



•综述•

我国土壤线虫生态学研究进展和展望

张晓珂 梁文举 李 琪*

(中国科学院沈阳应用生态研究所中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016)

摘要: 土壤线虫生态学主要探讨土壤线虫群落和其周围环境(包括生物和非生物)的相互关系, 包括不同生态系统中土壤线虫群落的分布和结构组成、线虫群落与土壤环境及其他土壤生物之间的相互作用等。本文回顾了我国研究者近年来在土壤线虫生态学研究领域的研究现状, 包括不同生态系统土壤线虫群落的分布、组成和多样性及其影响因素, 土壤线虫群落与全球气候环境变化的关系, 土壤线虫群落的生态功能以及土壤线虫群落生态学分析方法的发展及应用。重点评述近年来我国土壤线虫生态学的发展现状, 同时分析和比较了国内外土壤线虫生态学的发展态势, 提出建设全国范围的监测网络的重要性。未来我国土壤线虫生态学的发展方向应继续加强小尺度下土壤微食物网联通性和大尺度下全球气候变化对土壤线虫群落影响的研究以及加强相关新的研究技术的应用。

关键词: 土壤线虫多样性; 生物指示; 全球气候变化; 线虫生态功能

Recent progress and future directions of soil nematode ecology in China

Xiaoke Zhang, Wenju Liang, Qi Li*

Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016

Abstract: Investigations into soil nematode ecology mainly focus on the relationship between soil nematode communities and their surrounding environment, both biotic and abiotic. This paper reviews a recent string of publications on soil nematode ecology by scholars in China. Research progress has been made on the distribution, composition, ecological function, diversity and drivers of soil nematode communities, as well as on their relationship with global climate change. Developments in new analysis methods for soil nematode ecology are also reviewed here. The developments in soil nematode ecology in domestic and international studies are compared and analyzed, and then the importance of nationwide monitor network construction is put forward. Future research directions of soil nematode ecology in China are also presented. In conclusion, more studies are needed on soil nematode ecology at a small scale within soil micro-food webs and at a large scale under global climate change, and new related technology and methods should continue to be developed.

Key words: soil nematode diversity; bioindication; global climate change; nematode ecological function

在土壤生态系统中, 土壤线虫种类丰富、数量繁多、分布广泛, 地球上所有的土壤中都可以发现它们的踪迹。土壤线虫群落与其生活环境特别是土壤环境密切相关, 土壤环境提供线虫群落适宜生存或生活的条件, 影响和调控其群落多样性和分布; 同时, 线虫通过参与养分循环等土壤过程来影响周围的土壤环境, 因此它们既相互依存, 又相互制

约。土壤线虫生态学以土壤线虫为研究对象, 探究土壤线虫群落与其周围环境(包括生物和非生物)的相互作用关系, 揭示复杂的地下生态系统生态过程和功能, 不仅仅关注某一类或某一种土壤线虫, 更多地是以土壤线虫群落这一整体为关注点。目前我国的土壤生态学研究已经越来越强烈地认识到线虫群落, 特别是自由生活线虫群落, 在整个生态

收稿日期: 2018-03-20; 接受日期: 2018-05-17

基金项目: 国家重点研发计划子课题(2017YFD0200602)和国家自然科学基金(41771280)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liq@iae.ac.cn

系统特别是土壤食物网中的重要生态功能, 相关研究也逐步深入开展起来。

本文从土壤线虫生态学角度出发, 综述了我国研究者的一些关键性研究成果, 主要包括不同生态系统中土壤线虫群落组成和多样性及其影响因素, 线虫群落与全球环境变化的关系, 线虫群落的生态功能以及线虫群落分析方法的发展与应用, 这将对于理解土壤线虫群落的生态系统服务和功能具有重要作用。本文在重点评述了近年来我国土壤线虫生态学发展现状的同时, 也比较了国际该学科发展的态势及面临的挑战, 在此基础上提出我国土壤线虫生态学的发展方向。

1 我国土壤线虫生态学研究进展

我国土壤线虫群落的研究始于20世纪90年代, 最初主要在农田生态系统开展。近年来越来越多的研究者投入到土壤线虫生态学的研究中, 研究的队伍正在发展壮大(Fu et al, 2009)。利用“soil nematode communities”和“China”作为关键词在Web of Science上搜索2000年之后发表的论文, 结果表明从

2007年开始该研究领域的论文数量快速增加(图1), 从2001年到2017年总论文数达到380篇。在Web of Science数据库中对其引用频次进行系统性地检索, 可以发现过去20年里发表的相关论文被引用的频次也相应地增加。随着对土壤线虫生态学研究的不断深入, 为了更好地理解土壤线虫对于不同生态系统生态功能的重要贡献, 越来越多的研究者相继开始在除农田生态系统之外的林地、湿地、草地及沙地等生态系统开展土壤线虫群落组成和多样性以及生态功能的研究。

1.1 不同生态系统土壤线虫群落组成和多样性及其影响因素

土壤线虫群落的结构组成和多样性研究包含线虫属的种类、组成的比例、分布以及演变特征等方面。相关的研究已经在不同生态系统广泛地开展, 主要包括农田、森林、草地、湿地和沙地。不同生态系统内土壤线虫多样性差异很大, 数量变化范围也较大。其中沙地生态系统土壤线虫种类最少, 只发现有3个属, 而在林地生态系统中土壤线虫属最多可达78个; 线虫的个体数也由沙地生态系统里最少为

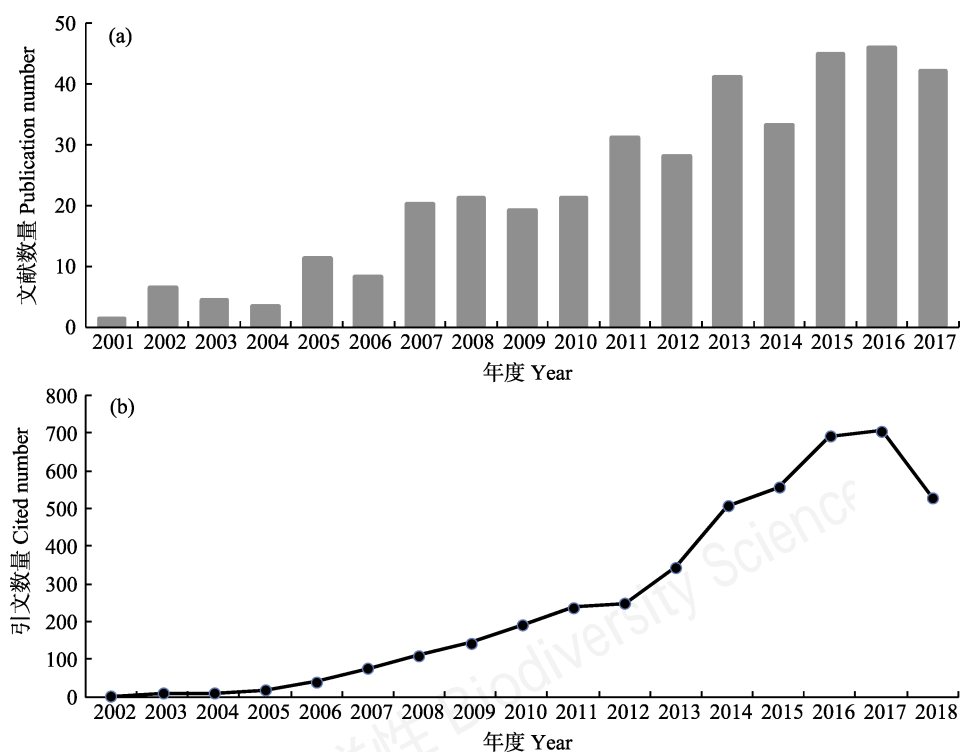


图1 2001–2017年发表的关于土壤线虫群落的论文数量(a)和2002–2018年论文被引用情况(b)(Web of Science检索)。2018年10月检索, 检索词为soil nematode communities和China。

Fig. 1 The number of publications (2001–2017) (a) and citation number (2002–2018) (b) on soil nematode communities (Searched from Web of Science). It was searched in October 2018. The key words we searched were soil nematode communities and China.

几条/100 g干土,到森林土壤生态系统里可以发现上千条/100 g干土;土壤线虫的多样性和丰富度也同样表现为森林生态系统最高(表1)。不同生态系统的环境因素不同,对线虫产生影响的因素也各不相同,因此我们按照不同的生态系统分别进行阐述。

1.1.1 农田生态系统

在农田生态系统,人为管理措施干扰产生的影响相对较大,施肥和耕作方式成为影响土壤线虫群落的主要因素(表1)。农田土壤线虫群落组成及其多样性的研究对于促进农田土壤养分循环及维持有机质稳定性等具有重要的作用(Neher, 2001; 吴纪华等, 2007; Zhang SX et al, 2013; Zhang XK et al, 2013)。

(1)施肥的影响。肥料种类以及施用量对于土壤线虫群落的影响不同,肥料种类涉及无机肥、有机肥以及生物肥料等,其中氮肥、氮肥配施有机肥(Liang et al, 2009; 刘婷等, 2013)以及多年施用EM(微生物菌剂)堆肥(胡诚等, 2010)均加快了土壤有机物的转化,促进了线虫数量特别是食细菌线虫数量的增加。肥料施用量效应表现为高用量有机肥

(Jiang et al, 2013)以及高量生物质炭和氮肥配施处理(卢焱焱等, 2016)均提高了土壤线虫的数量。

(2)栽培耕作的影响。免耕和垄作提高了团聚体内线虫总数和食细菌线虫的多度(Zhang SX et al, 2013);与玉米连作相比,大豆-玉米轮作提高了多样化资源的输入,因此促进了线虫数量的增加(Zhang ZY et al, 2015)。

(3)免耕秸秆施用的影响。免耕秸秆还田提高了食细菌线虫的数量(牟文雅等, 2017),秸秆全还田土壤线虫数量显著高于秸秆半还田和不还田,秸秆施入对于土壤线虫群落的影响强于耕作(免耕和常规耕作)产生的影响(Zhang XK et al, 2012)。

农田生态系统中无论施肥、轮作还是免耕秸秆还田措施均促进了土壤线虫数量,特别是食细菌线虫数量的增加。产生这一现象的原因主要是上述管理措施均改善了土壤的养分状况,增加了线虫的食物资源,即微生物的数量,因此刺激了线虫 r -策略者的大量繁殖。由此可见在农田生态系统,外源输入引起的土壤养分变化是影响土壤线虫群落组成和多样性发生变化的重要原因。

表1 我国不同生态系统中土壤线虫的多样性

Table 1 Soil nematode diversity in different ecosystems of China

生态系统 Ecosystems	处理 Treatments	属的数量 Genus number	多样性 Diversity (H')	丰富度 Richness	营养类群多样性 Trophic diversity	参考文献 References
农田 Agricultural field	施肥 Fertilization	23–48	1.86–3.07	2.67–4.17	2.10–3.80	Hu & Cao (2008); Liang et al (2005, 2009); Jiang et al (2013)
	耕作 Tillage	19–29	1.84–2.23	2.57–3.74	0.60–3.44	Hou et al (2010); Zhang XK et al (2012)
	生物炭 Biochar	23–36	2.20–2.52	3.21–3.95	1.86–3.79	Zhang XK et al (2013)
森林 Forest	林型 Forest type	29–62	2.02–2.63	2.26–3.12	1.77–3.46	Zhang M et al (2012)
	林龄 Forest age	16–60	0.74–2.29	0.91–6.02	1.60–3.96	Zhang XK et al (2015)
	植被类型 Vegetation type	28–42	2.50–3.30	2.00–16.00	–	Xiao et al (2014); Shao et al (2016)
草地 Grassland	恢复措施 Restoration practices	30–40	0.70–1.03	–	5.45–7.47	Wu DH et al (2008)
	退化和放牧 Degradation and grazing	20–45	2.20–2.72	4.00–4.50	2.80–3.30	Liang et al (2007); Li et al (2013)
湿地 Wetland	开垦改良 Reclamation	11–47	0.18–2.46	4–15	1.10–4.86	Wu et al (2002, 2005)
	外来植物入侵 Invasive plant	23–27	0.01–2.00	–	–	Chen et al (2007)
沙地 Sandland	流动沙丘 Active sand dune	3–26	0.14–2.15	0.48–3.03	0.91–3.21	Zhang et al (2010)
	固定沙丘 Stable sand dune	12–46	1.18–2.53	1.55–3.41	1.12–4.23	Guan et al (2015); Zhang et al (2010)
	人工林效应 Artificial plantation	10–16	–	–	1.25–2.86	Su et al (2012)
	生物土壤结皮 Biological soil crust	20–28	0.80–1.80	–	–	Liu et al (2011)

1.1.2 森林生态系统

与其他生态系统相比, 森林生态系统复杂的生态环境以及多样的植被组成决定了土壤线虫群落具有最为丰富的种类和最高的多样性。森林地上植被的上行(bottom-up)效应是土壤线虫群落主要的驱动力, 对维持地下土壤线虫多样性具有十分重要的作用(Zhang XK et al, 2015)。在亚热带竹林中, 林下植被去除降低了土壤线虫群落的丰富度和多样性, 而增加了其优势度(Shao et al, 2016), 验证了植被对土壤线虫群落多样性维持的重要性。在植被演替过程中, 土壤线虫数量和多样性没有随着林龄的增加相应增加, 而是表现为中等林龄土壤线虫数量最多以及多样性最高(Zhang XK et al, 2015); 土壤线虫对植物根部资源及真菌资源的依赖程度提高, 其营养结构、群落结构和群落功能的季节稳定性也增强, 凋落物输入是植被影响土壤线虫群落的主要途径之一(李志鹏等, 2016)。土壤和气候环境因子也是影响森林土壤线虫群落最主要的因素。张荣芝等(2016)对贡嘎山不同垂直气候带土壤线虫群落分布格局的研究表明, 不同气候带间线虫群落密度及多样性均无显著差异, 但食真菌、捕食-杂食和植物寄生线虫的密度差异显著, 土壤有效氮、全钾及温度是主要的影响因子; 而对于长白山生态系统不同海拔梯度土壤线虫群落分布格局的研究表明, 土壤含水量(Tong et al, 2010)、土壤碳氮比、pH值以及微生物碳(Zhang M et al, 2012)是影响土壤线虫群落分布的主要土壤环境因素。

1.1.3 草地生态系统

我国幅员辽阔, 草地生态系统类型也多种多样, 对沿着我国新疆、甘肃、内蒙古等省的北方干旱、半干旱区草地生态系统中设置的跨度达3,600多公里的样带调查研究发现, 土壤线虫的数量和多样性都随着降雨量的增加而增加, 典型草原的线虫多度和多样性均高于荒漠和荒漠草原(Li et al, 2017)。草地管理措施, 如放牧和围封等, 是影响草地土壤线虫群落组成和多样性的主要因素。在内蒙古半干旱草原生态系统, Qi等(2011)发现, 土壤线虫数量随着放牧强度的增加而增加, 其中捕食-杂食线虫和食细菌线虫的丰富度变化显著(Ruan et al, 2012; Chen et al, 2013)。在高山草甸生态系统, 线虫总数、植物寄生线虫和食细菌线虫数量均随着放牧强度的增加而增加, 而捕食线虫数量则相反, 随着放牧强度

的增加而减少(Hu et al, 2015)。对于放牧强度的增加促进线虫数量增加的原因并不是十分清楚, 有待进一步深入研究。围栏封育和种植苜蓿(*Medicago sativa*)均显著促进了松嫩平原重度退化草地地上植被的恢复, 改善了土壤线虫群落生活的环境, 围栏封育较种植苜蓿更加显著提高了土壤线虫群落数量和多样性(吴东辉等, 2007, 2008)。

目前草地生态系统土壤线虫群落研究较多地集中在内蒙古草地生态系统, 但对于其他地区, 如西藏、新疆、青海、四川、甘肃和云南的草地生态系统关于土壤线虫群落的研究相对较少, 有待进一步拓展研究区域, 丰富研究类型。

1.1.4 湿地生态系统

湿地作为介于水陆之间的过渡性生态系统, 具有高度丰富的生物多样性, 是地球上初级生产力最高的生态系统之一(武海涛等, 2008), 我国关于湿地土壤线虫生态学的研究集中在内陆湿地、盐沼湿地、淡水沼泽地以及潮间带等湿地类型, 研究内容主要涉及外来植物入侵以及人为干扰措施的影响(Wu et al, 2005; Chen et al, 2007; 武海涛等, 2008; 王莹莹和吴纪华, 2011)。在我国扬子江流域的盐碱滩, 外来植物入侵通过改变凋落物的质量, 加速了凋落物的分解, 促进了食细菌线虫的增加(Chen et al, 2007)。在长江口潮间带盐沼湿地, 外来植物入侵同样促进了食细菌线虫的增加, 但是降低了土壤线虫的营养多样性, 土壤食物网结构趋于简化, 凋落物输入仍然是外来入侵植物对于线虫群落产生影响的主要途径(陈慧丽, 2008)。人为干扰措施对于湿地土壤线虫群落的研究结果表明, 土壤线虫属的丰富度和多样性在我国长江流域崇明岛的开垦地带显著低于潮间带, 并在开垦地带呈现斑块性分布, 湿地开垦后土壤环境的变化是影响线虫群落变化的主要因素(Wu et al, 2002, 2005)。

由于湿地生态系统的特殊性, 与其他生态系统相比, 关于土壤线虫群落的研究相对较少, 特别是土壤线虫对湿地植物入侵的反馈机制研究还不够深入, 因此仍是未来研究的重点和难点。

1.1.5 沙地生态系统

与其他生态系统不同, 沙地生态系统具有相对较低的土壤含水量、土壤养分以及较低的生物多样性。植被的人工种植是沙地生态系统恢复的主要措施。在科尔沁沙地生态系统, 土壤线虫群落在经过

植被恢复的固定沙丘和流动沙丘相比,分布表现为截然相反的趋势,在固定沙丘土壤线虫总数随着土层深度的增加而减少,而在流动沙丘则随着土层深度的增加而增加(Zhang et al, 2007, 2010);此外,随着人工植被小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)在科尔沁沙地建立年限的增加,线虫数量和群落多样性也随之增加,反映出沙地生态系统一个渐进的恢复过程,地上植被和土壤环境的恢复是影响线虫群落的重要原因(Guan et al, 2015)。生物土壤结皮是沙地生态系统恢复的主要特征之一,随着沙丘的固定,生物土壤结皮逐渐定殖和发展,显著增加了土壤线虫群落的多样性(Liu et al, 2011);生物土壤结皮主要有利于0–5 cm土层中食真菌线虫和捕食–杂食线虫类群的增加(Guan et al, 2018)。

沙地生境的特殊性和线虫的诸多特性决定了沙丘土壤线虫群落的研究具有其独特性和必要性,土壤线虫群落精准地指示出沙丘恢复过程中的细微变化以及形成的生物土壤结皮中物质和能量的流通状态,对于综合评价固沙植被在沙地生态系统中的生态功能以及判别荒漠系统退化、荒漠化发生和发展具有重要的理论意义和实践价值。

1.2 土壤线虫群落与全球气候变化的关系

除了区域性环境变化对土壤线虫群落产生显著影响之外,以大气CO₂浓度升高、气候变暖、降水格局变化及大气氮沉降为主要特征的全球气候变化也正在对土壤生态系统产生十分重要的影响。土壤线虫群落对全球气候变化十分敏感,一方面其群落组成及结构对气候变化产生响应,另一方面它们可以调控生态系统对全球变化的响应和反馈,对生态系统功能及服务产生重要影响(宋敏等, 2015)。不同环境变化因子对土壤线虫群落的影响不同(表

2),根据变化因子的类型,目前相关研究可以分为以下几类:

(1)CO₂和O₃浓度升高。CO₂浓度升高和施肥的互作效应对线虫多度和多样性的影响在作物生长初期比较明显,同时食物网结构的变化还对有机质的分解路径产生了影响(Li et al, 2007)。另一方面线虫群落的改变也会对CO₂的释放产生影响,罗天相等(2008)研究表明线虫群落个体数量的增加促进了大气中CO₂释放量的增加。而长期O₃浓度升高同样会对土壤线虫群落产生显著影响,臭氧浓度升高的印痕效应(legacy effect)显著增加了食微线虫的数量(Li et al, 2016)。

(2)氮沉降和降水。模拟降水和氮沉降处理降低了长白山土壤生态系统中食真菌线虫、植物寄生线虫以及捕食–杂食线虫数量,土壤线虫对于水氮添加反应特别敏感(Sun et al, 2013);氮磷单一或同时添加也抑制了我国热带地区的次生林生态系统土壤线虫的增加(Zhao et al, 2014)。人类活动引起的氮富集效应很大程度上改变了线虫群落的组成(Wei et al, 2012),氮沉降主要通过土壤酸化的途径抑制了食细菌线虫、食真菌线虫、捕食–杂食线虫数量(Chen et al, 2015)。然而,与上述结果不同的是在氮限制的半干旱草地生态系统,氮添加对线虫的影响不显著,水添加增加了植物寄生线虫的比例(Ruan et al, 2012)。

(3)增温。气候变暖可以改变植物群落组成、初级生产力、地下部分碳输入、土壤水分和养分有效性,间接地影响土壤线虫。Dong等(2013)在农田生态系统常规耕作和免耕条件下,研究发现玉米生长早期土壤线虫多样性对增温的反应是正向的,然而增温对土壤线虫总数以及各营养类群数量的影响

表2 气候变化对我国不同生态系统中土壤线虫多样性的影响

Table 2 Effect of climate changes on soil nematode diversity in different ecosystems of China

生态系统 Ecosystems	处理 Treatments	属的数量 Genus number	多样性 Diversity (<i>H'</i>)	丰富度 Richness	营养类群多样性 Trophic diversity	参考文献 References
农田 Agricultural field	CO ₂ 浓度升高 Elevated CO ₂	27–44	1.54–2.35	–	–	Li et al (2005, 2007)
	增温 Elevated temperature	29–36	–	–	–	Dong et al (2013)
森林 Forest	氮磷添加 N and P addition	78	1.97–2.59	2.81–3.98	–	Zhao et al (2014)
	氮添加 N addition	27–43	1.65–2.84	–	1.91–3.60	Sun et al (2013)
草地 Grassland	氮富集 N enrichment	–	–	13.00–19.00	–	Chen et al (2013, 2015)
	氮添加和增温 N addition and elevated temperature	–	–	3.80–4.50	2.70–3.20	Li et al (2013)
	氮和水添加 N and water addition	18	2.41–2.62	–	–	Ruan et al (2012)

不显著。因此, 该研究预测在未来全球气候变暖条件下, 温度升高1℃对常规耕作和免耕条件下土壤线虫群落的影响较小。在我国温带草原生态系统, 增温效应对土壤线虫群落的影响同样不显著(Li et al, 2013)。目前国内关于增温效应对于土壤线虫群落的影响开展得还不是很多, 不同生态系统、不同增温幅度、不同尺度水平上对土壤线虫群落的影响是否不同, 还有待进一步深入研究。

1.3 土壤线虫群落生态功能研究

土壤线虫群落的生态功能是指土壤线虫与非生物环境的相互关系以及在环境多因子驱动下的物质能量转化等生态过程。土壤线虫在土壤生态系统占有多个营养级, 与其他生物形成复杂的食物网, 在维持土壤生态系统稳定性、促进物质循环和能量流动方面起着重要作用(曹志平, 2007)。

1.3.1 在土壤物质循环过程中的生态功能

土壤线虫在土壤食物网内占有不同的位置, 与土壤资源和微生物等形成复杂的关系, 共同驱动土壤生态功能(陈小云等, 2007)。土壤线虫群落的存在直接或者间接地影响了土壤养分的循环和转化, 在植物养分的供给过程中发挥效应(Mao et al, 2007; Xu et al, 2015; Zhang et al, 2017)。土壤线虫群落在团聚体这一微尺度内对于土壤有机碳稳定性影响的研究表明, 线虫群落丰富度的增加和群落组成的改变均有助于增加保护性耕作系统土壤碳储量以及碳的固定; 保护性耕作方式主要是通过改变微生物和线虫群落结构, 使得更多的基质碳被保存在土壤生物源碳库中, 进而使有机碳的积累及稳定性得以增强(Zhang SX et al, 2013)。此外, 线虫对土壤有机质分解途径的调控也是影响土壤有机碳稳定性的重要因素之一, 即通过捕食微生物群落, 调节细菌和真菌分解途径, 从而影响凋落物的分解, 驱动有机碳的积累和稳定(陈小云等, 2007; 李志鹏等, 2016)。线虫对土壤氮素矿化同样产生显著影响, 与去除土壤线虫群落的处理相比较, 保留线虫群落的处理通过促进氮素的矿化显著促进了植物的生长(Zhang et al, 2017)。食细菌线虫的增加可以驱动土壤 NH_4^+ 和 NO_3^- 的显著增加, 促进了氮的矿化和硝化作用, 从而加强了植物的生长及其对养分氮的吸收(Li & Hu, 2001; Xiao et al, 2010)。由此可见, 取食作用是土壤线虫群落实现其生态功能的主要方式, 通过取食与非取食过程调控微生物群落的生物量、

数量以及群落结构组成, 释放固持在微生物体内的碳和氮, 促进土壤生态系统养分循环, 从而提高地上植物生产力。

土壤线虫群落除了通过促进土壤养分循环过程对土壤生态系统过程和植物生长起着重要的调节作用之外, 还通过影响其他土壤物质发挥其重要的生态功能。Mao等(2007)发现在土壤线虫富集的土壤中, 生长素(IAA)和赤霉素(GA3)含量均显著增加; Zhou等(2013)研究表明食细菌线虫通过加强微生物活性来降解除草剂(如扑草净), 从而有助于污染土壤的恢复。这些发现又为线虫的其他生态功能提供了重要的依据, 但是目前还缺乏系统和深入的机制研究, 有待进一步探索。

1.3.2 生物指示功能

由于与土壤环境的紧密联系以及对环境扰动的敏感性, 土壤线虫群落可以作为指示生物来指示和反映土壤食物网结构和功能的变化(Neher, 2001), 提供有关土壤生态过程的独特信息。线虫群落结构对于土壤生态系统的分解路径、土壤养分状况和环境质量等均有十分重要的生物指示作用(Yeates et al, 2009)。线虫的生物指示功能总结起来具有以下两个主要特点:

(1)对短期变化的敏感性。土壤线虫综合反映了土壤的物理、化学和生物学特性, 对环境极其敏感, 其他没有任何一类生物体具有如此大的潜力(Neher, 2001)。不同于土壤理化特性的变化滞后性(如土壤全碳全氮在短时期内受到影响很难发生显著的变化, 只有长期影响才能看出显著变化), 土壤线虫群落却可以迅速地反映出短时间内土壤环境的细微变化。例如, 重金属污染一旦达到危害的标准将会造成一些无法挽回的损失, 因此需要一些敏感指标对其产生预判效应。土壤线虫群落对重金属的敏感反应正好可以指示重金属土壤生态系统的健康状况以及受到干扰或者污染的程度。不同生活史和捕食类型的线虫按照它们对重金属污染反应的不同分为几种响应类型, 即极度敏感型、中度敏感型和不敏感型(Han et al, 2009), 例如在养分差、干扰大的环境条件下, c-p (colonizer-persister)值较高的线虫功能类群的丰富度是重金属污染的敏感生物指示指标(Shao et al, 2008)。对于重金属的浓度效应, 线虫群落则表现出低促高抑的反应(Zhang et al, 2006)。线虫群落这些敏感的变化均为其生物指示功

能的发挥奠定了基础。

(2)与环境的长期协同发展性。线虫能随着周围生物和非生物环境的变化而迅速做出响应,因此可以跟踪指示土壤生态系统长期的变化过程。例如,在科尔沁沙地建立固沙植被以后,随着人工林生长年限的增加,土壤线虫总多度和各个营养类群线虫多度随之逐渐增加,线虫群落和人工植被是平行发展的,并在人工林生长29年后达到最大;线虫群落对人工林生长年限变化的响应与生物土壤结皮的发育过程也是平行发展的,从初期的藻-地衣结皮发育到后期的苔藓结皮,土壤线虫指示了荒漠化土壤的渐进恢复过程(Zhang et al, 2010; Guan et al, 2018)。

为了更好地发挥土壤线虫的生物指示功能,研究者们利用土壤线虫群落分析方法建立了各种评价体系,成为评价线虫生物指示功能的重要工具。Zhang XK等(2012)根据农田生态系统研究中线虫表现出来的生物指示功能,将线虫生态指数分为两类:一类为描述性的指标(如线虫群落的丰富度和生物量),可用于获得一些直观的定量化结果;另一类为评价性指标(如线虫群落的富集指数和代谢足迹),可用于综合判断土壤食物网结构和功能,获得一些定性化的结果。Zhao等(2016)综合了不同管理措施与不同土地利用方式的多个研究的原始数据得出结论,以线虫属为单位和以线虫功能团为基础的评价系统是互相补充的,而不是更优于彼此,两种评价系统在研究中同时应用更能全面发挥土壤线虫的生物指示功能,从而有效评价和判别环境状况。

1.4 土壤线虫群落生态学分析方法的发展及应用

1.4.1 土壤线虫生态指数的发展过程

描述土壤线虫多样性的生态指数可分为4类:物种多样性、营养类群多样性、生活史多样性和功能多样性生态指数(李琪等, 2007)。在研究早期,描述土壤线虫物种多样性的生态指数主要是将生态学上分析生物多样性的指数加以广泛应用,常用的生态指数包括Shannon-Wiener指数(H')、Simpson指数(λ)(Yeates, 1984; Yeates & Bongers, 1999)、均匀度指数和丰富度指数。此后,土壤线虫生态研究学者们又逐步发展了专门适用于分析土壤线虫群落的生态指数,例如在线虫4个营养类群(食细菌线虫、食真菌线虫、植物寄生线虫以及捕食-杂食线虫)划分的基础上发展出来的土壤线虫营养多样性指数(trophic diversity),用来描述线虫营养类群的相对

多度和均匀度;线虫通路比值(nematode channel ratio, NCR)是利用食细菌线虫和食真菌线虫这两个类群的比例,反映出不同分解通道在分解过程中的相对重要性(Yeates, 2003)。在前两类生态指数的基础上,研究者在线虫 r -对策者向 k -对策者过渡的5个类群,即不同的 c - p 类群的基础上,发展出第三类线虫生态指数,用于描述线虫生活史多样性,例如成熟度指数(maturity index, MI)(包括所有的线虫种类的总成熟度指数、自由生活线虫成熟度指数以及植物寄生线虫成熟度指数(PPI))(Bongers, 1990; Bongers et al, 1997)。

将第二类 and 第三类生态指数相结合,综合了营养类群和 c - p 类群划分的信息,发展出来第四类功能多样性生态指数,提出了线虫功能团(nematode guilds)的概念(Bongers & Bongers, 1998)。代表性的指数有富集指数(enrichment index, EI)、结构指数(structure index, SI)、基础指数(basal index, BI)以及通路指数(channel index, CI)。与以往的指数不同的是,该类指数可以反映出对食物资源的预期响应及对食物网结构复杂性进行衡量,并通过与食物资源丰富程度及与结构有关的功能群多度的权重系统对土壤线虫群落进行分析,在研究线虫演替时更有效且信息量更大(Ferris et al, 2001)。

利用这些指数,我国研究者将以往研究只停留在线虫群落多样性分析的水平上推进到对于土壤线虫群落以及食物网生态功能的评价,推动了土壤线虫生态学研究。然而,这类指数的缺陷是不能指示食物网结构和功能的相对大小,例如不同丰富度的两个线虫群落可能具有相同的多样性指数、MI、SI或者EI。因此,在此基础上又延伸出土壤线虫功能代谢足迹的概念(Ferris, 2010)。

1.4.2 土壤线虫功能代谢足迹的应用

线虫除了身体生长和产卵需要利用碳之外,它本身还需要代谢碳,且这种代谢与线虫身体的大小密切相关(Ferris et al, 1995)。在线虫生态学中,以线虫生物量碳和呼吸碳含量作为衡量线虫的代谢状况,从而反映土壤食物网功能的大小,指示食物网的能量流动(Ferris, 2010; 陈云峰等, 2014)。Ferris (2010)将这种方法继续发展,提出了线虫功能代谢足迹(nematode metabolic footprint, NMF),是基于生长和呼吸过程中利用的碳来度量代谢活性和生态系统功能,利用可以量化的土壤线虫形态度量数

据来反映和指示碳的代谢过程。土壤线虫功能代谢足迹由生产和呼吸两个部分组成,生产部分是线虫的一个生活周期中碳分配到生长和繁殖中的量;呼吸部分是评价代谢活性中碳利用的部分(Ferris, 2010; Ferris et al, 2012a, b; 张晓珂等, 2013)。线虫代谢足迹的优势在于:以往的生态指数不能描述进入真菌分解途径的碳比细菌分解途径高多少,而线虫代谢足迹则能描述出进入真菌与细菌分解途径的碳相对含量,比较两者之间的差异(陈云峰等, 2014),从而评价食物网有效资源状况和估计线虫对生态系统服务和功能的贡献(Zhang XK et al, 2015, 2017)。

Zhang XK等(2012)利用Ferris (2010)的这种研究方法开展研究,结果表明农田生态系统小麦秸秆覆盖提高了线虫富集代谢足迹、结构代谢足迹和功能代谢足迹,进一步证实了外源有机碳的输入能够调节土壤食物网的结构和功能。在玉米-大豆轮作系统,线虫功能代谢足迹大于连作玉米系统,线虫各营养类群代谢足迹对不同的耕作制度和耕作措施产生不同的响应,代谢足迹的变化提供了更多关于输入土壤食物网的碳和能量的信息,反映了作物耕作制度和措施如何影响生态系统食物网的生态服务功能(Zhang ZY et al, 2015)。在长白山森林生态系统,演替后期线虫的富集代谢足迹较低,表明了可获得的有效资源降低;而演替中期即中等林龄植被土壤线虫的富集代谢足迹较高,暗示输入土壤食物网资源的增加(Zhang XK et al, 2015)。沙地生态系统生物土壤结皮下,土壤线虫总生物量碳、食真菌线虫生物量碳和捕食-杂食线虫生物量碳增加,同样食真菌线虫代谢足迹、捕食-杂食线虫代谢足迹和结构代谢足迹也相应增加(Guan et al, 2018)。不同于以往的线虫生态指数,线虫代谢足迹反映了土壤生物的代谢过程和能量流动,指示了食物网功能的大小,提供了一些关于生物量、代谢活性以及食物网中碳和能流的额外信息,延伸了生态系统评价的功能。

综上所述,目前没有一种单一的线虫生态指数或研究方法可以全面有效地揭示土壤线虫群落结构或者土壤食物网的变化,只有综合各种生态指数和研究方法,取长补短,才能更好地发挥土壤线虫群落对土壤食物网的生物指示功能。

2 土壤线虫生态学研究展望

为了促进土壤线虫生态学的发展,在当前有必

要在全中国范围内建立起一个包括不同区域(例如,从南到北或者从西到东的样带)和不同生态系统(例如,典型的农田生态系统、林地生态系统、草地生态系统等)的土壤线虫监测网络,这将使研究者们获得更加全面综合的线虫数据。在监测网络中应该建立统一的、标准的监测方法,便于数据间的比较分析,监测方法和数据集的整合将会为生态学理论的发展提供科学基础,为土地管理者和其他决策者提供数据支持(潘开文等, 2016)。国外的土壤生物学家在2010年和2016年相继出版了《欧洲土壤生物多样性图集》(*European Atlas of Soil Biodiversity*) (Jeffery et al, 2010)和《全球土壤生物多样性图集》(*Global Soil Biodiversity Atlas*) (Orgiazzi et al, 2016)。然而,迄今为止有关中国土壤生物多样性的图集还少有报道。国内的研究者们已经意识到监测网络的重要性并且在中国科学院的支持下着手开始这方面的研究工作。2016年5月召开了全国范围的土壤动物多样性监测网络会议,目标是致力于创建中国土壤动物监测网络,为保护生物多样性和资源提供基础数据。为了扩展研究的广度和深度,从生态学问题和研究技术两个角度出发,今后仍然需要在以下几个方面加强研究。

2.1 需要加强研究的生态学问题

2.1.1 土壤线虫与土壤食物网内其他土壤生物之间的联通性

土壤线虫作为重要的生物群落之一,在土壤食物网中不是独立存在的,它和食物网的其他土壤生物必然产生密切的营养级联关系。所谓土壤食物网的联通性(connectance)是指“在食物网中实际的种间相互作用与所有可能发生的潜在种间相互作用的比例”,它可以用来比较不同食物网能量通道中营养级之间的相互关系(Sánchez-Moreno et al, 2011; Ferris et al, 2012a)。土壤食物网联通性对于维持高效的生态系统功能是极其重要的(Ferris et al, 2012a; de Vries et al, 2013; Wall et al, 2015),利用它可以评价食物网的稳定性以及复杂程度(Sánchez-Moreno et al, 2011)等。

目前在土壤线虫与土壤食物网内其他土壤生物之间的联通性研究中,通常根据碳源在食物网中的流动情况分为以下几个能量通道:(1)植食通道(碳源从植物流向植物寄生线虫);(2)微生物通道(碳源从微生物流向食微线虫),这类通道又可细分为

细菌通道和真菌通道,细菌通道即碳源从细菌流向食细菌线虫,真菌通道即碳源从真菌流向食真菌线虫;(3)捕食-杂食通道(碳源从食细菌线虫、食真菌线虫和植物寄生线虫流向捕食-杂食线虫)。土壤线虫通过不同营养级间的上行/下行(bottom-up/top-down)效应调节土壤食物网的结构组成和功能运行。例如,细菌和真菌被食细菌线虫和食真菌线虫所捕食,从而将物质和能量输入食物网;食细菌线虫和食真菌线虫再被捕食-杂食线虫所捕食,从而将物质和能量继续向上传递。由此可见,通过调节土壤线虫和土壤食物网中其他生物类群的联通性,可以对整个土壤生态系统的生态功能产生影响(Wurst et al, 2008)。然而,目前研究的不足在于对于联通性的研究多停留在定性研究而缺乏量化;研究多针对于土壤微食物网这一小范围开展;与生态功能关系的研究还不够深入和细致,未来仍需加强。

2.1.2 全球气候变化背景下的土壤线虫生态学研究

关于土壤线虫群落对于全球气候变化响应的研究虽然已经在我国开展,但以下几个方面研究还有待加强和改进:(1)加强长期实验的研究。无论是大气中CO₂浓度升高还是O₃浓度升高,无论是氮沉降还是增温,这些过程都是缓慢、渐进而长期的,短期的实验很难反映长期的气候变化效应,因为土壤线虫对于环境的变化也同样有一个适应过程,它们对长期和短期实验的响应也许是不同的。(2)试验模拟方式的改进。以往的研究针对土壤线虫群落对氮沉降或降雨响应的研究较多,但是多采用施氮肥或直接喷洒氮肥或者灌溉来模拟氮沉降和降雨,却没有考虑实际情况中氮沉降或降雨必须通过森林或者作物的冠层这个过程。Zhang W等(2015)在位于我国河南省的鸡公山国家自然保护区中,利用“林冠模拟氮沉降和降雨”自动控制实验系统,模拟实现了从冠层上方施加不同水量和不同浓度氮溶液,开展了氮浓度对土壤生物影响的研究,并对比了林下施用和冠层施用的优缺点,即传统的林下施用可能忽略了许多重要的氮循环过程,而冠层施用更接近真实的氮沉降过程。因此,这也是未来氮沉降研究值得考虑的一个方向。(3)综合多个气候因子开展评价。以往的研究较多的是评价单一气候因子对土壤线虫群落的影响,也有部分研究涉及了2个因子,如氮沉降和降水,氮沉降和增温等。然而,全球变化是由诸多驱动因子共同作用的结果,各个驱动因

子之间存在复杂的交互作用(宋敏等, 2015),单因子有时很难反映气候变化条件下的真实状况。因此,有必要加强土壤线虫群落对多个气候因子交互作用响应机制方面的研究。

综上所述,土壤线虫对于研究未来全球气候变化背景下土壤生态系统过程和生物功能具有重要作用,有必要在未来的研究中加强上述几方面的研究,从生物角度增强对全球气候变化的预见性。

2.2 土壤线虫生态学的研究技术与方法

2.2.1 同位素示踪技术在土壤线虫群落分析中的应用

对于陆地原位养分动态的研究,稳定同位素技术提供了追踪和量化碳的方法(Ostle et al, 2000; Shaw et al, 2016; Pausch et al, 2016)。从植物和土壤有机质到土壤食物网的碳流动过程是由初级的生物体引起的,如真菌、细菌和植物寄生线虫,之后是在营养级水平上的生物,例如原生动物,部分线虫和中型动物(Minoshima et al, 2007)。基于同位素分析技术以确定土壤线虫和其他主要土壤动物之间营养级关系以及物质和能量的流动,可以推动跨营养级结构、功能和多样性维持的研究,对于生态系统上行或下行效应维持机制的研究有极大的促进作用;同时对于探究土壤生态系统内的物质能量循环流动途径也具有重要的参考价值。

Ruess和Chamberlain (2010)已经通过应用单独脂肪酸的分析或者脂肪酸和稳定同位素技术结合分析,即对单个脂肪酸的¹³C/¹²C比率的特定复合物分析,评估了营养级间的相互作用。Shaw等(2016)利用¹³C标记的根茬对生物体的碳流进行示踪,结果表明分解的根系是土壤线虫的重要碳源,其中线虫(主要指食微线虫和捕食线虫)通过捕食细菌、真菌、原生动物和其他线虫来间接获得和利用来自于根系的碳源。Pausch等(2016)研究发现在对玉米植株进行¹³CO₂脉冲标记初期,与食微线虫相比,捕食杂食线虫对¹³C的吸收有滞后效应;脉冲标记25天后,标记碳在线虫各营养类群内均增加;微生物和线虫成为了植物和土壤之间碳转移的主要的土壤微食物网生物通道或载体。目前我国对于土壤线虫和食物网中其他土壤生物类群是如何促进生态系统过程,尤其是碳氮循环过程,仍然缺乏清晰深入的理解,只有相对少量的研究定量地描述了在整个土壤食物网水平下碳的动态变化。因此,未来在我

国利用同位素示踪技术探究土壤食物网内土壤生物之间的物质能量流动过程的研究仍然需要加强。

2.2.2 分子生物学方法在土壤线虫群落分析中的应用

生态学家面临的一个主要问题是获取一个完整的高度复杂的土壤群落的全貌(Wu et al, 2009)。以往, 大多数的中国学者用传统的形态学和专门的分类学方法来鉴定土壤线虫。传统的鉴定方法很难在短时间内完成物种水平上土壤线虫群落多样性的分析工作, 这对于人工鉴定来说是一项任务量非常大的工作, 而且对于研究者的专业水平要求极高。因此, 分子生物学方法的应用就是力求在物种水平上获取一个更精确的土壤线虫群落的全貌。一些新技术, 如DNA条形码或者测序、DNA指纹图谱和功能基因组学、变性梯度凝胶电泳(denaturing gradient gel electrophoresis, PCR-DGGE)、应用末端限制性片段多态性技术(terminal restriction fragment length polymorphism, PCR-TRFLP)和实时聚合酶链反应(real-time PCR)都已经被用于土壤线虫群落分析(Powers et al, 2009; Chen et al, 2010; Wu et al, 2009, 2011)。然而, 在我国以DNA为基础的方法来评估土壤线虫的组成结构和多样性, 尤其物种水平上的, 发展并不是很成熟。因此, 在物种水平上快速评估土壤线虫多样性的分子方法将会成为土壤线虫生态学研究的重要工具, 同时也将加强土壤线虫对环境的指示作用研究(殷秀琴等, 2010)。

此外, 分子生物学技术还可以应用于生态系统功能关系的研究, 例如已有研究利用分子生物学技术开展线虫捕食者体内的食物分析, 其中DNA分子跟踪食物链网络技术(DNA-based approach tracking trophic links)就是依赖于PCR技术和DNA测序技术建立起来的, 利用提取的土壤动物肠道或粪便中的DNA, 进行PCR扩增, 对产物进行测序, 序列比对、分析, 从而鉴定其食物组成的方法, 包括样本的采集、DNA提取、PCR扩增、DNA测序和序列分析等一系列基本步骤(马秀慧和王志坚, 2012; Eitzinger et al, 2013)。Ladygina等(2009)从线虫消化道处提取了其所以取食微生物的DNA, 通过PCR扩增、克隆、测序等, 发现不同营养类群的线虫体内细菌的丰富度和组成是不同的, 研究进一步探讨了土壤线虫对微生物的取食行为。对捕食者的食物进行分子鉴定, 将为食物网间的营养关系提供更为重要和精确的

信息(窦永静等, 2015)。因此, 分子生物学在未来研究的应用将对我国土壤生态学的研究有极大的推动作用。

除此之外, 必须指出的是分子方法应用在小型土壤动物的研究相对较少, 具有一定难度; 而且该方法只能通过测定相对丰富度(relative abundance)计算土壤动物的生物多样性, 测定结果不是密度、绝对丰富度或者单个土壤线虫属的生物量。因此如何将传统的线虫分类方法和现代分子生物学方法相结合, 更好地揭示土壤线虫生物多样性和生态功能, 也是今后土壤线虫生态学工作者面临的一项新的挑战。

参考文献

- Bongers T (1990) The maturity index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83, 14–19.
- Bongers T, Bongers M (1998) Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 10, 239–251.
- Bongers T, van der Meulen H, Korthals G (1997) Inverse relationship between the nematode maturity index and plant parasite index under enriched nutrient conditions. *Applied Soil Ecology*, 6, 195–199.
- Cao ZP (2007) *Soil Ecology*. Chemical Industry Press, Beijing. (in Chinese) [曹志平 (2007) 土壤生态学. 化学工业出版社, 北京.]
- Chen DM, Lan ZC, Hu SJ, Bai YF (2015) Effects of nitrogen enrichment on belowground communities in grassland: Relative role of soil nitrogen availability vs. soil acidification. *Soil Biology & Biochemistry*, 89, 99–108.
- Chen DM, Zheng SX, Shan YM, Taube F, Bai YF (2013) Vertebrate herbivore-induced changes in plants and soils: Linkages to ecosystem functioning in a semi-arid steppe. *Functional Ecology*, 27, 273–281.
- Chen HL (2008) Effect of *Spartina alterniflora* Invasions on Nematode Communities in Salt Marshes of the Yangtze River Estuary: Patterns and Mechanisms. PhD dissertation, Fudan University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [陈慧丽 (2008) 互花米草入侵对长江口盐沼湿地线虫群落的影响及其机制. 博士学位论文, 复旦大学, 上海.]
- Chen HL, Li B, Fang CM, Chen JK, Wu JH (2007) Exotic plant influences soil nematode communities through litter input. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 1782–1793.
- Chen XY, Daniell TJ, Neilson R, Flaherty VO, Griffiths BS (2010) A comparison of molecular methods for monitoring soil nematodes and their use as biological indicators. *European Journal of Soil Biology*, 46, 319–324.
- Chen XY, Liu MQ, Hu F, Mao XF, Li HX (2007) Contributions of soil micro-fauna (protozoa and nematodes) to rhizosphere

ecological functions. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 3132–3143. (in Chinese with English abstract) [陈小云, 刘满强, 胡锋, 毛小芳, 李辉信 (2007) 根际微型土壤动物——原生动物和线虫的生态功能. *生态学报*, 27, 3132–3143.]

- Chen YF, Han XM, Li NF, Hu C (2014) Approach of nematode fauna analysis indicate the structure and function of soil food web. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 1072–1082. (in Chinese with English abstract) [陈云峰, 韩雪梅, 李钮飞, 胡诚 (2014) 线虫区系分析指示土壤食物网结构和功能研究进展. *生态学报*, 34, 1072–1082.]
- de Vries FT, Thebault E, Liiri M, Birkhofer K, Tsiafouli MA, Bjornlund L, Jorgensen HB, Brady MV, Christensen S, de Ruiter PC, d'Hertefeldt T, Frouz J, Hedlund K, Hemerik L, Hol WHG, Hotes S, Mortimer SR, Setälä H, Sgardelis SP, Uteseny K, van der Putten WH, Wolters V, Bardgett RD (2013) Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 14296–14301.
- Dong ZK, Hou RX, Chen QY, Ouyang Z, Ge F (2013) Response of soil nematodes to elevated temperature in conventional and no-tillage cropland systems. *Plant and Soil*, 373, 907–918.
- Dou YJ, Chang L, Wu DH (2015) Research methods of soil animal food web: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 247–255. (in Chinese with English abstract) [窦永静, 常亮, 吴东辉 (2015) 土壤动物食物网研究方法. *生态学杂志*, 34, 247–255.]
- Eitzinger B, Micic A, Körner M, Traugott M, Scheu S (2013) Unveiling soil food web links: New PCR assays for detection of prey DNA in the gut of soil arthropod predators. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 943–945.
- Ferris H (2010) Form and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology*, 46, 97–104.
- Ferris H, Bongers T, De Goede RGM (2001) A framework for soil food web diagnostics: Extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, 18, 13–29.
- Ferris H, Griffiths BS, Porazinska DL, Powers TO, Wang KH, Tenuta M (2012a) Reflections on plant and soil nematode ecology: Past, present and future. *Journal of Nematology*, 44, 115–126.
- Ferris H, Lau S, Venette R (1995) Population energetics of bacterial-feeding nematodes: Respiration and metabolic rates based on carbon dioxide production. *Soil Biology & Biochemistry*, 27, 319–330.
- Ferris H, Sánchez-Moreno S, Brennan EB (2012b) Structure, functions and interguild relationships of the soil nematode assemblage in organic vegetable production. *Applied Soil Ecology*, 61, 16–25.
- Fu SL, Zou XM, Coleman DC (2009) Highlights and perspectives of soil biology and ecology research in China. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 868–876.
- Guan PT, Zhang XK, Yu J, Cheng YY, Li Q, Andriuzzi WS, Liang WJ (2018) Soil microbial food web channels associated with biological soil crusts in desertification restoration: The carbon flow from microbes to nematodes. *Soil Biology & Biochemistry*, 116, 82–90.
- Guan PT, Zhang XK, Yu J, Ma NN, Liang WJ (2015) Variation of soil nematode community composition with increasing sand-fixation year of *Caragana microphylla*: Bioindication for desertification restoration. *Ecological Engineering*, 81, 93–101.
- Han DC, Zhang XK, Tomar VVS, Li Q, Wen DZ, Liang WJ (2009) Effects of heavy metal pollution of highway origin on soil nematode guilds in North Shenyang. *Journal of Environmental Sciences*, 21, 193–198.
- Hou XK, Hu N, Zhang XK, Liang L, Zhai RC (2010) Vertical distribution of soil nematode communities under different tillage systems in the Lower Reaches of Liaohe Plain. *Chinese Geographical Science*, 20(2), 18–22.
- Hu C, Cao ZP (2008) Nematode community structure under compost and chemical fertilizer management practice, in the north China plain. *Experimental Agriculture*, 44, 485–496.
- Hu C, Cao ZP, Qi YC, Hu J, Li SL (2010) Response of soil nematode community to multi-year application of EM (effective microorganism) biological-organic manure. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5012–5021. (in Chinese with English abstract) [胡诚, 曹志平, 齐迎春, 胡菊, 李双来 (2010) 土壤线虫群落对施用EM生物有机肥的响应. *生态学报*, 30, 5012–5021.]
- Hu J, Wu JH, Ma MJ, Nielsen UN, Wang J, Du GZ (2015) Nematode communities response to long-term grazing disturbance on Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 69, 24–32.
- Jeffery S, Gardi C, Jones A, Montanarella L, Marmo L, Miko L, Rita K, Peres G, Rombke J, van der Putten W (2010) European Atlas of Soil Biodiversity. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Jiang YJ, Sun B, Jin C, Wang F (2013) Soil aggregate stratification of nematodes and microbial communities affects the metabolic quotient in an acid soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 60, 1–9.
- Ladygina N, Johansson T, Canbäck B, Tunlid A, Hedlund K (2009) Diversity of bacteria associated with grassland soil nematodes of different feeding groups. *FEMS Microbiology Ecology*, 69, 53–61.
- Li HX, Hu F (2001) Effects of bacterial-feeding nematode inoculation on wheat growth and N and P uptake. *Pedosphere*, 11, 57–62.
- Li Q, Bai HH, Liang WJ, Xia JY, Wan SQ, van der Putten WH (2013) Nitrogen addition and warming independently influence the belowground micro-food web in a temperate steppe. *PLoS ONE*, 8, e60441.
- Li Q, Liang WJ, Jiang Y (2007) Present situation and prospect of soil nematode diversity in farmland ecosystems. *Biodiversity Science*, 15, 134–141. (in Chinese with English

- abstract) [李琪, 梁文举, 姜勇 (2007) 农田土壤线虫多样性研究现状及展望. 生物多样性, 15, 134–141.]
- Li Q, Liang WJ, Jiang Y, Shi Y, Zhu JG, Neher DA (2007) Effect of elevated CO₂ and N fertilisation on soil nematode abundance and diversity in a wheat field. *Applied Soil Ecology*, 36, 63–69.
- Li Q, Liang WJ, Jiang Y, Zhu JG, Kong CH (2005) Effect of free-air CO₂ enrichment on nematode communities in a Chinese farmland ecosystem. *Journal of Environmental Sciences*, 17, 72–75.
- Li Q, Liang WJ, Zhang XK, Mahamood M (2017) *Soil Nematodes of Grasslands in Northern China*. Zhejiang University Press, Hangzhou & Academic Press, Elsevier, Amsterdam.
- Li Q, Yang Y, Bao XL, Zhu JG, Liang WJ, Bezemer TM (2016) Cultivar specific plant-soil feedback overrules soil legacy effects of elevated ozone in a rice-wheat rotation system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 85–92.
- Li ZP, Wei ZF, Yang XD (2016) Seasonal variations of soil nematode community at different secondary succession stages of evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 3023–3031. (in Chinese with English abstract) [李志鹏, 韦祖粉, 杨效东 (2016) 哀牢山常绿阔叶林不同演替阶段土壤线虫群落的变化特征. 生态学杂志, 35, 3023–3031.]
- Liang WJ, Li Q, Jiang Y, Neher DA (2005) Nematode faunal analysis in an aquic brown soil fertilized with slow-release urea, Northeast China. *Applied Soil Ecology*, 29, 185–192.
- Liang WJ, Lou YL, Li Q, Zhong S, Zhang XK, Wang JK (2009) Nematode faunal response to long-term application of nitrogen fertilizer and organic manure in Northeast China. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 883–890.
- Liang WJ, Zhong S, Hua JF, Cao CY, Jiang Y (2007) Nematode faunal response to grassland degradation in Horqin sandy land. *Pedosphere*, 17, 611–618.
- Liu T, Ye CL, Chen XY, Ran W, Shen QR, Hu F, Li HX (2013) Effects of different organic manure sources and their combinations with chemical fertilization on soil nematode community structure in a paddy field of East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 3508–3516. (in Chinese with English abstract) [刘婷, 叶成龙, 陈小云, 冉炜, 沈其荣, 胡锋, 李辉信 (2013) 不同有机肥源及其与化肥配施对稻田土壤线虫群落结构的影响. 应用生态学报, 24, 3508–3516.]
- Liu YM, Li XR, Jia RL, Huang L, Zhou YY, Gao YH (2011) Effects of biological soil crusts on soil nematode communities following dune stabilization in the Tengger Desert, Northern China. *Applied Soil Ecology*, 49, 118–124.
- Lu YY, Wang MW, Chen XY, Liu MQ, Chen XM, Cheng YH, Huang QR, Hu F (2016) Influences of biochar and nitrogen fertilizer on soil nematode assemblage of upland red soil. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 263–274. (in Chinese with English abstract) [卢焱焱, 王明伟, 陈小云, 刘满强, 陈效民, 成艳红, 黄欠如, 胡锋 (2016) 生物质炭与氮肥配施对红壤线虫群落的影响. 应用生态学报, 27, 263–274.]
- Luo TX, Li HX, Wang T, Hu F (2008) Influence of nematodes and earthworms on the emissions of soil trace gases (CO₂, N₂O). *Acta Ecologica Sinica*, 28, 993–999. (in Chinese with English abstract) [罗天相, 李辉信, 王同, 胡锋 (2008) 线虫和蚯蚓对土壤微量气体排放的影响. 生态学报, 28, 993–999.]
- Ma XH, Wang ZJ (2012) DNA-based method and applying it in the study of animal dietary composition. *Sichuan Journal of Zoology*, 31, 496–503. (in Chinese with English abstract) [马秀慧, 王志坚 (2012) DNA-based方法及其在研究动物食物组成中的应用. 四川动物, 31, 496–503.]
- Mao XF, Hu F, Griffiths B, Chen XY, Liu MQ, Li HX (2007) Do bacterial-feeding nematodes stimulate root proliferation through hormonal effects? *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 1816–1819.
- Minoshima H, Jakson LE, Cavnagaro TR, Sánchez-Moreno S, Ferris H, Temple SR, Goyal S, Mitchell JP (2007) Soil food webs and carbon dynamics in response to conservation tillage in California. *Soil Science Society of America Journal*, 71, 952–963.
- Mou WY, Jia YF, Chen XY, Liu MQ, Zhou KX, Li JS, Chen FJ (2017) Effects of corn stover cultivation on the population dynamics and genus composition of soil nematode community. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 877–886. (in Chinese with English abstract) [牟文雅, 贾艺凡, 陈小云, 刘满强, 周可新, 李俊生, 陈法军 (2017) 玉米秸秆还田对土壤线虫数量动态与群落结构的影响. 生态学报, 23, 877–886.]
- Neher DA (2001) Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *Journal of Nematology*, 33, 161–168.
- Orgiazzi A, Bardgett RD, Barrios E, Behan-Pelletier V, Briones MJI, Chotte J-L, De Deyn GB, Eggleton P, Fierer N, Fraser T, Hedlund K, Jeffery S, Johnson NC, Jones A, Kandeler E, Kaneko N, Lavelle P, Lemanceau P, Miko L, Montanarella L, Moreira FMS, Ramirez KS, Scheu S, Singh BK, Six J, van der Putten WH, Wall DH (2016) *Global Soil Biodiversity Atlas*. European Commission, Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Ostle N, Ineson P, Benham D, Sleep D (2000) Carbon assimilation and turnover in grassland vegetation using an *in situ* ¹³CO₂ pulse labelling system. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 14, 1345–1350.
- Pan KW, Zhang L, Shao YH, Fu SL (2016) Thematic monitoring network of soil fauna diversity in China: Exploring the mystery of soils. *Biodiversity Science*, 24, 1234–1239. (in Chinese with English abstract) [潘开文, 张林, 邵元虎, 傅声雷 (2016) 中国土壤动物多样性监测: 探知土壤中的奥秘. 生物多样性, 24, 1234–1239.]
- Pausch J, Kramer S, Scharroba A, Scheunemann N, Butenschon O, Kandeler E, Marhan S, Riederer M, Scheu S, Kuzyakov Y, Ruess L (2016) Small but active-pool size

does not matter for carbon incorporation in below-ground food webs. *Functional Ecology*, 30, 479–489.

- Powers TO, Neher DA, Mullin P, Esquivel A, Giblin-Davis RM, Kanzaki N, Stock SP, Mora MM, Uribe-Lorio L (2009) Tropical nematode diversity: Vertical stratification of nematode communities in a Costa Rican humid lowland rainforest. *Molecular Ecology*, 18, 985–996.
- Qi S, Zheng HX, Lin QM, Li GT, Xi ZH, Zhao XR (2011) Effects of livestock grazing intensity on soil biota in a semi-arid steppe of Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 340, 117–126.
- Ruan WB, Sang Y, Chen Q, Zhu X, Lin S, Gao YB (2012) The response of soil nematode community to nitrogen, water, and grazing history in the Inner Mongolian Steppe, China. *Ecosystems*, 15, 1121–1133.
- Ruess L, Chamberlain PM (2010) The fat that matters: Soil food web analysis using fatty acids and their carbon stable isotope signature. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 1898–1910.
- Sánchez-Moreno S, Ferris H, Young-Mathews A, Culman SW, Jackson LE (2011) Abundance, diversity and connectance of soil food web channels along environmental gradients in an agricultural landscape. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 2374–2383.
- Shao YH, Wang XL, Zhao J, Wu JP, Zhang WX, Neher DA, Li YX, Lou YP, Fu SL (2016) Subordinate plants sustain the complexity and stability of soil micro-food webs in natural bamboo forest ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 53, 130–139.
- Shao YH, Zhang WX, Shen JC, Zhou LX, Xia HP, Shu WS, Ferris H, Fu SL (2008) Nematodes as indicators of soil recovery in tailings of a lead/zinc mine. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2040–2046.
- Shaw EA, Deneff K, de Tomasel CM, Cotrufo MF, Wall DH (2016) Fire affects root decomposition, soil food web structure, and carbon flow in tallgrass prairie. *Soil*, 2, 199–210.
- Song M, Liu YZ, Jing SS (2015) Response of soil nematodes to climate change: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6857–6867. (in Chinese with English abstract) [宋敏, 刘银占, 井水水 (2015) 土壤线虫对气候变化的响应研究进展. *生态学报*, 35, 6857–6867.]
- Su YZ, Wang XF, Yang R, Yang X, Liu WJ (2012) Soil fertility, salinity and nematode diversity influenced by *Tamarix ramosissima* in different habitats in an arid desert Oasis. *Environmental Management*, 50, 226–236.
- Sun XM, Zhang XK, Zhang SX, Han SJ, Dai GH, Liang WJ (2013) Soil nematode responses to increases in nitrogen deposition and precipitation in a temperate forest. *PLoS ONE*, 8, e82468.
- Tong FC, Xiao YH, Wang QL (2010) Soil nematode community structure on the northern slope of Changbai Mountain, Northeast China. *Journal of Forestry Research*, 21, 93–98.
- Wang YY, Wu JH (2011) Spatial distribution of soil nematode communities in Yellow River Delta Wetland. *Wetland Science and Management*, 7, 34–38. (in Chinese with English abstract) [王莹莹, 吴纪华 (2011) 黄河三角洲湿地土壤线虫空间分布. *湿地科学和管理*, 7, 34–38.]
- Wall DH, Nielsen UN, Six J (2015) Soil biodiversity and human health. *Nature*, 528, 69–76.
- Wei CZ, Zheng HF, Li Q, Lü XT, Yu Q, Zhang HY, Chen QS, He NP, Kardol P, Liang WJ, Han XG (2012) Nitrogen addition regulates soil nematode community composition through ammonium suppression. *PLoS ONE*, 7, e43384.
- Wu DH, Yin WY, Bu ZY (2008) Changes among soil nematode community characteristics vegetation restoration practices in the moderate degraded grasslands of Songnen. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 1–12. (in Chinese with English abstract) [吴东辉, 尹文英, 卜照义 (2008) 松嫩草原中度退化草地不同植被恢复方式下土壤线虫的群落特征. *生态学报*, 28, 1–12.]
- Wu DH, Yin WY, Chen P (2007) Effect of mowing practice on soil nematode community in alkalized grasslands of *Leymus chinensis* in Songnen Plain. *Biodiversity Science*, 15, 180–187. (in Chinese with English abstract) [吴东辉, 尹文英, 陈鹏 (2007) 刈割活动对松嫩草原碱化羊草草地土壤线虫群落的影响. *生物多样性*, 15, 180–187.]
- Wu HT, Lü XG, Jiang M, Zhu BG (2008) The characteristics of soil fauna community structure and its seasonal variations of typical wetlands in the Sanjiang Plain, China. *Wetland Science*, 6, 459–465. (in Chinese with English abstract) [武海涛, 吕宪国, 姜明, 朱宝光 (2008) 三江平原典型湿地土壤动物群落结构及季节变化. *湿地科学*, 6, 459–465.]
- Wu JH, Fu CZ, Chen SS, Chen JK (2002) Soil faunal response to land use: Effect of estuarine tideland reclamation on nematode communities. *Applied Soil Ecology*, 21, 131–147.
- Wu JH, Fu CZ, Lu F, Chen JK (2005) Changes in free-living nematode community structure in relation to progressive land reclamation at an intertidal marsh. *Applied Soil Ecology*, 29, 47–58.
- Wu JH, Song CY, Chen JK (2007) Effect of microbivorous nematodes on plant growth and soil nutrient cycling: A review. *Biodiversity Science*, 15, 124–133. (in Chinese with English abstract) [吴纪华, 宋慈玉, 陈家宽 (2007) 食微线虫对植物生长及土壤养分循环的影响. *生物多样性*, 15, 124–133.]
- Wu T, Ayres E, Li G, Bardgett RD, Wall DH, Garey JR (2009) Molecular profiling of soil animal diversity in natural ecosystems: Incongruence of molecular and morphological results. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 849–857.
- Wu T, Ayres E, Bardgett RD, Wall DH, Garey JR (2011) Molecular study of worldwide distribution and diversity of soil animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108, 17720–17725.
- Wurst S, Allema B, Duyts H, van der Putten WH (2008) Earthworms counterbalance the negative effects of microorganisms on plant diversity and enhance the tolerance of grasses to nematodes. *Oikos*, 117, 711–718.

- Xiao HF, Griffiths B, Chen XY, Liu MQ, Jiao JG, Hu F, Li HX (2010) Influence of bacterial-feeding nematodes on nitrification and the ammonia-oxidizing bacteria (AOB) community composition. *Applied Soil Ecology*, 45, 131–137.
- Xiao HF, Tian YH, Zhou HP, Ai XS, Yang XD, Schaefer DA (2014) Intensive rubber cultivation degrades soil nematode communities in Xishuangbanna, southwest China. *Soil Biology & Biochemistry*, 76, 161–169.
- Xu L, Xu WS, Jiang Y, Hu F, Li HX (2015) Effects of interactions of auxin-producing bacteria and bacterial-feeding nematodes on regulation of peanut growths. *PLoS ONE*, 10, e0124361.
- Yeates GW (1984) Variation in soil nematode diversity under pasture with soil and year. *Soil Biology and Biochemistry*, 16, 95–102.
- Yeates GW (2003) Nematodes as soil indicators: Functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 37, 199–210.
- Yeates GW, Bongers T (1999) Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74, 113–135.
- Yeates GW, Ferris H, Moens T, van der Putten WH (2009) The role of nematodes in ecosystems. In: *Nematodes as Environmental Bioindicators* (eds Wilson MJ, Kakouli-Duarte T), pp. 1–44. CABI, Wallingford, UK.
- Yin XQ, Song B, Dong WH, Xin WD (2010) A review on the eco-geography of soil fauna in China. *Acta Geographica Sinica*, 65, 91–102. (in Chinese with English abstract) [殷秀琴, 宋博, 董伟华, 辛未冬 (2010) 我国土壤动物生态地理研究进展. *地理学报*, 65, 91–102.]
- Zhang M, Liang WJ, Zhang XK (2012) Soil nematode abundance and diversity under different forest types in Changbai Mountain, China. *Zoological Studies*, 51, 619–626.
- Zhang RZ, Liu XL, Zhong HM, Wu Q, Wu PF (2016) Distribution pattern of soil nematode communities along the vertical climate zones on the eastern slope of Gongga Mountain. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 22, 959–971. (in Chinese with English abstract) [张荣芝, 刘兴良, 钟红梅, 武崎, 吴鹏飞 (2016) 土壤线虫群落在贡嘎山东坡不同垂直气候带间的分布格局. *应用与环境生物学报*, 22, 959–971.]
- Zhang SX, Li Q, Lü Y, Zhang XP, Liang WJ (2013) Contributions of soil biota to C sequestration varied with aggregate fractions under different tillage systems. *Soil Biology & Biochemistry*, 62, 147–156.
- Zhang W, Shen WJ, Zhu SD, Wan SQ, Luo YQ, Yan JH, Wang K, Liu L, Dai HT, Li PX, Dai KY, Zhang WX, Liu ZF, Wang FM, Kuang YW, Li ZA, Lin YB, Rao XQ, Li J, Zou B, Cai X, Mo JM, Zhao P, Ye Q, Huang JG, Fu SL (2015) Can canopy addition of nitrogen better illustrate the effect of atmospheric nitrogen deposition on forest ecosystem? *Scientific Reports*, 5, 11245.
- Zhang XK, Dong XW, Liang WJ (2010) Spatial distribution of soil nematode communities in stable and active sand dunes of Horqin Sandy Land. *Arid Land and Research Management*, 24, 68–80.
- Zhang XK, Ferris H, Mitchell J, Liang WJ (2017) Ecosystem services of the soil food web after long-term application of agricultural management practices. *Soil Biology & Biochemistry*, 111, 36–43.
- Zhang XK, Guan PT, Wang YL, Li Q, Zhang SX, Zhang ZY, Bezemer TM, Liang WJ (2015) Community composition, diversity and metabolic footprints of soil nematodes in differently-aged temperate forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 80, 118–126.
- Zhang XK, Li Q, Liang WJ, Zhang M, Bao XL, Xie ZB (2013) Soil nematode response to biochar addition in a Chinese wheat field. *Pedosphere*, 23, 98–103.
- Zhang XK, Li Q, Wang SB, Jiang Y, Liang WJ (2006) Effect of zinc addition in soil on nematode community structure. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 76, 589–594.
- Zhang XK, Li Q, Zhu AN, Liang WJ, Zhang JB, Steinberger Y (2012) Effects of tillage and residue management on soil nematode communities in North China. *Ecological Indicators*, 13, 75–81.
- Zhang XK, Liang WJ, Jiang DM, Liu ZM, Jiang SW (2007) Soil nematode community structure in a Chinese sand dune system. *Helminthologia*, 44, 204–209.
- Zhang XK, Liang WJ, Li Q (2013) *Forest Soil Nematodes in Changbai Mountain: Morphology and Distribution*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [张晓珂, 梁文举, 李琪 (2013) 长白山森林土壤线虫——形态分类与分布格局. 中国农业出版社, 北京.]
- Zhang ZY, Zhang XK, Zhao JS, Zhang XP, Liang WJ (2015) Tillage and rotation effects on community composition and metabolic footprints of soil nematodes in a black soil. *European Journal of Soil Biology*, 66, 40–48.
- Zhao J, Li DJ, Fu SL, He XY, Fu ZY, Zhang W, Wang KL (2016) Using the biomasses of soil nematode taxa as weighting factors for assessing soil food web conditions. *Ecological Indicators*, 60, 310–316.
- Zhao J, Wang FM, Li J, Zou B, Wang XL, Li ZA, Fu SL (2014) Effects of experimental nitrogen and/or phosphorus additions on soil nematode communities in a secondary tropical forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 75, 1–10.
- Zhou JH, Sun XW, Jiao JG, Liu MQ, Hu F, Li HX (2013) Dynamic changes of bacterial community under the influence of bacterial-feeding nematodes grazing in prometryne contaminated soil. *Applied Soil Ecology*, 64, 70–76.

(责任编辑: 傅声雷 责任编辑: 闫文杰)