

哀牢山常绿阔叶林不同演替阶段土壤线虫群落的季节变化特征

李志鹏^{1,2} 韦祖粉³ 杨效东^{1*}

(¹中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³普洱学院, 云南普洱 665000)

摘要 为了解植被演替过程的土壤线虫群落结构与功能变化, 本研究于 2015 年旱季(4月)与雨季(8月)对哀牢山不同演替阶段森林的土壤性质、微生物量和线虫群落进行取样调查。结果表明, 随着植被演替进程, 线虫群落总密度及类群数、植食性线虫、食真菌线虫和捕食-杂食性线虫的数量表现增加, 而食细菌线虫的数量下降。线虫群落的成熟度指数(MI)、营养均匀指数(TD)为演替后期大于前期, 瓦斯特乐斯指数(WI)的变化相反。典范冗余分析显示, 土壤水分、pH 值和无机 N 是线虫群落的重要影响因素。季节变化对不同演替阶段线虫群落结构的作用(R^2)程度表现为常绿阔叶林(14%)、滇山杨林(15%) < 旱冬瓜林(22%) < 茶地(33%)。随植被演替进程, 土壤线虫食物网复杂程度增加, 对植物根部资源及真菌资源的依赖程度提高, 同时增加了其营养结构、群落结构和群落功能的季节稳定性。

关键词 土壤线虫; 群落结构和功能; 季节变化; 植被演替; 常绿阔叶林

Seasonal variations of soil nematode community at different secondary succession stages of evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountain. LI Zhi-peng^{1,2}, WEI Zu-fen³, YANG Xiao-dong^{1*} (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Meng-la 666303, Yunnan, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Puer College, Puer 665000, Yunnan, China).

Abstract: In order to understand the effects of vegetation succession on soil nematode community, we investigated soil properties, microorganism amount and nematode communities in dry season (April) and rainy season (August) at different stages of secondary succession in evergreen broad-leaved forests of Ailao Mountain. Our results showed that the total abundance and genus number of nematodes and the densities of herbivores, fungivores and predator-omnivores increased, while the density of bacterivores decreased along vegetation succession. The mature index (MI) and trophic diversity (TD) of nematode communities were higher in mature stage forests as compared to early stage forests, but there was an opposite trend for Wasilewska index (WI). Canonical redundancy analysis showed that soil nematode communities were affected by soil moisture, pH and inorganic N contents at different stages of secondary succession. Magnitude of seasonal effects (R^2) on nematode community structure was in order of evergreen broad-leaved forest (14%), *Populus bonatii* forest (15%), *Alnus nepalensis* forest (22%), and tea plantation (33%). With vegetation succession, soil nematode food web complexity increased, and its dependence on resources of plant roots and fungi was enhanced. Meanwhile, the seasonal stability of trophic structure, community structure and functional index of nematode communities increased along the chronosequence of succession.

Key words: soil nematode; community structure and function; seasonality; vegetation succession; evergreen broad-leaved forest.

国家自然科学基金项目(41271278)资助。

收稿日期: 2016-02-22 接受日期: 2016-07-15

* 通讯作者 E-mail: yangxd@xtbg.ac.cn

干扰(土地利用或自然灾害)和演替创造了森林环境的异质性,是森林生态系统的重要生态过程,对森林生物多样性的时空格局起到驱动作用(Watt, 1947;曹敏等,2000)。土壤线虫作为主要的生物调控因子,其活动在凋落物分解、养分转化及微生物活性调控过程中具有极为重要的功能和贡献(Ander-son,1975;Seastedt,1984)。土壤线虫的物种多样性丰富且数目巨大(Sohlenius,1980),加之食性分化全面,在生态系统中占多个营养级,包括食细菌者、食真菌者、根食者、捕食-杂食者(Yeates *et al.*,1993),与其他土壤生物形成复杂的地下食物网(Moore *et al.*,2003),对维持陆地生态系统养分循环过程、土壤生物多样性及土壤理化性质等具有极为重要的作用。对不同演替期森林生态系统养分循环过程及主导者土壤生物多样性的研究,是深入了解森林动态循环的基础和评价森林恢复能力的标准之一,也将为森林的管理和保护提供重要的指导意义。

在同一气候条件下的局域尺度范围,因人类活动或自然干扰,地带性植被形成不同土地利用类型和演替阶段植物群落斑块,地上植被和土壤养分的变化,可能对土壤线虫群落组成的时空分布格局产生显著影响。比如植物资源质量随着演替而下降,造成真菌与细菌生物量比例上升,从而引起食真菌线虫的数量上升和食细菌线虫的数量下降(Bardgett *et al.*,1998;Yang *et al.*,2015)。随着演替进程,线虫群落中k-对策者的比例增加,从而提高了线虫群落结构的复杂性和食物网的连接数目(Bongers,1990;Yang *et al.*,2015)。虽然植被演替对线虫群落影响已有报道,然而极少研究关注演替过程中植物群落、土壤理化性质和土壤微生物对土壤线虫群落分布格局的作用程度,更缺少探讨不同演替阶段森林土壤线虫群落季节变化及其稳定性状况(Cesarz *et al.*,2013;Landesman *et al.*,2014)。

广泛分布于哀牢山徐家坝的中山湿性常绿阔叶林是滇南常绿阔叶林的代表类型之一(邱学忠等,1998)。已有较多的研究涉及了哀牢山植物群落结构(Li *et al.*,2011)、森林小气候(You *et al.*,2013)、土壤养分状况(李贵才等,2003),也对土壤动物群落结构特征以及其与森林凋落物的相关关系进行了报道(杨赵等,2011),并探讨了植物碳输入对线虫群落的影响机制(Li *et al.*,2008),研究了不同土地利用方式和生境恢复过程中凋落物输入对线虫群落的作用(Li *et al.*,2007)。由于人类活动和土地利用

方式,使得该区域内地带性植被中山湿性常绿阔叶林形成不同演替阶段的次生林类型及人工种植园,不同演替阶段植被差异不但改变了景观尺度上的空间异质性,也影响了植物群落内部和生物群落对季节变化的响应(Isbell *et al.*,2009;Sapijanskas *et al.*,2014)。本研究以哀牢山徐家坝分布于海拔2200~2600 m的原生中山湿性常绿阔叶林、次生性的滇山杨林和旱冬瓜林、人工茶地林为研究生境,通过对土壤理化性质、土壤微生物生物量、植被结构和土壤线虫群落调查,探讨土壤线虫群落组成、结构和功能群差异及其驱动因素、季节变化及稳定性对土地利用和森林演替过程的响应。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于云南省景东县哀牢山国家级自然保护区,是云贵高原、横断山脉和青藏高原三大自然地理区域的接合部,是中亚热带气候与南亚热带气候的南北过渡区域,也是生物多样性较丰富和植物区系地理成分荟萃之地。研究区地理位置为24.547°N、101.028°E,海拔2600~2700 m,年平均温度为11.0℃,年降水1840 mm,其中85%的降水集中在雨季(5—10月)。地带性植被为中山湿性常绿阔叶林和山顶苔藓矮林,土壤为山地黄棕壤(邱学忠等,1998)。

本研究在自然保护区的中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站长期固定样地(中国生态系统研究网络—CERN样地)分别选取具有代表性的中山湿性常绿阔叶林、滇山杨林、旱冬瓜林和茶园人工林作为研究样地,其面积分别为0.3、0.12、0.12和0.06 hm²。

中山湿性常绿阔叶林(evergreen broad-leaved forest,EBF)是哀牢山徐家坝地区面积最大、保存最完整的原生性植被,约占该地区植被总面积的77.9%。群落垂直分层明显,乔木层高20~25 m,郁闭度为95%,优势种为木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)、硬叶柯(*L. crassifolius*)、变色锥(*Castanopsis rufescens*)、南洋木荷(*Schima noronhae*)等(邱学忠等,1998)。

滇山杨林(*Populus bonatii* forest,PBF)是中山湿性常绿阔叶林遭砍伐、火烧后形成的植物群系,其恢复时间比旱冬瓜林长,处于演替后期,郁闭度为85%。群落乔木层高15~20 m,乔木层优势种以滇

山杨为主,伴生硬壳柯(*L. hancei*)、厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)、木果柯等多种壳斗科植物,灌木层物种较少(邱学忠等,1998)。

旱冬瓜林(*Alnus nepalensis* forest, ANF)是中山湿性常绿阔叶林被砍伐和火烧后演替形成的次生植物群落,被认为是该区域原生植被经受干扰后演替的初级阶段。乔木层由单一树种旱冬瓜(*Alnus nepalensis*)组成,灌木层主要物种为马缨花(*Rhododendron delavayi*)、米饭花(*Lyonia ovalifolia*)和常山(*Dichroa febrifuga*)等组成。该类型森林林冠稀疏,郁闭度为80%(邱学忠等,1998)。

茶地人工林(tea plantation, TF)是中山湿性常绿阔叶林经人为砍伐与开垦后形成的茶树单优群落,有翻地、拔草等生产活动,但不施加化肥。

1.2 样品采集与处理

于2015年分别在旱季(4月)及雨季(8月)进行土壤性质、微生物生物量及线虫群落调查。在滇山杨林、旱冬瓜林及茶地中分别设置6个10 m×10 m的样地,因常绿阔叶林样地的面积较大且具有较高的生境异质性,设置9个10 m×10 m的样地。常绿阔叶林、滇山杨林和旱冬瓜林的不同样地间最小距离为20 m,而茶园不同样地最小距离为10 m。每个样地沿样地对角线约2 m间距采集4份土壤样品并混合成一份。采集时先移去表层凋落物与腐殖质,然后用土壤环刀采集表层0~20 cm矿质土。采用浅盆分离法提取土壤线虫,并在解剖镜下计数,然后随机抽取100条鉴定至属的分类水平。

土壤含水量用烘干法测定(105℃),土壤pH值采用电位法测定(土水比为1:2.5)。微生物量采用氯仿熏蒸-浸提法,微生物生物量碳(MBC)和氮(MBN)用硫酸钾浸提,浸提液中有机碳用全自动分析仪测定,浸提液中全氮用凯氏法消煮-全自动定氮仪测定(Page,1982)。NH₄⁺、NO₃⁻用2 mol·L⁻¹ KCl溶液提取,然后用连续流动分析仪(AutoAnalyzer 3)进行测定。微生物生物量C、N、NH₄⁺、NO₃⁻的测定由中国科学院西双版纳热带植物园生物地球化学实验室负责。

1.3 数据分析

将采集到的土壤线虫个体数换算成密度即条·100 g⁻¹干土。按照Yeates等(1993)将所有的线虫划分为植食性线虫(herbivores)、食真菌线虫(fungivores)、食细菌线虫(bacterivores)和捕食-杂食性线虫(predator-omnivores)共4个类群。

采用自由生活成熟度指数(MI)(Bongers,1990)、线虫通路比值(NCR)(Wu et al.,2002;Yeates,2003)、瓦斯乐斯卡指数(WI)(Wasilewska,1994)和营养多样性指数(TD)(Herrera,1976)反映线虫群落的功能特征。计算公式如下:

$$MI = \sum_{i=1}^n cp_i \times v_i \quad (1)$$

$$NCR = b/(b+f) \quad (2)$$

$$WI = (b+f)/h \quad (3)$$

$$TD = 1/\sum p_i \quad (4)$$

公式(1)中 cp_i 为自由生活线虫的第*i*个属的colonizer-persister值; v_i 为自由生活线虫的第*i*个属的密度占线虫群落总密度的比例。公式(2)与(3)中 b 、 f 、 h 分别为线虫群落中食细菌线虫、食真菌线虫、植食性线虫的密度。公式(4)中 p_i 为第*i*个食性类群的密度占线虫群落总密度的比例。

为满足正态性及方差齐性要求,对变量数据进行对数或平方根转化。采用重复测量多因素方差分析植被类型、季节变化和两者交互作用对环境变量、线虫营养类群密度及群落功能指数的影响。环境变量与线虫群落结构的典范冗余分析中,采用的群落数据为土壤线虫群落结构即各个属个体密度的数据,在分析前先将群落数据进行Hellinger标准化(Legendre et al.,1998)。基于距离矩阵的多元方差分析(McCardle et al.,2001)被用于分析不同植被类型的线虫群落对季节变化的响应。通过Mantel检验分析不同季节和不同植被类型的线虫不同食性类群密度、功能指数及群落结构共88个指标的空间自相关性,只有5个指标存在显著的空间自相关性($P<0.05$),表明重复数据基本满足统计分析关于独立性要求。以上分析均在R 3.1.1中进行。

2 结果与分析

2.1 不同演替阶段森林的土壤理化性质和土壤微生物生物量

所调查4种植被类型的MBC和MBN,土壤理化性质呈现出显著差异(表1)。pH值以常绿阔叶林(4.68)和滇山杨林(4.79)为最高,而旱冬瓜林(4.03)和茶园(4.13)呈现最低。茶园土壤含水量(64%)比其他生境低(>72%),而NH₄⁺(26 mg·kg⁻¹)、NO₃⁻(56 mg·kg⁻¹)的浓度比其他生境高(<16 mg·kg⁻¹; <20 mg·kg⁻¹)。MBC和MBN总

表 1 植被类型和季节变化对土壤性质影响的重复测量方差分析结果
Table 1 Repeated measures ANOVA on the effects of vegetation type and seasonal change on soil properties

项目	季节	植被类型	季节 × 植被类型
pH	9.33 **	26.05 ***	11.12 ***
土壤含水量	105.3 ***	21.07 ***	2.62
硝态氮	27.13 ***	185.1 ***	11.41 ***
铵态氮	29.05 ***	10.6 ***	4.23 *
微生物生物量碳	7.59 *	34.4 ***	0.33
微生物生物量氮	0	89.41 ***	7.1 **

数值是重复测量方差分析的 *F* 值。* *P* < 0.05; ** *P* < 0.01; *** *P* < 0.001。

体上呈现出滇山杨林最高 (1.84 mg · g⁻¹; 0.29 mg · g⁻¹), 茶园最低 (0.61 mg · g⁻¹; 0.09 mg · g⁻¹)。其中土壤含水量的季节变化在常绿阔叶林中最小 (16%), 其次是滇山杨林 (66%), 最大变化呈现在旱冬瓜林 (79%) 与茶园生境 (80%) (表 2)。

2.2 不同演替阶段森林的土壤线虫群落组成和分布格局

本次调查共分离 607081 条线虫, 70 个属。常绿阔叶林的优势属为 *Criconeimella* 和 *Tylencholaimus*, 分别占其总个体数的 9.87% 和 9.57%。滇山杨林的优势线虫属为 *Acrobeloides* 和 *Tylencholaimus*, 分别占其总个体数的 12.9% 和 10.68%。旱冬瓜林的优势属为 *Filenchus* 和 *Acrobeloides*, 分别占其总个

体数 21.48% 和 14.86%。茶园人工林的优势属为 *Acrobeloides* 和 *Rhabditis*, 分别占其总个体数 38.66% 和 26.87%。

植被类型差异对线虫的总体密度、类群数及各营养类群密度均有显著的影响 (表 3)。具体表现为湿性常绿阔叶林和滇山杨林的线虫总体密度和类群数 (属)、植食性线虫、捕食-杂食性线虫密度高于旱冬瓜林和茶园 (图 1)。茶园食真菌线虫、捕食-杂食性线虫密度最低, 但食细菌线虫密度比常绿阔叶林增高, 而与其他生境没有差异 (图 1)。植被类型也影响了土壤线虫群落各项功能指数 (表 4)。线虫成熟度指数和营养多样性指数在常绿阔叶林和滇山杨林呈现最高, 茶园最低 (图 2)。茶园线虫群落的线虫通路比值高于其他生境, 表明食细菌线虫数量在茶园线虫食物网中所占比例高于其他生境。线虫群落瓦斯乐斯卡指数在常绿阔叶林和滇山杨林均呈现出比其他生境低的格局, 瓦斯乐斯卡指数是食微线虫与植食性线虫密度的比例, 表明这两个生境线虫食物网结构对植物活根资源的依赖程度大于其他生境 (图 2)。

2.3 不同演替阶段森林土壤线虫群落结构的主要影响因素

典范冗余分析第一轴和第二轴分别解释了 27.8% 和 13.1% 的群落总变异 (图 3)。从图 3 中采

表 2 不同植被类型林地土壤性质的比较
Table 2 Comparison of soil properties in different vegetation types

项目		EBF	PBF	ANF	TF
pH	4 月	4.57 ± 0.07 A	4.56 ± 0.07 AB	3.96 ± 0.04 C	4.29 ± 0.08 B
	8 月	4.8 ± 0.14 a	5.01 ± 0.03 a	4.14 ± 0.07 b	3.97 ± 0.05 b
	<i>R</i> ²	0.07	0.73 ***	0.2	0.51 **
土壤含水量 (%)	4 月	88.19 ± 3.67 A	71.26 ± 1.89 B	66.39 ± 1.35 B	54.54 ± 2.28 C
	8 月	104.7 ± 7.21 a	90.52 ± 3.6 ab	79.71 ± 1.42 b	74.48 ± 1.39 b
	<i>R</i> ²	0.16*	0.66 ***	0.79 ***	0.8 ***
硝态氮 (mg · kg ⁻¹)	4 月	10.53 ± 0.82 C	1.41 ± 0.28 D	22.49 ± 1.55 B	39.07 ± 7.89 A
	8 月	23.33 ± 2.55 b	1.58 ± 0.43 c	17.58 ± 1.69 b	74.26 ± 6.33 a
	<i>R</i> ²	0.56 ***	0	0.24	0.5 **
铵态氮 (mg · kg ⁻¹)	4 月	5.68 ± 0.7 B	12.07 ± 0.47 A	10.21 ± 0.82 AB	18 ± 6.86 A
	8 月	8.38 ± 1.39 c	19.89 ± 1.46 ab	10.21 ± 1.94 bc	35.92 ± 11.35 a
	<i>R</i> ²	0.11	0.69 ***	0	0.07
微生物生物量碳 (mg · g ⁻¹)	4 月	1.39 ± 0.06 AB	1.65 ± 0.2 A	1.06 ± 0.07 B	0.49 ± 0.03 C
	8 月	2.13 ± 0.19 a	2.02 ± 0.13 a	1.26 ± 0.05 b	0.72 ± 0.15 b
	<i>R</i> ²	0.43 **	0.11	0.32*	0
微生物生物量氮 (mg · g ⁻¹)	4 月	0.24 ± 0.01 A	0.28 ± 0.02 A	0.13 ± 0.01 B	0.11 ± 0.01 B
	8 月	0.29 ± 0.02 a	0.3 ± 0.02 a	0.16 ± 0.01 b	0.07 ± 0.01 c
	<i>R</i> ²	0.15	0	0.22	0.39*

平均值 ± 标准误。不同大写字母表示旱季 (4 月) 不同植被类型间存在显著差异 (*P* < 0.05)。不同小写字母表示雨季 (8 月) 不同植被类型间存在显著差异 (*P* < 0.05)。* 表示同一生境季节间差异的 *P* 值小于 0.05 且大于 0.01; ** 表示 *P* 值小于 0.01 且大于 0.001; *** 表示 *P* 值小于 0.001。EBF: 常绿阔叶林; PBF: 滇山杨林; ANF: 旱冬瓜林; TF: 茶园人工林。

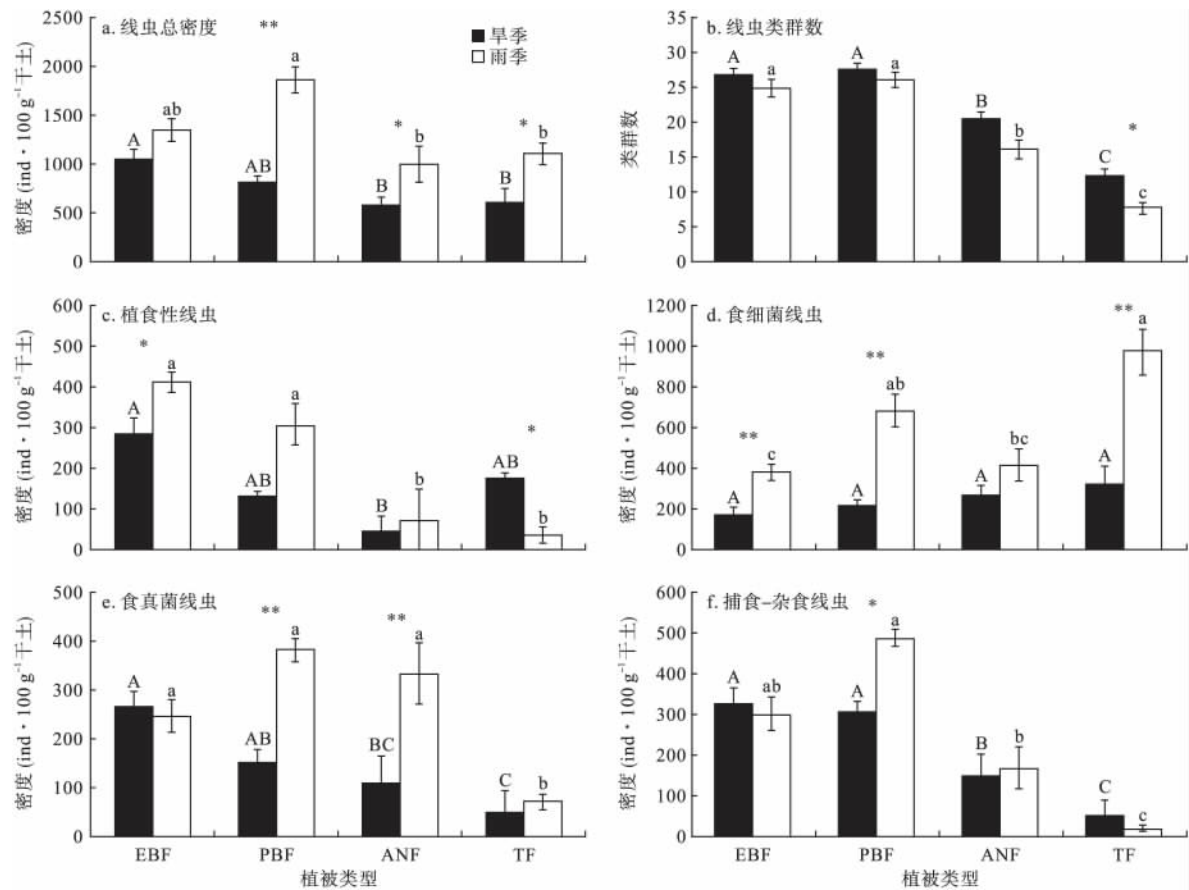


图 1 不同植被类型林地土壤线虫总密度、类群数(属)及各营养类群密度比较
Fig.1 Comparison of nematode total density , group number and density of each trophic group of soil nematode in different vegetation types

平均值 ± 标准误。不同大写字母表示旱季(4月)不同植被类型间存在显著差异 ($P < 0.05$)。不同小写字母表示雨季(8月)不同植被类型间存在显著差异 ($P < 0.05$)。* 表示同一生境季节间差异的 P 值小于 0.05 且大于 0.01; ** 表示 P 值小于 0.01 且大于 0.001。EBF: 常绿阔叶林; PBF: 滇山杨林; ANF: 旱冬瓜林; TF: 茶地人工林。

样点之间的距离可知,滇山杨林与常绿阔叶林线虫群落相似性最高,茶园与湿性常绿阔叶林线虫群落的差异较大。环境轴的夹角和长度显示,滇山杨林与常绿阔叶林中较相似的线虫群落结构与其土壤环

境和微生物资源有关。茶园较高的土壤无机 N 和较低的土壤含水量、pH、MBC 和 MBN 等增加了食细菌线虫如 *Acrobeloides* 和 *Rhabditis* 的优势度,减少了捕食-杂食性线虫如 *Eudorylaimus* 和食真菌类群 *Tylencholaimus* 的数量(图 3)。旱冬瓜林与常绿阔叶林的线虫群落也表现出较大差异,其土壤 N 含量、

表 3 植被类型和季节变化对线虫总密度、类群数(属)及不同营养类群密度的影响的重复测量方差分析
Table 3 Repeated measures ANOVA on the effects of vegetation type and seasonal change on total density , group number (genus) and density of different trophic groups of soil nematode

项目	季节	植被类型	季节 × 植被类型
线虫总密度	41.45 ***	9.16 ***	2.77
线虫类群数	13.16 **	113.2 ***	0.99
植食性线虫	1.18	27.48 ***	6.89 **
食真菌线虫	12.71 **	16.99 ***	4.91 **
食细菌线虫	67.96 ***	8.33 ***	4.24 *
杂食-捕食性线虫	0.13	43.03 ***	2.17

数值是重复测量方差分析的 F 值。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

表 4 植被类型和季节变化对土壤线虫群落功能指数影响的重复测量方差分析
Table 4 Repeated measures ANOVA on the effects of vegetation type and seasonal change on functional indexes of soil nematode community

项目	季节	植被类型	季节 × 植被类型
成熟度指数 MI	22.372 ***	157.5 ***	0.44
线虫通路比值 NCR	2.99	34.34 ***	7.39 **
瓦斯乐斯卡指数 WI	11.86 **	15.6 ***	9.56 ***
营养多样性指数 TD	27.65 ***	92.64 ***	4.03 *

数值是重复测量方差分析的 F 值。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

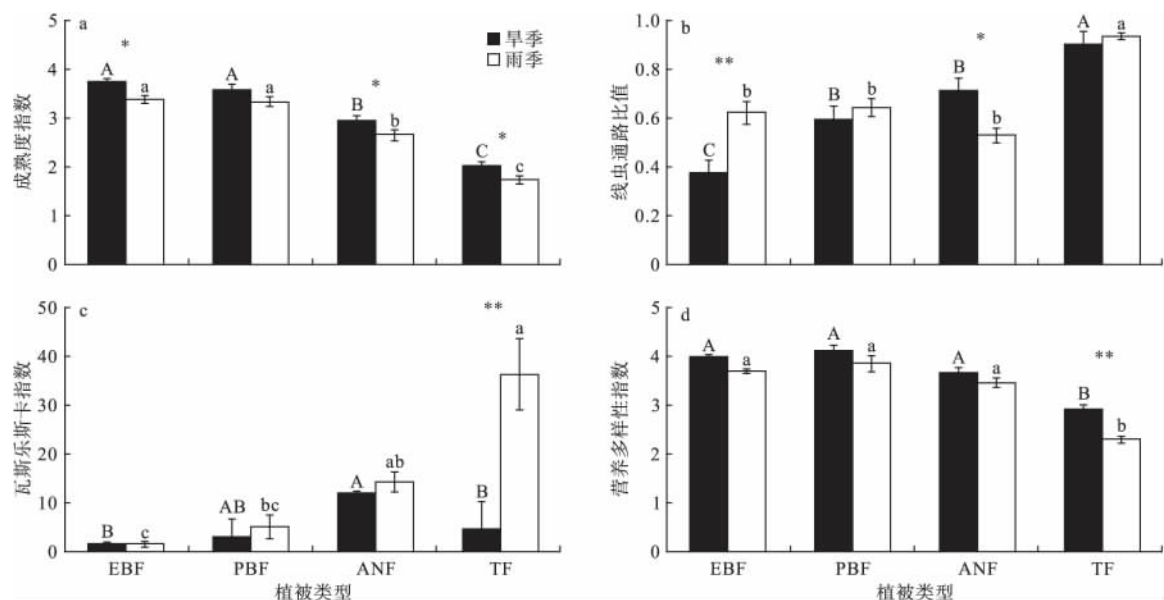


图 2 不同植被类型林地土壤线虫群落功能指数比较
Fig. 2 Comparison of functional indexes of nematode community in different vegetation types

平均值 $\pm$ 标准误。不同大写字母表示旱季(4月)不同植被类型间存在显著差异($P < 0.05$)。不同小写字母表示雨季(8月)不同植被类型间存在显著差异($P < 0.05$)。* 表示同一生境季节间差异的 P 值小于 0.05 且大于 0.01; ** 表示 P 值小于 0.01 且大于 0.001。EBF: 常绿阔叶林; PBF: 滇山杨林; ANF: 旱冬瓜林; TF: 茶地人工林。

pH 和含水量介于常绿阔叶林与茶园之间(图 3)。

2.4 不同演替阶段林地线虫群落的季节变化

所有林地土壤线虫总密度、食真菌线虫、食细菌线虫的密度在雨季显著高于旱季(表 3、图 1)。除线虫通路比值外,季节变化显著影响了线虫群落功能指数(表 4)。除捕食-杂食性线虫外,季节变化与植被类型对线虫各个营养类群的数量都有显著的交互作用(表 3),表明不同生境的线虫群落对季节变化的响应强度不同。常绿阔叶林的植食性线虫和食

细菌线虫密度虽然存在显著季节变化,但变化程度相对于干扰较大的次生林和人工茶园则表现较弱,植食性类群的季节变幅(两季差值/两季平均值)仅有 37%,而食细菌类群季节变幅达 76%(图 1)。茶园植食性线虫季节变幅为 131%,滇山杨林、茶地的食细菌线虫变幅分别为 104% 和 100%。同时,滇山杨林和旱冬瓜林的食真菌线虫季节变幅为 85% 和 101%。

在群落功能方面,数据结果显示干扰严重生境的线虫群落功能指数往往具有较大的季节波动,其中茶地线虫群落对季节变化最为敏感(图 2)。除线虫通路指数外,茶园线虫群落的所有功能指数都有显著的季节变化,而表现最突出的是瓦斯特莱斯指数,雨季比旱季增加了近 600%(表 4、图 2),表明茶地线虫食物网在旱季主要依赖植物活根资源,而在雨季更多依赖微生物资源。不同植被类型线虫群落结构对季节变化的响应强度不一样。其中季节变化解释了常绿阔叶林线虫群落结构 14% 的变异,在滇山杨林的解释率 15%,旱冬瓜林 22%,茶地 33%(表 5)。所以,演替初期的旱冬瓜林和人工茶地的线虫群落结构稳定性明显低于常绿阔叶林和滇山杨林。

进一步分析认为,土壤含水量在不同演替阶段对线虫群落结构的作用形式和强度并非一致。旱冬瓜林和茶园中,土壤含水量的作用方向与线虫群落

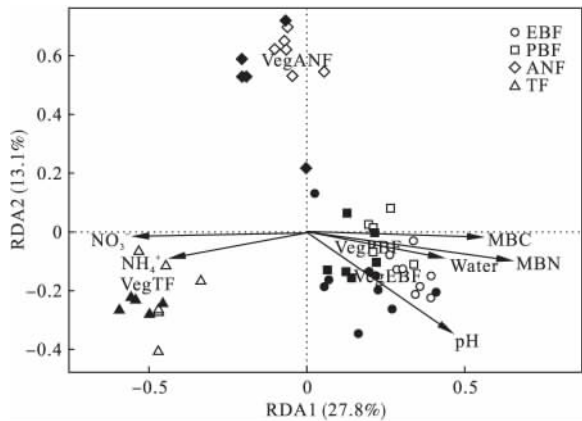


图 3 不同植被类型林地土壤线虫群落 RDA 分析
Fig. 3 Canonical redundancy analysis of soil nematode community

实心图标代表雨季,空心图标代表旱季。EBF: 常绿阔叶林; PBF: 滇山杨林; ANF: 旱冬瓜林; TF: 茶地人工林。

表 5 不同植被类型林地线虫总群落及不同营养类群线虫群落对季节变化的响应的多元方差分析结果
Table 5 Multivariate analysis of variance on total nematode community and different tropic groups of nematode community to seasonal change in different habitat types

植被类型	植食性线虫		食真菌线虫		食细菌线虫		捕食-杂食性线虫		线虫群落	
	R^2	P	R^2	P	R^2	P	R^2	P	R^2	P
EBF	0.17	0.006	0.05	0.60	0.14	0.004	0.06	0.38	0.14	0.001
PBF	0.12	0.22	0.25	0.02	0.21	0.02	0.12	0.26	0.15	0.02
ANF	0.06	0.62	0.05	0.73	0.39	0.001	0.05	0.74	0.22	0.001
TF	0.04	0.94	0.12	0.25	0.20	0.06	0.09	0.46	0.33	0.004

EBF: 常绿阔叶林;PBF: 滇山杨林;ANF: 旱冬瓜林;TF: 茶地人工林.

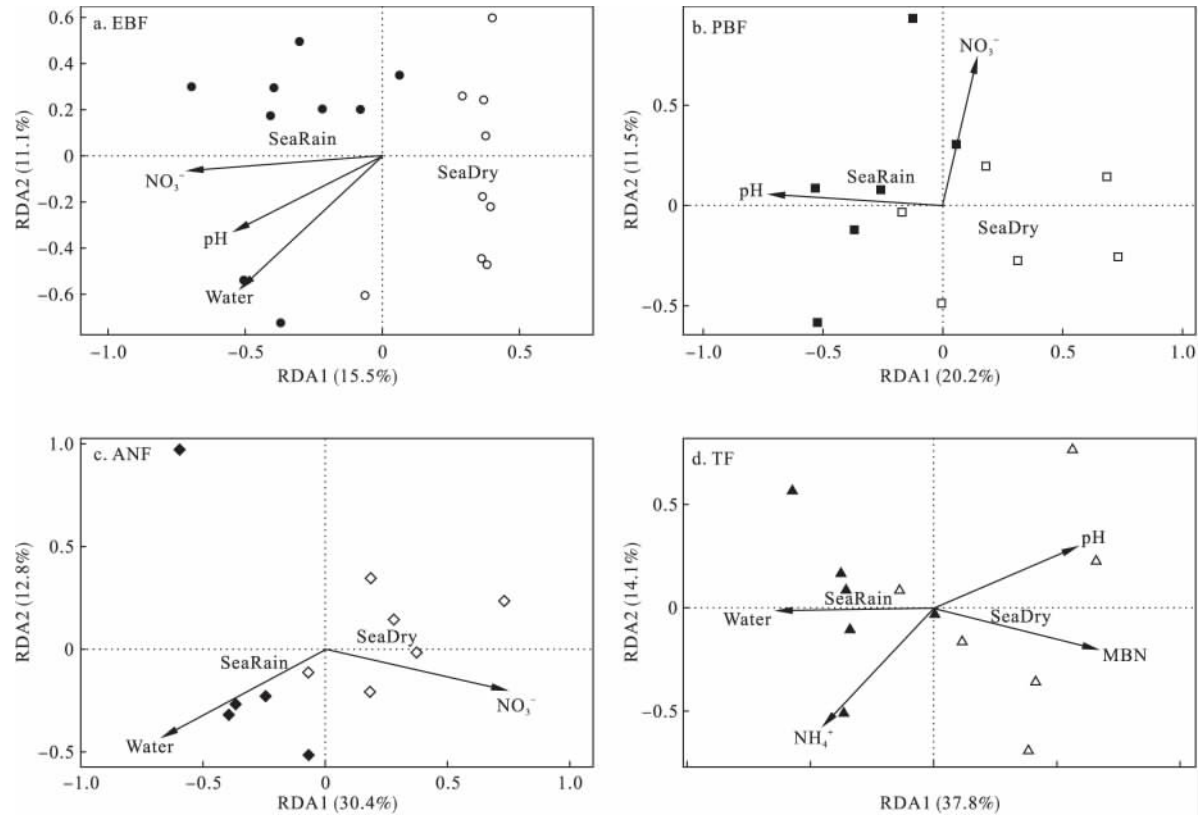


图 4 不同植被类型林地土壤线虫群落结构对季节变化响应的 RDA 分析
Fig.4 Canonical redundancy analysis of response of soil nematode community to seasonality in different vegetation types
图中只展示与典范 1 轴和 2 轴有显著相关关系的变量。实心图标代表雨季,空心图标代表旱季。

季节变化的方向一致(图 4)。表明在干扰生境中,季节变化较大的土壤含水量促使线虫群落有较强的季节差异。在常绿阔叶林中,土壤含水量作用方向与线虫群落季节变化的方向不一致。因此,常绿阔叶林土壤含水量轻微的季节变化并不显著改变线虫群落的季节稳定性。

3 讨论

3.1 植被演替对土壤性质和线虫群落的影响

与已有研究结果一致,我们的结果显示演替后期生境中食细菌线虫的数量下降,而食真菌线虫的数量呈上升趋势,表明真菌分解途径的重要性随着演替进

程而加强(Ferris *et al.* 2003, Bardgett 2005)。资源质量下降是线虫群落分解途径转变的一个重要原因。土壤有机质、凋落物及细根的质量通常随植被演替的发展而下降,引起真菌与细菌生物量比例上升,导致食真菌线虫与食细菌线虫数量比例上升(Williamson *et al.* 2005; Zhang *et al.* 2013)。

除了资源质量外,人为干扰也通过影响土壤无机 N 输入改变分线虫群落分解途径的组成(Bardgett *et al.* 1998; Zhang *et al.* 2013)。从 RDA 排序图与线虫营养类群分析结果可看出,因翻土及地表凋落物去除等人为活动,加速了茶园生境土壤有机质的矿化并形成较高的土壤无机 N 含量(李贵才等,

2003),最终导致食细菌线虫成为优势类群;另外,土地利用导致植物群落的衰退及物种单一化也会减少植物对无机N的吸收从而造成土壤无机N的滞留和升高(Templer *et al.* 2008),促进细菌分解途径的发展,导致食细菌线虫的数量上升(Yeates *et al.* 1997; Bardgett *et al.* 1998)。随着植被演替的发展和生境植物多样性的恢复,更多的土壤无机N被植物固持而导致其含量下降,土壤N资源可利用性下降使真菌的优势度增加,从而促使食真菌线虫的数量发展(Williamson *et al.* 2005; Zhang *et al.* 2013)。

我们的研究还发现,演替过程中随着地上植被恢复,生境中植食性线虫的数量呈显著的上升趋势。已有在哀牢山地区的相关研究表明,演替初期的灌草丛生境中,植食性线虫个体密度低于演替后期的滇山杨次生林和原生性常绿阔叶林高(Li *et al.* 2008; Yang *et al.* 2015),这与我们的结果相符。究其原因认为,在森林演替过程中,土壤养分限制的作用随着地上植被的发展而加强,促使植物光合作用产物更多分配到根部以利于对养分的吸收,导致植物根生物量与分泌物量呈增加趋势(Li *et al.* 2013; Zhang *et al.* 2013),从而增加了植食性线虫的数量(Háněl *et al.* 2010)。Li等(2008)在该地区的研究发现,对林冠树进行环割处理并没有降低植食性线虫数量,这似乎说明原生林植食性线虫的食物来源可能主要来自林下植被,如林下蕨类、幼苗和草本植物等(Wu *et al.* 2002),但也可能由于林冠树死亡,可利用的光和养分资源增加了林下植被的生长,补偿了林冠树根部资源损失,从而维持植食性线虫数量(Wardle *et al.* 2008)。

Bongers(1990)提出采用线虫成熟度指数概念来反映土壤生态系统的稳定性与受干扰程度,其主要原理是依据线虫生活史对策差异将线虫各分类群划分为不同的c-p(colonizer-persister)类群,由此反映线虫群落组成从r-对策者(colonizer,繁殖速度快且对养分状态敏感)到k-对策者(persister,繁殖速度慢且对干扰敏感)的过渡(李玉娟等,2005)。本研究结果显示,线虫群落成熟度指数(MI)随生境演替而逐步提高,反映出森林演替后期线虫群落的k-对策者优势度增加,群落结构更复杂和食物网中有更多的连接。哀牢山线虫群落演替规律符合植物群落演替模式理论(Odum,1969),同时也吻合前人关于群落指数与演替关系的研究结果,即群落的组成在演替后期偏向适应稳定环境和竞争力强的k-

对策者,从而形成更稳定的线虫群落(Bongers, 1990; Wasilewska 2006)。

3.2 线虫群落季节变化与森林演替的关系

植被演替进程中,地上植物多样性增加和资源数量的变化,不但影响该系统内部环境因素,同时还影响生物群落对外界因素变化(如季节差异)的敏感性(Wu *et al.* 2011)。哀牢山演替后期的成熟林具有郁闭度高的林冠和丰富的凋落物层,有利于维持稳定的土壤湿度,从而提高线虫群落对外界气候变化的抵抗力并增加了其季节稳定性(Wu *et al.* 2011; Sapijanskas *et al.* 2014)。土壤线虫生活于土壤颗粒表面的水膜中,对水分变化极为敏感。在稳定性较弱的人工种植林和森林演替初期,由于生境内部微气候对旱季和雨季间水分变化响应较大,可能导致线虫群落的季节变化差异增大(Lindberg *et al.* 2002; Lindberg *et al.* 2006)。我们的研究结果支持这一假设,发现原生林中土壤含水量的季节变化明显比演替初期或干扰生境轻微,导致原生林线虫群落营养结构、群落结构及功能的季节变化显著弱于演替初期或干扰生境。

需要指出,虽然滇山杨林线虫群落结构与常绿阔叶林极为相似,然而其线虫总密度、食细菌线虫、食真菌线虫和杂食-捕食性线虫密度的季节稳定性仍然明显低于常绿阔叶林。本研究结果强调,在全球气候变化导致极端气候事件增多的背景下,植被恢复的成效评估应该对系统内生物群落结构和功能上的时间稳定性作更深入的考虑以利于更准确的预测。

致谢 研究组的甘健明、陈志莲、林小兵和岩党在野外及室内工作方面给予了有力的帮助。中国科学院哀牢山森林生态系统研究站和中国科学院西双版纳热带植物园中心实验室对本次研究给予了大力的支持,在此致以衷心的感谢!

参考文献

- 曹敏,付先惠,杨一光,等. 2000. 热带森林中的斑块动态与物种多样性维持. 生物多样性, 8(2): 172-179.
- 李贵才,韩兴国,黄建辉,等. 2003. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林不同干扰强度下土壤无机氮的变化. 应用生态学报, 14(8): 1251-1256.
- 李玉娟,吴纪华,陈慧丽,等. 2005. 线虫作为土壤健康指示生物的方法及应用. 应用生态学报, 16(8): 1541-1546.
- 邱学忠,谢寿昌. 1998. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社.
- 杨赵,杨效东. 2011. 哀牢山不同类型亚热带森林地表凋落物及土壤节肢动物群落特征. 应用生态学报, 22(11): 3011-3020.

- Anderson JM. 1975. Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *Journal of Animal Ecology*, **44**: 475–495.
- Bardgett RD, Cook R. 1998. Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Applied Soil Ecology*, **10**: 263–276.
- Bardgett RD. 2005. *The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach*. Oxford: Oxford University Press.
- Bongers T. 1990. The maturity index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, **83**: 14–19.
- Cesarz S, Ruess L, Jacob M, et al. 2013. Tree species diversity versus tree species identity: Driving forces in structuring forest food webs as indicated by soil nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, **62**: 36–45.
- Ferris H, Matute MM. 2003. Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web. *Applied Soil Ecology*, **23**: 93–110.
- Háněl L, Hájek L. 2010. An outline of soil nematode succession on abandoned fields in South Bohemia. *Applied Soil Ecology*, **46**: 355–371.
- Herrera CM. 1976. A trophic diversity index for presence-absence food data. *Oecologia*, **25**: 187–191.
- Isbell FI, Polley HW, Wilsey BJ. 2009. Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: Patterns and processes. *Ecology Letters*, **12**: 443–451.
- Landesman WJ, Nelson DM, Fitzpatrick MC. 2014. Soil properties and tree species drive β -diversity of soil bacterial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, **76**: 201–209.
- Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*, Second English Edition. Amsterdam: Elsevier Science Ltd.
- Li P, Yang Y, Fang J. 2013. Variations of root and heterotrophic respiration along environmental gradients in China's forests. *Journal of Plant Ecology*, **6**: 358–367.
- Li S, Liu W, Wang L, et al. 2011. Biomass, diversity and composition of epiphytic macrolichens in primary and secondary forests in the subtropical Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology & Management*, **261**: 1760–1770.
- Li Y, Feng J, Chen J, et al. 2007. Original vegetation type affects soil nematode communities. *Applied Soil Ecology*, **35**: 68–78.
- Li Y, Yang X, Zou X, et al. 2008. Response of soil nematode communities to tree girdling in a subtropical evergreen broad-leaved forest of southwest China. *Soil Biology & Biochemistry*, **41**: 877–882.
- Lindberg N, Bengtsson J. 2006. Recovery of forest soil fauna diversity and composition after repeated summer droughts. *Oikos*, **114**: 494–506.
- Lindberg N, Engtsson JB, Persson T. 2002. Effects of experimental irrigation and drought on the composition and diversity of soil fauna in a coniferous stand. *Journal of Applied Ecology*, **39**: 924–936.
- Mcardle BH, Anderson MJ. 2001. Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, **82**: 290–297.
- Moore JC, McCann K, Setälä H, et al. 2003. Top-down is bottom-up: Does predation in the rhizosphere regulate aboveground dynamics? *Ecology*, **84**: 846–857.
- Odum EP. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**: 262–270.
- Page AL. 1982. *Methods of Soil Analysis*. Part 2. Chemical and microbiological properties. WI: American Society of Agronomy Inc & Soil Science Society of America Inc.
- Sapijanskas J, Paquette A, Potvin C, et al. 2014. Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences. *Ecology*, **95**: 2479–2492.
- Seastedt TR. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology*, **29**: 25–46.
- Sohlenius B. 1980. Abundance, biomass and contribution to energy flow by soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Oikos*, **34**: 186–194.
- Templer PH, Silver WL, Pett-Ridge J, et al. 2008. Plant and microbial controls on nitrogen retention and loss in a humid tropical forest. *Ecology*, **89**: 3030–3040.
- Wardle DA, Wiser SK, Allen RB, et al. 2008. Aboveground and belowground effects of single-tree removals in New Zealand rain forest. *Ecology*, **89**: 1232–1245.
- Wasilewska L. 1994. The effect of age of meadows on succession and diversity in soil nematode communities. *Pedobiologia*, **38**: 1–11.
- Wasilewska L. 2006. Changes in the structure of the soil nematode community over long-term secondary grassland succession in drained fen peat. *Applied Soil Ecology*, **32**: 165–179.
- Watt AS. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**: 1–22.
- Williamson WM, Wardle DA, Yeates GW. 2005. Changes in soil microbial and nematode communities during ecosystem decline across a long-term chronosequence. *Soil Biology & Biochemistry*, **37**: 1289–1301.
- Wu J, Fu C, Chen S, et al. 2002. Soil faunal response to land use: Effect of estuarine tideland reclamation on nematode communities. *Applied Soil Ecology*, **21**: 131–147.
- Wu J, Liu Z, Wang X, et al. 2011. Effects of understory removal and tree girdling on soil microbial community composition and litter decomposition in two Eucalyptus plantations in South China. *Functional Ecology*, **25**: 921–931.
- Yang G, Neher DA, Li Y, et al. 2015. Status of soil nematode communities during natural regeneration of a subtropical forest in southwestern China. *Nematology*, **17**: 79–90.
- Yeates GW, Bongers T, De Goede RG, et al. 1993. Feeding habits in nematode families and genera: An outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, **25**: 315–331.
- Yeates GW, Potter JF. 1997. Faunal and microbial diversity in three Welsh grassland soils under conventional and organic management regimes. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 453–470.
- Yeates GW. 2003. Nematodes as soil indicators: Functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, **37**: 199–210.
- You G, Zhang Y, Liu Y, et al. 2013. Investigation of temperature and aridity at different elevations of Mt. Ailao, SW China. *International Journal of Biometeorology*, **57**: 487–492.
- Zhang K, Cheng X, Dang H, et al. 2013. Linking litter production, quality and decomposition to vegetation succession following agricultural abandonment. *Soil Biology and Biochemistry*, **57**: 803–813.

作者简介 李志鹏,男,1988年生,硕士研究生,主要从事土壤生物多样性分布格局及形成机制方面的研究。E-mail: lizhipengscau@163.com
责任编辑 魏中青