主,主要放牧牲畜包括牛、马和羊。特殊的地理位置和气候条件,导致粪食性金龟的多度和物种丰富度显著低于热带地区 (Hanski and Cambefort, 1991; 刘新民, 2011), 特别是蜣螂亚科的物种丰富度。夏季干旱和高温共存的特殊环境条件使得放牧牲畜粪块失水极快,更易形成可利用食草动物粪块量的短缺。本文在内蒙古锡林郭勒盟白音锡勒牧场,研究了同时提供牛粪、马粪和羊粪时,粪食性金龟的取食偏好和日活动节律特征,以探讨温带草原地区粪食性金龟物种间在食物资源和活动时间角度的生态位分化特征。

1 材料与方法

1.1 研究地区

研究地点选择在内蒙古锡林郭勒盟白音锡勒牧场,地理坐标为 116°07'-117°05' E 和 43°26'-44°08' N。在植被区划上属于温带草原区的内蒙古典型草原,海拔 1 000-1 500 m,地势从东南向西北逐渐降低,锡林河横贯境内,把本区分为南北两部分,北部为丘陵和塔拉相间的坡状高平原,南部为多级玄武岩阶地与丘陵宽谷相间。地貌类型多样化,有丘陵、塔拉、风成沙地、熔岩

台地和河谷低地等基本类型。地带性土壤以典型栗钙土和暗栗钙土为主。大陆性半干旱中温带气候,年平均温度 $-1.1-0.2^{\circ}\text{C}$,最热月均温 18.5°C ,无霜期 90-110 d,年降雨量 280-345 mm,大多集中在 6-8 月。

实验草地位于内蒙古锡林郭勒盟白音锡勒牧场场部北约 5 km 处,地理坐标为 $116^{\circ}37'\text{E}$ 和 $43^{\circ}44'\text{N}$,海拔 1 520 m。草地设有围栏,面积约 47 hm^2 ,自由放牧约 50 头奶牛。由于放牧牛的采食,生长季草群高度较低,并地表有枯落物积累,有新鲜牛粪输入。牛群白天放牧,晚上回设在场部的圈舍。

1.2 实验设计

以 3 种家畜(牛、马、羊)粪便为诱饵,采用诱捕法采集粪食性金龟。诱捕器为体积约 1 000 mL 的塑料桶,埋入土中,桶口与地面平齐,装入 250 mL 水和适量杀虫剂混合液,称约 300 g 新鲜家畜粪便,装入尼龙网袋中,以铁丝悬挂于桶口。

在实验草地中,3 个 1 组、分 5 组设置 15 个诱捕器。每组的 3 个诱捕器各放置 1 种鲜粪诱饵,依照北(牛粪)、西南(马粪)和东南(羊粪)方位成正三角形设置,组内诱捕器间距 1 m,组间间隔 10 m。在前述诱捕器东侧(距离 $>100\text{ m}$),方法同前,再设置 3 组共 9 个诱捕器,每组的 3 个诱捕器放置同一种鲜粪诱饵,以确定诱饵位置对诱捕效果是否有影响,3 个诱捕器方位分别标记为 A(北)、B(西南)和 C(东南)。

野外实验于 2010 年 6、8 和 10 月每月月初进行。每次设置诱捕器前,在实验草地和临近草地中采集 3 种牲畜的新鲜粪块(以目测粪块含水量状况和是否有粪食性金龟进入为判断依据),诱捕器设置在采样当天的 17:00-19:00 完成,分夜(19:00-次日 7:00)和昼(次日 7:00-19:00)2 个时间段收集进入诱捕器中的粪食性金龟标本。收集标本时,更换诱饵。标本置于 75%酒精中保存,实验室内依据相关文献鉴定和计数。

1.3 数据处理

依据采集粪食性金龟的体长和体重(体长

$>18.0\text{ mm}$ 、体重 $>300.0\text{ mg}$ 为大型;体长 $5.0-18.0\text{ mm}$ 、体重 $18.0-300.0\text{ mg}$ 为中型;体长 $<5.0\text{ mm}$ 、体重 $<18.0\text{ mg}$ 为小型)、以及对粪块的利用特征(滚粪球型、掘洞型和粪居型)划分功能群。

对确定诱饵位置对诱捕效果有无影响实验中获得的数据,用捕获率来表示,采用单因素方差分析做粪块设置位置之间的显著性差异分析。

分时间段收集的标本(不分诱饵类型)数据用于确定粪食性金龟的日活动节律特征,2 个时间段数据(分诱饵类型)合计用于确定粪食性金龟对 3 种牲畜粪块的取食偏好。

以单因素方差分析中的 Duncan's 法做相关数据间的差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 粪食性金龟群落组成

共采集到粪食性金龟 13 118 头,隶属于 2 科 6 属 22 种(表 1)。其中,优势种为符号蜉金龟 *Aphodius comma*,占总捕获量的比例为 95.39%;游荡蜉金龟 *Aphodius erraticus* 为常见种,占总捕获量的比例为 1.48%;其余 20 种为稀少种,合计占总捕获量的比例为 3.13%。

2.2 功能群划分

依据前文标准,捕获的 22 种粪食性金龟可以划分为大型滚粪球型、大型掘洞型、中型滚粪球型、中型掘洞型、中型粪居型和小型粪居型等 6 个功能群(表 2),分别称功能群 I-VI。功能群 IV(中型掘洞型)和 V(中型粪居型)的物种数较高,功能群 I、II 和 III(大体型种类)的物种数较低。

2.3 诱饵位置对诱捕效果的影响

表 3 为不同方位诱捕器的粪食性金龟捕获率计算结果。6 月和 8 月, B 位置诱捕率均值相对较高,分别为 35.5%和 35.0%;10 月, C 位置诱捕率(49.7%)均值相对较高。无论哪次采样,不同诱饵位置诱捕率之间的差异均未达到显著水平($P>0.05$)。诱饵位置对诱捕结果无显著影响。

表 1 内蒙古典型草原粪食性金龟群落组成
Table 1 Species composition of dung beetle community in a typical steppe of Inner Mongolia

种类 Species	多度 Abundance (N)	优势度 Dominance (%)	种类 Species	多度 Abundance (N)	优势度 Dominance (%)
粪堆粪金龟 <i>Geotrupes stercorarius</i>	2	0.02	马粪蜉金龟 <i>A. subterraneus</i>	7	0.05
费氏粪金龟 <i>Ceratophyus fischeri</i>	3	0.02	血斑蜉金龟 <i>A. haemorrhoidalis</i>	3	0.02
台风蜉蜋 <i>Scarabaeus typhon</i>	1	0.01	乱蜉金龟 <i>A. immundus</i>	23	0.18
墨侧裸蜉蜋 <i>Gymnopleurus mopsus</i>	1	0.01	泥蜉金龟 <i>A. sordescens</i>	12	0.09
小驼嗡蜉蜋 <i>Onthophagus gibbulus</i>	57	0.43	污色蜉金龟 <i>A. sordidus</i>	1	0.01
黑缘嗡蜉蜋 <i>O. marginalis nigrimargo</i>	126	0.96	符号蜉金龟 <i>A. comma</i>	12 513	95.39
双顶嗡蜉蜋 <i>O. bivertex</i>	26	0.20	毛蜉金龟 <i>A. scofa</i>	82	0.63
立叉嗡蜉蜋 <i>O. olsoufieffi</i>	1	0.01	甫拉蜉金龟 <i>A. praeustus</i>	58	0.44
游荡蜉金龟 <i>Aphodius erraticus</i>	194	1.48	蜉金龟属一种 <i>Aphodius</i> sp.1	1	0.01
直蜉金龟 <i>A. rectus</i>	4	0.03	蜉金龟属一种 <i>Aphodius</i> sp.2	1	0.01
哈氏蜉金龟 <i>A. haroldianus</i>	1	0.01	蜉金龟属一种 <i>Aphodius</i> sp.3	1	0.01

表 2 粪食性金龟功能群划分
Table 2 Classification of functional groups of dung beetles

功能群 Functional groups	体长 Body length (mm)	体重 Body weight (mg)	行为特征 Behavior characters	物种 Species	种数 Number of species
I	>18	>300	T	台风蜉蜋 <i>Scarabaeus typhon</i>	1
II	>18	>300	P	粪堆粪金龟 <i>Geotrupes stercorarius</i> , 费氏粪金龟 <i>Ceratophyus ficheri</i>	2
III	5-18	18-300	T	墨侧裸蜉蜋 <i>Gymnopleurus mopsus</i>	1
IV	5-18	18-300	P	小驼嗡蜉蜋 <i>Onthophagus gibbulus</i> , 黑缘嗡蜉蜋 <i>O. marginalis nigrimargo</i> , 双顶嗡蜉蜋 <i>O. bivertex</i> , 立叉嗡蜉蜋 <i>O. olsoufieffi</i> , 游荡蜉金龟 <i>Aphodius erraticus</i>	5
V	5-18	18-300	E	直蜉金龟 <i>A. rectus</i> , 马粪蜉金龟 <i>A. subterraneus</i> , 血斑蜉金龟 <i>A. haemorrhoidalis</i> , 哈氏蜉金龟 <i>A. haroldianus</i> , 乱蜉金龟 <i>A. immundus</i> , 泥蜉金龟 <i>A. sordescens</i> , 污色蜉金龟 <i>A. sordidus</i> , 蜉金龟属 <i>Aphodius</i> sp.1 , 蜉金龟属 <i>Aphodius</i> sp.2 , 蜉金龟属 <i>Aphodius</i> sp.3	10
VI	<5	<18	E	符号蜉金龟 <i>A. comma</i> , 毛蜉金龟 <i>A. scofa</i> , 甫拉蜉金龟 <i>A. praeustus</i>	3

T、P 和 E 分别代表滚粪球型、掘洞型和粪居型。罗马数字 I -VI 分别代表大型滚粪球型、大型掘洞型、中型滚粪球型、中型掘洞型、中型粪居型和小型粪居型功能群。
T, P and E are expressed telocoprids, paracoprids and endocoprids, respectively. Roman numerals I -VI are expressed the functional groups of large-telocoprids, large-paracoprids, medium-telocoprids, medium-paracoprids, medium-endocoprids and small-endocoprids, respectively.

2.4 取食偏好

6 月 3 种粪块诱饵诱捕器中捕获的粪食性金龟个体数和生物量大小次序均为马粪>牛粪>羊

粪（图 1； $P<0.05$ ），物种数之间无显著差异（ $P>0.05$ ）。8 月和 10 月 3 种诱饵诱捕器捕获的粪食性金龟的 3 种指标之间均无显著差异（ $P>0.05$ ）（图 1）。

表 3 诱饵方位对粪食性金龟捕获率的影响
Table 3 Effect of the pitfall trap positions on the capture rate

采样时间 Sampling time	诱饵方位 Position of pitfall traps		
	A	B	C
6 月 June	33.7±2.4a	35.5±9.9a	30.8±9.2a
8 月 August	30.4±19.9a	35.0±15.0a	34.6±12.9a
10 月 October	27.7±21.1a	22.7±23.7a	49.7±30.7a

表中数据为粪食性金龟捕获率(%)。同行数据后标有不同字母表示诱饵方位间差异显著($n=3$; $P<0.05$)。

Data in the table are the capture rate (%) of dung beetles, and followed by the different letters in the same row indicate significant difference among different baits positions ($n=3$; $P<0.05$).

从粪食性金龟群落水平看,多数粪食性金龟偏好在马粪中取食和活动,这种取食偏好主要体现在春季(6月),夏季(8月)和秋季(10月)则不显示对哪种粪块的明显取食偏好。

从功能群水平看,6月和10月,马粪诱饵诱捕器中捕获的功能群VI个体数显著高于牛粪和羊粪($P<0.05$);8月,功能群V有类似诱捕结果(表4)。

3次采样中,不同诱饵诱捕器捕获的功能群IV个体数之间无显著差异($P>0.05$),但均值大多显示为马粪诱饵中较高;功能群I、II、III个体数均较低,不同诱饵诱捕器中的捕获个体数之间也无显著差异($P>0.05$)。在捕获数较高的情况下,没有哪个功能群显示偏好在1种或2两种粪块中取食和活动。

因此,功能群角度的粪食性金龟取食偏好表现为,功能群VI(小型粪居型)和V(中型粪居型)偏好在马粪中取食和活动;功能群IV则有趋向体现偏好在牛粪中取食和活动;各功能群均体现多食性取食特征。

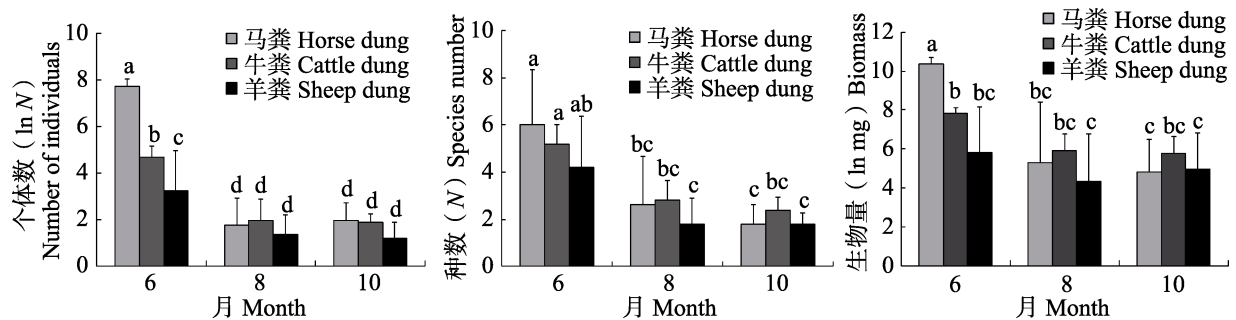


图 1 粪食性金龟群落取食偏好的季节变化

Fig. 1 Seasonal variation of feeding preference of the dung beetle community
柱上标有不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。下图同。

Histograms with different letters indicate significant difference at the 0.05 level. The same below.

表 4 内蒙古典型草原粪食性金龟功能群的取食偏好特征

Table 4 Feeding preference of the functional groups of dung beetles in a steppe of Inner Mongolia

功能群 Functional groups	6 月 June			8 月 August			10 月 October		
	马粪 Horse dung	牛粪 Cattle dung	羊粪 Sheep dung	马粪 Horse dung	牛粪 Cattle dung	羊粪 Sheep dung	马粪 Horse dung	牛粪 Cattle dung	羊粪 Sheep dung
I	1a	0a	0a	0	0	0	0	0	0
II	3a	0a	0a	2a	0a	0a	0	0	0
III	0a	1a	0a	0	0	0	0	0	0
IV	92a	134a	61a	19a	44a	17a	9a	18a	10a
V	10a	5a	11a	18a	4b	3b	2a	1a	0a
VI	11 909a	451b	229b	3a	0a	3a	33a	16b	9b

表中数据为功能群多度(N);同行数据后标有不同字母表示同一采样季节内不同粪诱饵之间差异显著($n=5$; $P<0.05$)。

Data in the table are the functional groups abundance of dung beetles and followed by the different letters in the same row indicate significant difference among different baits in the same sampling season ($n=5$; $P<0.05$).

计算了 10 种粪食性金龟的取食偏好, 其余 12 种粪食性金龟因捕获数较少 ($N<5$), 未做计算。

10 种粪食性金龟中 (表 5), 偏好在马粪中取食和活动的有符号蜉金龟 (6 月)、甫拉蜉金龟 (10 月); 偏好牛粪的是游荡蜉金龟 (6 月和 8 月)、毛蜉金龟 (6 月)。其余 6 种不显示明显的取食偏好。

可以看出, 内蒙古典型草原的多数粪食性金龟 (特别是发生程度较高的符号蜉金龟) 偏好在

马粪或牛粪中取食和活动, 较少选择在羊粪中取食和活动, 这种偏好同时体现在一年中的不同季节。与功能群水平的分析一致, 表 5 中列出的粪食性金龟物种也均显示多食性取食特征。

2.5 昼夜活动节律

图 2 为昼 (7:00-19:00) 和夜 (19:00-次日 7:00) 两个时段捕获的粪食性金龟群落的个体数、物种数和生物量的统计结果。

总体看, 3 次采样的昼夜两个时段均采集到

表 5 内蒙古典型草原不同粪食性金龟物种的取食偏好
Table 5 Feeding preferences of different dung beetles in a steppe of Inner Mongolia

种类 Species	6 月 June			8 月 August			10 月 October		
	马粪 Horse dung	牛粪 Cattle dung	羊粪 Sheep dung	马粪 Horse dung	牛粪 Cattle dung	羊粪 Sheep dung	马粪 Horse dung	牛粪 Cattle dung	羊粪 Sheep dung
小驼嗡蜉螂 <i>Onthophagus gibbulus</i>	3a	0a	0a	16a	4ab	1b	9a	14a	10a
黑缘嗡蜉螂 <i>O. marginalis nigrimargo</i>	62a	36ab	15b	2a	6a	2a	0a	3a	0a
双顶嗡蜉螂 <i>O. bivertex</i>	20a	5a	0a	0	0	0	0a	1a	0a
游荡蜉金龟 <i>Aphodius erraticus</i>	6b	93a	46ab	1b	34a	14ab	0	0	0
马粪蜉金龟 <i>A. subterraneus</i>	4a	2a	1a	0	0	0	0	0	0
乱蜉金龟 <i>A. immundus</i>	0b	2ab	8a	9a	3a	1a	0	0	0
泥蜉金龟 <i>A. sordescens</i>	0	0	0	9a	1a	2a	0	0	0
符号蜉金龟 <i>A. comma</i>	11 899a	407b	201b	3a	0a	3a	0	0	0
甫拉蜉金龟 <i>A. praeustus</i>	0	0	0	0	0	0	33a	16b	9b
毛蜉金龟 <i>A. scrofa</i>	10b	44a	28ab	0	0	0	0	0	0

表中数据为多度 (N); 同行数据后标有不同字母表示同一采样季节内不同粪诱饵之间差异显著 ($n=5, P<0.05$)。
Data in the table are the abundance of dung beetles, and followed by the different letters in the same row indicate significant difference among different baits in the same sampling season ($n=5, P<0.05$).

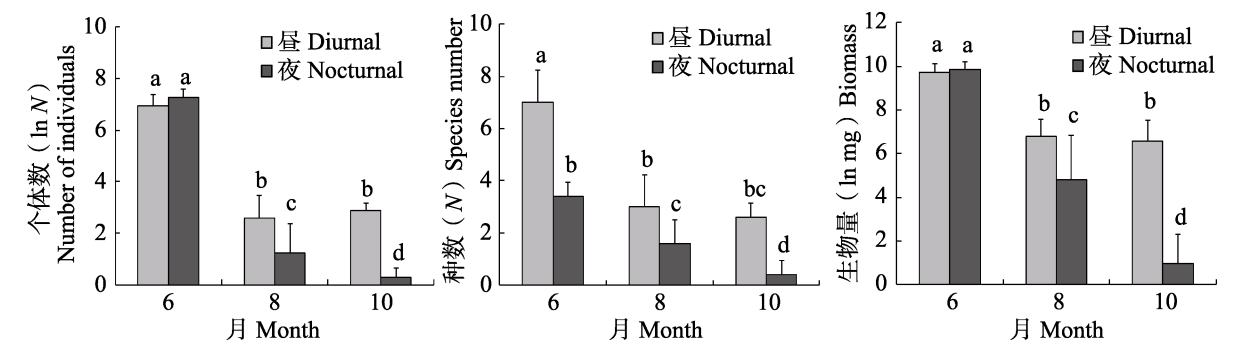


图 2 粪食性金龟群落日活动节律的季节变化
Fig. 2 Seasonal variation of the daily activity rhythm of the dung beetles

昼时段为 7:00-19:00, 夜时段为 19:00-次日 7:00。
Sampling period of diurnal is from 7:00 to 19:00; and sampling period of nocturnal is from 19:00 to 7:00 of next day.

了粪食性金龟。即群落水平,粪食性金龟的日活动节律表现为全天活动。

6月,昼时段捕获的粪食性金龟群落物种数显著高于夜时段($P<0.05$),两个时段捕获的粪食性金龟群落个体数和生物量之间无显著差异($P>0.05$)。8月和10月,昼时段捕获的粪食性金龟群落个体数、物种数和生物量均显著高于夜时段($P<0.05$)。

显然,粪食性金龟群落水平的昼夜活动节律特征存在明显的季节差别。春季,两个时段的群落个体数和生物量的捕获量均显示为全天活动,但物种数的捕获情况则显示多数物种倾向于表现为昼行性。夏季和秋季,3种群落指标(个体数、物种数和生物量)的统计结果均显示为倾向于表现为昼行性。

昼时段捕获的功能群IV(中型掘洞型)个体数显著高于夜时段,3个采样季节的结果基本一

致;并且3次采样中,功能群IV夜时段的捕获数均为零(表6),功能群IV属于典型的昼行性粪食性金龟。

功能群V(中型粪居型)和VI(小型粪居型)的昼夜活动节律有明显季节差异(表4)。功能群V,6月的捕获数较高,且两个时段(夜和昼时段)不显示昼夜活动差别;8月夜时段捕获数显著高于昼时段($P<0.05$),显示明显的夜行性特征;10月捕获数较低,仅昼时段捕获3头,较难判断其昼夜活动特征。

功能群VI,6月捕获数极高,与功能群V类似,也不显示明显的昼夜活动差异;8月捕获数较低,难判断其昼夜活动特征;10月则表现为昼时段捕获数显著高于夜时段($P<0.05$),即有昼行性倾向。

功能群I、II和III的捕获数较低(表6),不易判断其昼夜活动特征。

表6 粪食性金龟功能群的日活动节律
Table 6 The daily activity rhythm of the functional groups of the dung beetles

功能群 Functional groups	6月 June		8月 August		10月 October	
	昼时段	夜时段	昼时段	夜时段	昼时段	夜时段
	Diurnal period	Nocturnal period	Diurnal period	Nocturnal period	Diurnal period	Nocturnal period
I	0a	1a	0	0	0	0
II	0a	3a	0a	2a	0	0
III	1a	0a	0	0	0	0
IV	287a	0b	80a	0b	37a	0a
V	15a	11a	1b	24a	3a	0a
VI	5 256a	7 333a	6a	0a	54a	4b

昼时段为 7:00-19:00,夜时段为 19:00-次日 7:00。表中数据为功能群多度(N);同行数据后标有不同字母表示同一采样季节内不同时间段之间差异显著($n=5$, $P<0.05$)。表7同。

Sampling period of diurnal is from 7:00 to 19:00; and sampling period of nocturnal is from 19:00 to 7:00 of next day. Data in the table are the functional groups abundance of dung beetles and followed by the different letters in the same row indicate significant difference among different sampling periods in the same sampling season ($n=5$, $P<0.05$). The same as Fig.7.

10种捕获数较高的粪食性金龟中(表7),多数物种表现出典型的昼行性特征(如,黑缘嗡蜣螂 *O. marginalis nigrimargo* (6月)和游荡蜣金龟(6月和8月)或倾向于表现为昼行性特征(如,毛蜣金龟(6月)和甫拉蜣金龟(10月));仅乱蜣金龟(6月)表现出典型的夜行性特征。

群落的优势种符号蜣金龟在其发生季节明显的表现为全天活动;捕获量较高的小驼嗡蜣螂 *Onthophagus gibbulus* 尽管昼夜两个时段的捕获个体数之间无显著差异,但明显地也体现昼行性倾向,并且3次采样中,夜时段的捕获量均为零;与小驼嗡蜣螂情况相反的是8月乱蜣金龟和泥蜣金龟 *A. sordescens*。

表 7 内蒙古典型草原不同粪食性金龟物种的日活动节律
Table 7 The daily activity rhythm of different dung beetles in a steppe of Inner Mongolia

种类 Species	6 月 June		8 月 August		10 月 October	
	昼时段 Diurnal period	夜时段 Nocturnal period	昼时段 Diurnal period	夜时段 Nocturnal period	昼时段 Diurnal period	夜时段 Nocturnal period
小驼嗡蜣螂 <i>Onthophagus gibbulus</i>	3a	0a	21a	0a	33a	0a
黑缘嗡蜣螂 <i>O. marginalis nigrimargo</i>	113a	0b	10a	0a	3a	0a
双顶嗡蜣螂 <i>O. bivertex</i>	25a	0a	0	0	1a	0a
游荡蜣金龟 <i>Aphodius erraticus</i>	145a	0b	49a	0b	0	0
马粪蜣金龟 <i>A. subterraneus</i>	7a	0a	0	0	0	0
乱蜣金龟 <i>A. immundus</i>	0b	10a	1a	12a	0	0
泥蜣金龟 <i>A. sordescens</i>	0	0	0a	12a	0	0
符号蜣金龟 <i>A. comma</i>	5 194a	7 313a	6a	0a	0	0
甫拉蜣金龟 <i>A. praeustus</i>	0	0	0	0	54a	4b
毛蜣金龟 <i>A. scrofa</i>	62a	20b	0	0	0	0

3 讨论和结论

3.1 内蒙古典型草原粪食性金龟的取食偏好特征

自然环境中(尤其在干旱半干旱草原地区),哺乳动物粪块极易干燥,可以造成粪食性金龟可利用粪块资源的时间性短缺(Matin-Piera and Lobo, 1996; 刘新民, 2011; Salomão *et al.*, 2017)。在长期的适应进化中,粪食性金龟形成了多食性特征(Wurmitzer *et al.*, 2017),如,粪食性、腐食性和尸食性(Matin-Piera and Lobo, 1996),有些种类甚至还有捕食性特征;即使以哺乳动物粪块为食的种类,也较少有物种专一性的以某种哺乳动物粪块为食(Matin-Piera and Lobo, 1996)。多食性是粪食性金龟应对粪块资源时间性短缺的有效机制。本文的研究结果清楚的表明,无论群落水平、功能群水平、还是物种水平,内蒙古草原的粪食性金龟均表现出明显的多食性特征。

但有研究指出(Matin-Piera and Lobo, 1996; Salomão *et al.*, 2017),在特定地区,粪食性金龟群落的种类组成与该地区哺乳动物的组成和演化历史,以及气候和环境特征关系十分密切,

不同粪食性金龟对不同哺乳动物的粪便具有明显的选择性。如,热带森林中的粪食性金龟多偏好取食杂食动物(如人)粪块或哺乳动物尸体,草地环境中的粪食性金龟则偏好取食食草动物粪块(Matin-Piera and Lobo, 1996; Dormont *et al.*, 2004; Bogoni and Hernández, 2014)。法国中南部,粪食性金龟在牛粪和马粪之间,偏好取食牛粪(Dormont *et al.*, 2004);而在羊、牛、马和鹿 4 种食草动物粪块之间,偏好取食羊粪(Dormont *et al.*, 2007)。本文中,粪食性金龟群落水平,显示对马粪的取食偏好;不同功能群显示不同偏好特征,中型掘洞型功能群(主要包括小驼嗡蜣螂、黑缘嗡蜣螂和游荡蜣金龟)偏好牛粪,而中型和小型粪居型功能群(主要由蜣金龟构成)偏好马粪。这种偏好特征与粪食性金龟物种水平的采样和统计结果基本一致。

造成以上结果的原因可能与不同地区食草动物粪块的理化性质(如,粪块大小、形状,粪块含水量、未消化植物纤维含量)以及环境特征(如,气温和降水)的差别有关。内蒙古典型草原地区,在生长季干旱和高温并存的情况下,鲜马粪块体积较大、含水量适中、有较多未消化植物纤维和易干燥等特征,为粪居型蜣金龟提供了适宜的、短时的取食场所。牛粪含水量高、失水

慢和不易破碎等特征,则成为大多数掘洞型粪食性金龟较长时的栖息小生境。特别是春季排出的牛粪,会较牢固地覆盖在草地上,其中水分的下渗导致粪斑下的土壤湿度增加,为粪食性金龟的取食和活动提供了适宜环境,尤其对掘洞型粪食性金龟的活动、产卵以及孵化幼虫的取食和活动极为有利。但鲜牛粪内部半固体状的环境特征对大部分金龟子、尤其是粪居型蜣金龟的活动不利,因而鲜牛粪中粪食性金龟的种类和数量均相对较少。鲜羊粪在一年的大部分时间里为含水量相对较低、硬度较大的分离的小球形,粪食性金龟较难在其中取食或活动,仅在羊取食青草的夏季,羊粪球较大、含水量较高、相互粘着成较大的粪块时,对粪食性金龟有较高利用价值,这种状态的羊粪对滚粪球型金龟子制作粪球极其有利。

研究表明,在环境变化(如草地变为灌丛)和自然环境受扰动(如火灾)的情况下,体型较大的粪食性金龟和体型较小的粪食性金龟相比,更容易受到影响;在对生境和粪资源的选择竞争中,体型较小的粪食性金龟更具优势,它们能够利用更大范围的微生境和食物资源。这种不同种类粪食性金龟取食偏好的分化也有利于减少粪食性金龟物种之间对粪块资源的竞争。

3.2 昼夜活动节律特征

作为粪食性金龟的食物资源,放牧牲畜粪块具有斑块性和短命的特征,因而同时出现的粪食性金龟物种之间可能存在激烈的食物竞争,并对粪食性金龟群落结构的形成产生明显影响(Hanski and Cmbefort, 1991)。采取不同日活动节律是食性相似的粪食性金龟之间减小物种间竞争的有效机制(Feer and Pincebourde, 2005; Hernandez, 2007)。对粪食性金龟日活动节律的研究工作多数是针对热带地区分布的粪食性金龟种类进行的,有研究(Landin, 1968; Iannuzzi, 2016)表明,粪食性金龟的觅食活动主要受环境温度、湿度和光照影响,热带地区的多数粪食性金龟选择在白天和晨昏时段觅食和活动(即昼行性和晨昏性种类),夜行性种类相对较少,另有

少数种类全天活动;粪食性金龟的体型和体色与日活动节律有显著的相关关系(Hernández, 2002; Feer and Pincebourne, 2005),夜行性种类多数体色较深,昼行性种类体色较为丰富,其中的中等和大型种类体色较为明快。这种特征显然与热带地区特殊的森林生境以及气温和湿度相对较高有关(Feer and Pincebourne, 2005; Scholtz *et al.*, 2009)。

本文中,内蒙古典型草原的粪食性金龟的日活动节律总体体现昼行性特征,这应该与典型草原地区较大的昼夜温差有关,并以昼夜温差较大的10月的采样结果最为突出。典型草原地区粪食性金龟的日活动节律特征与体型和对粪块的利用形式(掘洞型或粪居型)有关,显然,相对大体型的掘洞型粪食性金龟(即功能群IV,主要包括小驼嗡蜣螂、黑缘嗡蜣螂和游荡蜣金龟等)体现典型的昼行性特征;相对小体型的粪居型粪食性金龟则在一定季节会体现夜行性或全天活动特征。

3.3 结论

放牧生态系统中,牲畜粪块是粪食性金龟的主要食物资源,具有斑块状分布和快速失水而降低可利用性的特征,与之相适应,粪食性金龟在进化中形成了多食性特征,且粪食性金龟物种之间以对同类食物资源的取食偏好和日活动节律特征的分化避免之间的相互竞争。

内蒙古典型草原粪食性金龟显示对3种放牧牲畜(牛、马和羊)粪块的多食性特征,但不同功能群或不同物种显示不同取食偏好以及不同的日活动节律特征。总体上,中型掘洞型粪食性金龟(如,小驼嗡蜣螂、黑缘嗡蜣螂和游荡蜣金龟)显示对牛粪的取食偏好、以及昼行性行为特征;中型和小型粪居型粪食性金龟(如,马粪蜣金龟 *A. subterraneus*、泥蜣金龟和符号蜣金龟等)则偏好取食马粪,小型粪居型粪食性金龟(如,符号蜣金龟)有全天活动的行为特征。

可以认为,在内蒙古典型草原粪食性金龟取食偏好和日活动节律的形成和进化中,体型、对粪块的利用特征是主要内因,牲畜粪块的外形

和理化性质、以及季节更替中的气温变化是重要外因。

参考文献 (References)

- Bai M, Yang XK, 2008. Nesting behavior and adaptive evolution of dung beetle. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(3): 499–505. [白明, 杨星科, 2008. 粪食性金龟的行为及其适应演化. 昆虫知识, 45(3): 499–505.]
- Bogoni JA, Hernández MIM, 2014. Attractiveness of native mammal's feces of different trophic guilds to dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *J. Insect Sci.*, 14(299): 1–7.
- Bourg A, Escobar F, Macgregor-Fors I, Moreno CE, 2016. Got dung? Resource selection by dung beetles in Neotropical forest fragments and cattle pastures. *Neotrop. Entomol.*, 45(5): 490–498.
- Davis AJ, Holloway JD, Huijbregts H, 2001. Dung beetles as indicators of changes in forests of northern Borneo. *J. Appl. Ecol.*, 38(3): 593–616.
- Dormont L, Epinat G, Lumaret JP, 2004. Trophic preferences mediated by olfactory cues in dung beetles colonizing cattle and horse dung. *Environ. Entomol.*, 33(2): 370–377.
- Dormont L, Rapior S, McKey DB, 2007. Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. *Chemoecology*, 17(1): 23–30.
- Edwards PB, Aschenborn HH, 1987. Patterns of nesting and dung burial in *Onitis* dung beetles: implications for pasture productivity and fly control. *J. Appl. Ecol.*, 24(3): 837–851.
- Estrada A, Halffter G, Coates-Estrada R, Meritt DA Jr, 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.*, 9(1): 45–54.
- Feer F, Pincebourne S, 2005. Diel flight activity and ecological segregation within an assemblage of tropical forest dung and carrion beetles. *J. Trop. Ecol.*, 21(1): 21–30.
- Fincher GT, 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 16: 316–333.
- Finn JA, Giller PS, 2002. Experimental investigations of colonisation by north temperate dung beetles of different types of domestic herbivore dung. *Appl. Soil. Ecol.*, 20(1): 1–13.
- Halffter G, 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.*, 82: 195–238.
- Halffter G, Halffter V, 2009. Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat seeds, fruits or vegetable detritus. *Bol. Sea*, 45: 1–22.
- Halffter G, Matthews EG, 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.*, 12: 141–312.
- Hanski I, Cambefort Y, 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton: Princeton University Press. 5–35.
- Hernández MIM, 2002. The night and day of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. *Rev. Brasil. Entomol.*, 46(4): 597–600.
- Hernández MIM, 2007. Besouros Escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) da Caatinga Paraibana, Brasil. *Oecol. Brasil.*, 11(3): 356–364.
- Horgan FG, 2001. Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabacidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. *Eur. J. Soil. Biol.*, 37(2): 103–111.
- Iannuzzi L, Salomão RP, Costa FC, Liberal CN, 2016. Environmental patterns and daily activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in the Atlantic rainforest of Brazil. *Entomotropica*, 31(23): 196–207.
- Landin BO, 1968. The diel flight activity of dung-beetles (Coleoptera Scarabaeidae). A study of the influence of environmental factors, with particular reference to the light. *Opuscula Entomologica*, 32(Suppl.): 1–172.
- Larsen HL, Lopera A, Forsyth A, 2006. Extreme trophic and habitat specialization by Peruvian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopt. Bull.*, 60(4): 315–324.
- Larsen TH, Lopera A, Forsyth A, Genier F, 2009. From coprophagy to predation: a dung beetle that kills millipedes. *Biol. Lett.*, 5(2): 152–155.
- Liu XM, 2011. Assemblage characteristics of dung beetles in livestock dung in Inner Mongolian typical steppe. *Chinese Journal of Ecology*, 30(1): 24–29. [刘新民, 2011. 内蒙古典型草原家畜粪中的粪金龟子群落特征. 生态学杂志, 30(1): 24–29.]
- Lopes J, Korasaki V, Catelli LL, Marçal VVM, Nunes MPBP, 2011. A comparison of dung beetle assemblage structure (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) between an Atlantic forest fragment and adjacent abandoned pasture in Paraná, Brazil. *Zoologia*, 28(1): 72–79.
- Martin-Piera F, Lobo JM, 1996. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Misc. Zool.*, 19(1): 13–31.
- Nichols E, Spector S, Louzada, Larsen JT, Amézquita S, Favila ME, 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol. Conser.*, 141(6): 1461–1474.
- Philips TK, 2011. The evolutionary history and diversification of dung beetles // Simmons LW, Ridsdill-Smith TJ (eds.). *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. Chichester: Blackwell Publishing. 21–46.
- Salomão RP, Maia ACD, Bezerra BM, Iannuzzi L, 2017. Attractiveness of different food resources to dung beetles (Coleoptera Scarabaeidae) of a dry tropical area. *Neotrop. Entomol.*, 47(1): 1–10.
- Scholtz CH, Davis ALV, Kryger U, 2009. *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles*. Sofia: Pensoft Publishers. 147–152.
- Wurmitzer C, Blüthgen N, Krell FT, Maldonado B, Ocampo F, Müller JK, Schmitt T, 2017. Attraction of dung beetles to herbivore dung and synthetic compounds in a comparative field study. *Chemoecology*, 27(2): 75–84.