新疆三种拟步甲成虫的昼夜活动和产卵节律*

胥 鑫** 王炅航** 韩明阳 孙雨萌
魏琳松 周 慧 张馨开 王 岩***
（石河子大学基础医学院，石河子 832061）

摘 要 **【目的】**本研究以新疆荒漠昆虫哈氏东鳖甲 *Anatolica hammarstromi*、洛氏脊漠甲 *Pterocoma loczyi* 以及卵形刺甲 *Platyscelis obovatus* 为对象，研究其成虫不同的昼夜活动以及产卵节律，获取 24 h 活动规律和产卵时刻数据，弥补这 3 种拟步甲在相关研究上不足的同时为其生物学特性等后续研究奠定基础。**【方法】** 在温度（30±0.5）℃，30%±6%的相对湿度，16 L∶8 D 光周期的环境条件下，每隔 1 h 记录拟步甲成虫的活动率和对应的产卵数量比率，以记录一个完整的昼夜，共记录 5 d，表征 3 种拟步甲昼夜活动以及产卵节律。**【结果】** 哈氏东鳖甲与洛氏脊漠甲成虫的活动及产卵行为均表现出明显的昼行偏好。哈氏东鳖甲白天活动占比为 81.88%，夜晚仅占 18.12%，昼夜活动差异极显著（$P < 0.000\ 1$），活动峰值出现在下午 13∶58；其产卵行为同样集中在白天（占比 92.08%），夜晚产卵比例仅为 7.92%，昼夜产卵差异显著（$P = 0.000\ 7$），产卵高峰出现在下午 14∶46。洛氏脊漠甲白天活动占比为 74.59%，夜晚为 25.41%，昼夜活动差异极显著（$P < 0.000\ 1$），活动高峰出现在下午 15∶50；其白天产卵占比达 83.68%，夜晚为 16.32%，昼夜产卵差异显著（$P = 0.011\ 5$），产卵高峰出现在下午 17∶33。与此相对，卵形刺甲成虫则具有夜行偏好。其白天活动占比为 43.27%，夜晚为 56.73%，昼夜活动差异极显著（$P < 0.000\ 1$），活动高峰出现在凌晨 3∶35；产卵行为亦以夜间为主，白天产卵占比 37.55%，夜晚达 62.45%，昼夜产卵差异显著（$P = 0.000\ 7$），产卵高峰出现在凌晨 00∶14。**【结论】** 3 种拟步甲产卵与活动均表现出显著的昼夜节律，且节律相同步。其中哈氏东鳖甲与洛氏脊漠甲的活动与产卵行为均集中在白天，属于日行性昆虫；而卵形刺甲的活动与产卵则集中在夜晚，属于夜行性昆虫。

关键词 荒漠拟步甲；产卵节律；活动节律；昼夜规律；相关性

The diurnal activity and oviposition rhythms of three darkling beetle species in Xinjiang

XU Xin** WANG Jiong-Hang** HAN Ming-Yang SUN Yu-Meng
WEI Lin-Song ZHOU Hui ZHANG Xin-Kai WANG Yan***
(College of Basic Medical Sciences of Shihezi University, Shihezi 832061, China)

Abstract **[Aim]** To clarify differences in the 24-hour activity profiles and timing of oviposition in three darkling beetle species, *Anatolica hammarstromi*, *Pterocoma loczyi*, and *Platyscelis obovatus*, from the Xinjiang, thereby providing information useful for timing the collection of adult specimens and eggs. **[Methods]** Under controlled environmental conditions of (30 ± 0.5) ℃, 30% ± 6% relative humidity, and a photoperiod of 16 L∶8 D, the number of active and ovipositing adults of each species were recorded hourly for an entire day over a 5 d period. **[Results]** Adult *A. hammarstromi* and *P. loczyi* were predominantly diurnal. 78.70% of *A. hammarstromi* were active during the day compared to 21.30% at night, with peak activity occurring at 13∶58. 90.92% of all eggs laid were laid during daylight hours with the peak of oviposition occurred at 14∶46. 69.12% of *P. loczyi* were active during the day and 30.88% at night, with peak activity observed at 15∶50.

*资助项目 Supported projects：新疆生产建设兵团科技创新人才项目（2023CB008-18）；国家自然科学基金项目（32060125，81560614）；新疆生产建设兵团科技计划项目（2023AB049-4）；大学生研究计划（SRP2025076，SRP2025104，SRP2025106，SRP2025113）
**共同第一作者 Co-first authors，E-mail：842950213@qq.com；2652052392@qq.com
***通讯作者 Corresponding author，E-mail：xueshengwangyan@126.com
收稿日期 Received：2025-06-06；接受日期 Accepted：2026-01-09

Approximately 75.41% of the eggs of this species were laid during the day with the peak of oviposition occurring at 17∶33. In contrast, just 43.27% of *P. obovatus* were active during the day compared to 56.73% at night, with peak activity occurring at 3∶35. Just 37.55% of the eggs of this species were laid during the day compared to 62.45% at night, with the peak of oviposition occurring at 00∶14. **[Conclusion]** All three species of darkling beetle had significantly different, closely synchronized, circadian rhythms in both oviposition and locomotor activity. *A. hammarstromi* and *P. loczyi* were both predominantly diurnal in both locomotor activity and oviposition, with 81.88% ($P < 0.000\ 1$) of *A. hammarstromi* and 74.59% of *P. loczyi* ($P < 0.000\ 1$) active during the day. 92.08% ($P = 0.000\ 7$) of the eggs of *A. hammarstromi* and 83.68% of the eggs of *P. loczyi* ($P = 0.011\ 5$) were laid during the day. In contrast, *P. obovatus* was mainly nocturnal, with 56.73% ($P < 0.000\ 1$) of adults active during the night and 62.45% ($P = 0.000\ 7$), of oviposition occurring at night.

Key words desert darkling beetle; spawning rhythms; activity pattern; circadian rhythm; correlation

鞘翅目 Coleoptera 拟步甲科 Tenebrionidae 昆虫，是世界沙漠动物群的重要组成成分（Ragionieri *et al.*, 2023），被称为“荒漠化指标”（任国栋等，1993）。在新疆维吾尔自治区的塔克拉玛干与古尔班通古特两大沙漠中，拟步甲物种丰富多样，是最为常见的荒漠昆虫类群之一（黄人鑫等，2005）。本文中所研究的哈氏东鳖甲 *Anatolica hammarstromi*、洛氏脊漠甲 *Pterocoma loczyi* 以及卵形刺甲 *Platyscelis obovatus* 分别隶属于鳖甲族 Tentyriini、漠甲族 Pimeliini 以及刺甲族 platyscelidini，这 3 种不同类群的拟步甲不仅在上述荒漠地区分布广泛（胡红英和黄人鑫，2013；白兴龙，2016），在柴达木盆地沙漠等其它地区也较为丰富，其中鳖甲族与漠甲族分别占到柴达木盆地沙漠中总属、总数的 21.6%、35.1%，尤其以东鳖甲属 *Anatolica* 和脊漠甲属 *Pterocoma* 为主（李亚林，2023）。关于这 3 种拟步甲的研究，主要集中在部分生物学特性以及抗冻蛋白研究等方面，例如，马纪等（2008）研究了洛氏脊漠甲抗冻蛋白基因的克隆、表达和功能检测；张晶晶等（2009）研究了卵形刺甲的生物学特性；张建英等（2011）研究了洛氏脊漠甲的生物学特性及形态特征。虽然此前已经存在关于这 3 种拟步甲的相关研究报道，这些报道在一定程度上对这 3 种拟步甲的形态特征、生活习性等方面进行了探讨，为后续研究奠定了一定的基础。然而就目前的研究现状而言，仍然缺乏有关这 3 种拟步甲昼夜活动节律以及产卵节律的详细研究。

拟步甲的活动规律具有显著的时间异质性，且成虫活动多受光照、温度和湿度等环境因子调控。对昼行性荒漠甲虫而言，其行为通常受到高温、低湿、水资源短缺等环境因素的影响（Cloudsley-Thompson，2001）；而夜行性的拟步甲往往面临着夜间捕食者的胁迫（Aaron and Jeanine，2018）。现有研究表明，拟步甲科昆虫普遍具有夜行或晨昏活动倾向（姜婷，2004），从而可以减少非生物胁迫因素的影响，但不同物种对温度、干旱、天敌以及光照的响应仍然存在显著差异（张建英，2005）。例如，同一季节出现在不同干旱环境下的拟步甲抗干旱能力明显不同（钟晓英等，2010）；多数夜间活动的土栖拟步甲依赖发达的防御腺进行化学防御，而日间活动物种则更多依赖行为避敌（刘春林，2010）等。

产卵是拟步甲生殖周期的核心环节，与活动节律密切相关，且受到产卵地点、产卵时间等因素的影响。不仅如此，卵的硬化时间关系到卵的孵化率与幼虫存活（王岩，2010）。荒漠甲虫多将卵产于土壤浅层，利用昼夜温差形成的冷凝水来保持水分（Edney，1971；Seely *et al.*，1983）。然而，产卵时间与成虫活动高峰关系的真正机制仍尚未明确。部分学者的研究指出，同步产卵与觅食活动可提升繁殖效率（唐艳龙等，2011；朱捷等，2014；武承旭等，2016）；还有研究表明不同昆虫之间多样化资源分配策略有助于它们的共存与繁殖（Pélisson *et al.*，2013）。因此，阐明产卵时间与成虫活动高峰之间的关系，对于深入探究荒漠拟步甲的繁殖策略有着至关重要的作用。

本团队先前建立了新疆荒漠半荒漠拟步甲的室内饲养体系，基于此，已经完成了小胸鳖甲 *Micordera punctipennis*（Wang *et al.*，2011）、光滑鳖甲 *Anatolica polita*（王岩等，2012）以及中华齿刺甲 *Oodescelis chinensis*（王岩，2013）等的生物学特性研究，但是由于荒漠与半荒漠地区拟步甲种类繁多且习性各异，使得针对该类群的各种研究仍显不足。因此，本研究研究哈氏东鳖甲、洛氏脊漠甲以及卵形刺甲的昼夜活动以及产卵节律，这不仅能够依据其昼夜节律等对其进行适时的野外采集，为其今后饲养和生物学特性以及后续抗冻蛋白的提取研究提供理论依据和技术支持，同时通过系统且深入地研究这 3 种拟步甲的昼夜活动以及产卵节律后，能够从行为生态学的角度，进一步揭示它们在生态系统中的角色和功能、填补这 3 种拟步甲在行为生态学研究上的不足，完善相关理论体系，为后续开展更广泛的昆虫生态研究提供有价值的参考依据。

1　材料与方法

1.1　成虫的采集

于 2024 年 4 月中旬在新疆维吾尔自治区西戈壁（85°93′ N，44°92′ E，564.7 m）采集新羽化的哈氏东鳖甲以及洛氏脊漠甲成虫；在石河子南山戈壁采集新羽化的卵形刺甲成虫（43°57′ N，85°33′ E，1 289 m）。

1.2　成虫的饲养及其昼夜活动的观察

参考 Wang 等（2011）、王岩等（2012）和王岩（2013）方法饲养 3 种拟步甲，在温度（30±0.5）℃，相对湿度 30%±6%，光周期 16 L：8 D 的恒温光照培养箱中（QZ-1000B-L，启绽，上海）培养。通过观察第 8 个腹板的后缘形态来区分成虫的雌雄（Wang *et al.*，2015）。在每个内壁光滑的塑料盆（直径 510 mm，深度 160 mm）中放入事先经 40 目筛子过滤且洗净晒干的细沙，细沙高度为塑料盆的 1/5 左右，随后放入成虫（哈氏东鳖甲 1 盆，共 45 只，雌雄比约为 1：1.6；卵形刺甲共 4 盆，每盆约 51 只，雌雄比约为 1：2；洛氏脊漠甲共 2 盆，每盆约 41 只，雌雄比约为 1：1.8），并饲喂成虫以麦麸 *Triticum aestivum* 和卷心菜 *Brassica oleracea*（Wang *et al.*，2011）。

为了研究拟步甲昼夜活动规律，在塑料盆中放置大块卷心菜叶，用作遮蔽物，为不活跃的拟步甲提供栖息场所。以北京时间为准，从 0：00 开始，每隔 1 h 记录裸露在细沙表面活动的成虫数量（活跃成虫是指暴露在卷心菜之外且在进行移动、触碰、爬行、交配或产卵等行为的成虫；不活跃成虫是指聚集并隐藏于遮蔽物，如卷心菜叶之下的成虫）与总数之比，即为活动率，以记录一个完整昼夜的活动节律，共记录 5 d。细沙表面活动的成虫数量，即该时刻下全部塑料盆中该种拟步甲的活动个体总数；成虫总数是在该时刻下一种拟步甲全部塑料盆中的总量之和。同理，拟步甲白天或夜晚的活动占比为白天或夜晚的活动量与全天总活动量之比。

1.3　卵的收集及产卵率的计算

拟步甲卵的收集方法参考本团队之前发表的文献（Wang *et al.*，2011；王岩等，2012）。以北京时间为准，从 0：00 开始，在每次活动量记录完毕后筛卵，即记录每种拟步甲每隔 1 h 的产卵数（在该时刻下一种拟步甲全部塑料盆中的产卵量之和），筛完卵后补充新料，以记录一个完整昼夜内的各时刻产卵数量，然后计算各时刻下所产卵数与当日总数的比值，即为该时刻的产卵比率，共记录 5 d。同理，拟步甲白天或夜晚的产卵占比为白天或夜晚的产卵量与全天总产卵量之比。

1.4　数据分析

实验数据使用 GraphPad Prism 7（https://www.graphpad.com/）处理。首先对数据进行 Shapiro-Wilk 正态性检验，并根据检验结果，分别采用 Brown-Forsythe 检验或 Kruskal-Wallis 检验评估方差齐性。基于数据前提，选用 *T*-test、Welch's *t*-test 或 Mann-Whitney test 分析昼夜活动及产卵量的差异，并通过 Cosinor 的 F 检验分析验证昼夜节律。采用 Tukey's HSD 和 Dunn's 检验

进行组间多重比较，最后通过 Spearman 相关分析检验活动量与产卵量的关联。

2 结果与分析

2.1 哈氏东鳖甲的活动节律与产卵节律

研究发现，哈氏东鳖甲白天的活动率高于夜晚，其中白天活动占比为 81.88%，夜晚活动占比为 18.12%，白天与夜晚之间的活动率差异显著（$P < 0.000\ 1$）。在早上 8：00 至下午 13：00 之间，其活动数量逐渐增高，下午 13:00 时到达峰值，此时该拟步甲 5 d 的平均活动率为 55.56%（图 1：A）。在此之后，活动率逐渐下降，晚上 20：00 至上午 8：00 之间，哈氏东鳖甲的活动率维持在 20%左右，虽然在凌晨 3：00 时哈氏东鳖甲的活动最少，但是在该时间段内的不同活动率之间并不具有差异性（$P > 0.05$）。经 Cosinor 余弦法分析哈氏东鳖甲 24 h 内的活动峰值时间（Acrophase），一共记录 5 d，5 d 的活动峰值时间如表 1 所示。哈氏东鳖甲在 5 d 中平均活动的峰值时间为 13.964 h，说明哈氏东鳖甲在大约 13：58 时活动最活跃。

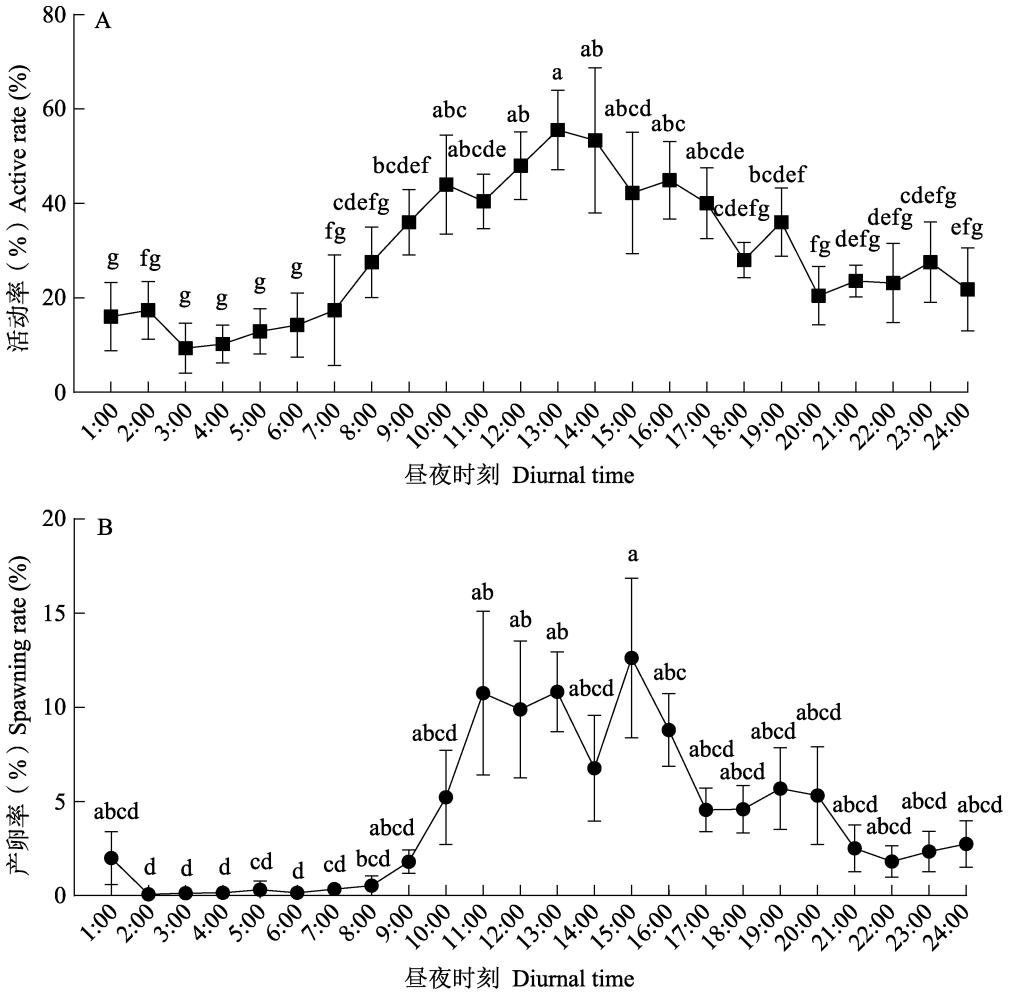


图 1 哈氏东鳖甲连续昼夜的活动（A）与产卵节律（B）以及对应的差异性分析

Fig. 1 Continuous daily activity rhythm (A) and spawning (B) of *Anatolica hammarstromi* and the analysis of their respective differences

图中数据均为平均值±标准误，不同小写字母表示显著差异（$P < 0.05$，活动率之间的差异性通过 Tukey's HSD 检验，产卵率之间的差异性通过 Dunn's 检验）。下图同。

Data in the figure are mean±SE, and different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$, Tukey's HSD test for activity rate, Dunn's test for spawning rate). The same below.

表 1　哈氏东鳖甲 24 h 内活动量与产卵数量的峰值时间

Table 1　The acrophase of activity and spawning of the *Anatolica hammarstromi* within 24 h

不同时期（d）Different time periods (d)	峰值时间（h）Acrophase (h)		R^2		P	
	活动 Activity	产卵 Spawning	活动 Activity	产卵 Spawning	活动 Activity	产卵 Spawning
1	13.135	15.598	0.671	0.366	< 0.000 1	< 0.010 0
2	13.088	15.129	0.481	0.692	< 0.010 0	< 0.000 1
3	15.160	14.192	0.688	0.649	< 0.000 1	< 0.000 1
4	14.395	14.288	0.778	0.730	< 0.000 1	< 0.000 1
5	14.043	14.609	0.865	0.735	< 0.000 1	< 0.000 1

活动量与产卵量的差异性通过 Cosinor 分析的 F 检验分析，若 $P < 0.05$，认为存在显著的节律性。下表同。

Cosinor analysis with F-test assessed rhythmicity in activity and oviposition; $P < 0.05$ indicates significant rhythmicity. The same below.

哈氏东鳖甲的产卵与其活动行为一样，均表现出显著的昼夜节律，且节律同步（图 1：B）。哈氏东鳖甲白天的产卵数高于夜晚，其中有 92.08%的卵产于白天，白天与夜晚之间的产卵差异显著（P=0.000 7）。产卵时间大部分集中在上午 11：00 至下午 16：00，在下午 15：00 时到达峰值，此时的平均产卵率为 12.62%。随后产卵率逐渐下降。在 21：00 至 9：00 之间，产卵率一直较为平稳，且在该时间段内的不同产卵率之间不具有差异性（$P > 0.05$）。Cosinor 余弦法分析哈氏东鳖甲 24 h 内产卵的峰值时间，同样记录 5 d，产卵峰值时间如表 1 所示。哈氏东鳖甲在 5 d 中平均产卵的峰值时间为 14.763 h，说明哈氏东鳖甲在大约 14：46 时产卵最为活跃。

哈氏东鳖甲产卵量与活动量呈显著正相关（$r_s = 0.737$，$P < 0.001\ 0$），当哈氏东鳖甲总活动数量增加或减少时，总产卵量也随之增加或降低。总结表明，哈氏东鳖甲的产卵行为在发生时间和强度上均与活动行为具有一致性。之后再分别对哈氏东鳖甲不同时间段内的活动与产卵量进行分析，发现在白天、夜晚两个单独时间段内，白天的活动量与产卵数目之间具有相关性（r_s=0.601，$P < 0.001\ 0$），相关程度为中度相关；夜晚的活动量与产卵数目之间也具有相关性（r_s=0.343，P=0.031 0），相关程度为弱相关。说明哈氏东鳖甲在任意一个时间段，当总活动量升高时，都伴随着产卵活动，尤其是在白天 11：00-16：00 之间，产卵行为最为活跃。

2.2　洛氏脊漠甲的活动节律与产卵节律

与哈氏东鳖甲的活动节律相同，洛氏脊漠甲白天的活动率同样高于夜晚。洛氏脊漠甲白天活动占比为 74.59%，夜晚活动占比为 25.41%，白天与夜晚之间的活动率差异显著（$P < 0.000\ 1$）。在日出之后，其活动率虽有所波动，但总体呈逐渐增高的趋势，在下午 17：00 时活动率到达最高峰，此时该拟步甲 5 d 的平均活动率为 62.96%（图 2：A）。在此之后逐渐减少，在凌晨 4：00 时到达最低点，此时的平均活动率为 30.37%。洛氏脊漠甲在晚上 21：00 至上午 9：00 之间的不同活动率并不具有差异性（$P > 0.05$）。通过 Cosinor 余弦法分析洛氏脊漠甲 24 h 内的活动峰值时间，一共记录 5 d，5 d 的活动峰值时间如表 2 所示。洛氏脊漠甲在 5 d 中平均的活动峰值时间为 15.835 h，说明洛氏脊漠甲在大约 15：50 时活动最为活跃。

洛氏脊漠甲的产卵与其活动行为一样，均表现出显著的昼夜节律，且节律同步（图 2：B）。洛氏脊漠甲白天的产卵数高于夜晚，其中有 83.68%的卵产于白天，白天与夜晚之间的产卵差异显著（P=0.011 5）。在下午 18：00 时产卵率到达最高峰，平均产卵率为 11.37%，之后产卵率逐渐降低。洛氏脊漠甲在晚上 24：00 至上午 10：00 之间的不同产卵率并不具有差异性（$P > 0.05$）。通过 Cosinor 余弦法分析洛氏脊漠甲 24 h

内的产卵峰值时间，一共记录 5 d，5 d 的产卵峰值时间如表 2 所示。洛氏脊漠甲在 5 d 中平均的产卵峰值时间为 17.557 h，说明洛氏脊漠甲在大约 17：33 时产卵最为活跃。

表 2　洛氏脊漠甲 24 h 内活动量与产卵数量的峰值时间

Table 2　The acrophase of activity and spawning of the *Pterocoma loczyi* within 24 h

不同时期（d）Different time periods (d)	峰值时间（h）Acrophase (h)		R^2		P	
	活动 Activity	产卵 Spawning	活动 Activity	产卵 Spawning	活动 Activity	产卵 Spawning
1	14.437	18.140	0.582	0.727	< 0.000 1	< 0.000 1
2	15.215	16.466	0.396	0.647	< 0.010 0	< 0.000 1
3	16.875	17.327	0.747	0.653	< 0.000 1	< 0.000 1
4	16.891	18.327	0.571	0.743	< 0.001 0	< 0.000 1
5	15.756	17.527	0.846	0.681	< 0.000 1	< 0.000 1

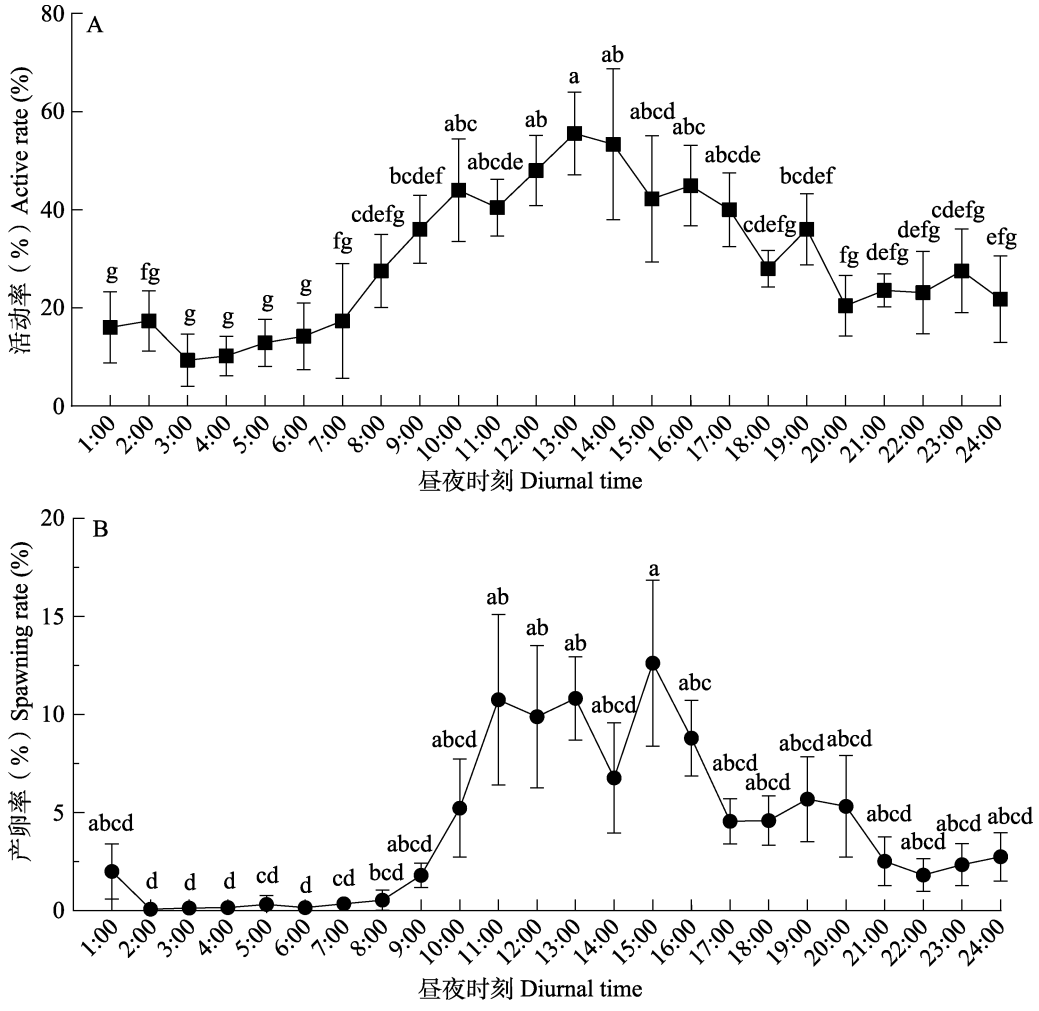


图 2　洛氏脊漠甲连续昼夜的活动（A）与产卵节律（B）以及对应的差异性分析

Fig. 2　Continuous daily activity rhythm (A) and spawning (B) of *Pterocoma loczyi* and the analysis of their respective differences

洛氏脊漠甲的产卵量与活动量呈中等程度的正相关（r_s = 0.630，P < 0.001 0），当洛氏脊漠甲有较高的总活动数量时，总产卵量将增加。总结表明，洛氏脊漠甲的产卵行为在发生时间和强度上均与活动行为具有一致性。之后分别对洛氏脊漠甲白天与黑夜两个时间段内的活动和产卵量单独进行分析发现，在白天它们的活动与产卵量之间具有相关性（r_s = 0.566，P < 0.001 0），相关程度为中度相关；在夜晚它们的活动与产卵量之间不具有相关性（r_s = 0.059，P=0.717 0）。说明在白天时间段内，当活动量升高时，产卵量也随之升高。洛氏脊漠甲在 17：00 时活动率最高，与 13：00 至 14：00 时间段的活动率之间有差异（图 2：A），但各自时间下的产卵量却没有明显的差异值（图 2：B），说明产卵行为主要集中在白天，而在 3：00 至 7：00 这个时间段中，觅食或者交配行为可能占据主导。

2.3　卵形刺甲的活动节律与产卵节律

与哈氏东鳖甲和洛氏脊漠甲的活动行为不同，卵形刺甲白天的活动率低于夜晚，其中卵形刺甲的白天活动占比为 43.27%，夜晚的活动占比为 56.73%，白天与夜晚之间的活动率差异显著（P < 0.000 1）。卵形刺甲活动高峰出现在凌晨 1：00，此时的平均活动率为 58.93%（图 3：A）。在此之后活动率逐渐减少，在下午 17：00 时到达最低，此时该拟步甲 5 d 的平均活动率为 6.15%。卵形刺甲在 10：00 至 21：00 之间的不同活动率并不具有差异性（P > 0.05）。通过 Cosinor 余弦法分析卵形刺甲 24 h 内的活动峰值时间，一共记录 5 d，5 d 的活动峰值时间如表 3 所示。卵形刺甲在 5 d 中平均的活动峰值时间为 3.589 h，说明卵形刺甲在大约 3：35 时活动最为活跃。

卵形刺甲的产卵与其活动行为一样，均表现出显著的昼夜节律，且节律同步（图 3：B）。卵形甲白天的产卵数低于夜晚，其中有 37.55%的卵产于白天，62.45%的卵产在夜晚，白天与夜晚之间的产卵差异显著（P=0.000 7）。产卵率同样在凌晨 1：00 时到达最高峰，此时的平均产卵率为 12.55%。通过 Cosinor 余弦法分析卵形刺甲 24 h 内的产卵峰值时间，一共记录 5 d，5 d 的产卵峰值时间如表 3 所示。卵形刺甲在 5 d 中平均的产卵峰值时间为 24.228 h，说明卵形刺甲在大约 00：14 时产卵最为活跃。

表 3　卵形刺甲 24 h 内活动量与产卵数量的峰值时间

Table 3　The acrophase of activity and spawning within 24 hours of the *Platyscelis obovatus*

不同时期（d）Different time periods (d)	峰值时间（h）Acrophase (h)		R^2		P	
	活动 Activity	产卵 Spawning	活动 Activity	产卵 Spawning	活动 Activity	产卵 Spawning
1	2.604	23.270	0.834	0.492	< 0.000 1	0.000 8
2	3.623	24.888	0.909	0.556	< 0.000 1	0.000 2
3	4.586	24.378	0.886	0.544	< 0.000 1	0.000 3
4	3.218	24.408	0.805	0.862	< 0.000 1	< 0.000 1
5	3.912	24.197	0.897	0.795	< 0.000 1	< 0.000 1

卵形刺甲的产卵量与活动量呈中等程度的正相关（r_s = 0.504，P < 0.001 0），当卵形刺甲总活动增多或减少时，总产卵量会随之增加或减少。总结表明，卵形刺甲的产卵行为在发生时间和强度上均与活动行为同样具有一致性。然而再分别对卵形刺甲白天和黑夜两个不同时间段内的活动与产卵量进行分析发现，白天内活动与产卵量之间的相关程度为弱相关（r_s=0.244，P=0.029 0）；而夜晚时间段内活动与产卵量之间不具有相关性（r_s= - 0.075，P=0.648 0）。

3　结论与讨论

本研究发现，哈氏东鳖甲的活动与产卵主要集中在白天：哈氏东鳖甲白天活动率为 81.88%，

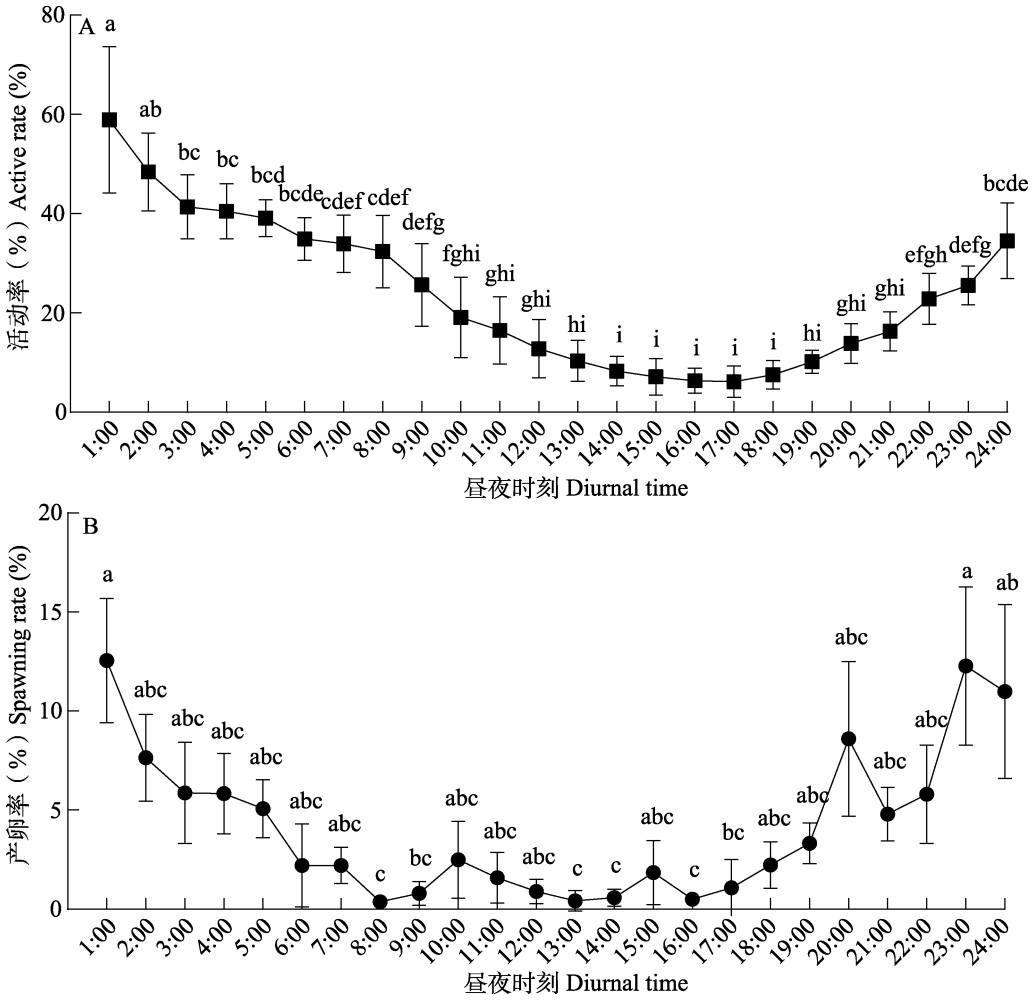


图 3　卵形刺甲连续昼夜的活动（A）与产卵节律（B）以及对应的差异性分析

Fig. 3　Continuous daily activity rhythm (A) and spawning (B) of *Platyscelis obovatus* and the analysis of their respective differences

夜晚活动率为 18.12%，白天的活动率高于夜晚，且有 92.08%的卵产于白天。通过 Cosinor 余弦法分析哈氏东鳖甲活动以及产卵高峰期分布集中在 13：58 和 14：56，这与之前所研究的谢氏宽漠王 *Mantichorula semenowi* 以及尖尾东鳖甲 *Anatolica mucronata* 的活动高峰期相似，后两种集中在 10：00 至 17：00 之间（张大治等，2003）。洛氏脊漠甲的活动以及产卵同样为昼性模式，但洛氏脊漠甲在白天的活动率低于哈氏东鳖甲，为 74.59%，夜晚活动率为 25.41%。洛氏脊漠甲的活动与产卵高峰期分别集中在下午 15：50 以及 17：33，且有 82.24%的卵产于白天，其产卵高峰期与上述哈氏东鳖甲、谢氏宽漠王以及尖尾东鳖甲的产卵高峰并不相同。虽然这些拟步甲行为节律并不相同，但它们全都趋向于昼行性。甲虫的昼行性活动可能是因为：1、拟步甲是变温动物，其生理活动受温度影响显著。已有研究发现洛氏脊漠甲卵期较长（张建英等，2011），因此在白天产卵时，更高的环境温度可能促进卵的发育，使卵可能更快孵化，提高后代存活率；2、甲虫的行为活动具有时间节律性，某些专性捕食类甲虫可能选择白天的活动模式以优化捕食、交配以及产卵等能量的分配（Flowers *et al.*，2007）；3、拟步甲本身独特的结构。已有研究表明，具有蜡霜分泌的光滑鳖甲 *Anatolica polita* 也倾向于在白天午后时段活动产卵（王岩，2010；王岩等，2012），被覆蜡霜有助于帮助它们收集水分（Guadarrama-Cetina *et al.*，2014），从而避免半

荒漠地区极端环境的影响。

卵形刺甲多黄昏黎明出巢，日出后归巢（图 3：A），且产卵集中于凌晨与夜晚（图 3：B），这与昼行活动偏好的哈氏东鳖甲以及洛氏脊漠甲相反，也与夜行性的中华砚甲 *Cyphogenia chinensis*、弯齿琵甲 *Blaps femoralis* 的行为节律不同（张大治等，2003）。通过计算卵形刺甲的全天活动占比发现，其白天活动占比为 43.27%，夜晚活动占比为 56.73%，虽然白天与夜晚的活动占比仅相差约 13%，但是它们之间差异显著。通过 Cosinor 余弦法分析其活动和产卵高峰分别为 3：35 以及 00：12，因此卵形刺甲为夜行性昆虫。虽然卵形刺甲在日出后（7：00 至 8：00）的活动率为 33.17%，与白天（11：00-19：00）9.46%的活动率之间有差异性（图 3：A），但处于这两个时间段下的产卵率却没有差异（图 3：B），产卵率都处于较低的状态，说明白天并不是卵形刺甲发生产卵行为的主要时间段。在凌晨 1：00 以及夜晚 24：00 时，虽然卵形刺甲的活动量之间有差异（图 3：A），分别为 58.93%与 34.54%，但是处于各自活动量下的产卵量却没有差异（图 3：B），从而进一步验证了卵形刺甲为夜行性昆虫。与卵形刺甲相似，小胸鳖甲 *Microdera punctipennis* 在自然条件下也倾向于在黄昏夜晚时段活动（王岩，2010），且偏好将卵产在半荒漠生境中疏松的沙质里（Wang *et al.*，2011）。卵形刺甲和小胸鳖甲的产卵时间一般集中在夜里或黄昏，这种现象可能主要与避免高温胁迫有关。已有研究表明温度是影响昆虫生长、发育以及行为活动的关键环境因素（van Asch *et al.*，2013；史彩华等，2017；Bjørge *et al.*，2018）。例如，许齐爱等（2008）研究表明，黄粉虫 *Tenebrio molitor* 的发育起始温度为 8 ℃，在 26-32 ℃范围内生长最为适宜，35 ℃时生长速率最快，然而持续处于 35 ℃条件下容易导致黄粉虫患病。一旦温度超过 35 ℃，其生长速率便急剧下降，至 38 ℃时则会导致死亡；张爱民等（2008）发现当环境温度高于 30 ℃时，灰飞虱 *Laodelphgax striatellus* 成虫寿命缩短并且不再产卵；当丽蚜小蜂 *Encarsia formosa* 在 26-32 ℃之间时，产卵量随着温度的升高而降低（朱楠等，2011）；van Dis 等（2024）发现温度对冬蛾 *Operophtera brumata* 卵发育时间的影响是光周期的 8 倍。目前，我们对本研究中实验室饲养的 3 种拟步甲的行为节律已有初步认识，但温度变化如何影响其活动与产卵节律，尚不明确。因此，系统探究温度与行为节律间的关系，是本研究未来的核心目标。

对 3 种拟步甲昼夜的活动量与产卵数目进行相关性分析，结果发现昼行性的哈氏东鳖甲在全天、白天以及夜晚的活动量与产卵数目之间都具有正相关性：其中全天的相关程度为强相关；白天的相关程度为中度相关；夜晚的相关程度为弱相关。说明不管在哪一个时间段，当哈氏东鳖甲总活动数量增加或减少时，总产卵量也随之增加或降低。然而，对于昼行性的洛氏脊漠甲和夜行性的卵形刺甲，洛氏脊漠甲只有在全天和白天的活动量与产卵数目之间具有正相关性，其相关程度均为中度相关；卵形刺甲也只有在全天和白天的活动量与产卵数目之间具有正相关性，相关程度分别为中度相关和弱相关。该结果显示，对于不同的拟步甲，全天活动总量与产卵数量之间均呈现最高的显著正相关，而仅基于白天或仅基于夜间的活动量则与产卵量的相关性较低或不具有相关性。具体而言，在昼行性的哈氏东鳖甲与洛氏脊漠甲中，虽然产卵、交配与觅食等行为在白天与夜间均有发生，但产卵行为更多集中在白天；而在夜行性的卵形刺甲中，产卵、交配与觅食等行为虽亦分布于昼夜两个时段，但产卵高峰主要出现在夜间。这表明，单纯依赖白天或夜间的活动均不足以有效预测产卵行为；相反，全天活动积累到一定水平，才是繁殖发生的重要条件。因此，全天活动量与产卵量之间表现出最强的正相关关系。

在生态研究领域中，昆虫的行为研究对于深入理解物种在特定环境下的生存与繁衍机制具有至关重要的意义。其中，拟步甲作为一种分布广泛且在生态系统中扮演重要角色的昆虫，深入探究其活动频率与其日产卵行为之间的内在关系，有助于我们更为清晰地了解环境胁迫下该物

种的生存机制。随着科学技术的不断发展，对于拟步甲适应极端环境的策略研究也将会越来越深入，有望揭示更多关于该物种在极端环境下生存奥秘的细节，为进一步理解生物多样性以及物种在复杂环境中的适应性进化提供重要的理论依据。

参考文献 (References)

Aaron B, Jeanine EM, 2018. Seasonal preference of darkling beetles (Tenebrionidae) for shrub vegetation due to high temperatures, not predation or food availability. *Journal of Arid Environments*, 156: 34–40.

Bjørge JD, Overgaard J, Malte H, Gianotten N, Heckmann LH, 2018. Role of temperature on growth and metabolic rate in the tenebrionid beetles *Alphitobius diaperinus* and *Tenebrio molitor*. *Journal of Insect Physiology*, 107: 89–96.

Bai XL, 2016. Taxonomy and biogeography of tribe platyscelidini from China (Coleoptera: Tenebrionidae). Master dissertation. Baoding: Hebei University. [白兴龙, 2016. 中国刺甲族分类与生物地理学(鞘翅目: 拟步甲科). 硕士学位论文. 保定: 河北大学.]

Cloudsley-Thompson JL, 2001. Thermal and water relations of desert beetles. *Naturwissenschaften*, 88(11): 447–460.

Edney EB, 1971. Some aspects of water balance in tenebrionid beetles and a thysanuran from the Namib Desert of Southern Africa. *Physiological Zoology*, 44(2): 61–76.

Flowers RW, Salom SM, Kok LT, Mullins DE, 2007. Behavior and daily activity patterns of specialist and generalist predators of the hemlock woolly adelgid, *Adelges tsugae*. *Journal of Insect Science*, 7: 44.

Guadarrama-Cetina J, Mongruel A, Medici MG, Baquero E, Parker AR, Milimouk-Melnytchuk I, González-Viñas W, Beysens D, 2014. Dew condensation on desert beetle skin. *The European Physical Journal E*, 37(11): 109–114.

Huang RX, Hu HY, Wu W, Fan ZT, Suo FY, 2005. Formation and evolution of desert insects in Xinjiang and its adjacent regions. *Arid Land Geography*, 28(1): 38–44. [黄人鑫, 胡红英, 吴卫, 范兆田, 索菲娅, 2005. 新疆及其毗邻地区荒漠昆虫区系的形成与演变. 干旱区地理, 28(1): 38–44.]

Hu HY, Huang RX, 2013. Colored Pictorial Handbook of Insects in Xinjiang. Urumqi: Xinjiang University Press. 113, 119. [胡红英, 黄人鑫, 2013. 新疆昆虫原色图鉴. 乌鲁木齐: 新疆大学出版社. 113, 119.]

Jiang T, 2004. The preliminary study on the fauna and geographic distribution of the Tenebrionidae in Xinjiang. Master dissertation. Urumqi: Xinjiang University. [姜婷, 2004. 新疆拟步甲科昆虫区系及地理分布的初步研究. 硕士学位论文. 乌鲁木齐: 新疆大学.]

Liu CL, 2010. Comparative morphology and phylogenetic analysis of Chinese soil darkling beetles based on the characteristics of defensive glands. Doctor dissertation. Baoding: Hebei University. [刘春林, 2010. 中国土栖拟步甲防御腺形态分类与进化分析. 博士学位论文. 保定: 河北大学.]

Li YL, 2023. Diversity patterns and adaptation characteristics of Tenebrionidae in desert areas of China. Doctor dissertation. Baoding: Hebei University. [李亚林, 2023. 中国沙漠地区拟步甲物种多样性格局与适应特性. 博士学位论文. 保定: 河北大学.]

Ma J, Wang Y, Liu ZY, Zhang FC, 2008. Cloning and activity analysis of insect antifreeze protein gene from *Pterocoma loczyi* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(5): 480–485. [马纪, 王芸, 刘忠渊, 张富春, 2008. 洛氏脊漠甲抗冻蛋白基因的克隆、表达和功能检测. 昆虫学报, 51(5): 480–485.]

Pélisson PF, Bel-Venner MC, Giron D, Menu F, Venner S, 2013. From income to capital breeding: When diversified strategies sustain species coexistence. *PLoS ONE*, 8(9): e76086.

Ren GD, Yu YZ, Ma F, 1993. Desert environment and adaptation of darkling beetles. *Journal of Ningxia Agricultural College*, 14(S1): 85–92. [任国栋, 于有志, 马峰, 1993. 荒漠环境与拟步甲适应. 宁夏农学院学报, 14(S1): 85–92.]

Ragionieri L, Zúñiga-Reinoso Á, Bläser M, Predel R, 2023. Phylogenomics of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Atacama Desert. *PeerJ*, 11: e14848.

Shi CH, Hu JR, Zhang YJ, 2017. Effects of heat stress on insect reproduction-physiology and outlook in agricultural insect pests control. *China Plant Protection*, 37(3): 24–32. [史彩华, 胡静荣, 张友军, 2017. 高温对昆虫生殖生理的影响及其在农业害虫防治中的展望. 中国植保导刊, 37(3): 24–32.]

Seely MK, Lewis CJ, O'Brien KA, Suttle AE, 1983. Fog response of tenebrionid beetles in the Namib Desert. *Journal of Arid Environments*, 6(2): 135–143.

Tang YL, Jiang J, Yang ZQ, Wang XY, Lv J, Suo M, 2011. Activity rhythm of *Massicus raddei* adult (Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Environmental Entomology*, 33(1): 17–23. [唐艳龙, 姜静, 杨忠岐, 王小艺, 吕军, 索默, 2011. 栗山天牛成虫的活动节律. 环境昆虫学报, 33(1): 17–23.]

van Asch M, Salis L, Holleman LJM, van Lith B, Visser ME, 2013. Evolutionary response of the egg hatching date of a herbivorous insect under climate change. *Nature Climate Change*, 3(3): 244–248.

van Dis NE, Salis L, Visser ME, 2024. Temperature has an overriding role compared to photoperiod in regulating the seasonal timing of winter moth egg hatching. *Oecologia*, 204(4): 743–750.

Wang Y, 2010. Rearing and biology of the desert beetles *Microdera punctipennis dzungarica* and *Anatolica polita borealis*. Master dissertation. Urumqi: Xinjiang University. [王岩, 2010. 准噶尔小胸鳖甲和光滑鳖甲的生物学特性及其人工饲养体系的研究. 硕士学位论文. 乌鲁木齐: 新疆大学.]

Wang Y, Liu X, Zhao J, Rexili K, Ma J, 2011. The rearing and biology of the desert beetle, *Microdera punctipennis*, under laboratory conditions. *Journal of Insect Science*, 11: 39.

Wang Y, Rexili·Kelaimu, Zhang FC, Ma J, 2012. A method for rearing the desert beetle *Anatolica polita* (Coleoptera: Tenebrionidae: Tentyriini). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(3): 802–807. [王岩, 热西力·克来木, 张富春, 马纪, 2012. 荒漠昆虫光滑鳖甲(鞘翅目: 拟步甲科: 鳖甲族)的人工饲养方法. 应用昆虫学报, 49(3): 802–807.]

Wang Y, 2013. Biology of the desert beetle *Oodescelis chinensis* and functions of its antifreeze proteins. Doctor dissertation. Urumqi: Xinjiang University. [王岩, 2013. 中华齿刺甲的生物学特性及其抗冻蛋白的功能研究. 博士学位论文. 乌鲁木齐: 新疆大学.]

Wang Y, Ma J, Mao XF, 2015. Development of a nondestructive method for sexing live adult *Sternoplax souvorowiana* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Insect Science*, 15(1): 52–58.

Wu CX, Yang MF, Yao MM, Zeng ZH, 2016. Diurnal activity rhythm and time budgets of adult behavior of *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) after paired. *Journal of Plant Protection*, 43(6): 979–985. [武承旭, 杨茂发, 姚苗苗, 曾昭华, 2016. 斜纹夜蛾雌雄配对后成虫活动行为节律及时间分配. 植物保护学报, 43(6): 979–985.]

Xu QA, Peng WL, Li XX, Ren SX, Qiu BL, 2008. Research advances on the economic insect of mealworm and superworm. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 14(21): 158–160. [许齐爱, 彭伟录, 李小玺, 任顺祥, 邱宝利, 2008. 经济昆虫黄粉虫与大麦虫研究进展. 安徽农学通报, 14(21): 158–160.]

Zhang DZ, Zhang FJ, Yu YZ, 2003. Preliminary study on the behavior of six species of *Tenebrionidae*. *Journal of Ningxia University* (*Natural Science Edition*), 24(1): 94–96. [张大治, 张峰举, 于有志, 2003. 六种拟步甲行为初探. 宁夏大学学报(自然科学版), 24(1): 94–96.]

Zhang JY, 2005. Studies on biological characters for twelve species of *Tenebrionidae* (Coleoptera). Master dissertation. Yinchuan: Ningxia University. [张建英, 2005. 12 种拟步甲科昆虫生物学特性研究(鞘翅目). 硕士学位论文. 银川: 宁夏大学.]

Zhang AM, Liu XD, Zhai BP, Gu XY, 2008. Influences of temperature on biological characteristics of the small brown planthopper *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Hemiptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(6): 640–645. [张爱民, 刘向东, 翟保平, 顾晓莹, 2008. 温度对灰飞虱生物学特性的影响. 昆虫学报, 51(6): 640–645.]

Zhang JY, 2005. Studies on biological characters for twelve species of *Tenebrionidae* (Coleoptera). Master dissertation. Yinchuan: Ningxia University. [张建英, 2005. 12 种拟步甲科昆虫生物学特性研究(鞘翅目). 硕士学位论文. 银川: 宁夏大学.]

Zhang JJ, Du YJ, Hu HY, 2009. The biological characters and artificial rearing of *Platyscelis obvatus*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(4): 636–640, 663. [张晶晶, 都晔军, 胡红英, 2009. 卵形刺甲的生物学和人工饲养. 昆虫知识, 46(4): 636–640, 663.]

Zhang JY, Yu YZ, Jia L, Yang GJ, 2011. The indoor biological characteristics of *Pterocoma reitteri* and *Pterocoma loczyi*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(3): 639–645. [张建英, 于有志, 贾龙, 杨贵军, 2011. 二种脊漠甲的室内生物学特性观察. 应用昆虫学报, 48(3): 639–645.]

Zhu J, Ma L, Chen Q, Xia XJ, Chen XY, Zhang YX, Huang GH, 2014. Diurnal rhythm of adult behavior of aquatic leaf beetle *Donacia provostii* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Acta Entomologica Sinica*, 57(10): 1227–1237. [朱捷, 马力, 陈琪, 夏西聚, 陈旭阳, 张云宣, 黄国华, 2014. 莲藕食根金花虫成虫活动行为的日节律. 昆虫学报, 57(10): 1227–1237.]

Zhu N, Wang YB, Zhang HQ, Zheng L, Liu S, Wei GS, 2011. The effect of photoperiod and temperature on the growth and development of *Encarsia formosa*. *Acta Phytophylacica Sinica*, 38(4): 381–382. [朱楠, 王玉波, 张海强, 郑礼, 刘顺, 魏国树, 2011. 光周期、温度对丽蚜小蜂生长发育的影响. 植物保护学报, 38(4): 381–382.]

Zhong XY, Lv ZZ, Qian Y, Liang HB, Song J, Zhang JG, 2010. Water-loss rate of insect Tenebrionidae in arid region. *Journal of Desert Research*, 30(4): 903–908. [钟晓英, 吕昭智, 钱翌, 梁宏斌, 宋菁, 张江国, 2010. 干旱区拟步甲水分散失速率的特征. 中国沙漠, 30(4): 903–908.]