•研究报告•

青藏高原高寒草甸土壤环境对 线虫功能多样性的影响

王宇彤 牛克昌*

(南京大学生命科学院, 南京 210023)

摘要: 土壤线虫是地下食物网的重要组成部分, 在生态系统能量流动和物质循环中起着至关重要的作用。大量报道了肥力等土壤环境对土壤线虫物种多样性及各功能群多度的影响, 而我们对土壤线虫功能多样性如何响应土壤环境变化依然知之甚少。本研究以群落水平个体大小和个体大小多样性表征土壤线虫功能多样性。在青藏高原高寒草甸选择3个研究点, 调查和分析了不同生境(沟底平地、阴坡、阳坡和山顶)土壤线虫物种多样性、各功能群多度和功能多样性及其与土壤理化因子和植物多样性的关系。结果表明: (1)土壤线虫个体多度和物种多样性在阳坡最高, 随土壤pH值和土壤总磷增加而升高; 而基于个体大小的土壤线虫功能多样性主要受土壤养分影响, 随土壤总氮和有机质增加而增加, 随土壤总磷含量增加而减少; (2)食细菌和食真菌线虫多度在沟底最高, 植食与捕食杂食线虫多度在山顶最低; 除捕食杂食线虫外, 各功能群多度也主要随土壤磷增加而升高; 除食真菌线虫外, 各功能群多度随植物物种丰富度的增加而减少。本研究强调了土壤线虫物种和功能多样性受不同土壤环境因子的影响, 丰富了土壤线虫多样性研究的内容, 为理解高寒草甸土壤动物多样性形成、维持和变化提供了更广阔的视角。

关键词: 高寒草甸; 土壤线虫; 土壤环境; 功能多样性; 物种多样性; 土壤总磷

Effect of soil environment on functional diversity of soil nematodes in Tibetan alpine meadows

Yutong Wang, Kechang Niu*

School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023

Abstract: Soil nematodes are key components in the soil food web, playing a crucial role in the regulation of nutrient cycling and energy flow. Many studies have documented the importance of the soil environment in regulating variation in taxonomic diversity over space and time, though little is known about how soil environment influences the functional diversity of soil nematodes. We investigated soil nematode communities in alpine meadows distributed on contrasting environmental regimes (valley floor, northern slope, southern slope, and ridge top) at each of three sites on the Tibetan Plateau. We examined the association between soil environmental factors and the functional diversity of soil nematodes using the community-weighted mean of body-size (CWM) and the Rao functional diversity of body-size (FD_{Rao}). Our results showed that the taxonomic diversity of soil nematodes increased significantly with soil pH while the functional diversity of soil nematodes is associated with soil fertility (i.e. CWM and FD_{Rao} are positively correlated with soil organic matter and nitrogen content while negatively with soil total phosphorus). Results also revealed that the abundance of bacterivores and fungivores are significantly greater in valley floor plots. The abundance of herbivores and omnivore-predators are lesser at ridge top plots, with abundance of most functional groups positively correlated with soil phosphorous content, but negatively with plant species richness. Our study suggests that soil nematode taxonomic and functional diversity exhibit a decoupled response to soil environmental factors, providing new insight into our understanding of biodiversity assembly in soil animals in Tibetan alpine meadows.

收稿日期: 2020-02-16; 接受日期: 2020-04-10

基金项目: 国家自然科学基金(31870402)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kechangniu@nju.edu.cn

Key words: alpine meadow; soil nematodes; soil environment; functional diversity; taxonomic diversity; soil phosphorus

土壤线虫在陆地生态系统中数量众多, 占据土壤食物网多个营养级, 其与土壤微生物、植物等相互影响, 在调控生态系统能量流动和物质循环中起着至关重要的作用(Yeates & Coleman, 1982; Bardgett et al, 1999)。由于土壤线虫对土壤环境变化和扰动等较为敏感, 土壤线虫多样性对土壤环境变动的响应及其与生态系统功能的关系成为基础和应用生态学研究的重要课题(Bongers & Ferris, 1999; Bardgett & van der Putten, 2014)。近年来, 随着人类活动和全球环境变化对生态系统影响加剧, 土壤线虫物种和功能多样性的形成、维持和变化机理, 也成为生物多样性科学研究的难点和热点(时雷雷和傅声雷, 2014)。然而, 当前的研究主要集中于探讨土壤理化因子、植物多样性等生物和非生物环境变化对土壤线虫物种多样性的影响(Wardle et al, 2002; Wu et al, 2011; Blankinship et al, 2011), 而对土壤线虫功能多样性如何响应环境变化以及影响生态系统功能依然知之甚少。

基于土壤线虫个体多度的大量研究表明, 从土壤颗粒大小至区域尺度, 土壤理化因子和植物多样性变化是土壤线虫分布和各功能群多度变化的主要影响因素(Nielsen et al, 2014; Song et al, 2017; Liu et al, 2019)。其中, 土壤有机质为土壤生物提供能量和碳源, 影响土壤线虫个体多度(Zhao et al, 2017; Kandel et al, 2018)。例如, 最近van den Hoogen等(2019)通过整合6,759组全球样本数据, 分析了土壤因子和植被与土壤线虫个体多度的关系, 发现随着土壤有机质的增加, 土壤线虫总体多度和各功能群线虫数量都显著增加。其中, 喜马拉雅等高寒地区受低温限制, 土壤有机质积累较多, 是全球土壤线虫多度最高的区域。其次, 由于土壤pH显著影响微生物生物量和多样性, 食细菌和真菌线虫的分布和多度也深受土壤pH影响(Liang et al, 2005; Godefroid et al, 2013; Wu et al, 2016)。最后, 土壤微生物又受土壤养分的影响, 大量的研究也发现土壤线虫物种多样性和各功能群多度与土壤总磷、土壤速效磷和土壤速效氮有显著相关性(Meng et al, 2006; Hu & Cao, 2008; Pan et al, 2010)。此外, 植物

多样性直接影响植食线虫, 也与微生物、土壤养分等相互作用, 间接影响其他功能群线虫多度和多样性(Hooper et al, 2000; Bardgett & van der Putten, 2014)。总之, 在局域尺度上土壤肥力和植物多样性变化可能是土壤线虫功能多样性时空变异的主要驱动因素(Liu et al, 2019), 但不同功能群对这些驱动因素的响应不尽相同, 甚至响应的方向相反。我们难以从方向各不相同的功能群响应中, 总结出土壤线虫群落整体功能多样性如何响应生物和非生物环境变化。

近二十年来随着功能生态学的迅速发展(Violle et al, 2007), 越来越多的研究尝试以个体大小等关键生理生态性状来“表征”和“量化”动物功能属性, 探讨线虫等土壤动物功能多样性对环境变化的响应以及对生态系统功能的影响(Tita et al, 1999; Pey et al, 2014)。例如, 以各属个体大小与相对多度的加权平均作为群落水平个体大小(community weighted mean, CWM), Liu等(2015)探讨了稻田土壤线虫群落水平个体大小对施肥的响应, 发现群落水平个体大小随土壤养分增加而增加, 其响应比物种多样性更加明显。Andriuzzi和Wall (2018)在半干旱草地中也发现土壤线虫群落水平个体大小随可利用资源增加而显著增加, 但群落水平个体大小主要是受优势物种个体大小的影响, 只反映群落中个体大小(频率)分布的均值期望(即一阶中心距), 分布的方差(即多样性)等高阶中心距可能更加重要(Enquist et al, 2015; Niu et al, 2020)。再者, 受生物间相互作用的影响, 在稳定的生态系统中, 群落个体大小结构可能更多受演化历史等调控, 而非生物环境波动的影响(Niu et al, 2015)。简而言之, 虽然有很多的研究倡导以个体大小等关键功能性状量化土壤动物功能多样性动态, 但受限于相关理论应用和技术实践的困难, 当前这方面的研究十分缺乏, 我们依然不清楚土壤环境变化是否以及如何影响土壤线虫功能多样性(Pey et al, 2014; Geisen et al, 2019)。

基于以上背景, 为探讨土壤肥力等环境变化对土壤线虫功能多样性的影响, 本研究在青藏高原高寒草甸选择3个土壤和植被类型相似的研究点, 调

查了土壤理化因子和植物多样性不同的4个生境(沟底平地、阴坡、阳坡和山顶)中土壤线虫群落组成和结构。以群落水平个体大小和个体大小多样性(Rao functional diversity, FD_{Rao})表征土壤线虫功能多样性, 探讨其对土壤理化因子空间变化的响应, 并将其与物种(属)多样性响应比较, 试图回答以下两个具体科学问题: (1)土壤环境明显不同的4个生境间, 基于群落水平个体大小的土壤线虫功能多样性、物种多样性以及各功能群的个体多度是否有显著差异? (2)这些线虫多样性指标在各样点间的差异与哪些土壤理化因子有显著关系? 以半自然的青藏高原高寒草甸为例, 我们通过回答这些科学问题, 探讨影响土壤线虫功能多样性变化的主要生物和非生物环境因子, 为深刻理解土壤动物群落构建和生物多样性维持机理提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点和实验设计

本研究在青藏高原东部兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站进行。该站地处 $101^{\circ}52' E$, $33^{\circ}39' N$, 海拔在3,450–3,850 m之间。年降水量450–780 mm, 年平均气温为 $1^{\circ}C$ 左右。1月为最冷月, 均温为 $-10^{\circ}C$, 7月为最热月, 均温为 $11^{\circ}C$ 。霜期年平均不少于270 d (王静等, 2015)。植物生长季主要在6–9月。

2016年7月, 在定位研究站附近选择3个具有相似土壤和植被类型的山脊作为3个独立的研究点, 在每个研究点选取4个植被和土壤环境不同的生境(沟底平地、阴坡、阳坡和山顶)。在每个生境内, 随机选择3个 $1 m \times 1 m$ 的样点(样点间相距5–18 m)作为取样群落, 共36个群落。研究点在野外实验站范围内, 放牧等干扰较少; 在确定群落样点时我们再次选择放牧干扰较轻的 $1 m \times 1 m$ 样点(Mu et al, 2016)。在每个 $1 m \times 1 m$ 的样点内测量植物群落组成和结构以计算植物多样性, 之后剔除样点内植物, 随机取3钻土(直径为2.5 cm, 深度为0–10 cm), 混合为1个土壤样本。所取土壤样品在研究站冰箱中于 $4^{\circ}C$ 下保存, 1周内运至南京, 用于分离和鉴定土壤线虫, 并测量个体多度和大小, 以计算线虫群落物种多样性和功能多样性, 部分土壤用于测定土壤理化性质(Niu et al, 2016)。

1.2 线虫多样性计算

采用改良的贝尔曼(Baermann)法, 从100 g湿润的土壤样品中提取线虫(Liu et al, 2008), 提取后获得的数量利用含水量折算成100 g干土中线虫总多度。以Olympus BX50显微镜在400–1,000倍放大率下, 随机选择100个个体鉴定线虫属, 少于100个的全部鉴定(Liu et al, 2015), 并测量个体的体长(L)和体宽(D), 以计算物种多样性、各功能群个体多度和基于个体大小的功能多样性。物种多样性以线虫属的丰富度和基于属的Shannon多样性度量(Nahar et al, 2006)。将线虫按取食习性分为食细菌线虫、食真菌线虫、植食线虫和捕食杂食线虫4个功能群(Yeates et al, 1993)。线虫个体大小: $V = (L \times D^2)/1.7$, 其中1.7是经验常数(Ferris, 2010); 基于个体大小的功能多样性指标以群落水平个体大小(CWM)和个体大小多样性(FD_{Rao})计算(Rao, 1982)。

$$CWM = \sum_{i=1}^N p_i x_i \quad (1)$$

其中, N 为线虫属数目, x_i 为属 i 的个体大小平均值, p_i 为属 i 的相对多度(Niu et al, 2016)。

$$FD_{Rao} = \frac{1}{\bar{\sigma}} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N p_i p_j d_{ij} \quad (2)$$

其中, p_i 和 p_j 分别为属 i 和属 j 的相对多度, d_{ij} 为属 i 和属 j 在个体大小上的差异(用欧氏距离衡量)(Niu et al, 2014, 2020)。土壤理化属性采用常规方法测量, 用酸度计电位法测定土壤pH值、重铬酸钾容量法–外加热法测定土壤有机质、凯氏定氮和碱解扩散法分别测定土壤总氮和土壤速效氮、硫酸–高氯酸消煮法–钼锑抗比色法测定土壤总磷、碳酸氢钠浸提–钼锑抗比色法测定土壤速效磷(赵兴鸽等, 2020a)。

1.3 数据分析

本研究中3个山脊为景观尺度上的重复研究点, 我们重点探讨土壤理化因子和植物多样性不同的4个生境中线虫多样性的差异及其与土壤环境的关系。由于数据量较小、数据分布难以符合方差分析和回归要求, 为此本研究采用广义线性混合效应模型推断各指标在生境之间的差异, 以Bayes回归保守估计土壤因子和植物多样性对土壤线虫多度和多样性的影响(Zhou et al, 2019; Niu et al, 2020)。在广义线性混合效应模型中, 因变量土壤线虫多度以Poisson分布拟合, 多样性指数对数转化后以高斯分

布拟合, 4个生境作为固定变量, 3个研究点作为随机样点, 每个生境中的3个样点也作为随机重复以考虑可能的空间自相关性。广义线性混合效应模型不仅量化了变异性的来源, 还甄别了不同生境对土壤线虫多度和多样性指数影响的强度、方向和显著性(表1)。为了能在各生境之间准确比较, 混合效应模型中使用了对数似然估计而非约束最大似然法。进而, 我们使用广义多元分析(generalized canonical discriminant analyses)来检验多变量(线虫多度和多样性、土壤理化性质和植物物种丰富度)在3个研究点和4个生境中的差异和相关性(赵兴鸽等, 2020a)。在Bayes回归中, 响应变量土壤线虫多度和多样性分别以Poisson分布和Beta分布拟合, 自变量为标准

化后的土壤理化因子和植物物种丰富度, 3个研究点和每个生境的3个样点依然作为随机变量。由于数据较少, 考虑模型的收敛性, 未整合自变量间的交互作用(Zhou et al, 2019; Niu et al, 2020)。

2 结果

2.1 不同生境间线虫多样性差异

3个研究点之间的土壤理化特性、植物多样性、土壤线虫多度和多样性差异都较小, 研究点的不同解释了这些指标变异的0.23%–22.22%, 多数指标在研究点间没有显著的差异(表1, 图1a)。各指标的变化主要是由于生境差异所致, 解释了土壤因子和植物多样性变化的34.8%–89.6% (表1, 图1a)。

表1 广义线性混合效应模型检验不同研究点和生境对土壤线虫多样性的影响

Table 1 Summary of site and terrain effect on variation in soil nematode diversity tested by generalized linear mixed effect model

	变异性 Variability (%)		以研究点A为参照的研究点间差异 Direction and strength of site effect (relative to site A)		以沟底平地为参照的生境间差异 Direction and strength of terrain effect (relative to plots at valleys)		
	研究点 Sites	生境 Terrain	B研究点 Site B	C研究点 Site C	阴坡 Northern	阳坡 Southern	山顶 Top
线虫α多样性 Nematode α diversity							
线虫丰富度 Nematode richness	2.44	23.3	0.07	0.13	0.09	0.27*	−0.14
线虫Shannon多样性 Nematode Shannon diversity	8.67	39.36*	0.07	0.24*	0.06	0.46*	−0.05
线虫均匀度 Nematode evenness diversity	8.59	25.02*	−0.02	0.03	0.02	0.09*	0.05
线虫个体多度 Nematode individual abundance	2.77	25.39*	17.51*	3.65	−1.27	18.47*	−45.83*
基于个体大小的土壤线虫功能多样性 Body-size based functional diversity of soil nematodes							
群落水平个体大小 CWM for body-size	9.44	7.19	−4.25	1.89	2.83	0.80	5.96
个体大小多样性 FD_{Rao} for body-size	8.6	9.5	−2.03	2.5	0.38	1.53	5.18
不同线虫功能类群个体多度 Individual abundance of each functional group							
食细菌线虫 Bacterivores	22.22*	15.0	0.85*	0.86*	−0.41*	−0.46*	−0.68*
食真菌线虫 Fungivores	2.19	6.43	0.01	−0.15	−0.04	−0.20*	−0.26*
植食线虫 Herbivores	6.45	3.42	0.44*	0.01	0.44*	0.13	0.24
捕食杂食线虫 Omnivores-Predators	3.38	20.03	−0.32*	−0.06	0.86*	0.71*	0.19
植物物种丰富度 Plant species richness	5.60	45.93*	0.09	0.08	−0.15	−0.25*	−0.25*
土壤理化因子 Edaphic factors							
土壤pH值 Soil pH	3.17*	89.6*	0.21*	0.13*	0.26*	1.17*	0.15*
土壤有机质 Soil organic matter	0.23	34.8*	2.51	1.61	−25.6*	3.05	7.53
土壤总磷 Soil total P	2.63	50.5*	−0.01	−0.37	−0.46	−1.86*	−1.53
土壤速效磷 Soil available P	10.3*	70.2*	1.19*	1.77*	−2.42*	−2.95*	−5.42*
土壤总氮 Soil total N	17.7*	38.9*	0.42*	0.48*	−0.02	−0.50*	−0.74*
土壤速效氮 Soil available N	14.6*	79.1*	7.3	36.9	60.4	−26.1*	−34.7

表中数值为回归模型中固定因子(研究点和生境)的估计斜率值, 即影响效应。以A研究点和沟底平地作为对照, 正、负值表示相对于A研究点, 研究点B和C增加或降低, 同理其他生境相对于沟底平地的增加或降低。*代表影响的显著性($P < 0.05$)。

Positive and negative values of estimated slopes in generalized linear mixed effect model indicate increase or decrease in site B or C relative to A, as well as plots in other terrains relative to valley floor, with significant effect ($P < 0.05$) highlighted by *. CWM, Community-weighted mean; FD_{Rao} , Functional diversity in term of Rao index.

图1 3个研究点的4个生境中土壤理化因子与土壤线虫多样性(a)和土壤线虫各功能群个体多度(b)的关系

Fig. 1 Relationship between edaphic factors and soil nematodes diversity (a), and individual abundance of each functional group (b) over four terrains at each of three sites. SOM, Soil organic matter; SAP, Soil available P; STN, Soil total N; SAN, Soil available N; STP, Soil total P; PSR, Plant species richness; CWM, Community-weighted mean; FD_{Rao} , Functional diversity in term of Rao index.

土壤养分和植物丰富度都从沟底平地至阴坡、阳坡和山顶依次减小(表1, 图1a)。值得注意的是, 土壤pH值在阳坡最高, 而有机质含量在山顶和阳坡较高, 在阴坡最低; 而土壤速效氮则在阴坡最高(表1, 图1a)。虽然基于个体大小的土壤线虫功能多样性在各研究点和生境之间均无显著差异, 但是土壤线虫丰富度、线虫Shannon多样性、线虫个体多度和均匀度在各生境之间都有显著差异(表1, 图1a)。土壤线虫个体多度和物种多样性在阳坡显著高于其他生境, 个体多度在山顶也显著低于其他生境(表1, 图1a)。食细菌线虫和食真菌线虫多度在沟底

平地明显高于其他生境, 且这些线虫功能群多度从沟底至阴坡、阳坡和山顶依次减小(表1, 图1b); 与此对应, 植食、捕食杂食线虫多度在阴坡最高, 且阳坡和山顶也趋于比沟底平地更高(表1, 图1b)。

2.2 土壤线虫多样性与土壤环境的关系

Bayes回归分析表明, 土壤线虫物种多样性主要受土壤pH的影响, 线虫丰富度和Shannon多样性均随土壤pH值增大而增加(图2a, b); 此外, 土壤线虫丰富度也与总磷呈正相关, 而与植物物种丰富度呈负相关(图2a)。土壤理化因子和植物物种丰富度变异能解释土壤线虫物种多样性变化的39%–52%(图2a, b)。与物种多样性不同, 基于个体大小的土壤线虫功能多样性主要受土壤有机质和土壤氮的影响。其中土壤有机质和土壤氮对群落水平个体大小的影响在统计上不显著(图2c), 个体大小多样性随土壤有机质和土壤总氮的增加而显著增加(图2d)。与物种多样性相反, 基于个体大小的土壤线虫功能多样性与土壤pH值负相关(图2c, d)。并且, 基于个体大小的土壤线虫功能多样性也随植物物种丰富度的增加而减小(图2c, d)。土壤理化因子和植物物种丰富度变异解释了基于个体大小的土壤线虫功能多样性变化的40%–41%(图2c, d)。

与多样性相比, 土壤线虫各功能群多度对土壤养分的响应更加明显(图3)。具体而言, 随着土壤总磷的减少, 食细菌线虫(图3a)、食真菌线虫(图3b)和植食线虫(图3c)的个体多度都显著降低; 食细菌线虫多度也随土壤速效磷的降低而减少(图3a); 植食线虫和捕食杂食线虫多度随土壤速效氮的降低而减少(图3c, d)。此外, 食细菌线虫多度(图3a)与土壤速效氮呈负相关, 而食真菌线虫和植食线虫多度与土壤总氮呈负相关(图3b, c); 捕食杂食线虫多度随土壤pH值降低而减少(图3d)。值得我们关注的是, 植食线虫和捕食杂食线虫数量均随植物物种丰富度的减少而显著增多(图3c, d)。

3 讨论

3.1 土壤环境对土壤线虫物种多样性的影响

大量的研究报道了土壤环境对土壤生物多样性的影响, 并且重点强调了土壤pH值在决定土壤微生物多样性中的重要作用。本研究也发现在所测的土壤理化因子中, 土壤pH值是影响线虫物种多样性的最主要因子, 例如在pH值较高的阳坡, 线虫

图2 Bayes回归估计土壤环境对土壤线虫多样性的影响。土壤理化因子和植物物种丰富度对线虫多样性的影响大小以回归分析中的斜率分布估计, 其中95%置信区间不与零重叠表示影响显著。

Fig. 2 Effect of soil environment on soil nematode diversity assessed by Bayesian regression model. The effect of edaphic factors and plant species richness on soil nematode diversity assessed by distribution of estimated slopes, with significant effects indicated by 95% credible intervals that do not overlap zero. CWM, Community-weighted mean; FD_{Rao} , Functional diversity in term of Rao index.

丰富度和Shannon多样性显著高于其他生境。其最直接的原因可能是由于在pH值较高的阳坡线虫个体多度最高, 高的个体多度从统计效应可能增加物种多样性。从生物学效应上, 在较湿润的青藏高原东部高寒草甸, 土壤pH值较高的样点中, 土壤细菌(赵兴鸽等, 2020a)和真菌(赵兴鸽等, 2020b)的丰富度较高; 为食细菌和食真菌土壤线虫提供了更多的食物资源, 增加了食细菌和食真菌土壤线虫的数量, 进而通过上行效应显著增加了捕食杂食线虫的数量。与地上食物网和物种多样性关系一致, 地下

土壤线虫多度和物种多样性也主要取决于低营养级线虫的数量(Hooper et al, 2000), 食细菌和食真菌线虫数量随土壤pH值的增加而增加, 导致土壤线虫群落物种多样性随土壤pH值的增加。这一结果和推断也与其他生态系统中的研究相符。例如, Mulder等(2005)在草原中以及Wu等(2011)在海岸带生态系统中, 都发现pH值高的样点土壤线虫物种多样性较高。基于大量的施肥实验也表明, 土壤pH值的降低可能通过显著降低土壤细菌和真菌多样性等, 减少土壤线虫多度和多样性(Chen et al,

图3 Bayes回归估计土壤环境对土壤线虫各功能群多度的影响。土壤理化因子和植物物种丰富度对各功能群多度的影响大小以回归分析中的斜率分布估计，其中95%置信区间不与零重叠表示影响显著。

Fig. 3 Effect of soil environment on individual abundance of each functional group of soil nematodes assessed by Bayesian regression model. The effect of edaphic factors and plant species richness on individual abundance of each functional group of soil nematodes assessed by distribution of estimated slopes, with significant effects indicated by 95% credible intervals that do not overlap zero.

2013)。为此，不难预测，与其他区域类似(Blake et al, 2007; Chen et al, 2013)，青藏高原高寒草甸土壤酸化可能会导致土壤线虫物种多样性减少。另外，虽然该地区降雨充分，但土壤pH值较高的生境和样点，土壤较为干燥，相对易形成较大的土壤团聚体；利于保持土壤有机质等资源，为土壤动物提供更丰富的可利用资源，可能会促进土壤微生物和线虫的多度和多样性增加(Jiang et al, 2015)。土壤pH值也可能通过影响土壤酶活性、植物根系分泌物、凋落物分解等影响土壤线虫的多度和物种多样性(Sinsabaugh & Shah, 2011)，但在青藏高原草甸相关

的实验研究很少。

关于土壤线虫物种多样性与植物多样性的关系，当前的研究结果十分复杂。既有研究表明植物多样性通过增加土壤线虫食物来源的多样性，从而增加土壤线虫多样性(Hooper et al, 2000; de Deyn & van der Putten, 2005)；也有理论和实验研究表明高的植物多样性更易产生多样的抑制化合物等，可能对线虫产生更强的抑制作用(Sikora, 1992; Sohlenius et al, 2011)。本研究结果表明，虽然植物丰富度与食细菌和食真菌线虫多度无显著关系，但植食性线虫、捕食杂食线虫多度都随植物丰富度的增加而减

少。由于植食线虫、捕食杂食线虫多度在阴坡最高,而植物丰富度在沟底和阴坡较高于阳坡和山顶,这种负相关并非是由于在某些生境中这些线虫较少而植物物种丰富度较高所致,更有可能是样点之间的差异引起,即无论生境如何,植物丰富度高的土壤中,植食线虫以及捕食杂食线虫数量较少。再者,由于放牧等影响,本研究点中植物丰富度和土壤有机质等并不紧密相关,即植物丰富度并非与土壤资源协变,从而和线虫多度负相关,更有可能是植物多样性本身对线虫多度和多样性的抑制作用,这种抑制作用在与植物紧密相关的植食线虫和更高营养级的捕食杂食线虫中更加显著(Scherber et al, 2010)。与其他控制实验类似,本调查实验也无法完全排除植物物种丰富度的作用与其他未知变量协变,通过影响土壤理化属性、线虫食物资源的数量和质量等,间接影响土壤线虫多度和丰富度(Sohlenius et al, 2011; Wang et al, 2019)。总之,植物多样性本身是促进还是抑制土壤线虫多度和多样性依然是值得深究的问题,本研究提示高的植物多样性更有可能抑制土壤线虫多度和多样性。

3.2 土壤环境对土壤线虫功能多样性的影响

随着基于性状的功能生态学研究兴起,在植物生态学中越来越多的研究表明功能性状多样性对环境变化的响应与物种多样性的响应不一致(Flynn et al, 2011; Niu et al, 2014)。多年来土壤动物学家们也一再强调,土壤线虫功能多样性与物种多样性的变化并不一致(Yeates, 2003);但长期以来研究者们依然以物种多样性和功能群的个体多度变化探讨土壤线虫功能多样性动态(Pey et al, 2014)。由于线虫功能群的划分基于分类方法,数学上与物种多样性指标有必然联系,所以无法比较二者对环境响应的差异。最近, Li等(2020)发现土壤线虫群落的功能组成和系统发育多样性对土地利用的响应并非同步,意味着驱动土壤线虫群落功能多样性与物种多样性变化的环境因子可能不同。本研究以群落水平个体大小和个体大小多样性作为土壤线虫功能多样性的重要指标。研究发现,与物种多样性不同,基于个体大小的土壤线虫功能多样性主要受土壤养分影响,其对土壤pH值的响应甚至与物种多样性的响应相反。

首先,这一结果表明,与植物群落研究结果类似(Flynn et al, 2011; Niu et al, 2014),驱动土壤线虫

物种多样性和功能多样性变化的关键环境因子明显不同。一些环境因子改变物种多样性,但可能并不影响土壤线虫功能多样性,甚至对物种和功能多样性的影响方向相反。例如,土壤pH值的增加虽然驱动土壤线虫多度和物种多样性增加,但共存的线虫个体大小趋于一致(减小个体大小多样性),并且较高的土壤pH值环境可能相对更有利于较小个体的线虫物种或属,从而使群落水平个体大小多样性显著降低。

其次,土壤线虫个体大小多样性随土壤总氮和有机质增加而增加,与van den Hoogen等(2019)发现大尺度上各功能群多度群随土壤有机质增加而增多的结果相一致;基于个体大小的这种功能多样性响应,比物种多样性响应更好地支持了土壤有机质等资源量促进土壤动物多样性的假说(Hooper et al, 2000; de Deyn & van der Putten, 2005)。值得注意的是,在景观尺度,我们发现土壤有机质和物种多样性以及各功能群的多度都无显著关系;食细菌、食真菌以及植食线虫多度甚至随土壤总氮的增加而减小,仅有捕食杂食线虫多度趋于随土壤总氮的增加而增加。这可能是由于我们所研究的高寒草甸生态系统中,生产力较高且受放牧影响和低温限制,土壤有机质和总氮本身较其他生态系统丰富,土壤有机质和总氮不是制约线虫丰富度或多度的关键因子(van den Hoogen et al, 2019)。但有机质和总氮相对较高的土壤,依然为个体较大的线虫提供了更多资源,促进群落水平个体大小增加(Liu et al, 2015; Andriuzzi & Wall, 2018);同时也有利于小个体土壤线虫,从而增加了土壤线虫群落中个体大小多样性。在这些土壤中,由于大个体和小个体的线虫都增多,个体大小的平均值(即群落水平个体大小)与有机质和总氮的相关关系较弱。从这个意义上来说,群落个体大小多样性比个体加权均值和物种多样性更敏感地响应资源可利用性变化,表征土壤线虫功能结构的动态(Liu et al, 2015; Niu et al, 2015),今后的研究中更应关注个体大小多样性对环境变化的响应(Enquist et al, 2015)。

再次,值得注意的是在本研究结果中土壤总磷与基于个体大小的功能多样性负相关,但与各功能群多度正相关。这一结果说明在磷缺乏的土壤中,小个体线虫相对多度较低,而大个体线虫相对较多,使群落水平个体较大;并且磷缺乏的生境(如阳坡)

和样点总体线虫多度也较高, 导致个体大小多样性较高; 反之亦然。而Mulder和Elser (2009)认为土壤磷的限制会相对有利于小个体土壤动物生存, 使群落水平个体大小与磷呈正相关。我们的结果与此假说相反。这可能是由于在我们所研究的高寒草甸生态系统中, 磷缺乏的生境(如阳坡和山顶)环境相对较恶劣(如干旱和低温)、微生物和植物多样性以及生产力较低(赵兴鸽等, 2020a), 更利于耐受力较好的大个体土壤动物(Blackburn et al, 1999), 导致捕食杂食线虫趋于较多。相反, 在磷较高的沟底等生境, 微生物多样性和生产力都较高(赵兴鸽等, 2020a), 有利于小个体的土壤线虫, 食细菌、食真菌和植食线虫多度都显著较高。

最后, 自然群落中各种土壤理化因子和植物多样性等对土壤线虫群落的影响并非孤立存在, 无论是土壤线虫物种多样性、各功能群多度, 还是基于个体大小的功能多样性都受各种交互作用的影响。我们的调查数据分析显示这些影响因子间相关性较弱, 但这并不意味着交互作用不重要, 交互作用可能深刻影响以上所讨论的各种结果。未来的研究中值得深究各种非生物环境的交互作用。另外, 基于我们之前对植物(Niu et al, 2016)和微生物多样性的研究(赵兴鸽等, 2020a, b), 本文也讨论了非生物环境因子通过影响植物、真菌和细菌等上行作用, 进而影响土壤线虫功能多样性, 但土壤食物网中捕食等下行调控作用的重要性也值得关注和深究。

致谢: 感谢兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站提供技术支持, 张世挺教授、周显辉博士、梁德飞博士、刘晓程博士在土壤取样、保存和分析中提供了帮助; 感谢南京农业大学刘满强教授和刘婷博士在土壤线虫鉴定和相关问题中的帮助和建议。

参考文献

- Andriuzzi WS, Wall DH (2018) Grazing and resource availability control soil nematode body size and abundance-mass relationship in semi-arid grassland. *Journal of Animal Ecology*, 87, 1407–1417.
- Bardgett RD, Cook R, Yeates GW, Denton CS (1999) The influence of nematodes on below-ground processes in grassland ecosystems. *Plant and Soil*, 212, 23–33.
- Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.
- Blackburn TM, Gaston KJ, Loder N (1999) Geographic gradients in body size: A clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*, 5, 165–174.
- Blake L, Johnston A, Goulding K (2007) Mobilization of aluminium in soil by acid deposition and its uptake by grass cut for hay—A Chemical Time Bomb. *Soil Use and Management*, 10, 51–55.
- Blankinship JC, Niklaus PA, Hungate BA (2011) A meta-analysis of responses of soil biota to global change. *Oecologia*, 165, 553–565.
- Bongers T, Ferris H (1999) Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 224–228.
- Chen DM, Lan ZC, Bai X, Grace JB, Bai YF (2013) Evidence that acidification-induced declines in plant diversity and productivity are mediated by changes in below-ground communities and soil properties in a semi-arid steppe. *Journal of Ecology*, 101, 1322–1334.
- de Deyn GB, van der Putten WH (2005) Linking aboveground and belowground diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 625–633.
- Enquist BJ, Norberg J, Bonser SP, Violle C, Webb CT, Henson A, Sloat LL, Savage VM (2015) Scaling from traits to ecosystems: Developing a general trait driver theory via integrating trait-based and metabolic scaling theories. *Advances in Ecological Research*, 52, 249–318.
- Ferris H (2010) Form and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology*, 46, 97–104.
- Flynn DFB, Mirotchnick N, Jain MIPM, Naeem S (2011) Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92, 1573–1581.
- Geisen S, Briones MJI, Gan H, Behan-Pelletier VM, Friman V-P, de Groot GA, Hannula SE, Lindo Z, Philippot L, Tiunov AV, Wall DH (2019) A methodological framework to embrace soil biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 136, 107536.
- Godefroid M, Delaville L, Marie-Luce S, Quénehervé P (2013) Spatial stability of a plant-feeding nematode community in relation to macro-scale soil properties. *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 173–181.
- 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.
- Hooper DU, Bignell DE, Brown VK, Brussard L, Dangerfield JM, Wall DH, Wardle DA, Coleman DC, Giller KE, Lavelle P, van der Putten WH, de Ruiter PC, Rusek J, Silver WL, Tiedje JM, Wolters V (2000) Interactions between above-ground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: Patterns, mechanisms, and feedbacks. *BioScience*, 50, 1049–1061.

- Jiang YJ, Sun B, Li HX, Liu MQ, Chen LJ, Zhou S (2015) Aggregate-related changes in network patterns of nematodes and ammonia oxidizers in an acidic soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 88, 101–109.
- Kandel SL, Smiley RW, Garland-Campbell K, Elling AA, Huggins D, Paulitz TC (2018) Spatial distribution of root lesion nematodes (*Pratylenchus* spp.) in a long-term no-till cropping system and their relationship with soil and landscape properties. *European Journal of Plant Pathology*, 150, 1011–1021.
- Li XP, Zhu HM, Geisen S, Bellard C, Hu F, Li HX, Chen XY, Liu MQ (2020) Agriculture erases climate constraints on soil nematode communities across large spatial scales. *Global Change Biology*, 26, 919–930.
- Liang WJ, Zhang XK, Li Q, Jiang Y, Ou W, Neher DA (2005) Vertical distribution of bacterivorous nematodes under different land uses. *Journal of Nematology*, 37, 254–258.
- Liu MQ, Chen XY, Qin JT, Wang D, Griffiths B, Hu F (2008) A sequential extraction procedure reveals that water management affects soil nematode communities in paddy fields. *Applied Soil Ecology*, 40, 250–259.
- Liu T, Guo R, Ran W, Whalen JK, Li HX (2015) Body size is a sensitive trait-based indicator of soil nematode community response to fertilization in rice and wheat agroecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 88, 275–281.
- Liu T, Hu F, Li HX (2019) Spatial ecology of soil nematodes: Perspectives from global to micro scales. *Soil Biology and Biochemistry*, 137, 107565.
- Meng FX, Ou W, Li Q, Jiang Y, Wen DZ (2006) Vertical distribution and seasonal fluctuation of nematode trophic groups as affected by land use. *Pedosphere*, 16, 169–176.
- Mu JP, Zeng Y, Wu Q, Niklas KJ, Niu KC (2016) Traditional grazing regimes promote biodiversity and increase nectar production in Tibetan alpine meadows. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 233, 336–342.
- Mulder C, Elser JJ (2009) Soil acidity, ecological stoichiometry and allometric scaling in grassland food webs. *Global Change Biology*, 15, 2730–2738.
- Mulder C, Harm J, van Wezel AP (2005) Numerical abundance and biodiversity of below-ground taxocenes along a pH gradient across the Netherlands. *Journal of Biogeography*, 32, 1775–1790.
- Nahar MS, Grewal PS, Miller SA, Stinner D, Stinner BR, Kleinhenz MD, Wszelaki A, Doohan D (2006) Differential effects of raw and composted manure on nematode community, and its indicative value for soil microbial, physical and chemical properties. *Applied Soil Ecology*, 34, 140–151.
- Nielsen UN, Ayres E, Wall DH, Li G, Bardgett RD, Wu TH, Garey JR (2014) Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 968–978.
- Niu KC, Choler P, de Bello F, Mirotchnick N, Du GZ, Sun SC (2014) Fertilization decreases species diversity but increases functional diversity: A three-year experiment in a Tibetan alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 182, 106–112.
- Niu KC, Liu T, Shen QR, Li HX (2015) Does body size–abundance allometry in soil fauna vary with environment? A field test for nematode communities in response to fertilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 91, 268–270.
- Niu KC, He JS, Lechowicz MJ (2016) Grazing-induced shifts in community functional composition and soil nutrient availability in Tibetan alpine meadows. *Journal of Applied Ecology*, 53, 1554–1564.
- Niu KC, Zhang ST, Lechowicz MJ (2020) Harsh environmental regimes increase the functional significance of intra-specific variation in plant communities. *Functional Ecology*, 34, 1666–1677.
- Pan FJ, McLaughlin NB, Yu Q, Xue AG, Xu YL, Han XZ, Li CJ, Zhao D (2010) Responses of soil nematode community structure to different long-term fertilizer strategies in the soybean phase of a soybean-wheat-corn rotation. *European Journal of Soil Biology*, 46, 105–111.
- Pey B, Nahmani J, Auclerc A, Capowiez Y, Cluzeau D, Cortet J, Decaens T, Deharveng L, Dubs F, Joimel S (2014) Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology*, 15, 194–206.
- Rao CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21, 24–43.
- Scherber C, Eisenhauer N, Weisser WW, Schmid B, Voigt W, Fischer M, Schulze ED, Roscher C, Weigelt A, Allan E, Bessler H, Bonkowski M, Buchmann N, Buscot F, Clement LW, Ebeling A, Engels C, Halle S, Kertscher I, Klein AM, Koller R, Kowalski E, Kummer V, Kuu A, Partsch S, Petermann JS, Renker C, Rottstock T, Sabais A, Scheu S, Schumacher J, Temperton VM, Tschamtker (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, 468, 553–556.
- Sikora AR (1992) Management of the antagonistic potential in agricultural ecosystems for the biological control of plant parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology*, 30, 245–270.
- Shi LL, Fu SL (2014) Review of soil biodiversity research: History, current status and future challenges. *Chinese Science Bulletin*, 59, 493–509. (in Chinese with English abstract)
- [时雷雷, 傅声雷 (2014) 土壤生物多样性研究: 历史, 现状与挑战. *科学通报*, 59, 493–509.]
- Sinsabaugh RL, Shah JJF (2011) Eoenzymatic stoichiometry of recalcitrant organic matter decomposition: The growth rate hypothesis in reverse. *Biogeochemistry*, 102, 31–43.
- Sohlenius B, Bostrom S, Viketoft M (2011) Effects of plant species and plant diversity on soil nematodes—A field experiment on grassland run for seven years. *Nematology*, 13, 115–131.
- Song DG, Pan KW, Tariq A, Sun F, Li ZL, Sun XM, Zhang L,

- Olusanya OA, Wu XG (2017) Large-scale patterns of distribution and diversity of terrestrial nematodes. *Applied Soil Ecology*, 114, 161–169.
- Tita G, Vincx M, Desrosiers G (1999) Size spectra, body width and morphotypes of intertidal nematodes: An ecological interpretation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79, 1007–1015.
- van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, Ferris H, Traunspurger W, Wardle DA, de Goede RGM, Adams BJ, Ahmad W, Andriuzzi WS, Bardgett RD, Bonkowski M, Campos-Herrera R, Cares JE, Caruso T, de Brito Caixeta L, Chen XY, Costa SR, Creamer R, Mauro da Cunha Castro J, Dam M, Djigal D, Escuer M, Griffiths BS, Gutierrez C, Hohberg K, Kalinkina D, Kardol P, Kergunteuil A, Korthals G, Krashevskaya V, Kudrin AA, Li Q, Liang WJ, Magilton M, Marais M, Martin JAR, Matveeva E, Mayad EH, Mulder C, Mullin P, Neilson R, Nguyen TAD, Nielsen UN, Okada H, Rius JEP, Pan K, Peneva V, Pellissier L, Carlos Pereira da Silva J, Pitteloud C, Powers TO, Powers K, Quist CW, Rasmann S, Moreno SS, Scheu S, Setälä H, Sushchuk A, Tiunov AV, Trap J, van der Putten W, Vestergaard M, Villenave C, Waeyenbergh L, Wall DH, Wilschut R, Wright DG, Yang JI, Crowther TW (2019) Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 572, 194–198.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wang J, Hu J, Du GZ (2015) Effects of nitrogen and phosphorus on the soil nematode community in Tibetan Plateau alpine meadows. *Acta Prataculturae Sinica*, 24(12), 20–28. (in Chinese with English abstract) [王静, 胡靖, 杜国祯 (2015) 施氮磷肥对青藏高原高寒草甸土壤线虫群落组成的影响. *草业学报*, 24(12), 20–28.]
- Wang XT, Xiao S, Yang XL, Liu ZY, Zhou XH, Du GZ, Zhang LM, Guo AF, Chen SY, Nielsen UN (2019) Dominant plant species influence nematode richness by moderating understory diversity and microbial assemblages. *Soil Biology and Biochemistry*, 137, 107566.
- Wardle DA, Bonner KI, Barker GM (2002) Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology*, 16, 585–595.
- Wu JH, Chen HL, Zhang YZ (2016) Latitudinal variation in nematode diversity and ecological roles along the Chinese coast. *Ecology and Evolution*, 6, 8018–8027.
- Wu TH, 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.
- Yeates GW, Bongers TD, De Goede RGM, Freckman DW, Georgieva SS (1993) Feeding habits in soil nematode families and genera—An outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, 25, 315–331.
- Yeates GW, Coleman DC (1982) Nematodes and decomposition. In: *Nematodes in Soil Ecosystems* (ed. Freckman DW), pp. 55–80. University of Texas Press, Austin, Texas.
- Yeates GW (2003) Nematodes as soil indicators: Functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 37, 199–210.
- Zhao K, Jing X, Sanders NJ, Chen LT, Shi Y, Flynn DFB, Wang YH, Chu HY, Liang WJ, He JS (2017) On the controls of abundance for soil-dwelling organisms on the Tibetan Plateau. *Ecosphere*, 8, e01901.
- Zhao XG, Zhang ST, Niu KC (2020a) Association of soil bacterial diversity with plant community functional in alpine meadows. *Scientia Sinica Vitae*, 50, 70–80. (in Chinese with English abstract) [赵兴鸽, 张世挺, 牛克昌 (2020a) 高寒草甸植物群落功能属性与土壤细菌多样性关系. *中国科学: 生命科学*, 50, 70–80.]
- Zhao XG, Zhang ST, Niu KC (2020b) Relationships between soil fungal diversity, plant community functional traits, and soil attributes in Tibetan alpine meadow. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 26, 1–9. (in Chinese with English abstract) [赵兴鸽, 张世挺, 牛克昌 (2020b) 青藏高原高寒草甸土壤真菌多样性与植物群落功能性状和土壤理化特性关系. *应用与环境生物学报*, 26, 1–9.]
- Zhou XH, Wu WJ, Niu KC, Du GZ (2019) Realistic loss of plant species diversity decreases soil quality in a Tibetan alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 279, 25–32.

(责任编辑: 傅声雷 责任编辑: 闫文杰)