

DOI: 10.11766/trxb201907170173

薛会英, 郭文文, 屈兴乐, 罗大庆. 嘎隆拉山铁杉林土壤线虫群落结构与多样性研究[J]. 土壤学报, 2021, 58 (1): 246–258.

XUE Huiying, GUO Wenwen, QU Xingle, LUO Daqing. Structure and Diversity of Soil Nematode Community in Soil under *Tsuga dumosa* Forest in Galongla Mountain[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58 (1): 246–258.

嘎隆拉山铁杉林土壤线虫群落结构与多样性研究*

薛会英¹, 郭文文², 屈兴乐², 罗大庆^{2†}

(1. 西藏农牧学院资源与环境学院, 西藏林芝 860000; 2. 西藏农牧学院高原生态研究所, 西藏林芝 860000)

摘要: 为了解西藏墨脱嘎隆拉山铁杉林土壤生态系统线虫群落的结构及多样性特征, 采用种类组成、个体密度、多样性指数、功能性指数等特征值分析土壤线虫群落结构及多样性特点, 并通过冗余分析及线性相关性分析探讨线虫群落与土壤理化性质间的关系。结果显示, 嘎隆拉山铁杉林土壤线虫隶属于 5 目 29 科 34 属, 个体密度介于 0~1 231 条·100 g⁻¹ 干土之间, 平均 278 条·100 g⁻¹ 干土, 土层间无明显差异; 群落优势属为垫咽属 *Tylencholaimus* 和细齿属 *Leptonchus*; 食真菌性线虫是最主要的营养类群; 土壤有机质以真菌降解途径为主; 嘎隆拉山铁杉林生态系统成熟度高, 目前处于相对稳定状态; 土壤速效钾含量显著影响线虫群落数量和多样性; 有机质、全氮、碱解氮、有效磷会对线虫数量造成影响; 土壤含水量是嘎隆拉山铁杉林土壤线虫群落的重要环境影响因子之一。

关键词: 土壤线虫; 生物多样性; 冗余分析; 西藏; 铁杉林

中图分类号: S154.1 文献标志码: A

Structure and Diversity of Soil Nematode Community in Soil under *Tsuga dumosa* Forest in Galongla Mountain

XUE Huiying¹, GUO Wenwen², QU Xingle², LUO Daqing^{2†}

(1. College of Resources and Environment, Tibet College of Agriculture and Animal Husbandry, Linzhi, Tibet 860000, China; 2. Institute of Plateau Ecology, Tibet College of Agriculture and Animal Husbandry, Linzhi, Tibet 860000, China)

Abstract: [Objective] In this study, a tract of *Tsuga dumosa* forest typical of the Garongla Mountain, Motuo County, Southeast Tibet was taken as research object. The purpose of this study was to investigate structure and diversity of the soil nematode community in the *Tsuga dumosa* forest ecosystem in this region and their relationships with soil properties, and stability and succession of the ecosystem by analyzing environmental indicators and functions of the soil nematode community. This study is expected to be of important scientific significance in unveiling diversity laws of the soil nematodes in the *Tsuga dumosa* forest ecosystem in Southeast Tibet, discussing interactions and correlations between the evolution processes underground and aboveground, and learning roles of the soil nematode community in subalpine/alpine forest soil ecological

* 国家自然科学基金项目(31660155)和西藏特色农牧资源研发协同创新中心高原生态项目资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31660155) and the Plateau Ecological Project of Collaborative Innovation Center of Research and Development on Tibetan Characteristic Agricultural and Animal Husbandry Resources

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: dqluo0894@163.com

作者简介: 薛会英(1970—), 女, 山东宁津人, 博士, 教授, 主要从事土壤生态学研究。E-mail: 472425717@qq.com

收稿日期: 2019-07-17; 收到修改稿日期: 2019-09-03; 优先数字出版日期(www.cnki.net): 2019-11-01

processes. 【Method】 In September 2017, four sample plots were set up different in plant community and topography. Soil sampling points (at least 5 points) were specified in each sample plot randomly in distribution and soil samples were collected from 5 soil layers, 0-5 cm, 5-10 cm, 10-15 cm, 15-20 cm and 20-25 cm, at each sampling point with a soil drill 7 cm in inner diameter, and then blended together into one, separately. Nematodes in the soil samples were separated with the shallow basin method, observed under stereomicroscope for identification till the genus level and characterized by species composition, individual density, diversity index and functional index for analysis of structure and diversity of the soil nematode community. The soil samples were also analyzed for physical and chemical properties with the conventional methods, and redundancy analysis and linear correlation analysis was performed of the data for relationships with the nematode community. 【Result】 Results show that soil nematodes in the soil under *Tsuga dumosa* forest in Mt. Galongla could be sorted into 5 orders, 29 families and 34 genera, averaged to be 278 individuals·100 g⁻¹ dry soil in density and did not vary much between soil layers. In the community *Tylencholaimus* and *Leptonchus* were the dominant genera and fungivorous nematodes were the most important nutritional group. Soil organic matter was decomposed mainly by fungi. Redundancy analysis (RDA) and linear correlation analysis shows that readily available potassium, organic matter, total nitrogen and total potassium are the major factors affecting the soil nematode community and its relationship with soil physical and chemical properties, and readily available potassium is the most important one. A significant and positive relationship was found between nematode density and soil water content. Uneven distribution of soil water may be one of the important causes for the variation of soil nematodes community in density with the habitat in the hemlock forest in Mt. Garongla. 【Conclusion】 Soil organic matter is decomposed mainly by fungi. The *Tsuga dumosa* forest ecosystem in Mt. Garongla is high in maturity and in a relatively stable state. The content of readily available potassium in the soil significantly affects number and diversity of the nematodes in the community. Organic matter, total nitrogen, hydrolyzed nitrogen and available phosphorus are also factors affecting number of the nematodes. Soil water content is one of the important environmental factors that affect species composition of the soil nematode community and number of the nematodes in the soil under *Tsuga dumosa* Galongla forests.

Key words: Soil nematode; Biodiversity; RDA analysis; Tibet; *Tsuga dumosa* forest

世界植被中, 铁杉 (*Tsuga*) 是北美洲北部常绿针叶林的重要成分, 而在同纬度的欧亚大陆, 铁杉林仅有限地分布于海洋性气候所涉及的地域, 在中国中纬度地区, 铁杉林成为亚热带山地植被垂直带中的一个显著类型, 尤其是青藏高原东南缘山地(包括川西滇西北), 铁杉林占有十分显著的地位, 成为我国植被的特点之一^[1]。铁杉林是暗针叶林的类型之一, 为亚热带地区所特有, 是亚热带山地垂直带的代表类型^[2]。

生长在西藏的暗针叶林主要由云杉属、冷杉属和铁杉属的树种组成, 是欧亚大陆暗针叶林分布区的西南界限, 分布于喜马拉雅山脉、念青唐古拉山脉以及横断山脉的湿润亚高山地带。西藏暗针叶林占全自治区森林总面积的 48%、总蓄积量的 61%, 在高海拔森林生态系统中发挥着不可替代的重要作用。

迄今为止, 针对西藏暗针叶林的云杉属和冷杉属开展的研究较多^[2-7], 对铁杉属的研究则明显不足^[8], 现有的研究成果主要集中在地上部分的植物

群落^[2-5], 对地下生态系统所开展的调查研究工作则较少^[6-7], 目前尚未见有关西藏铁杉林土壤线虫方面的研究报道。

在森林生态系统中, 土壤线虫占据着地下食物网的关键点位^[9], 是土壤生态系统的重要功能组分。土壤线虫通过与植物根系以及地下食物网中其他生物的相互作用, 影响着生态系统的物质循环和能量流动, 同时, 地上植物群落也会影响到土壤生态系统物质和能量的输入, 从而驱动土壤线虫群落的结构和功能发生相应的变化^[10]。因此, 土壤线虫群落兼具生物指示和影响生态系统的物质循环和能量流动功能组份等多重作用。

嘎隆拉山地处横断山与喜马拉雅山的交汇地带, 高差显著, 植被具有连续垂直分布的特点。本研究以西藏东南部具有代表性的墨脱嘎隆拉山铁杉林作为研究对象, 目的是了解该地区铁杉林土壤线虫群落具有怎样的结构以及多样性特征, 及其与环境因子之间的关系, 同时, 也试图利用土壤线虫群

落的环境指示作用来分析该生态系统的稳定性状况及演替阶段, 研究结果对于揭示藏东南地区铁杉林生态系统土壤线虫多样性规律, 探讨地下与地上过程的相互作用和相互联系, 认识土壤线虫群落在亚高山/高山森林土壤生态过程中的作用具有重要科学意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

嘎隆拉山位于西藏自治区林芝市波密县和墨脱县交界处, 是岗日嘎布山脉的西端段(也是横断山脉西北端与喜马拉雅山交汇处), 平均海拔 4 800 m, 年均气温 10.4 °C, 年均降水量 1 358 mm^[11]。其南坡下延进入墨脱河谷, 雅鲁藏布江向南拐弯后流经该河谷。由于雅鲁藏布江强烈下切, 在短距离内出现巨大高差, 因而该区域的垂直气候特点非常显著。

来自印度洋的暖湿气流在嘎隆拉南坡与青藏高原低温气流交锋, 导致该地气候多变, 常年多雨雪。样地概况见表 1。样地 1 位于山脊, 样地 2、3 设在相对平坦的山坡, 样地 4 位于河边滩地, 样地 1 为铁杉 (*Tsuga dumosa*) 纯林, 接近铁杉林在本区域分布的下限, 样地 2、3 为铁杉和墨脱冷杉 (*Abies delavayi* var. *motuoensis*) 的混交林, 样地 4 接近铁杉林在本区域分布的上限, 为天然更新的幼树林。

1.2 样品采集与分析

2017 年 9 月, 按照植物群落和地形的差异分别设置 50 m×20 m、50 m×20 m、87 m×20 m、10 m×10 m 样地 4 个, 使用内径 7 cm 土钻在每个样地内按随机布点方式多点(至少 5 点)分层采集土样, 并按土层深度 0~5 cm、5~10 cm、10~15 cm、15~20 cm、20~25 cm 分别组成混合样。采集土壤样品共 20 个。将土样装入聚乙烯袋中, 贴上标签后冷藏保存于装有冰袋的保温箱中带回实验室进行后续测定。

表 1 样地概况

Table 1 Basic information of the sample plot relative to location

样地 Sample plot	调查方法 Investigation method	地理位置 Site	面积 Area	海拔 Altitude/m	坡向 Slop aspect
1	样地+样方	95°31'04"E, 29°41'46"N	50 m×20 m	2492	ES
2	样线	95°31'53"E, 29°41'26"N	87 m×20 m	2662	平地
3	样线	95°31'53"E, 29°41'26"N	87 m×20 m	2662	平地
4	样方	95°35'05"E, 29°42'35"N	10 m×10 m	2661	平地
样地 Sample plot	坡度 Gradient /°	乔木郁闭度 Macrophanerophytes canopy density	灌木盖度 Shrub coverage /%	草本盖度 Herb coverage /%	地被物盖度 Ground cover coverage /%
1	30°	0.7	30	95	100
2	<5°	0.4	5	100	100
3	<5°	0.4	30	90	100
4	<5°	0.7	30	28	100

土壤理化性质测定^[12]: 土壤含水量、pH 的测定分别采用烘干法、玻璃电极法; 有机质测定采用重铬酸钾氧化—外加热法; 全氮测定采用凯氏定氮法; 全磷测定采用 NaOH 熔融—钼蓝比色法; 全钾测定采用 NaOH 熔融—火焰光度法; 有效磷测定采用 NaHCO₃ 浸提—钼蓝比色法; 碱解氮测

定采用扩散法。

1.3 土壤线虫的分离与鉴定

称取土壤新鲜样品 30.0 g, 浅盘法室温分离 48 h^[13], 用孔径为 0.045 mm 的筛子收集线虫, 用 5% 甲醛溶液固定线虫。在解剖镜下进行计数, 制片。利用土壤含水量的测定结果, 将线虫个体数量转换

成条·100 g⁻¹ 干土。在体视显微镜下观察, 将线虫鉴定到属。

各属优势度的划分: 个体数量占总捕获量 10% 以上者, 为优势属(+++); 个体数量占总捕获量 1%~10%者, 为常见属(++); 个体数量占总捕获量 1% 以下者, 为稀有属(+)^[14]。根据食性将线虫分为如下几个营养类群: 食细菌性线虫(Bacterivores)、食真菌性线虫(Fungivores)、植食性线虫(Plant-parasites)和杂食/捕食性线虫(Omnivores/predators)^[14]。

土壤线虫群落结构分析采用以下指标:

香农-威尔多样性指数(Shannon-Weiner index):

$$H' = -\sum n_i / N \times \ln(n_i / N)$$

Pielou 均匀度指数:

$$J' = H' / \ln S$$

辛普森优势度指数(Simpson index):

$$\lambda = \sum (n_i / N)^2$$

Margalef 丰富度指数:

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

成熟度指数(Maturity index, MI, 不包括植食性线虫)^[15]:

$$MI = \sum c(i) \times p_i$$

植物寄生线虫指数(Plant parasite index, PPI)^[15]:

$$PPI = \sum c(i) \times p_i$$

线虫通路比值(Nematode channel ratio, NCR):

$$NCR = Ba / (Ba + Fu)$$

式中, n_i 为第 i 类群的个体数, N 为群落所有类群的个体总数; S 为类群数; $c(i)$ 为非植物寄生性(植物寄生性)土壤线虫第 i 类群 colonizer-persister 值; n 为非植物寄生性(植物寄生性)土壤线虫类群数; p_i 为土壤线虫群落非植物寄生性(植物寄生性)土壤线虫第 i 类群的个体数占群落总个体数的比例; Ba、Fu 分别代表食细菌性线虫、食真菌性线虫的数量。

1.4 数据处理

采用 IBM SPSS Statistics 22.0 软件进行单因素 ANOVA 分析和线性相关分析, 以估测样地不同深度土层以及土壤理化性质对土壤线虫群落各参数的

影响; 用 Excel 绘制图表及计算。土壤理化性质与土壤线虫群落的关系采用 CANOCO 4.5 软件进行 RDA 分析及作图。

2 结果

2.1 土壤化学性质

不同样地的土壤理化性质如表 2 所示。位于河边滩地的样地 4 与其他 3 个样地、尤其是样地 3 之间的差异较明显, pH、有机质、全氮、全钾, 以及速效养分均达到了显著 ($P < 0.05$) 甚至极显著水平 ($P < 0.01$), 全磷在 4 个样地间无明显差异。

2.2 土壤线虫群落组成及数量

从 4 个样地共获得土壤线虫 345 条, 隶属于 5 目 29 科 34 属。线虫个体密度平均 278 条·100 g⁻¹ 干土, 介于 0~1 231 条·100 g⁻¹ 干土之间。具体情况见表 3。方差分析结果显示, 土壤线虫个体密度在样地间的差异不显著 ($P = 0.249$, $F = 1.563$); 0~5 cm 土层与 20~25 cm 土层之间差异较大 ($P = 0.030$)。总体而言, 各样地的土壤线虫个体密度在土层间无明显差异 ($P = 0.109$, $F = 2.390$)。土壤线虫个体数量的空间分布情况如图 1 所示。

2.3 土壤线虫群落种类结构

样地 1 获得土壤线虫 21 属。细齿属 *Leptonchus*、*Ditylenchus*、螺旋属 *Helicotylenchus*、*Axonchium* 为优势属, 分别占群落线虫个体数量的 21.68%、20.28%、12.59%、10.49%。食真菌性线虫占 44.76%, 植食性线虫 21.68%, 杂食/捕食性线虫 20.28%, 食细菌性线虫 13.29%。

样地 2 获得土壤线虫 17 属。*Filenchus*、*Plectus*、矛线属为优势属, 分别占群落线虫个体数量的 24.07%、11.11%、11.11%。食真菌性线虫和杂食/捕食性线虫分别占 35.19%, 食细菌性线虫 25.93%, 植食性线虫 3.70%。

样地 3 获得土壤线虫 16 属。细齿属 *Leptonchus*、垫咽属、*Xiphinema* 为优势属, 分别占群落线虫个体数量的 32.52%、15.45%、13.82%。食真菌性线虫占 57.72%, 杂食/捕食性线虫占 30.89%, 食细菌性线虫 9.76%, 植食性线虫 1.63%。

样地 4 获得土壤线虫 5 属。细齿属 *Leptonchus*、*Filenchus*、*Plectus* 为优势属, 分别占群落线虫个体数量的 44.00%、28.00%、16.00%。食真菌性线虫占

表 2 土壤理化性质

项目 Item	pH	有机质 Organic matter (g·kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen (g·kg ⁻¹)	全磷 Total phosphorus (g·kg ⁻¹)	全钾 Total potassium (g·kg ⁻¹)	碱解氮 Alkaline-N (mg·kg ⁻¹)	有效磷 Available phosphorus (mg·kg ⁻¹)	速效钾 Available potassium (mg·kg ⁻¹)	土壤含水量 Soil moisture content (g·kg ⁻¹)
样地 1 Plot 1	4.15±0.17a**	324.0±335.1a*	8.39±6.94a*	0.67±0.17a	18.67±7.28a	668.2±515.6b*	8.20±10.47a	242.3±275.9b*	625.6±124.7a**
样地 2 Plot 2	4.13±0.49a**	858.6±55.4b**	23.32±0.78b**	0.96±0.14a	8.36±1.69b**	2481±89d**	44.93±23.82b**	181.8±100.6ab	806.7±22.2b
样地 3 Plot 3	3.93±0.03a**	507.6±278.1*	13.44±7.60a*	0.82±0.38a	12.91±3.52b**	1538±795c**	29.04±13.24b**	303.1±237.2b**	733.7±91.2b
样地 4 Plot 4	7.03±0.71b	21.48±11.85c	0.83±0.47c	0.90±0.06a	21.61±0.68a	49.80±46.98a	4.50±3.43a	12.52±7.26a	211.0±136.3c**
F 值									
样地 Plots	56.540	12.718	16.693	1.562	10.205	24.664	15.555	3.971	73.656
土层 Layers	0.042	0.554	0.404	1.677	0.51	0.285	4.522	4.227	5.929
显著性 Significant									
样地 Plots	0	0	0	0.237	0.001	0	0.002	0.035	0.000
土层 Layers	0.996	0.699	0.803	0.207	0.729	0.883	0.019	0.023	0.007

注: 平均值±标准偏差。同列不同小写字母表示同一指标在不同样地间的差异显著($P<0.05$)。下同。Note: Means±SD. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference in the same index between sample plots at 0.05 level. The same below.

表 3 土壤线虫群落组成及 c-p 值

Table 3 Composition and c-p values of the soil nematode communities

属名 Generic name	c-p	样地 1 Plot1			样地 2 Plot 2			样地 3 Plot 3			样地 4 Plot 4		
		数量 ^①	百分比 ^② /%	优势度 ^③	数量 ^①	百分比 ^② /%	优势度 ^③	数量 ^①	百分比 ^② /%	优势度 ^③	数量 ^①	百分比 ^② /%	优势度 ^③
食真菌性线虫 Fungivores													
<i>Aphelenchoides</i>	2			2	3.7	++	2	1.63	++				
<i>Aphelenchus</i>	2					+	1	0.81	+				
<i>Diphtherophora</i>	3	3	2.10	++									
<i>Ditylenchus</i>	2	29	20.28	+++	2	3.7	++						
<i>Filenchus</i>	2	1	0.70	+	13	24.07	+++	9	7.32	++	7	28	+++
<i>Leptonchus</i>	4				2	3.7	++	40	32.52	+++			
<i>Tylencholaimus</i>	4	31	21.68	+++			19	15.45	+++		11	44	+++
植食性线虫 Plant-parasites													
<i>Aglenchus</i>	2						2	1.63	++				
<i>Criconema</i>	3	7	4.90	++									
<i>Helicotylenchus</i>	3	18	12.59	+++									
<i>Malenchus</i>	2	3	2.10	++	2	3.7	++						
<i>Paratylenchus</i>	2	2	1.40	++									
<i>Tylenchus</i>	2	1	0.70	+									
食细菌性线虫 Bacterivores													
<i>Achromadora</i>					1	1.85	++						
<i>Alaimus</i>	4						3	2.44	++				
<i>Aphanolaimus</i>	3	13	9.09	++									
<i>Chronogaster</i>	2						3	2.44	++				
<i>Cylindrolaimu</i>	3	1	0.70	+									
<i>Diplogaster</i>	1				2	3.7	++						
<i>Plectus</i>	2	1	0.70	+	6	11.11	+++	3	2.44	++	4	16	+++
<i>Prismatolaimus</i>	3	2	1.40	++	2	3.7	++						

续表

属名 Generic name	c-p	样地 1 Plot1			样地 2 Plot 2			样地 3 Plot 3			样地 4 Plot 4		
		数量 ^①	百分比 ^② /%	优势度 ^③	数量 ^①	百分比 ^② /%	优势度 ^③	数量 ^①	百分比 ^② /%	优势度 ^③	数量 ^①	百分比 ^② /%	优势度 ^③
<i>Rhabditis</i>	3												
<i>Rhabdolaimus</i>	3				2	3.7		2	1.63	++	1	4	++
<i>Teratocephalus</i>	3	1	0.70	+									++
<i>Wilsonema</i>	2	1	0.70	+									
杂食/捕食性线虫 Omnivores-predators													
<i>Axonchium</i>	5	15	10.49	+++	2	3.7	++	8	6.5	++			
<i>Clarkus</i>	4	2	1.40	++									
<i>Dorylaimus</i>	4				6	11.11	+++						
<i>Eudorylaimus</i>	4	6	4.20	++	4	7.41	++	2	1.63	++	1	4	++
<i>Miconchus</i>	4	1	0.70	+									
<i>Mesodorylaimus</i>	4	3	2.10	++	1	1.85	++	10	8.13	++			
<i>Xiphinema</i>	5				5	9.26	++	17	13.82	+++			
<i>Paractinolaimus</i>	5	2	1.40	++	1	1.85	++	1	0.81	+			
<i>Tripyla</i>	3				1	1.85	++	1	0.81	+			
Σ		143			54			123			25		

①Number; ②Percentage; ③Dominance.

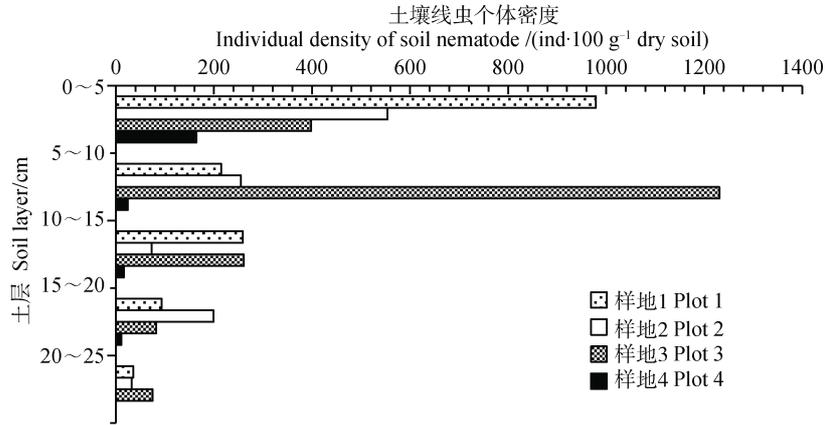


图1 土壤线虫个体数量的空间分布

Fig. 1 Spatial distribution of number of soil nematode individuals

72.00%，食细菌性线虫 24.00%，杂食/捕食性线虫占 4.00%，植食性线虫 0.00%。

总体而言，垫咽属 *Tylencholaimus*、细齿属 *Leptonchus* 的个体数量分别占到线虫总数的 17.68% 和 12.17%，是嘎隆拉铁杉林土壤线虫群落的优势属。食真菌性线虫是主要营养类群，个体数量占到总数的 49.85%，其次是杂食/捕食性线虫，占 25.80%，植食性线虫所占比例最低，仅 10.14%。

2.4 土壤线虫群落 c-p 类群组成

样地 1 中，c-p1~c-p5 类群在群落中所占的百分比分别为 0%、26.57%、31.47%、30.07%、11.89%；样地 2 中各类群所占百分比分别为 3.70%、46.30%、11.11%、24.07%、14.81%；样地 3 中分别为 0%、16.26%、2.44%、60.16%、21.14%；样地 4 中分别为 0%、44.00%、8.00%、48.00%、0%。

c-p1 类群仅在样地 2 出现，数量极少；c-p2 类群在样地 2 和样地 4 几乎占到 1/2，数量较大。c-p3~c-p5

类群在不同样地中均占有较大的比重。将四个样地作为整体，c-p3~c-p5 类群占到 72.17%，为优势类群。

2.5 土壤线虫群落生物多样性

采用多样性指数 H' 、均匀度指数 J' 、优势度指数 λ 及丰富度指数 SR 来表征铁杉林不同样地土壤线虫群落的生物多样性（表 4）。

多样性指数 H' 介于 0~2.31 之间，平均 1.34；均匀度指数 J' 与介于 0.6~1 之间，平均 0.85；优势度指数 λ 介于 0.13~1 之间，平均 0.39；丰富度指数 SR 介于 0~3.37 之间，平均 1.95。

根据 LSD 和 Duncan 检验结果，样地 4 的多样性指数 H' 显著低于样地 1、2、3 ($P_1 < 0.01$, $P_{2,3} < 0.05$)，优势度指数 λ 有刚好相反的趋势；均匀度指数 J' 与样地 1、2、3 之间的差异均达到极显著水平 ($P_{1,2,3} < 0.01$)；丰富度指数 SR，样地 4 与样地 1、2 之间有明显差异 ($P_1 < 0.01$, $P_2 < 0.05$)，与样地 3 则差异不明显 ($P_3 > 0.05$)。

表 4 土壤线虫群落生态指数

Table 4 Ecological index of soil nematode community

样地 Plot	H'	J'	λ	SR	MI	PPI	NCR
1	1.73±0.39a**	0.87±0.11a**	0.23±0.09a**	2.47±0.69a**	3.78±0.62a*	2.90±0.15a**	0.24±0.19ab
2	1.49±0.75a*	0.91±0.10a**	0.33±0.20a*	2.10±1.20a*	2.81±0.44b	0.80±1.10b	0.42±0.29a
3	1.30±0.65a*	0.80±0.12a**	0.39±0.20a*	1.74±1.02ab	4.16±0.45a**	0.80±1.10b	0.10±0.10b*
4	0.49±0.84b	0.27±0.47b	0.76±0.42b	0.81±1.15b	3.61±0.68ab	0.00±0.00b	0.10±0.17b*

采用成熟度指数 MI、植物寄生性线虫指数 PPI、线虫通道指数 NCR 来表征铁杉林土壤线虫群落的功能结构特征。

4 个样地不同土层的 MI 值介于 2.35~4.00 之间，平均 3.59。样地 3 的 MI 值最高，其次是样地 1，样地 2 明显低于样地 1、3 ($P_1 < 0.05$, $P_3 < 0.01$)。样

地 4 仅有 3 个土层分离出线虫，且数量太少，数据不计入统计。

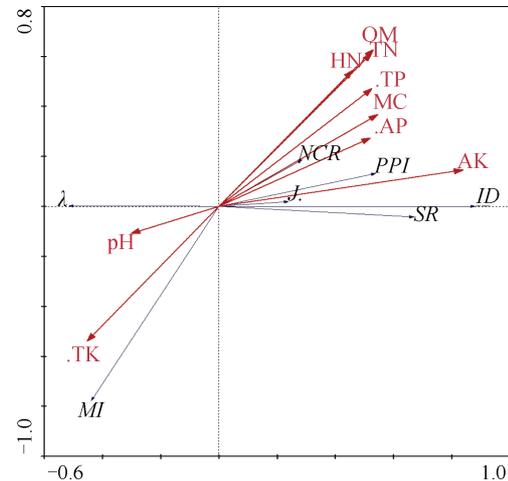
4 个样地不同土层的 PPI 值介于 0.00~3.00 之间（注：有 9 个样本未能分离获得植物寄生性线虫，PPI=0.00，占样本总数的 50%，另外 9 个样本的 PPI 值介于 2.00~3.00 之间），平均值 1.25。样地 1 的 PPI 值远高于其他 3 个样地 ($P_{2, 3, 4} < 0.01$)。

NCR 值介于 0.00~0.78 之间，平均 0.23。除了样地 2 的 0~10 cm 层和样地 1 的 20~25 cm 层，大多数样本的 NCR 值均低于 0.5。

2.6 土壤线虫群落与土壤性质之间关系——RDA 分析及相关性分析

采用冗余分析 (RDA) 进一步探讨土壤化学性质对土壤线虫群落的影响，分析结果见图 2 及表 5。

RDA 分析表明，土壤化学性质与土壤线虫数量之间关系密切，9 个环境变量解释了 77.7% 的数据总差异，其中第一轴和第二轴的解释率分别为 77.7% 和 0%，物种—环境因子排序轴的相关系数分别为 0.881 和 0.808，物种—环境关系的累积百分比达 100%，说明第 1 个排序轴的物种—环境相关系数很高，解释了物种和环境总方差的 100%，排序图较好地反映了土壤线虫群落与土壤性质之间的关系（表 5）。



OM: Organic matter; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; TK: Total potassium; HN: Hydrolyzable nitrogen; AP: Available phosphorus; AK: Available potassium; MC: Moisture content; ID: Individual density.

图 2 土壤线虫群落与土壤性质间的 RDA 分析
Fig. 2 RDA of the soil nematode community with soil properties

如图 2 所示，粗箭头代表土壤性质各因子，小箭头代表了土壤线虫群落各指数。粗箭头越长表示某一土壤性质因子对土壤线虫群落的影响越大。箭头连线和排序轴夹角表示某一土壤因子与排序轴相关性大小，夹角越小相关性越高。

表 5 RDA 排序结果

Table 5 Redundancy analysis collation

RDA 排序摘要	排序轴 1	排序轴 2	排序轴 3	排序轴 4
Ordination summary	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4
特征值 Eigenvalue	0.777	0	0	0
物种-环境相关系数 Species-environment correlation coefficient	0.881	0.808	0.665	0
物种累计方差百分比 Percentage of species cumulative variance	77.7	77.7	77.7	0
物种-环境关系累积方差百分比 Percentage of species-environment cumulative variance	100	100	100	0
特征值总和 Sum of eigenvalues			1	
典型特征值总和 Sum of typical eigenvalues			0.777	

速效钾 (AK)、有机质 (OM)、全氮 (TN)、水解氮 (HN)、全磷 (TP)、含水量 (MC)、有效磷 (AP) 与土壤线虫群落的个体密度 (ID)、均匀度指数 J' 、丰富度指数 SR，以及植物寄生性线虫指数 PPI 和线虫通道指数 NCR 呈正相关；pH、全钾 (TK) 与上述各群落指数均呈负相关，仅与优势度指数 λ

和成熟度指数 MI 呈正相关关系。
根据箭头长短，速效钾 (AK)、有机质 (OM)、全氮 (TN)、全钾 (TK) 对土壤线虫群落的影响较大，是主要影响因子；根据夹角则显示出，速效钾 (AK) 对 PPI 的相关性最强，其次是 J' 和个体密度 (ID)；全钾 (TK) 与 MI 有较好的相关性。

并非每个土壤性质因子对土壤线虫群落均有显著影响。如表 6 所示,应用线性相关性检验分析每个土壤性质因子对线虫群落影响的显著性,土壤速效钾对线虫群落个体密度、多样性变化以及功能指数均有显著影响 ($P_{\text{个体密度、PPI}} < 0.01$; $P_{H', \lambda, SR, MI} < 0.05$); 土壤含水量对线虫群落个体密度、多样性,以及 MI 有

显著影响 ($P_{\text{个体密度、}\lambda、MI} < 0.05$; $P_{H', SR} < 0.01$); 土壤 pH 对线虫群落多样性及 MI 有显著影响 ($P_{H', SR} < 0.01$; $P_{MI, \lambda} < 0.05$); 土壤有机质、全氮、水解氮、有效磷对线虫群落个体密度有显著影响 ($P < 0.05$); 有机质、全氮对 SR 有显著影响 ($P < 0.05$); 有效磷对 H' 有显著影响 ($P < 0.05$); 全磷、全钾、水解氮对 MI 有极显著影响 ($P < 0.01$)。

表 6 土壤线虫群落与土壤性质的相关系数

Table 6 Correlation coefficient between soil nematode community and soil properties

土壤性质 Soil property	个体密度 Individual density	H'	λ	SR	MI	PPI
pH	-0.36	-0.636**	0.542*	-0.615**	-0.455*	-0.308
有机质 Organic matter	0.515*	-0.092	-0.408	0.542*	-0.153	0.429
全氮 Total nitrogen	0.510*	0.443	-0.409	0.509*	-0.137	0.386
全磷 Total phosphorus	0.42	0.281	-0.118	0.377	-0.598**	0.385
全钾 Total potassium	-0.448*	-0.362	0.317	-0.317	0.627**	-0.385
碱解氮 Alkeline-N	0.458*	0.412	-0.393	0.332	-0.638**	0.324
有效磷 Available phosphorus	0.501*	0.477*	-0.350	0.440	-0.449	0.334
速效钾 Available potassium	0.758**	0.571*	-0.482*	0.506*	-0.475*	0.630**
土壤含水量 Soil moisture content	0.522*	0.628**	-0.489*	0.611**	-0.544*	0.421

3 讨论

本实验所设置的四个样地代表了嘎隆拉山环境条件基本一致但林分类型有所差异的四种铁杉林类型。实验共鉴定到土壤线虫 345 条,隶属于 5 目 29 科 34 属,个体密度介于 0~1231 条·100 g⁻¹ 干土之间,平均 278 条·100 g⁻¹ 干土。

2008 年 10 月,凌斌等^[6]在高黎贡山海拔 2 878 m 处云南铁杉针阔混交林调查到的土壤线虫个体密度低于 120 条·100 g⁻¹ 干土,种类大约 34 属(文中未提供准确数据,读图获得大致的数值)。本研究与凌斌等的调查采样工作均在秋季进行,高黎贡山云南铁杉针阔混交林土壤线虫个体密度远低于嘎隆拉山铁杉林,而线虫属数则大致相同。同属藏东南亚高山暗针叶林的色季拉山急尖长苞冷杉林,在海拔约 3 800 m 处分离获得土壤线虫 41 属,个体密度平均 406 条·100 g⁻¹ 干土。嘎隆拉山铁杉林土壤线虫无论数量还是种类均低于同地区的色季拉山急尖长苞冷杉林。生态指数 H' 、SR 也均低于色季拉山急尖长

苞冷杉林。根据冗余分析和线性相关性分析结果,线虫个体密度与土壤含水量之间极显著正相关,因此,水分分配格局或许是导致上述不同生境土壤线虫个体密度产生差异的重要原因之一。

此外,嘎隆拉铁杉林土壤线虫群落的优势属是垫咽属 *Tylencholaimus* 和细齿属 *Leptonchus*, 食真菌性线虫是最主要的营养类群。这个结果与色季拉山急尖长苞冷杉林土壤线虫群落以垫咽属、螺旋属及绕线属为优势属,植食性线虫是主要营养类群的结果不同^[7],表现出嘎隆拉铁杉林土壤线虫群落种类构成对环境的适应性,以及功能上的变化。

四个样地中,样地 4 的土壤理化性质与其他样地差异较大,线虫群落的个体数量、属数均低于其他样地,其种类构成也表现出了一定的不同。这个样地位于河滩地,接近铁杉林在本区域分布的上限,为天然更新的幼树林,草本盖度远低于其他三个样地,pH 明显升高,有机质含量以及速效氮磷钾则明显偏低,土壤化学性质出现明显不同。生境的贫营养及 pH 值的增高导致样地 4 土壤线虫群落

生物多样性显著低于其他样地。样地 4 在线虫多样性降低的同时, 统计结果显示其个体密度与其他样地间并没有明显差异, 这或许与群落结构中 c-p 值为 1~2 的 *r*-生存策略者所占比重较大(44%)有关。生境条件的劣化会导致 *r*-生存策略者通过大量繁殖来替代在该环境条件数量下降或缺失的线虫种类, 以维持群落相对稳定。这与 Walker^[17]所提出的“冗余种”假说一致, 表现出该样地土壤线虫在生存策略上的特殊性。

c-p3~c-p5 类群为 *k*-生活策略者, 它们生活周期长, 增殖能力低, 对干扰敏感, 在生境中稳定而持续地生活的时间较长, 当土壤被扰动时, 有可能导致其数量的下降或缺失。而作为土壤线虫典型机会主义者的 cp1 类群和机会主义者 cp2 类群, 生命周期短, 增殖能力强, 耐受干扰、富营养化和厌氧条件, 在有利条件下数量会明显增加^[18], 而当环境变劣时也会通过大量繁殖来应对环境的变化。总体而言, 嘎隆拉山铁杉林土壤线虫群落以 c-p3~c-p5 类群为主要线虫种类, 表明嘎隆拉山铁杉林生态系统受到的干扰较小, 处于较为稳定的状态。该区域所受干扰主要来自于自然因子, 例如水热分配变化、养分水平等, 这点在样地 4 得到了体现。成熟度指数 MI 平均值为 3.59, 与同地区色季拉山急尖长苞冷杉林 3.65 (平均值) 的调查结果^[7]相近, 证明嘎隆拉山铁杉林生态系统所受干扰较小, 处于较为稳定的状态^[15]。

PPI 值则与扰动的频率呈正相关^[19]。嘎隆拉山铁杉林的 PPI 值远小于色季拉山急尖长苞冷杉林 2.66 的调查结果, 表明嘎隆拉山铁杉林被扰动的频率远低于色季拉山急尖长苞冷杉林。四个样地中, 样地 1 的 PPI 值远高于其他 3 个样地, 由此推测该样地受到扰动的频率高于其他样地。

NCR 值低于 0.5 的研究结果显示, 嘎隆拉山铁杉林的枯落物主要通过真菌降解途径为主, 这与色季拉山急尖长苞冷杉林土壤线虫的调查结果一致^[8]。

冗余分析 (RDA) 结果说明了土壤性质与土壤线虫群落之间的关系情况。速效钾、有机质、全氮、全钾对土壤线虫群落的影响较大, 是主要影响因子。其中, 速效钾是土壤化学性质中最为重要的影响因子。从测试结果可以看出, 嘎隆拉山铁杉林土壤有机质、速效氮、磷、钾含量均属于高肥力水平, 在此条

件下, 速效钾所表现出的重要性值得关注。相关研究中^[20-22]针对碳、氮的成果较多, 针对钾的相对较少, 本研究中钾的重要性与张荣之等^[23]在贡嘎山不同垂直气候带土壤线虫群落分布格局的研究结果一致。线性相关分析结果说明速效钾显著影响线虫群落数量和多样性, 而有机质、全氮、水解氮、有效磷则是通过影响线虫数量从而影响着群落结构。冗余分析 (RDA) 结果表明, 土壤含水量与土壤线虫群落的个体密度、均匀度指数 *J'*、丰富度指数 SR, 以及植物寄生性线虫指数 PPI 和线虫通道指数 NCR 均呈正相关关系, 线性相关分析结果也说明了土壤含水量对线虫群落个体密度、多样性, 以及 MI 均有显著性影响, 由此说明环境水分条件对土壤线虫群落的种类构成及数量有着不可忽视的影响。

4 结 论

嘎隆拉山铁杉林土壤线虫隶属于 5 目 29 科 34 属, 个体密度介于 0~1 231 条·100 g⁻¹ 干土之间, 平均条·100 g⁻¹ 干土; 垫咽属 *Tylencholaimus* 和细齿属 *Leptonchus* 为优势属; 食真菌性线虫是最主要的营养类群; 枯落物主要通过真菌途径进行降解。冗余分析 (RDA) 及线性相关分析结果表明, 土壤速效钾、有机质、全氮、全钾是土壤理化性质中对土壤线虫群落影响较大的几个因子, 其中, 速效钾最为重要; 线虫个体密度与土壤含水量之间极显著正相关, 水分分配格局或许是导致嘎隆拉山铁杉林不同生境土壤线虫个体密度产生差异的重要原因之一。嘎隆拉山铁杉林生态系统受到干扰较小, 处于较稳定状态。

参考文献 (References)

- [1] Liu L H, Qiu X Z. Studies on the geographic distributions and situations of vertical zone of the Chinese *Tsuga* forest[J]. Acta Botanica Yunnanica, 1980, 2(1): 9—21. [刘伦辉, 邱学忠. 我国铁杉林的地理分布及垂直带位置的研究[J]. 云南植物研究, 1980, 2(1): 9—21.]
- [2] Chen L Z, Chen Q L, Liu W H. Forest diversity and its geographical distribution in China[M]. Beijing: Science Press, 1997. [陈灵芝, 陈清郎, 刘文华. 中国森林多样性及其地理分布[M]. 北京: 科学出版社, 1997.]
- [3] Liu J S, Zhang B, Zhou X W, et al. Establishment of biomass density model of spruce forest in Tibet[J]. Forest Resources Management, 2018(1): 38—43. [刘金山,

- 张蓓, 周学武, 等. 西藏自治区云杉林生物量密度模型研建[J]. 林业资源管理, 2018 (1): 38—43.]
- [4] Shen Z Q, Lu J, Hua M, et al. Point pattern analysis of five main plant populations of dark coniferous forest in the Sejila Mountains, Tibet, China[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2016, 31(1): 7—14. [沈志强, 卢杰, 华敏, 等. 西藏色季拉山暗针叶林 5 个主要植物种群点格局分析[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(1): 7—14.]
- [5] Li J R, Fang J P, Lu J, et al. Analysis on point patterns of two main plant populations in subalpine dark coniferous forest of southeast Tibet[J]. Forest Resources Management, 2014 (1): 104—108, 119. [李江荣, 方江平, 卢杰, 等. 藏东南亚高山暗针叶林 2 个主要植物种群点格局分析[J]. 林业资源管理, 2014(1): 104—108, 119.]
- [6] Xie C Q, Tian M X, Zhao Z R, et al. Spatial point pattern analysis of *Abies georgei* var. *Smithii* in forest of Sygera Mountains in southeast Tibet, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(6): 1617—1624. [解传奇, 田民霞, 赵忠瑞, 等. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉种群点格局分析[J]. 应用生态学报, 2015, 26(6): 1617—1624.]
- [7] Chen Y, Yang W Q, Wu F Z, et al. Diversity of soil nematode communities in the subalpine and alpine forests of western Sichuan, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(10): 3360—3368. [谌亚, 杨万勤, 吴福忠, 等. 川西亚高山/高山森林土壤线虫多样性[J]. 应用生态学报, 2017, 28(10): 3360—3368.]
- [8] Xue H Y, Luo D Q, Yu B Z. Community characteristics of soil nematode in *Abies georgei* var. *smithii* forest in Sejila Mountain of Tibet, Southwest China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(12): 3402—3408. [薛会英, 罗大庆, 于宝政. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉林土壤线虫群落特征[J]. 应用生态学报, 2012, 23(12): 3402—3408.]
- [9] Liu X, Xu Z H, Yu N N, et al. Ant species diversity of mount Galongla and Medog valley in southeastern Tibet[J]. Forest Research, 2017, 30(1): 34—40. [刘霞, 徐正会, 于娜娜, 等. 藏东南嘎隆拉和墨脱河谷蚂蚁群落研究[J]. 林业科学研究, 2017, 30(1): 34—40.]
- [10] Bongers T, Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1999, 14(6): 224—228.
- [11] Xu J J, Zhao B, Zhang L Y, et al. Assessment of genetic diversity of *Rhododendron nivale* in Tibetan, China using AFLP markers[J]. Bulletin of Botanical Research, 2017, 37(1): 88—95. [徐静静, 赵冰, 张良英, 等. 西藏地区雪层杜鹃遗传多样性的 AFLP 分析[J]. 植物研究, 2017, 37(1): 88—95.]
- [12] Lu R K. Analytical methods for soil and agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1999. [鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1999.]
- [13] Mao X F, Li H X, Chen X Y, et al. Extraction efficiency of soil nematodes by different methods[J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(3): 149—151. [毛小芳, 李辉信, 陈小云, 等. 土壤线虫三种分离方法效率比较[J]. 生态学杂志, 2004, 23(3): 149—151.]
- [14] Wu D H, Yin W Y, Bu Z Y. Changes among soil nematode community characteristics in relation to different vegetation restoration practices in the moderate degraded grasslands of Songnen[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 1—12. [吴东辉, 尹文英, 卜照义. 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[J]. 生态学报, 2008, 28(1): 1—12.]
- [15] Bongers T. The maturity index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition[J]. Oecologia, 1990, 83(1): 14—19.
- [16] Ling B, Xiao Q M, Ge F, et al. Composition and diversity of soil nematode community in Gaoligong mountains in Yunnan Province[J]. Journal of Hunan Agricultural University: Natural Sciences, 2008, 34(3): 341—346. [凌斌, 肖启明, 戈峰, 等. 云南省高黎贡山土壤线虫群落结构及多样性[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2008, 34(3): 341—346.]
- [17] Walker B H. Biodiversity and ecological redundancy[J]. Conservation Biology, 1992, 6(1): 18—23.
- [18] Bongers T, Bongers M. Functional diversity of nematodes[J]. Applied Soil Ecology, 1998, 10(3): 239—251.
- [19] Ruess L. Nematode soil faunal analysis of decomposition pathways in different ecosystems[J]. Nematology, 2003, 5(2): 179—181.
- [20] Wang M W, Liu Y D, Chen X Y, et al. Response of soil nematode community to cultivation in upland red soil relative to cultivation history and its significance as indicator[J]. Acta Pedologica Sinica, 2016, 53(2): 510—522. [王明伟, 刘雨迪, 陈小云, 等. 旱地红壤线

- 虫群落对不同耕作年限的响应及指示意义[J]. 土壤学报, 2016, 53 (2): 510—522.]
- [21] Wang X X, Gao Q Z, Hasbagan Ganjurjav, et al. Soil nematode community response to warming in alpine meadow of northern Tibet[J]. Pratacultural Science, 2018, 35 (6): 1528—1538. [王学霞, 高清竹, 干珠扎布, 等. 藏北高寒草甸土壤线虫群落结构对增温的响应[J]. 草业科学, 2018, 35 (6): 1528—1538.]
- [22] Zhang M, Liang W J, Zhang X K. Soil nematode abundance and diversity in different forest types at Changbai Mountain, China[J]. Zoological Studies, 2012, 51 (5): 619—626.
- [23] Zhang R Z, Liu X L, Zhong H M, et al. Distribution pattern of soil nematode communities along the vertical climate zones on the eastern slope of Gongga Mountain[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2016, 22 (6): 959—971. [张荣芝, 刘兴良, 钟红梅, 等. 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[J]. 应用与环境生物学报, 2016, 22 (6): 959—971.]

(责任编辑: 卢 萍)