

川西亚高山/高山森林土壤线虫多样性

谌 亚^{1,2} 杨万勤^{1,2} 吴福忠^{1,2} 杨 帆^{1,2} 蓝丽英^{1,2} 刘育伟^{1,2} 郭彩虹^{1,2} 谭 波^{1,2*}

(¹四川农业大学生态林业研究所/长江上游林业生态工程四川省重点实验室/高山森林生态系统定位研究站/水土保持与荒漠化防治省级重点实验室, 成都 611130; ²长江上游生态安全协同创新中心, 成都 611130)

摘 要 为了解青藏高原东缘亚高山/高山森林土壤线虫多样性,于2015年7月以该地区岷江冷杉原始林、混交林和次生林为研究对象,采用淘洗-过筛-蔗糖离心的方法分离土壤线虫,研究了3个海拔森林土壤线虫群落的组成与结构特征.结果表明:共捕获线虫37950条,隶属于20科27属,平均为4217条·100 g⁻¹干土,原始林以丝尾垫刃属为优势属,混交林和次生林以丝尾垫刃属和拟盘旋属为优势属,且优势属个体数量受林型的影响显著.原始林和次生林的优势营养类群为食真菌线虫,混交林则为食细菌线虫.土壤线虫c-p (colonizer-persister)类群c-p 1、c-p 2、c-p 3和c-p 4数量分别占总数的6.1%、51.1%、30.0%和12.7%.3个海拔森林土壤线虫的自由生活线虫成熟度指数(MI)、总成熟度指数(∑MI)和植物寄生线虫成熟度指数(PPI)随海拔增加而逐渐降低.土壤线虫通路指数(NCR)在混交林高于0.5,在原始林和次生林低于0.5.林型显著影响了土壤线虫成熟度和NCR指数,但林型、土层及二者的交互作用对多样性指数影响不显著.川西亚高山/高山不同森林土壤线虫的组成、营养结构和能流通道存在明显差异,为深入理解土壤线虫在该区森林土壤生态过程中的作用提供了参考.

关键词 土壤线虫; 营养类群; 群落结构; 亚高山/高山森林

Diversity of soil nematode communities in the subalpine and alpine forests of western Sichuan, China. CHEN Ya^{1,2}, YANG Wan-qin^{1,2}, WU Fu-zhong^{1,2}, YANG Fan^{1,2}, LAN Li-ying^{1,2}, LIU Yu-wei^{1,2}, GUO Cai-hong^{1,2}, TAN Bo^{1,2*} (¹*Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University/Sichuan Province Key Laboratory of Forestry Ecological Engineering in Upper Reaches of Yangtze River/Alpine Forest Ecosystem Research Station/Sichuan Province Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Control, Chengdu 611130, China*; ²*Collaborative Innovation Center of Ecological Security in the Upper Reaches of Yangtze River, Chengdu 611130, China*).

Abstract: In order to understand the diversity of soil nematodes in the subalpine/alpine forests of the eastern Qinghai-Tibet Plateau, soil nematodes in the primary forest, mixed forest and secondary forest of *Abies faxoniana* were extracted by elutriation and sugar-centrifugation method in July 2015, and the composition and structure characteristics of soil nematode communities were studied in the three forests at different altitudes. A total of 37950 soil nematodes were collected, which belonged to 20 families and 27 genera, and the mean density was 4217 ind · 100 g⁻¹ dry soil. *Filenchus* was the dominant genus in the primary forest, and *Filenchus* and *Pararotylenchus* in the mixed forest and secondary forest, respectively. The individual number of each dominant genus was significantly affected by forest type. All nematode individuals were classified into the four trophic groups of bacterivores, fungivores, plant-parasites and omnivore-predators. The fungivores were dominant in the primary and secondary forest and the bacterivores in the mixed forest. The number of soil nematode c-p (colonizer-persister) groups of c-p 1, c-p 2, c-p 3 and c-p 4 accounted for 6.1%, 51.1%, 30.0%

本文由国家自然科学基金项目(31500509, 31570445, 31500358, 31670526, 31622018)、四川省教育厅青年项目(14ZB0001)、四川农业大学科研兴趣培养项目(ky2016204)和四川农业大学大学生创新训练计划项目(1510626065)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31500509, 31570445, 31500358, 31670526, 31622018), the Youth Project of Sichuan Provincial Department of Education (14ZB0001), the Project of Research Interest Training in Sichuan Agricultural University (ky2016204), and the College Students' Innovative Training Program of Sichuan Province (1510626065).

2017-05-05 Received, 2017-07-15 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bobotan1984@163.com

and 12.7% of the total nematode abundance, respectively. The maturity index (MI), the total maturity index ($\sum MI$) and the plant parasitic index (PPI) of soil nematodes decreased gradually with the increase of altitude. The nematode channel ratio in the mixed forest was higher than 0.5, but that in the primary forest and secondary forest was below 0.5. The forest type significantly affected the soil nematode maturity index and channel ratio, but the forest type, soil layer and their interaction had no significant effect on the diversity index. There were obvious differences in the composition, nutrient structure and energy flow channel of soil nematodes in the subalpine/alpine forests of western Sichuan, providing an important reference for understanding the function of soil nematodes in soil processes of this region.

Key words: soil nematode; trophic group; community structure; subalpine and alpine forest.

土壤线虫作为土壤生态系统的重要功能组分,它们通过与植物根系以及土壤食物链中其他土壤生物的相互作用影响生态系统物质循环和能量流动^[1-2].一方面,土壤线虫可通过自身代谢活动、调控土壤微生物群落结构及土壤理化性质,对土壤养分物质周转过程产生强烈的影响^[1].例如,食细菌线虫可通过携带并传播土壤微生物,取食腐生细菌和植物病原细菌,调节有机复合物转化为无机物的比例以及影响植物共生体的分布和功能等方式参与土壤有机质的形成与转化^[3-4],每年能消耗森林凋落物中约 $80 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 的细菌,并产生 $2 \sim 13 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 的矿化氮^[5],其排泄物可以贡献土壤中 19% 的可溶解氮^[6].另一方面,土壤线虫可通过调整生存对策、变化功能类群以及群落世代演替对气候变化、环境污染及植被更替做出快速的响应^[3,7].例如,食细菌线虫可通过数量增加适应大气 CO_2 浓度增加^[8],杂食线虫数量在重度放牧区显著减少^[9],且线虫 PPI/MI 值通常随森林干扰强度或环境污染物(有机污染物和重金属)浓度增加而增加^[2-3].此外,地上植被多样性可能会改变土壤生态系统物质和能量的输入,进而驱动地下土壤线虫的结构和功能连续变化^[4,6].可见,认识不同生态系统土壤线虫群落结构和多样性是深入理解土壤生态系统地下与地上过程相互作用和相互联系的重要内容.

川西亚高山/高山林区是我国高寒生物资源的珍贵基因库和许多物种的现代地理分布中心以及全球生物多样性热点地区^[10],区域内气候和植被的时空尺度变化不仅影响着森林生态系统地上部分植被结构特性,也改变着土壤动物种类组成和多样性.前期研究表明,川西亚高山/高山森林维持着较高的土壤动物多样性,并具有一定的区域特点和敏感的环境响应特征,且对森林有机质降解、腐殖质形成以及元素释放具有显著影响^[11-13].然而,虽然前期研究在这些森林土壤中提取到大量的线虫^[11-12],但并未

进行深入分类,这不利于深入理解土壤线虫在川西亚高山/高山森林土壤生态过程中作用的认识.因此,以川西亚高山/高山林区具有代表性且广泛分布的岷江冷杉(*Abies faxoniana*)林为对象,研究了 3 个海拔梯度上土壤线虫群落结构和多样性特征,以期认识土壤线虫在亚高山/高山森林土壤生态过程中的作用提供参考.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于四川省阿坝藏族羌族自治州理县的四川农业大学高山森林生态系统定位研究站($31^{\circ}14' - 31^{\circ}19' \text{ N}$, $102^{\circ}53' - 102^{\circ}57' \text{ E}$, 海拔 2458~4619 m).研究站坐落于米亚罗自然保护区,地处青藏高原东缘与四川盆地的过渡带,区域内年平均气温在 $2 \sim 4^{\circ}\text{C}$,最高温度 23.7°C ,最低温度 -18.1°C ,年降雨量约 850 mm.森林植被随海拔由低到高依次为针阔混交林、高寒针叶林、高山灌丛和草甸,针叶树种主要由岷江冷杉、方枝柏(*Sabina saltuaria*)、粗枝云杉(*Picea aspoerata*)和四川红杉(*Larix mastersiana*)等组成,林下灌木以康定柳(*Salix paraplesia*)、箭竹(*Fargesia spathacea*)、三颗针(*Berberis julianae*)、红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)等为主,草本以蟹甲草(*Cacalia*)、冷蕨(*Cystopteris montana*)、苔草属(*Carex* spp.)和莎草属(*Cyperus* spp.)等为主.土壤为发育在灰岩、页岩、板岩的棕壤和暗棕壤,土壤有机层厚度(12.5 ± 1.8) cm, pH 值为(5.6 ± 0.2)^[11,13].

1.2 样地设置与样品采集

选择 2011 年建立的岷江冷杉原始林(海拔 3582 m)、岷江冷杉和红桦混交林(3298 m)以及岷江冷杉次生林(3023 m 海拔)固定样地(1 hm^2)作为研究对象,样地基本概况详见 Tan 等^[11],土壤理化性质见表 1.

表 1 不同海拔森林样地的土壤理化性质
Table 1 Soil properties in the sampled forests at different altitudes

林型 Forest type	土层 Soil layer	pH	碳 Carbon (g · kg ⁻¹)	氮 Nitrogen (g · kg ⁻¹)	磷 Phosphorus (g · kg ⁻¹)	C/N	C/P	N/P
PF	L	—	463.1±15.7a	15.4±1.2a	1.8±0.2a	30.1±4.3a	257.3±12.3a	8.6±0.5a
	0~5 cm	5.9±0.4a	173.7±16.5b	9.6±1.2b	1.3±0.2b	18.1±3.8b	133.6±9.8b	7.4±0.6b
	5~10 cm	6.0±0.3a	161.4±20.3b	9.1±1.4b	1.2±0.2bc	17.7±4.8b	134.5±10.6b	7.6±0.5b
	10~15 cm	5.6±0.3a	101.9±15.8c	6.8±0.6c	0.9±0.2c	15.0±3.5b	113.2±8.9c	7.6±0.4b
MF	L	—	482.7±30.4a	12.3±0.3a	2.1±0.3a	39.2±5.6a	229.9±8.9a	5.9±0.6a
	0~5 cm	6.3±0.2a	165.0±25.1b	10.1±1.1b	1.4±0.3b	16.3±3.1b	117.9±8.8b	7.2±0.8b
	5~10 cm	6.0±0.4ab	143.8±20.8b	8.8±1.4b	1.5±0.1b	16.3±3.4b	95.9±7.6c	5.9±0.4a
	10~15 cm	5.7±0.2b	93.7±11.2c	5.4±0.6c	1.2±0.3b	17.4±2.9b	78.1±4.8d	4.5±0.3c
SF	L	—	471.4±7.1a	11.0±0.8a	1.6±0.2a	42.9±4.6a	294.6±10.8a	6.9±0.6a
	0~5 cm	6.2±0.3a	153.1±23.6b	8.6±0.9b	1.0±0.1b	17.8±3.8b	153.1±9.4b	8.6±0.8b
	5~10 cm	5.9±0.3ab	150.8±18.4b	8.1±1.6b	0.9±0.1bc	18.6±2.6b	167.6±7.5b	9.0±0.7b
	10~15 cm	5.5±0.3b	89.2±16.6c	5.0±0.5c	0.8±0.1c	17.8±2.4b	111.5±11.3c	6.3±0.3a

PF: 原始林 Primary forest; MF: 混交林 Mixed forest; SF: 次生林 Secondary forest. 不同小写字母表示同一林型不同土层间差异显著 ($P<0.05$)
Different small letters meant significant difference among different soil layers in monoculture plantations at 0.05 level. 下同 The same below. L: 凋落物层 Litter layer.

2015 年 7 月,在 3 个海拔森林中各随机选择 3 个 2 m×2 m 样方采集土壤样品.在每块样方中随机选择 7 个取样点,每个样点按面积为 10 cm×10 cm 的小方形,从上至下依次采集凋落物层和土壤层(0~5、5~10 和 10~15 cm),之后将同一样方中不同样点同一土层的土样混合在一起,各取 500 g 装入贴好标签的布袋,共采集土壤样品 36 份.将采集的土壤样品装入低温冷藏箱,24 h 内运回实验室,去掉样品内石块、动植物残体和根系后放置于 4 ℃冰箱中保存,供线虫提取和鉴定使用.另外,在各个样方内采集土壤层混合土样 1 份,用于测定土壤含水量、土壤有机质、养分含量等化学性质.

1.3 土壤线虫分离与鉴定

每个样品称取土样 100 g,采用淘洗-过筛-蔗糖离心方法分离线虫,60 ℃温热杀死后,用三乙醇胺和福尔马林(TAF)固定,倒入标本瓶中待测,通过解剖镜直接观察并统计样品中线虫的数量.从每个样品中随机抽取 100 条线虫在光学显微镜下参照《长白山森林土壤线虫-形态分类与分布格局》^[14]、《中国土壤动物检索图鉴》^[15]进行科属鉴定,如果采集到的土壤线虫低于 100 条,则全部鉴定,如果多于 100 条,则随机取其中的 100 条进行鉴定.根据线虫的取食类群和食道特征将其划分为食细菌线虫(bacterivores, BF)、食真菌线虫(fungivores, FF)、植物寄生线虫(plant-parasites, PP)和捕食/杂食线虫(omnivore-predators, OP)^[14,16].

1.4 数据处理

根据土壤含水量折算成每 100 g 干土中线虫的

数量,个体数量占捕获总数 10.0% 以上的为优势属(+++),1.0%~10.0% 的为常见属(++),1.0% 以下的为稀有属(+)^[14].

分析土壤线虫群落多样性及功能结构采用以下几个指标.

Shannon 多样性指数(H)^[17]:

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

Pielou 均匀度指数(J)^[17]:

$$J = H / \ln S$$

Margalef 丰富度指数(SR)^[14]:

$$SR = (S - 1) / \ln N$$

式中: P_i 为第 i 个属的个体所占的比例; S 为土壤线虫群落中所鉴定属的数目; N 为线虫群落中线虫的总个体数.

自由生活线虫的成熟度指数(maturity index, MI)^[7,18]:

$$MI = \sum_{i=1}^n c_i P_i$$

式中: c_i 为非植物寄生性土壤线虫(植物寄生性土壤线虫/所有土壤线虫)第 i 类群 c-p (colonizer-persister)值; n 为非植物寄生性土壤线虫(植物寄生性土壤线虫/所有土壤线虫)类群数; P_i 为土壤线虫群落非植物寄生性土壤线虫(植物寄生性土壤线虫/所有土壤线虫)第 i 类群的个体数占群落总个体数的比例.

植物寄生线虫成熟度指数(plant parasite index, PPI)^[7,18]:

$$PPI = \sum_{i=1}^n c_i P_i$$

植物寄生线虫成熟度指数与自由生活线虫成熟度指数比例,即 $PPI/MI^{[7,18]}$.

线虫总成熟度指数 (maturity index of total nematode, $\sum MI$)^[14]:

$$\sum MI = \sum_{i=1}^n c_i P_i$$

线虫通路比值 (nematode channel ratio, NCR)^[14]:

$$NCR = B / (B + F)$$

式中: B 和 F 分别为食细菌线虫和食真菌线虫占线虫总数的相对多度,这一比值在 1 (完全由细菌控制) 和 0 (完全由真菌控制) 之间波动.

采用 Excel 2010 和 SPSS 20.0 软件对数据进行统计分析.采用单因素 (one-way ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 比较不同土壤层次线虫个体密度和类群数量的差异,双因素方差分析 (two-way ANOVA) 检验林型和土层及其交互作用对线虫群落特征的影响 ($\alpha=0.05$).利用 Excel 2010 软件作图.图表中数据为平均值 \pm 标准误.

2 结果与分析

2.1 土壤线虫群落组成

在 3 个不同海拔的森林土壤中共捕获线虫 37950 条,隶属于 20 科 27 属 (表 1),平均为 4217 条 $\cdot 100\text{ g}^{-1}$ 干土.其中,植物寄生线虫 6 科 7 属,个体数占总数 21.1%;非植物寄生线虫 14 科 20 属,食细菌线虫 9 科 14 属,个体数占总数 33.9%,其中食真菌线虫 4 科 4 属,个体数占总数 38.7%,杂食性/捕食性线虫 1 科 2 属,个体数占总数 6.4% (图 1).

不同海拔森林土壤线虫群落组成存在明显差异 (表 2 和图 1).原始林平均捕获线虫 4519 条 $\cdot 100\text{ g}^{-1}$ 干土,为 20 科 27 属.丝尾垫刃属 (*Filenchus*) 为优势属,占总捕获量 42.2%,小杆属 (*Rhabditis*) 等 17 属为常见属,占总捕获量 53.2%,后畸头属 (*Metatateratocephalus*) 等 9 属为稀有属,占总捕获量 4.7%;食细菌性、食真菌性、植物寄生性和杂食/捕食性线虫分别占总捕获量 32.7%、53.5%、7.5% 和 6.3%.混交林平均捕获线虫 3922 条 $\cdot 100\text{ g}^{-1}$ 干土,为 19 科 23 属.丝尾垫刃属和拟盘旋属 (*Pararotylenchus*) 为优势属,占总捕获量 43.6%,拟丽突属 (*Acrobeloides*) 等 16 属为常见属,占总捕获量 54.8%,拟高杯侧器属 (*Paramphidelus*) 等 5 属为稀有属,占总捕

获量 1.6%;食细菌线虫、食真菌线虫、植物寄生和杂食/捕食性线虫分别占总捕获量 38.0%、27.3%、28.8% 和 5.8%.次生林平均共捕获线虫 4209 条 $\cdot 100\text{ g}^{-1}$ 干土,为 19 科 23 属.丝尾垫刃属和拟盘旋属为优势属,占总捕获量的 52.1%;绕线属 (*Plectus*) 等 14 属为常见属,占总捕获量 44.2%;杆咽属 (*Rhabdolaimus*) 等 7 属为稀有属,占总捕获量 3.8%.食细菌性、食真菌性、植物寄生性和杂食/捕食性线虫分别占总捕获量 31.4%、33.3%、28.4% 和 7.0%.

土层显著影响 3 个海拔森林土壤线虫数量 (图 2 和表 3).各海拔森林凋落物层土壤线虫数量显著高于其他土层,且随着土层的加深,线虫数量逐渐减少.凋落物层、0~5、5~10 和 10~15 cm 土层的线虫个体数分别占总数的 39.7%、26.2%、19.5% 和 14.6%.林型对丝尾垫刃属和拟盘旋属两个优势属的数量产生了显著影响,土层及土层和林型的交互作用显著影响了拟盘旋属的数量,但对丝尾垫刃属不显著 (表 2).

2.2 土壤线虫群落生态指数

由表 4 可知,各海拔森林土壤线虫多样性指数差异不显著.土壤线虫 Shannon 指数 H' 表现为混交林 (2.20) > 原始林 (2.16) > 次生林 (2.13); Pielou 均匀度指数 J' 表现为混交林 (0.82) > 次生林 (0.79) > 原始林 (0.77), Margalef 丰富度指数 SR 则为原始林 (3.37) > 混交林 (3.04) > 次生林 (3.02).不同海拔森林土壤线虫群落功能结构具有显著差异土壤线虫

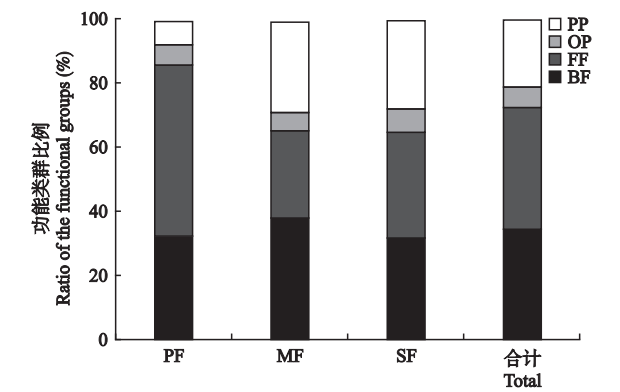


图 1 川西亚高山/高山不同海拔森林土壤线虫功能类群组成

Fig.1 Composition of the functional groups of soil nematode in the subalpine and alpine forests of western Sichuan at different altitudes.

PF: 原始林 Primary forest; MF: 混交林 Mixed forest; SF: 次生林 Secondary forest. PP: 植物寄生线虫 Plant-parasite; OP: 杂食/捕食线虫 Omnivore-predator; FF: 食真菌线虫 Fungivore; BF: 食细菌线虫 Bacterivore. 下同 The same below.

表 2 川西亚高山/高山不同海拔森林土壤线虫群落组成及数量
Table 2 Composition and abundance of soil nematode community in the subalpine and alpine forests of western Sichuan at different altitudes (ind · 100 g⁻¹ dry soil)

物种 Species	属 Genus	功能团 Guild	PF		MF		SF		合计 Total	
			个体数	优势度	个体数	优势度	个体数	优势度	个体数	优势度
			Individuals	Dominance	Individuals	Dominance	Individuals	Dominance	Individuals	Dominance
食细菌线虫 BF	小杆属 <i>Rhabditis</i>	BF1	293.9	++	317.0	++	108.0	++	718.9	++
	仰口属 <i>Bunonema</i>	BF1	37.0	+	6.6	+	10.3	+	53.9	+
	真头叶属 <i>Eucephalobus</i>	BF2	111.1	++	179.4	++	12.3	+	302.8	++
	异头叶属 <i>Heterocephalobus</i>	BF2	31.9	+	0.0	—	0.0	—	31.9	+
	拟丽突属 <i>Acroboloides</i>	BF2	269.8	++	133.5	++	32.1	+	435.4	++
	畸头属 <i>Teratocephalus</i>	BF3	222.9	++	247.8	++	238.9	++	709.6	++
	后畸头属 <i>Metateratocephalus</i>	BF3	48.3	++	0.0	—	0.0	—	48.3	+
	绕线属 <i>Plectus</i>	BF2	63.0	++	243.6	++	358.2	++	664.8	++
	威尔斯属 <i>Wilsonema</i>	BF2	152.7	++	83.7	++	77.8	++	314.3	++
	杆咽属 <i>Rhabdolaimus</i>	BF3	17.2	+	0.0	—	12.5	+	29.6	+
	微咽属 <i>Microaimus</i>	BF2	5.2	+	14.0	+	36.5	+	55.7	+
	棱咽属 <i>Prismatolaimus</i>	BF3	106.4	++	111.4	++	164.5	++	382.4	++
	无咽属 <i>Alaimus</i>	BF4	49.4	++	136.9	++	201.3	++	387.6	++
	拟高杯侧器属 <i>Paramphidelus</i>	BF4	68.0	++	17.9	+	66.8	++	152.7	++
	丝尾垫刃属 <i>Filenchus</i>	FF2	1905.2	+++	770.4	+++	1149.8	+++	3825.4	+++
	滑刃属 <i>Aphelenchoides</i>	FF2	343.1	++	85.0	++	87.3	++	515.3	++
	垫咽属 <i>Tylencholaimus</i>	FF4	78.0	++	97.5	++	87.0	++	262.6	++
杂食/捕食线虫 OP	表矛线属 <i>Epidorylaimus</i>	OP4	38.3	+	71.2	++	139.7	++	249.1	++
	<i>Dorydorella</i>	OP4	247.3	++	156.7	++	156.3	++	560.3	++
植物寄生线虫 PP	具脊垫刃属 <i>Coslenchus</i>	PP2	6.2	+	0.0	—	0.0	—	6.2	+
	巴兹尔属 <i>Basiria</i>	PP2	103.9	++	52.7	++	28.4	+	185.0	++
	那格尔属 <i>Nagelus</i>	PP3	34.2	+	49.9	++	97.6	++	181.8	++
	拟盘旋属 <i>Pararotylenchus</i>	PP3	84.9	++	941.1	+++	1042.0	+++	2068.1	+++
	短体属 <i>Pratylenchus</i>	PP3	12.3	+	10.2	+	3.4	+	25.9	+
	大节片属 <i>Macroposthonia</i>	PP3	30.1	+	11.9	+	22.6	+	64.6	+
	针属 <i>Paratylenchus</i>	PP2	67.0	++	65.2	++	0.0	—	132.2	++
总个体数 Total individual			4519.4		3921.8		4208.9		12650.1	
总类群数 Total group number			27		23		23		27	

PP: Plant-parasite; OP: Omnivore-predator; FF: Fungivore; BF: Bacterivore. 下同 The same below. ++: 优势属 Dominant genus; +: 常见属 Common genus; +: 稀有属 Rare genus; —: 未出现 No observed.

表 3 林型、土壤层次及其交互作用对土壤线虫总数和优势类群数量的双因素方差分析
Table 3 Two-way analysis of variance for individuals of total nematode and individuals of dominate nematode to forest type and soil layer and their interaction

因子 Factor	线虫个体总数 Individuals of total nematode		优势类群个体数量 Individuals of dominate nematode			
			丝尾垫刃属 <i>Filenchus</i>		拟盘旋属 <i>Pararotylenchus</i>	
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>
林型 FT	2	0.86 ^{ns}	2	19.75 ^{**}	2	18.41 ^{**}
土层 SL	3	24.15 ^{**}	3	0.89 ^{ns}	3	3.20 [*]
林型×土层 FT×SL	6	1.18 ^{ns}	6	0.85 ^{ns}	6	2.75 [*]

ns: *P*>0.05; *: *P*<0.05; **: *P*<0.01. FT: Forest type; SL: Soil layer. 下同 The same below.

MI 指数、 ΣMI 指数和 PPI 指数随海拔增加而逐渐降低.混交林的土壤线虫通路指数(NCR)最高,且均值高于 0.5,而原始林和次生林的 NCR 均值都小于 0.5(表 5).林型与土层交互作用对自由生活线虫成熟度指数(*MI*)和成熟度指数(ΣMI)都产生显著影响,但土层对两者的影响都不显著(表 4).

2.3 土壤线虫群落营养类群结构

土壤线虫营养类群 c-p 1、c-p 2、c-p 3 和 c-p 4 个体数量分别占捕获总数的 6.1%、51.1%、30.0%和 12.7%.不同海拔森林线虫各 c-p 类群个体数量随土层深度增加明显不同.原始林和混交林的 c-p 1 类群个体数量在凋落物层占的比例最高,而次生林在 0~

表 4 林型和土层及其交互作用对土壤线虫生态指数的双因素方差分析
Table 4 Two-way analysis of variance for ecological indices of soil nematode community to forest type and soil layer and their interaction

因子 Factor	<i>H</i>		<i>J</i>		<i>SR</i>		<i>MI</i>		PPI		ΣMI		PPI/ <i>MI</i>		NCR	
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>
林型 FT	2	0.20 ^{ns}	2	1.37 ^{ns}	2	1.95 ^{ns}	2	5.95 ^{**}	2	15.09 ^{**}	2	14.79 ^{**}	2	2.26 ^{ns}	2	9.53 ^{**}
土层 SL	3	0.97 ^{ns}	3	1.42 ^{ns}	3	0.49 ^{ns}	3	1.46 ^{ns}	3	2.57 ^{ns}	3	2.62 ^{ns}	3	1.67 ^{ns}	3	0.90 ^{ns}
林型×土层 FT×SL	6	0.45 ^{ns}	6	0.71 ^{ns}	6	0.87 ^{ns}	6	3.73 ^{**}	6	1.32 ^{ns}	6	4.62 ^{**}	6	1.10 ^{ns}	6	0.51 ^{ns}

H: Shannon 多样性指数 Shannon diversity index; *J*: Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index; *SR*: Margalef 丰富度指数 Margalef richness index; *MI*: 自由生活线虫成熟度指数 Maturity index of free-living nematode; PPI: 植物寄生线虫成熟度指数 Maturity index of plant parasite nematode; ΣMI : 线虫总成熟度指数 Maturity index of total nematode; NCR: 线虫通路比值 Nematode channel ratio. 下同 The same below.

表 5 川西亚高山/高山不同海拔森林土壤线虫群落生态指数特征
Table 5 Characteristics of ecological indices of soil nematode community in the subalpine and alpine forests of western Sichuan at different altitudes

林型 Forest type	海拔 Altitude (m)	<i>MI</i>	PPI	ΣMI	PPI/ <i>MI</i>	NCR
PF	3582	2.32±0.04b	2.54±0.09b	2.33±0.04b	1.10±0.04a	0.39±0.03c
MF	3298	2.38±0.06ab	2.83±0.05a	2.52±0.07a	1.19±0.02a	0.56±0.02a
SF	3023	2.52±0.06a	2.95±0.02a	2.62±0.05a	1.18±0.03a	0.47±0.03b

不同小写字母表示不同林型中各指标差异显著 ($P<0.05$) Different lowercase letters meant significant difference among different forest types at 0.05 level.

5 cm 土层最高.各林分的个体数量由高到低:原始林>混交林>次生林.在各个林型样地中,c-p 2 类群的个体数量均最多,且有和 c-p 1 类群相同的分布,在原始林和混交林的凋落物层占的比例最高,而次生林在 0~5 cm 土层最高.个体数量由高到低:原始林>次生林>混交林.c-p 3 类群的个体数量次之,在各

林型中,c-p 3 类群个体数量都是在凋落物层占的比例最高,且总体变化趋势是从地表往下随土壤深度的增加个体数量减少.个体数量由高到低的次序为次生林>混交林>原始林.混交林和次生林的 c-p 4 类群个体数量均在凋落物层所占比例最高,原始林则在 0~5 cm 层最多.个体数量由高到低的次序为次生林>原始林>混交林(图 3).

3 讨 论

地上植物群落多样性发生变化通常会导致地下生物群落多样性也发生相应的变化^[1,19].因此,不同森林生态系统中土壤线虫通常在群落组成和结构及功能类群上存在明显差异^[4,20],且同一森林类型的土壤线虫多样性常常也随环境梯度(如海拔、植被等)的变化显著不同^[21-22].Boag 等^[1]指出,土壤线虫物种丰富度在 30°~40°纬度范围内的温带阔叶森林中最高;薛会英等^[23]在藏东南急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)林分离检出土壤线虫 64 属;张荣芝等^[18]在贡嘎山东坡寒温带针叶林分离检出土壤线虫 136 属.与之相反,本项研究仅检出土壤线虫 27 属,远低于气候带森林平均数量和青藏高原地区森林检出数量^[17],与闽北针叶林(22 属)相近^[2],这可能与土壤 pH 明显差异有关(表 1).然而,3 个海拔土壤线虫平均密度为 4217 条·100 g⁻¹干土,明显高于贡嘎山东坡和藏东南寒温带针叶林^[18,23],这可能由于研究区森林植被具有较为深厚土壤有机层^[11]以及有机质和养分含量高的原因(表1).自然选择

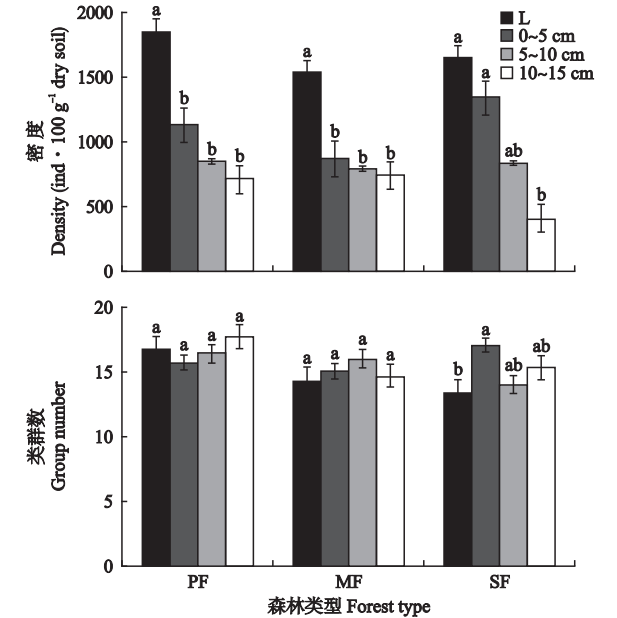


图 2 川西亚高山/高山不同海拔森林平均个体和类群数量土壤剖面分布

Fig.2 Soil profile distribution of average individuals and numbers of taxonomic groups of soil nematode in the subalpine and alpine forests of western Sichuan at different altitudes.

L: 凋落物层 Litter layer. 下同 The same below.

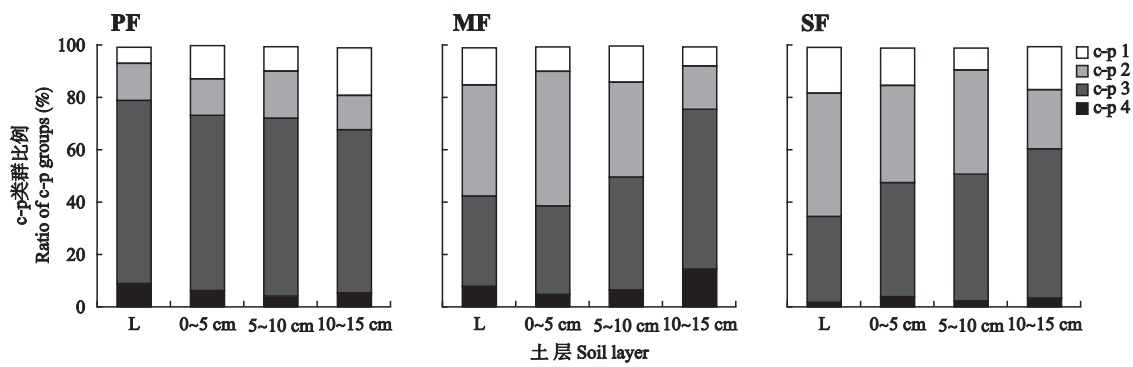


图3 川西亚高山/高山不同海拔森林土壤线虫 c-p 类群土壤剖面分布
Fig.3 Soil profile distribution of c-p groups of soil nematode in the subalpine and alpine forests of western Sichuan at different altitudes.

的作用使某些线虫类群的繁殖能力增强,通过提高某些线虫类群的线虫个体数量来替代另一些在该环境下不易生存的线虫的作用,从而维持整个土壤生态系统的稳定,这与 Walker^[24]提出的“冗余种”假说一致,表现出了该研究区域土壤线虫生活对策的特殊性.此外,在本研究中土壤线虫个体数量在不同土层中均有显著差异,不同林型的凋落物层的土壤线虫个体数量都显著高于其他土层,且随着土层的加深,土壤线虫数量逐渐减少,“表聚性”与其他地区土壤线虫的研究结果一致^[9,23].

从 c-p 类群组成结构特征来看,c-p 1、c-p 2 类群个体数量在原始林中最高,而 c-p 3、c-p 4 类群则在次生林中最高.c-p 1、c-p 2 线虫类群是 r-对策者,它们的生活周期短,但繁殖能力强,较能忍受外界干扰.作为典型的机会主义者,其个体数量会在环境适宜的情况下迅速增加,c-p 3~c-p 5 线虫类群是 k-对策者,生活周期长,但繁殖能力较弱,对外界干扰很敏感^[6,25].当土壤被扰动时,有可能导致 c-p 3~c-p 5 线虫类群的下降或消失^[18].前期研究发现,原始林的植物多样性在 3 种林型中相对丰富^[11-12],这可能是 c-p 1 和 c-p 2 类群个体数量较多的主要原因之一;次生林的 c-p 3、c-p 4 类群个体数量高,说明采伐和放牧等破坏之后的次生林在恢复的 30 多年内受人为干扰较小,而 c-p 1、c-p 2 类群个体数量相对较低,有可能与次生林土壤有机质分解和周转速率低有关^[26],未达到 c-p 1 和 c-p 2 类群理想的繁殖条件,而次生林较低的植物丰富度限制了 c-p 1 和 c-p 2 线虫类群的增殖^[11].

作为土壤动物中的重要成员,土壤线虫参与土壤有机质降解是土壤食物网能量流动的重要途径^[27].根据有机质分解的难易程度不同,可分为偏好低营养、难分解有机物及周转期慢的真菌途径,偏

好有机质较多且易分解及碳周转、养分循环速率较快的细菌途径^[3,19-20].土壤线虫通路指数(NCR)可以反映出土壤食物网中不同分解途径在分解过程中所占的比重^[14,28].线虫通路指数(NCR)和各个林型中优势营养类群所占比例表明混交林倾向于细菌分解途径,而原始林和次生林偏于真菌分解途径,并且表明川西亚高山/高山森林土壤线虫组成、营养结构和能流通道存在明显差异.次生林偏于真菌分解途径说明次生林中营养较低、有机质难分解及养分周转慢,导致 c-p 1 和 c-p 2 类群在次生林中个体数量相对较低.混交林偏于细菌能流通道,可能与混交林土壤丰富的有机质和凋落物有关,易分解的有机质为食细菌线虫提供了很好的食物来源.

3 种不同海拔森林的 Shannon 指数、Pielou 均匀度指数和 Margalef 丰富度指数均无明显的变化趋势,与贡嘎山东坡和长白山土壤线虫群落的空间分布特征具有一致性^[18,22].其原因可能是各海拔森林的生态系统已经很稳定(各森林的树龄最低为 70 年),土壤线虫经过长期适应,生态位已经基本稳定,因此不同林型间的土壤线虫多样性无显著差异.但就数值大小来比较,混交林的 Shannon 指数和 Pielou 均匀度指数均大于原始林和次生林,可能是因为混交林通过提高食物的多样性,提高了线虫物种的丰富度和多样性^[15].同时,土壤线虫作为生态环境受干扰程度的敏感性指标生物,利用不同功能群落的土壤线虫的数量计算线虫群落的成熟指数(MI)、植物寄生线虫成熟指数(PPI)、所有线虫(非植物寄生线虫和植物寄生线虫)的总成熟度指数(ΣMI)和 PPI/MI 可以很好地反映土壤的健康程度和土壤食物网情况^[28-29].本研究中,随着海拔的上升,MI 指数, ΣMI 指数和 PPI 指数逐渐减小.PPI 指数变化表明,原始林土壤线虫群落受环境胁迫较小,

土壤线虫群落稳定,这是因为混交林和次生林在 20 世纪 80—90 年代受到人为采伐干扰影响的原因。次生林较高的 *MI* 指数则进一步表明,该区实施天然保护工程后,次生林自然恢复过程中受人为干扰较小,而各海拔 *PPI/MI* 无显著差异说明,3 种森林类型土壤线虫群落结构均具有较高的稳定性。

综上所述,川西亚高山/高山不同海拔森林中土壤线虫群落多样性之间无显著差异,但数值上混交林的多样性高于原始林和次生林。*PPI* 指数变化表明,原始林土壤线虫群落受环境胁迫较小,土壤线虫群落稳定;*MI* 指数变化暗示,该区实施天然保护工程后次生林自然恢复过程中受人为干扰较小;土壤线虫通路指数 (*NCR*) 则表明,川西亚高山/高山不同森林土壤线虫的组成、营养结构和能流通道存在明显差异。本研究结果为深入理解土壤线虫在该区森林土壤生态过程中的作用提供了参考。

参考文献

[1] Boag B, Yeates GW. Soil nematode biodiversity in terrestrial ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 1998, **7**: 617–630

[2] Wang S-J (王邵军), Cai Q-J (蔡秋锦), Ruan H-H (阮宏华). Soil nematode community response to vegetation restoration in northern Fujian. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2007, **15**(4): 356–364 (in Chinese)

[3] Shao Y-H (邵元虎), Fu S-L (傅声雷). The diversity and functions of soil nematodes. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2007, **15**(2): 116–123 (in Chinese)

[4] Nielsen UN, Ayres E, Wall DH, *et al.* Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, **23**: 968–978

[5] Anderson RV, Coleman DC, Cole CV. Effects of saprotrophic grazing on net mineralization// Clark FE, eds. *Terrestrial Nitrogen Cycles: Processes, Ecosystem Strategies and Management Impacts*. Stockholm: Swedish Natural Science Research Council, 1981: 201–216

[6] Neher DA. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *Journal of Nematology*, 2001, **33**: 161–168

[7] Bongers T. The maturity index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 1990, **83**: 14–19

[8] Liang W-J (梁文举), Li Q (李 琪), Chen L-J (陈立杰), *et al.* Effects of elevated atmospheric CO₂ on nematode trophic groups in a Chinese paddy-field ecosystem. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2002, **13**(10): 1269–1272 (in Chinese)

[9] Hu J (胡 靖), He G-Y (何贵勇), Yin X (尹

鑫), *et al.* Effect of grazing on soil nematode in alpine meadow on east edge of the Tibetan Plateau and its mechanism. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2016, **53**(6): 1506–1516 (in Chinese)

[10] Liu Q (刘 庆). *Ecological Research on Subalpine Coniferous Forests in China*. Chengdu: Sichuan University Press, 2002 (in Chinese)

[11] Tan B, Wu FZ, Yang WQ, *et al.* Seasonal dynamics of soil fauna in the subalpine and alpine forests of west Sichuan at different altitudes. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**: 12–22

[12] Huang X (黄 旭), Zhang J (张 健), Yang W-Q (杨万勤), *et al.* Soil fauna diversity of the subalpine forest-pasture ecotone in western Sichuan. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2010, **30**(19): 5161–5173 (in Chinese)

[13] Tan Y (谭 羽), Yang W-Q (杨万勤), Liao S (廖 姝), *et al.* Effects of soil fauna on winter litter humification along an altitudinal gradient in cold ecosystems in western Sichuan. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2017, **37**(5): 1595–1602 (in Chinese)

[14] Zhang X-K (张晓珂), Liang W-J (梁文举), Li Q (李 琪). *Forest Soil Nematodes in Changbai Mountain: Morphology and Distribution*. Beijing: China Agriculture Press, 2013 (in Chinese)

[15] Yin W-Y (尹文英). *Pictorial Keys to Soil Animals of China*. Beijing: Science Press, 1998 (in Chinese)

[16] Yeates GW, Bongers T, De Goede RG, *et al.* Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, 1993, **25**: 315–331

[17] Zhang R-Z (张荣芝), Liu X-L (刘兴良), Zhong H-M (钟红梅), *et al.* Distribution pattern of soil nematode communities along the vertical climate zones on the eastern slope of Gongga Mountain. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2016, **22**(6): 959–971 (in Chinese)

[18] Bongers T, Bongers M. Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 1998, **10**: 239–251

[19] Griffiths BS. A comparison of microbial-feeding nematodes and protozoa in the rhizosphere of different plants. *Biology and Fertility of Soils*, 1990, **9**: 83–88

[20] Liu T (刘 滔), Shao Y-H (邵元虎), Shi L-L (时雷雷), *et al.* Differences in soil nematode community structure between an evergreen broad-leaved forest and a deciduous broad-leaved forest of China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 2016, **24**(2): 189–196 (in Chinese)

[21] Tong F-C (佟富春), Xiao Y-H (肖以华), Wang Q-L (王庆礼). Community structure of soil nematodes in different vegetation types in Changbai Mountain in spring. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2009, **18**(2): 653–657 (in Chinese)

[22] Wu PF, Zhang HZ, Cui LW, *et al.* Impacts of alpine wetland degradation on the composition, diversity and trophic structure of soil nematodes on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 2017, **7**: 837, doi: 10.1038/s41598-017-00805-5

[23] Xue H-Y (薛会英), Luo D-Q (罗大庆). Characteristics of soil nematode community in *Abies georgei* var. *smithii* forest gaps in southeast Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24** (9): 2494–2502 (in Chinese)

[24] Walker BH. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 1992, **6**: 18–23

[25] Butenko KO, Gongalsky KB, Korobushkin DI, *et al.* Forest fires alter the trophic structure of soil nematode communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, **109**: 107–117

[26] Li Z-J (李志杰), Yang W-Q (杨万勤), Yue K (岳楷), *et al.* Soil nitrogen mineralization characteristics of three dominant subalpine forests of western Sichuan, China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2016, **22**(4): 612–617 (in Chinese)

[27] Tong F-C (佟富春), Xiao Y-H (肖以华). Community structure of soil nematodes in Changgangshan Natural Reserve of Guangzhou. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2014, **50**(2): 111–120 (in Chinese)

[28] Yeates GW. Nematodes as soil indicators: Functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, **37**: 199–210

[29] Bongers T, Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology and Evolution*, 1999, **14**: 224–228

作者简介 谌 亚, 女, 1994 年生, 硕士研究生. 主要从事森林生态及土壤生态研究. E-mail: 1174749054@qq.com

责任编辑 肖 红
