

不同演替阶段热带森林地表凋落物和土壤节肢动物群落特征

余广彬^{1,2} 杨效东^{1*}

1 (中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

2 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 为了解不同演替阶段热带森林土壤节肢动物群落结构特征及其与地表凋落物的关系, 2001年9月采用样线调查法对西双版纳23年次生林、35年次生林、季节雨林地表凋落物及其中的土壤节肢动物进行了调查。所获数据表明, 地表凋落物数量(现存量干重)和质量(N和C/N)总体上表现为35年次生林最好, 23年次生林次之; 蜱螨目和弹尾目为3林地地表凋落物土壤节肢动物群落优势类群, 膜翅目蚂蚁、马陆目、鞘翅目、双翅目和半翅目为常见类群。土壤节肢动物个体密度和个体相对密度均表现为35年次生林>季节雨林>23年次生林。群落的丰富度指数以季节雨林最高, 多样性和均匀度指数显示为23年次生林最高, 35年次生林的优势度指数最高, 3林地土壤节肢动物群落类群组成相似性达到较好水平。相关分析表明, 3种不同演替阶段热带森林土壤节肢动物个体密度与林地地表凋落物现存量呈正相关, 而现存凋落物N元素储量与土壤节肢动物的相关性仅表现在23年次生林和季节雨林。研究认为, 热带森林土壤节肢动物群落的发展与森林植被演替密切相关, 其群落个体数量和多样性受森林地表凋落物数量、质量的调控, 但其他环境因素如捕食效应、人为干扰等影响亦不可忽视。

关键词: 土壤节肢动物, 地表凋落物, 养分元素, 次生演替, 热带森林

Characteristics of litter and soil arthropod communities at different successional stages of tropical forests

Guangbin Yu^{1,2}, Xiaodong Yang^{1*}

1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

2 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: In order to understand the relationship between soil arthropod community structure and floor litter at different successional stages of tropical forests, we surveyed the floor litter and the soil arthropods in a 23-year secondary forest, a 35-year secondary forest and a primary seasonal rainforest of Xishuangbanna, SW China in September 2001. Soil arthropods were extracted from the litter by Tullgren funnel method. The results showed that both the quantity and quality (N and C/N) of litter in the 35-year secondary forest were higher than those of the 23-year secondary forest and the seasonal rainforest. Acari and Collembola were dominant groups (> 80%), while ants, Coleoptera, Diptera, and Archaeognatha were common groups in the three forests. A higher individual density and relative individual density of soil arthropods were found in the 35-year secondary forest (10,067 ind./m² and 22.72 ind./g dry litter) compared to the seasonal rainforest (5,654 ind./m² and 18.44 ind./g dry litter) and 23-year secondary forest (2,881 ind./m² and 5,818 ind./g dry litter). Pielou and Shannon-Wiener index of soil arthropod community were significantly higher in the 23-year secondary forest, while the richness (Margalef index) peaked in seasonal rainforest, and the dominance index (Simpson index) in 35-year secondary forest was the highest. The soil arthropod community composition was similar among the three forests. The individual density (ind./m²) of soil arthropods were

收稿日期: 2006-11-23; 接受日期: 2007-01-10

基金项目: 国家自然科学基金(No. 30000131, 40671103)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yangxd@xtbg.ac.cn

positively correlated with floor litter mass in three forests, and they were correlated with the standing stock of N of the floor litter in 23-year secondary forest, and the standing stock of N of the floor woody detritus in seasonal rainforest. We conclude that the development of soil arthropod community in tropical forests is closely related to vegetation succession, and the soil arthropod community structure can be regulated through plant litter during the forest succession process, but other environmental effects including predator effect and human disturbance should not be ignored.

Key words: soil arthropod, floor litter, nutrient element, secondary succession, tropical forest

凋落物是维持森林生态系统地下食物网结构和功能的重要物质基础 (Coleman & Crossley, 1996)。植被的演替是森林生态系统固有的生态过程 (Cook, 1996; 曹敏等, 2000), 在这一过程中, 植物群落组成和结构的变化直接影响到地表凋落物的数量和质量, 进而可能对系统中地下食物网的重要组成部分——土壤节肢动物群落结构和功能产生影响, 并涉及森林演替的生态过程和恢复速度 (Wardle *et al.*, 2004)。因此研究热带森林演替过程中土壤节肢动物群落结构及其与地表凋落物的相互关系, 对理解和联系地上、地下生态过程有重要意义。在西双版纳, 过度的人为活动使该地区热带雨林受到严重破坏, 取而代之的是大面积自然演替次生林和人工橡胶林。已有研究报道了西双版纳地区不同演替状况次生林土壤节肢动物群落特征 (杨效东, 2003; 杨效东和唐建维, 2004), 但未将土壤节肢动物群落结构特征与相应森林凋落物进行联系。本研究旨在了解不同演替阶段热带森林土壤节肢动物群落结构特征及其与地表凋落物数量及质量的关系, 为西双版纳热带森林植被恢复积累相关数据。

1 样地概况

研究地位于西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇, 地理位置为21°41' N, 101°25' E, 海拔600–800 m, 属西南热带季风气候, 年均气温21.4–22.6℃, 年均降雨量1,556 mm, 具有明显的干雨季之分, 其中雨季降雨量约占全年的87%, 干季仅占13%。地带性植被为热带季节雨林和季雨林。

经过实地调查, 分别在研究地选取处于演替阶段的23年次生林、35年次生林和顶级阶段的100年以上原生林作为研究样地:

23年次生林位于中科院西双版纳热带植物园迁地保护区, 面积约1 hm²左右, 海拔610 m, 是原

生季节雨林经刀耕火种后于1978年撂荒后恢复起来的次生植被, 人为干扰较少, 植被恢复和保护较好。群落高度15–20 m, 盖度95%以上。群落分乔木、灌木和草本3层, 乔木层以假柿木姜子 (*Litsea monopetala*)、印度栲 (*Castanopsis indica*)、鹅掌柴 (*Schefflera octophylla*) 为优势种。

35年次生林与23年生的林地相邻, 面积为1 hm²以上, 是原生季节雨林经刀耕火种后于1970年撂荒恢复起来的次生植被, 人为干扰较大, 群落高度约25 m, 盖度为80%左右, 分乔木、灌木和草本3层, 乔木层优势树种为白背桐 (*Mallotus paniculatus*)、假柿木姜子等。

顶级阶段原生林选取当地代表类型的热带季节沟谷雨林 (简称季节雨林), 样地位于中国生态系统研究网络 (CERN) 固定观测林地, 海拔约750 m, 森林面积较大且连续, 研究样地面积为1 hm²以上, 包括坡度较大的坡地和平缓的冲积地, 生境异质性高, 人为干扰较小。群落高度40 m左右, 盖度约为95%。群落物种丰富、结构复杂, 可分为4层 (乔木2层, 灌木层和草本层), 乔木层主要树种为绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、千果榄仁 (*Terminalia myriocarpa*)、毗黎勒 (*Terminalia bellirica*)、毛麻楝 (*Chukrasia tabularis* var. *velutina*)、云南玉蕊 (*Barringtonia macrostachya*) 等, 藤本及附生植物丰富, 板根及茎花现象明显。

2 方法

2.1 土壤动物调查方法

2001年9月 (雨季), 按样线法在上述林地由坡上至坡下设置取样点 (每个样点间隔10 m), 其中23年、35年次生林各设5个, 季节沟谷雨林由于生境异质性高, 在样地的冲积区和坡地样线上各设5个取样点, 共10个样点。每个样点用33 cm × 33 cm的取样框收集地表凋落物、腐殖质及0–10 cm矿质土样。

所获地表凋落物样品先用手拣出大型土壤节肢动物, 然后带回实验室用Tullgren法分离中小型土壤节肢动物(40 W白炽灯, 72 h)。土壤节肢动物标本分类鉴定依据《中国亚热带土壤动物》和《中国土壤动物检索图鉴》(尹文英, 1992, 1998), 分至大类群单位(目)。

2.2 凋落物样品分析

分离土壤节肢动物后的凋落物按组成为叶片、木质残体、杂物(花、果和已分解的植物残体)3部分, 70℃烘干至恒重并获取生物量数据。此后, 将各取样点(季节沟谷雨林中, 随机将坡地一个样点和冲积地一个样点的样品混合作为一个样品, 共5个)的凋落物和风干矿质土样品交中国科学院西双版纳热带植物园生物地球化学实验室进行理化分析。样品经浓H₂SO₄消煮后, 用凯式定氮法测定N元素含量; 经HClO₄-HF消煮后, 用等离子体原子发射光谱仪(ICP-AES)(IRIS Advantage-ER, Thermo Jarrell Ash Corporation, USA)测定P、K、Ca含量, C含量采用K₂Cr₂O₇-H₂SO₄氧化法测定(国家林业局, 1999)。

2.3 数据处理

现存凋落物各组成部分元素储量(g/m²)=元素含量×各凋落物现存量(干重)。土壤节肢动物各类群相对多度以某一类群个体数占群落个体总数的百分比表示: 10%以上为优势类群, 1~10%为常见类群, 1%以下为稀有类群。个体数量按个体密度(每平方米样地凋落物中的土壤节肢动物个体数)和个体相对密度(每克凋落物干重中的土壤节肢动物个体数)(González & Seastedt, 2000)计算, 其中个体相对密度由每个样品中获取的土壤节肢动物个体数/样品凋落物干重得出。根据以下公式分别计算土壤节肢动物群落多样性指标:

(1) Shannon-Wiener多样性指数(Shannon & Weaver, 1949):

$$H=-\sum P_i \ln P_i$$

式中, $P_i=N_i/N$, N_i 为第*i*类群的个体数, N 为群落总个体数。

(2) Margalef丰富度指数(Margalef, 1958):

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

式中*S*为群落类群数。

(3) Pielou均匀度指数(Pielou, 1966):

$$E=H/\ln S$$

(4) Simpson优势度指数(Simpson, 1949):

$$C=\sum P_i^2$$

(5) Sørensen相似性指数(易兰等, 2005):

$$S=2j/(a+b)$$

式中*j*为两个群落中共有类群数, *a*和*b*分别为群落A和群落B的类群数, 0<*S*<0.25为极不相似, 0.25≤*S*<0.5为中等不相似, 0.5≤*S*<0.75为中等相似, 0.75≤*S*<1.0为极为相似。

所有数据统计分析均在SPSS 13.0软件下实现, 并将所获取的3林地地表凋落物现存量(干重)及主要元素含量与其相应的土壤节肢动物个体数量进行相关分析。

3 结果

3.1 林地土壤养分状况

表1显示, 季节雨林土壤pH值、P和Ca含量显著高于2种次生林(*P*<0.05); K含量和土壤有机质以23年次生林最高, 其中K在3林地间差异显著(*P*<0.05), 而土壤有机质含量在35年次生林与季节雨林间无显著差异(*P*>0.05); 土壤全N含量在3林地间无明显差异(*P*>0.05)。

3.2 地表凋落物特征

3.2.1 地表凋落物现存量

3林地地表凋落物总现存量表现为35年次生林>23年次生林>季节雨林, 其中叶片和杂物的现存量也以35年次生林最高, 木质残体部分则表现为23年次生林最多, 但均无统计上的差异(*P*>0.05)(表2)。

3.2.2 地表凋落物养分状况

3林地地表凋落物不同组成部分养分元素含量分析结果见表3。地表凋落物各组分C和Ca含量均表现为季节雨林>35年次生林>23年次生林, 但2种次生林C含量无显著差异(*P*>0.05), 季节雨林与35年次生林凋落物叶片Ca含量差异不显著(*P*>0.05)。N含量总体表现为35年次生林高于23年次生林和季节雨林, 并主要体现在木质残体的差异上(*P*<0.05), 叶片和杂物部分差异不显著(*P*>0.05)。P含量在3林地间无明显差异(*P*>0.05)。对于K含量而言, 总体上和凋落物木质残体部分表现出23年次生林高于其他2林地(*P*<0.05), 叶片、杂物则以季节雨林高于2类次生林(*P*<0.05)。地表凋落物总体C/N、C/P呈现为季节雨林显著高于次生林(*P*<0.05), 但C/N在2类次生林间无显示差异(*P*>0.05)。

表1 3个不同演替阶段的热带森林土壤(0–10 cm)养分特征(平均值±标准误)
Table 1 Soil characteristics (0–10 cm) of tropical forests in three different successional stages (Mean ± SE)

	23年次生林 23-year secondary forest	35年次生林 35-year secondary forest	季节雨林 Seasonal rainforest
酸碱度 pH	4.32 ± 0.60 ^a	4.56 ± 0.86 ^a	5.35 ± 2.75 ^b
有机质 OM (g/kg)	43.20 ± 3.60 ^a	30.80 ± 2.09 ^b	34.98 ± 4.30 ^b
全氮 Total N (g/kg)	1.98 ± 0.14 ^a	1.72 ± 0.17 ^a	1.80 ± 0.12 ^a
全磷 Total P (g/kg)	0.39 ± 0.01 ^a	0.35 ± 0.01 ^a	0.43 ± 0.02 ^b
全钾 Total K (g/kg)	10.21 ± 0.05 ^a	6.24 ± 0.35 ^b	1.00 ± 1.29 ^c
全钙 Total Ca (g/kg)	0.30 ± 0.02 ^a	0.58 ± 0.08 ^a	1.24 ± 0.49 ^b

同一行内不同字母表示林地间差异显著($P<0.05$, $n=5$)
Different letters in the same row indicate significant difference between the forests ($P<0.05$, $n=5$).

表2 3个不同演替阶段的热带森林地表凋落物现存量(平均值±标准误)
Table 2 The floor mass of tropical forests in three different successional stages (Mean ± SE) (g/m^2)

	23年次生林 23-year secondary forest	35年次生林 35-year secondary forest	季节雨林 Seasonal rainforest
叶片 Leaf	136.09 ± 26.97 ^a	154.58 ± 37.25 ^a	113.42 ± 10.55 ^a
木质残体 Woody detritus	170.06 ± 24.23 ^a	150.03 ± 33.68 ^a	116.31 ± 26.87 ^a
杂物 Miscellaneous	161.98 ± 38.24 ^a	212.26 ± 47.83 ^a	176.39 ± 25.99 ^a
总计 Total	468.12 ± 67.82 ^a	516.87 ± 56.87 ^a	402.41 ± 57.76 ^a

同一行内不同字母表示林地间差异显著($P<0.05$)
Different letters in the same row indicate significant difference between the forests ($P<0.05$, $n=5$)

此外, 3林地凋落物不同组分间的同一元素含量具有一定差异, 总体上表现出C含量在木质残体部分较高, 叶片中的N、P和Ca含量高于其他部分, 23年次生林K含量以木质残体部分最高, 而35年次生林和季节雨林的叶片K含量最高(表3)。

各林地地表凋落物养分元素储量结果见表3。总量上, 3林地间C、P、K储量无显著差异($P>0.05$), N储量表现为35年次生林>23年次生林>季节雨林($P<0.05$), 而Ca储量则以季节雨林和35年次生林高于23年次生林($P<0.05$)。不同组成部分的元素储量显示: 叶片中各元素储量虽以35年次生林较高, 但3林地间无显著差异($P>0.05$); 23年次生林木质残体部分的C、N、P、K储量高于其他林地, 其中N和K储量与季节雨林有显著差异($P<0.05$); Ca储量3林地间无明显差异($P>0.05$)。在杂物部分, Ca储量表现为23年次生林显著低于其他2林地($P<0.05$), 而其他元素储量在林地间无显著差异($P>0.05$)。同一林地中, 各元素在凋落物不同组分的储量差异较大(表3), 总体上看, 季节雨林和35年次生林凋落物杂物中的C、N、P、K、Ca储量较高, 23年次生林凋落物木质残体中C、K、Ca和杂物的N、P储量偏高, 但差异不

显著($P>0.05$)。

3.3 土壤节肢动物群落特征

3.3.1 群落组成

在3林地地表凋落物中共获取土壤节肢动物18,602只, 隶属7纲23目(表4)。蜱螨目和弹尾目在各林地的相对多度为60%以上, 成为3林地土壤节肢动物群落共有的优势类群, 并且所有林地中蜱螨目数量远高于弹尾目, 其优势度较为显著。膜翅目蚂蚁、马陆目、鞘翅目、双翅目和半翅目分别成为3林地的常见类群, 以上优势和常见类群捕获数占总捕获数的97.75%, 构成了所查林地地表凋落物层土壤节肢动物群落的主体, 其余17类动物类群在群落中的相对多度小于1%, 视为稀有类群。

虽然不同演替阶段森林土壤节肢动物群落类群组成相似, 但各类群在不同林地的相对多度有所差异, 如优势类群蜱螨目在35年次生林的相对多度高于季节雨林和23年次生林, 而弹尾目在季节雨林的相对多度较高。对于常见和稀有类群, 如膜翅目蚂蚁、等翅目白蚁在23年次生林所占有的相对多度高于35年次生林和季节雨林, 但马陆目在该林地的相对多度却较低(小于1%)。

表3 3个不同演替阶段的热带森林地表凋落物养分元素含量及储量
Table 3 Mean of nutrient elements concentration and standing stock in forest floor mass (leaf, woody detritus, miscellaneous) in three different successional tropical forests

		23年次生林 23-year secondary forest		35年次生林 35-year secondary forest		季节雨林 Seasonal rainforest	
		含量 Concentration (mg/g)	储量 Standing stock (g/m ²)	含量 Concentration (mg/g)	储量 Standing stock (g/m ²)	含量 Concentration (mg/g)	储量 Standing stock (g/m ²)
叶片 Leaf							
	C	392.48 ^{Aa}	52.16 ^{Aa}	414.26 ^{Aa}	63.36 ^{Aa}	457.06 ^{Ab}	56.16 ^{Aa}
	N	19.04 ^{Aa}	2.58 ^{Aa}	19.87 ^{Aa}	3.04 ^{Aa}	19.08 ^{Aa}	2.59 ^{Aa}
	P	0.71 ^{Aa}	0.10 ^{Aa}	0.79 ^{Aa}	0.12 ^{Aa}	0.85 ^{Aa}	0.11 ^{Aa}
	K	1.76 ^{Aa}	0.24 ^{Aa}	1.40 ^{Aa}	0.23 ^{Aa}	2.10 ^{Ab}	0.25 ^{AB}
	Ca	7.38 ^{Aa}	1.06 ^{Aa}	12.60 ^{Ab}	1.81 ^{Aa}	15.91 ^{Ab}	1.55 ^{Aa}
	C/N	20.66 ^{Aa}		20.93 ^{Aa}		24.34 ^{Ab}	
	C/P	561.91 ^{Aa}		531.82 ^{Aa}		548.96 ^{Aa}	
木质残体 Woody detritus							
	C	436.12 ^{Aa}	75.14 ^{Ba}	444.82 ^{Aa}	65.71 ^{Aa}	464.28 ^{Aa}	44.54 ^{Aa}
	N	12.44 ^{Bab}	2.17 ^{Aa}	14.38 ^{Ba}	1.99 ^{Bab}	11.23 ^{Bb}	1.04 ^{Bb}
	P	0.44 ^{Ba}	0.08 ^{Aa}	0.51 ^{Ba}	0.07 ^{Ba}	0.48 ^{Ba}	0.05 ^{Ba}
	K	2.53 ^{Ba}	0.42 ^{Ba}	1.12 ^{ABb}	0.18 ^{Aab}	1.29 ^{Bb}	0.14 ^{Ab}
	Ca	6.37 ^{Ba}	1.21 ^{Aa}	10.73 ^{Bb}	1.47 ^{Ba}	16.66 ^{Ac}	1.39 ^{Aa}
	C/N	32.04 ^{Bab}		35.17 ^{Ba}		41.99 ^{Bb}	
	C/P	1,015.91 ^{Ba}		907.96 ^{Ba}		975.94 ^{Ba}	
杂物 Miscellaneous							
	C	291.90 ^{Ba}	47.06 ^{Ca}	340.04 ^{Ba}	72.21 ^{Ba}	438.26 ^{Bb}	84.39 ^{Ba}
	N	16.35 ^{Ca}	2.65 ^{Aa}	17.17 ^{ABa}	3.56 ^{Ca}	15.18 ^{Ba}	2.66 ^{Aa}
	P	0.63 ^{Aa}	0.11 ^{Aa}	0.69 ^{Aa}	0.14 ^{Aa}	0.71 ^{Ca}	0.14 ^{Ca}
	K	1.33 ^{Ca}	0.23 ^{Aa}	0.99 ^{Ba}	0.20 ^{Aa}	1.68 ^{ABb}	0.37 ^{Ba}
	Ca	5.08 ^{Ca}	0.85 ^{Aa}	9.47 ^{Cb}	1.99 ^{Ab}	14.83 ^{Bb}	2.28 ^{Bb}
	C/N	19.96 ^{Aa}		17.82 ^{Aa}		30.47 ^{Ab}	
	C/P	462.12 ^{Aa}		502.59 ^{Aa}		643.50 ^{Aa}	
总计 Total							
	C	376.61 ^a	174.36 ^a	388.98 ^a	201.27 ^a	451.13 ^b	175.94 ^a
	N	15.73 ^a	7.40 ^a	16.90 ^b	8.58 ^b	15.09 ^a	5.69 ^c
	P	0.59 ^a	0.28 ^a	0.66 ^a	0.33 ^a	0.68 ^a	0.27 ^a
	K	2.00 ^a	0.88 ^a	1.04 ^b	0.61 ^a	1.47 ^b	0.71 ^a
	Ca	6.30 ^a	3.12 ^a	10.65 ^b	5.27 ^b	15.22 ^c	5.85 ^b
	C/N	25.13 ^a		24.05 ^a		32.32 ^b	
	C/P	697.24 ^a		640.90 ^b		718.15 ^c	

同列内不同大写字母表示同一林地、不同凋落物组分间差异显著; 同行内不同小写字母表示不同林地、相同凋落物组分差异显著($P<0.05$)。
Different capital letters in the same column indicate significant difference among litter components in the same forest. Different small letters in the same row indicate significant difference between the forests for the same litter component ($P<0.05$, $n=5$).

3.3.2 个体数量分布

采用个体密度(ind./m²)和个体相对密度(ind./g dry litter weight)能更好地反映林地地表凋落物中土壤节肢动物个体数量的分布特点, 结果见表4。就个体密度而言, 优势类群蜱螨目、弹尾目和常见类群

马陆目、半翅目的分布均表现为35年次生林>季节雨林>23年次生林($P<0.05$), 膜翅目蚂蚁则呈现出35年次生林>23年次生林>季节雨林($P<0.05$), 双翅目、鞘翅目和蜘蛛目均为季节雨林>35年次生林>23年次生林, 其中双翅目在3林地均呈现显著差异

表4 3林地地表凋落物中土壤节肢动物群落类群组成与个体数分布(平均值±标准误)
Table 4 Groups composition and density of soil arthropods in forest floor mass in three different tropical forests (Mean ± SE)

类群 Groups	23年次生林 23-year secondary forest			35年次生林 35-year secondary forest			季节雨林 Seasonal rain forest		
	ID	RD	RA(%)	ID	RD	RA(%)	ID	RD	RA(%)
蜱螨目 Acarina	1,710 ^a	3.343 ^a	59.37	7,245 ^b	16.355 ^b	71.96	3,517 ^c	11.585 ^c	62.20
弹尾目 Collembola	575 ^a	1.167 ^a	19.96	1,810 ^b	4.180 ^b	17.98	1,386 ^c	4.392 ^b	24.51
膜翅目蚁类 Hymenoptera(ant)	219 ^a	0.504 ^a	7.59	306 ^b	0.544 ^a	3.04	81 ^c	0.281 ^b	1.43
马陆目 Sphaerotheriida	18 ^a	0.033 ^a	0.64	169 ^b	0.396 ^b	1.68	100 ^c	0.365 ^b	1.77
鞘翅目 Coleoptera	149 ^a	0.368 ^a	5.17	153 ^a	0.336 ^a	1.52	202 ^b	0.585 ^b	3.57
半翅目 Archaeognatha	62 ^a	0.108 ^a	2.17	114 ^b	0.220 ^b	1.13	68 ^a	0.211 ^b	1.20
双翅目 Diptera	37 ^a	0.080 ^a	1.28	108 ^b	0.285 ^b	1.07	154 ^c	0.589 ^c	2.73
蜘蛛目 Araneae	20	0.04	0.70	28	0.056	0.27	41	0.12	0.73
拟蝎目 Pseudoscorpiones	17	0.031	0.57	22	0.058	0.22	19	0.045	0.34
结合目 Symphyia	6	0.009	0.19	20	0.067	0.20	9	0.02	0.16
同翅目 Homoptera	4	0.006	0.13	17	0.043	0.17	6	0.02	0.10
等足目 Isopoda	11	0.021	0.38	17	0.037	0.17	12	0.032	0.21
啮虫目 Psocoptera	18	0.039	0.64	14	0.027	0.14	7	0.023	0.13
原尾目 Protura				12	0.035	0.12	16	0.047	0.28
缨翅目 Thysanoptera	7	0.013	0.26	8	0.017	0.08	9	0.049	0.16
等翅目 Isoptera	9	0.015	0.32	7	0.019	0.07			
蜚蠊目 Blattodea	2	0.003	0.06	5	0.014	0.05	5	0.011	0.08
石蜈蚣目 Lithobiomorpha	6	0.012	0.19	4	0.011	0.04	2	0.005	0.03
地蜈蚣目 Geophilomorpha	2	0.005	0.06	4	0.009	0.04	9	0.033	0.16
鳞翅目 Lepidoptera	9	0.02	0.32	2	0.003	0.02	5	0.011	0.08
革翅目 Dermaptera				2	0.003	0.02	2	0.006	0.03
直翅目 Orthoptera							2	0.008	0.03
双尾目 Diplura							2	0.003	0.03
总计 Total	2,881 ^a	5.818 ^a	100	10,067 ^b	22.72 ^b	100	5,654 ^c	18.441 ^c	100

同行内不同小写字母表示林地间差异显著($P<0.05$); ID: 个体密度; RD: 个体相对密度; RA: 相对多度(个体数百分比)
Different small letters in the same row indicate significant difference between the forests ($P<0.05$); ID, Individuals density (ind./m²); RD, Relative individuals density (ind./g dry litter); RA, Relative abundance (the percentage of group individuals in community).

($P<0.05$), 而鞘翅目仅在次生林与季节雨林间有显著差异($P<0.05$), 蜘蛛目个体数量在林地间的分布无统计上差异($P>0.05$)。因上述几类动物占了各自群落个体数量的主体, 使得3林地土壤节肢动物群落总体的个体密度分布表现为35年次生林显著高于其他2种森林($P<0.05$)。

对于个体相对密度而言, 优势类群蜱螨目、常见类群马陆目、半翅目和群落总体的相对密度在不同林地排列次序为35年次生林>季节雨林>23年次生林, 其中蜱螨目和总体的相对密度在3林地具有显著差异($P<0.05$), 而马陆目和半翅目在35年次生林与季节雨林的分布无差异($P>0.05$); 弹尾目、双翅目的排列顺序为季节雨林>35年次生林>23年次生林, 但季节雨林和35年次生林中的弹尾目个体相对

密度接近($P>0.05$), 双翅目在3林地的分布差异显著($P<0.05$); 蜘蛛目和鞘翅目则表现为季节雨林显著高于2类次生林($P<0.05$), 膜翅目蚂蚁在次生林的个体相对密度高于季节雨林($P<0.05$)。

3.3.3 群落多样性与相似性

由表5可见, 3林地土壤节肢动物群落类群数无差异, 但Margalef丰富度指数(D)以季节雨林最高; 均匀度指数(E)和多样性指数(H)表现为23年次生林>季节雨林>35年次生林, 但季节雨林和35年次生林无显著差异; Simpson优势度指数(C)以35年次生林最高, 23年次生林最低。

通过计算, 3林地土壤节肢动物群落相似性系数(S)在0.878–0.950范围内, 表明3林地土壤节肢动物群落极为相似, 并以2类次生林间相似性程度最高。

表5 3个不同演替阶段热带森林土壤节肢动物群落多样性指数
Table 5 Diversity index of soil arthropod communities in three different successional tropical forests

	23年次生林 23-year secondary forest	35年次生林 35-year secondary forest	季节雨林 Seasonal rainforest
多样性指数 Shannon-Wiener diversity index (<i>H</i>)	1.32 ^a	1.00 ^b	1.15 ^b
丰富度指数 Margalef richness index (<i>D</i>)	2.26 ^a	2.17 ^a	2.43 ^b
均匀度指数 Pielou evenness index (<i>E</i>)	0.44 ^a	0.34 ^b	0.38 ^b
优势度指数 Simpson dominance index (<i>C</i>)	0.40 ^a	0.55 ^b	0.45 ^a
类群数 Number of groups	19	21	22

同行内不同小写字母表示林地间差异显著($P<0.05$)。
Different small letters in the same row indicate significant difference between the forests ($P<0.05$)

3.4 地表凋落物与土壤节肢动物的相关关系

所获数据分析表明: 3林地土壤节肢动物群落个体密度与地表凋落物现存量(干重)具有正相关关系(图1), 其中23年和35年次生林的相关性极为显著($r=0.968$, $P=0.007$, $n=5$; $r=0.901$, $P=0.037$, $n=5$), 而季节雨林的相关程度不显著($r=0.569$, $P=0.110$, $n=10$)。

单位面积凋落物中的土壤节肢动物个体数不仅取决于凋落物数量的多少, 同时也受凋落物质量的影响。为进一步了解森林土壤节肢动物与凋落物质量的关系, 对不同林地土壤节肢动物群落及优势类群蜱螨目、弹尾目的个体密度与地表凋落物各组分C、N元素储量进行相关分析, 具有正相关关系结果见图2、3。23年次生林土壤节肢动物群落总体及蜱螨目个体密度与森林地表凋落物N储量存在极为显著的正相关关系(图2, $r=0.936$, $P=0.019$, $n=5$; $r=0.935$, $P=0.020$, $n=5$), 季节雨林中优势类群蜱螨目和弹尾目的个体密度与凋落物木质残体的N素储量具有显著的正相关关系(图3, $r=0.814$, $P=0.008$, $n=10$; $r=0.913$, $P=0.001$, $n=10$)。

4 讨论

森林土壤动物群落的组成和分布, 一方面与森林立地和土壤条件有关, 另一方面受森林植被类型差异的影响, 不同植被结构的森林有着与其凋落物相适应的土壤节肢动物群落(Tian *et al.*, 1993)。本研究调查的3林地土壤节肢动物群落类群组成相近, 群落个体数及多样性有所差异, 其最高值并非出现在顶级阶段的季节雨林。这与易兰等(2005)对天童常绿阔叶林5个演替阶段凋落物中土壤动物群落的比较结果不同。廖崇惠等(1990)以反映土壤动物群落多样性的密度一类群指数(DG指数)为指标, 将热

带人工阔叶混交林中土壤动物群落的次生演替和发展分为增长期、过渡期和稳定期, 其中增长期一般在林龄1–12年期间, 群落多样性处于较高水平; 在林龄发展20多年后, 土壤动物群落多样性有所降低, 并进入稳定期阶段。我们的数据显示西双版纳不同演替阶段热带森林土壤节肢动物群落也具类似的特点。森林砍伐或火烧后, 土壤节肢动物群落即进入恢复过程(杨效东等, 2001), 其群落类群数、个体数量随植被演替逐步增长, 在森林演替至40年左右达到较高水平, 处于明显的增长期, 并且其群落多样性也表现出在森林演替阶段的初、中期高于顶级阶段。由于本研究中没有选取到演替40年至季节雨林中间阶段的次生林, 不能分析处于过渡期的土壤节肢动物群落特征。

结合植被状况分析, 处于演替中期的热带次生林正处于快速的变化时期, 树种成分不断更新, 乔木树种密度大且落叶树种较多, 与其他阶段相比, 年凋落量更高^①, 凋落物C/N较低。这一方面为某些大型土壤节肢动物类群提供食物, 另一方面, 丰富的凋落物中又蕴育着大量的土壤微生物, 为中小型土壤节肢动物的生存和发展提供条件, 导致少数优势类群数量增高。演替顶级的季节雨林乔木树种密度较小, 林内常绿树种成分多, 生长较为缓慢, 处于相对稳定的顶级状态, 年凋落物量少于次生林且C/N较高, 故其林内地表土壤节肢动物个体数少于演替初、中期的次生林。虽然23年次生林土壤节肢动物个体数最少, 但由于群落中优势类群个体数量相对较少, 个体数分配的均匀性相对较高, 其群落

①任永红. 1997. 西双版纳热带森林凋落物动态及其对先锋树种种子萌发和幼苗定居的影响. 硕士毕业论文, 中国科学院昆明生态研究所.

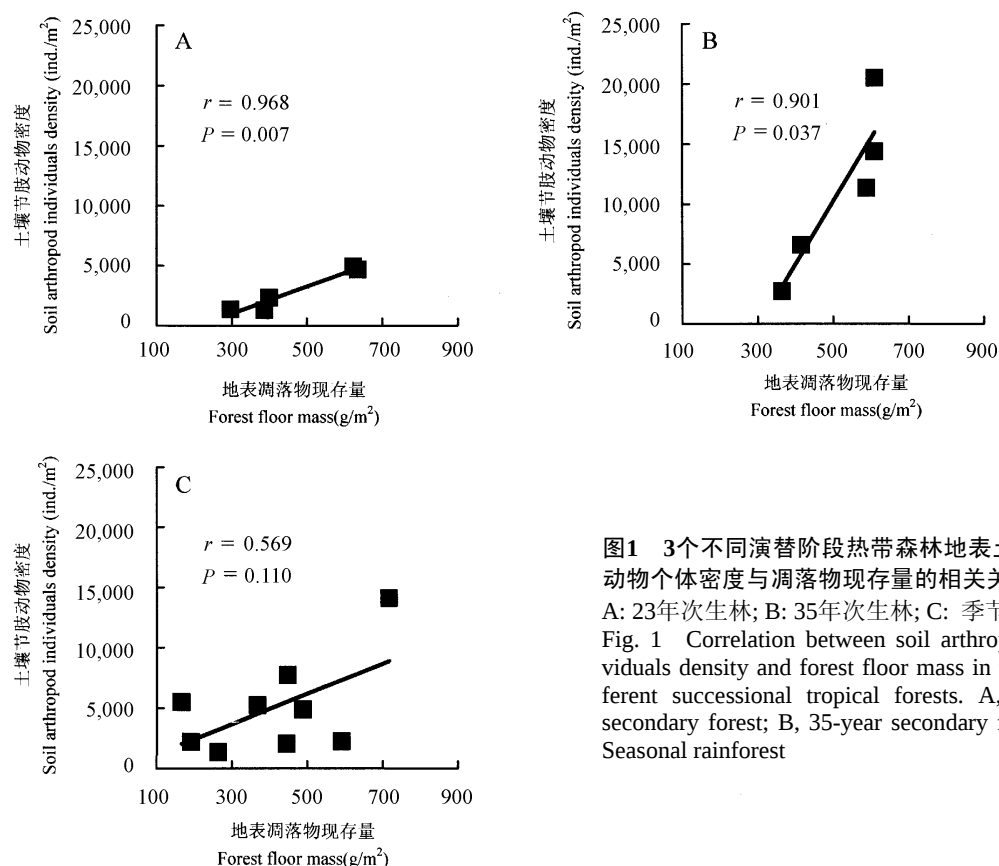


图1 3个不同演替阶段热带森林地表土壤节肢动物个体密度与凋落物现存量的相关关系
A: 23年次生林; B: 35年次生林; C: 季节雨林
Fig. 1 Correlation between soil arthropod individuals density and forest floor mass in three different successional tropical forests. A, 23-year secondary forest; B, 35-year secondary forest; C, Seasonal rainforest

多样性高于其他两林地。

演替过程中, 植物种类组成变化及其长期进化发展的防御机制将形成森林不同的资源分配策略(Dyer *et al.*, 2004), 从而导致不同演替阶段森林生态系统资源数量和质量的变化(Wardle *et al.*, 2004)。不同演替阶段土壤节肢动物群落因森林资源调控效应(bottom-up control)差异具有不同的结构模式(Ponsard *et al.*, 2000), 进而对其生态功能产生不同程度的影响(Power, 1992; Zheng *et al.*, 1997), 我们的数据结果显示3林地地表凋落物现存量 and C、N、P元素储量总体以35年次生林最高、季节雨林较低, 而反映凋落物质量的C/N(C/N与凋落物质量成反比)结果则相反, 这可能是影响地下分解者亚系统结构及其功能的重要因素(Bever, 1994; Scheu & Matthias, 1998; Jackson *et al.*, 2004)。

通过土壤节肢动物与凋落物数量和质量的相关分析, 可在一定程度上了解森林地上资源效应与土壤动物的关系。廖崇惠等(1995)、殷秀琴等(1993)和张雪萍等(2001)曾分别对华南常绿阔叶林、东北

针叶林土壤动物生物量与凋落物的关系进行过分析, 认为二者间有较好的相关性。徐国良等(2002)研究显示, 鼎湖山3种常绿阔叶林地表节肢动物群落多样性与森林凋落物数量呈显著正相关, 但与凋落物种类无相关性。Warren和Zou (2002)对波多黎各3种不同热带人工林的研究发现, 作为重要分解类群的土壤动物马陆目生物量与森林凋落物N含量呈正相关, 而与C/N为负相关, 认为分解性类群(如马陆)的数量分布与森林凋落物质量有密切关系。本研究相关分析表明, 虽然3林地土壤节肢动物群落个体密度与地表凋落物现存量有正相关关系(季节雨林的相关度在 $P=0.05$ 水平不显著), 但凋落物中主要养分元素与土壤节肢动物的相关关系仅表现在23年次生林和季节雨林, 并且季节雨林只反映在凋落物木质残体的N储量与优势类群有关。表明森林地表凋落物层作为土壤节肢动物的栖息生境和食物资源, 其数量多寡和质量的优劣均可对土壤节肢动物群落结构产生作用。

不同演替阶段森林资源的调控作用具有一定

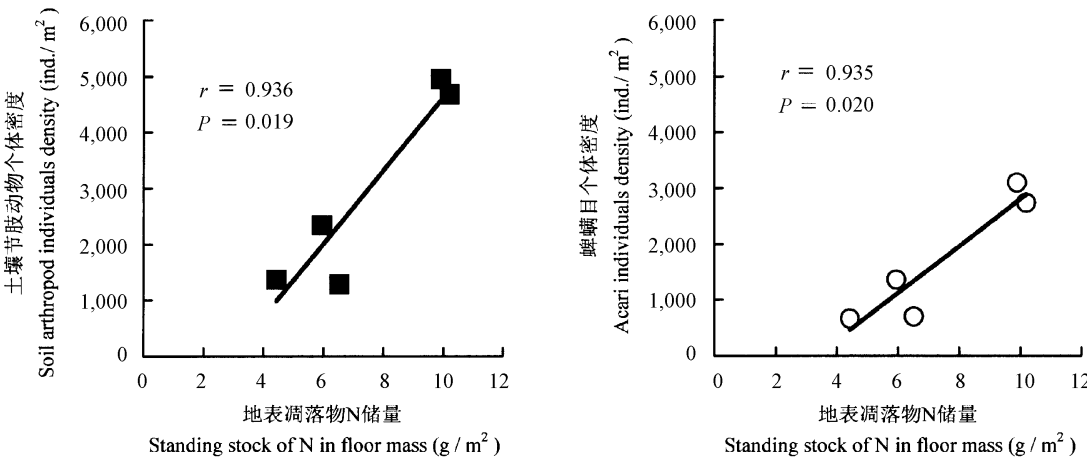


图2 23年次生林土壤节肢动物个体密度与地表凋落物N素储量相关关系
Fig. 2 Correlation between soil arthropod individuals density and the standing stock of N of forest floor mass in 23-year secondary forest

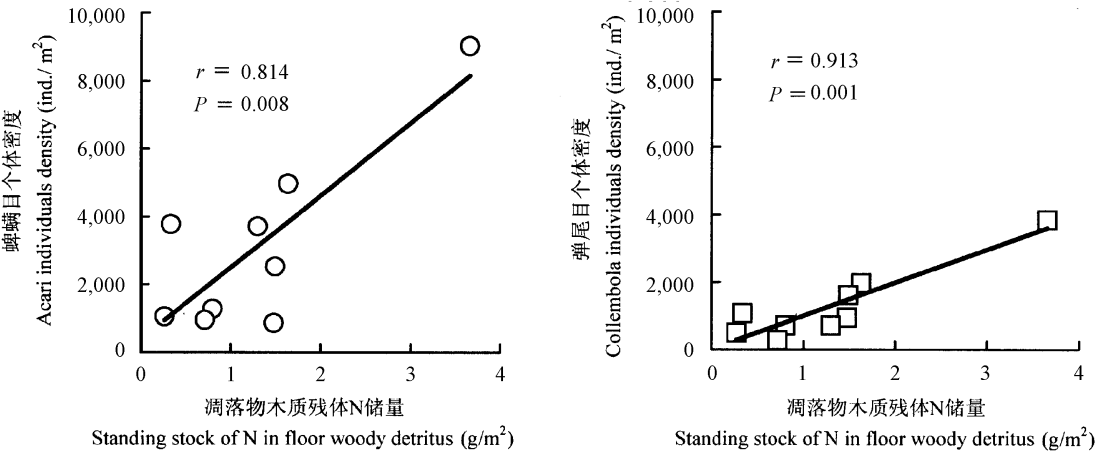


图3 热带季节雨林土壤节肢动物优势类群个体密度与地表凋落物木质残体N素储量相关关系
Fig. 3 Correlation between individuals density of dominant soil arthropod groups and standing stock of N in forest floor woody detritus in tropical seasonal rainforest

差异，演替初中期资源调控效应强于顶级阶段；同时资源调控可能受林地的其他环境因素(如人为干扰等)影响。如35年次生林林内干扰较大，其土壤节肢动物数量与地表凋落物养分元素的关系有可能受到影响。在受资源调控作用的同时，捕食效应同样对森林土壤动物群落产生作用(Moran & Scheidler, 2002; Scheu & Matthias, 1998)。Scheu等

(2003)对不同演替阶段山毛榉林内土壤动物群落营养结构和驱动因素的研究发现，在成熟期的山毛榉林中，捕食效应对植食性土壤动物类群有更为强烈的调控作用。本研究中处于顶级阶段的季节雨林生境稳定，森林面积较大且连续，其中的生物群落食物网结构复杂，相对于次生林其捕食效应可能对土壤节肢动物群落的驱动作用更强，从而影响土壤节

肢动物数量与凋落物养分元素间的相关关系, 但尚需深入探讨。

致谢: 对李桥顺和何坚在野外及室内的研究工作上给予的大力帮助表示感谢。

参考文献

- Bever JD (1994) Feedback between plants and their soil communities in an old-field community. *Ecology*, **75**, 1965–1977.
- Cao M (曹敏), Fu XH (付先惠), Yang YG (杨一光), Tang Y (唐勇), He YT (何永涛) (2000) Patch dynamics in tropical forests and the maintenance of tree species diversity. *Biodiversity Science* (生物多样性), **8**, 172–179. (in Chinese with English abstract)
- Coleman DC, Crossley DA (1996) *Fundamentals of Soil Ecology*. Academic Press, New York.
- Cook JE (1996) Implications of modern successional theory for habitat typing: a review. *Forest Science*, **42**, 67–75.
- Dyer LA, Letourneau DK, Dodson CD, Tobler MA, Stireman JO, Hsu A (2004) Ecological causes and consequences of variation in defensive chemistry of a new tropical shrub. *Ecology*, **85**, 2795–2803.
- González G, Seastedt TR (2000) Comparison of the abundance and comparison of litter fauna in tropical and subalpine forest. *Pedobiologia*, **44**, 545–555.
- Jackson AL, Ranta E, Lundberg P, Kaitala V, Ruxton GD (2004) Consumer-resource matching in a food chain when both predators and prey are free to move. *Oikos*, **106**, 445–450.
- Liao CH (廖崇惠), Chen MQ (陈茂乾) (1990) Secondary succession of soil animal community in tropical artificial forest. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **1**, 53–59. (in Chinese with English abstract)
- Liao CH (廖崇惠), Lin SM (林少明), Li YQ (李耀泉), Chen JH (陈锦华) (1995) The relation between biomass of soil animals and decomposition of forest litter, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **15**, 156–164. (in Chinese with English abstract)
- Margalef R (1958) Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: *Perspectives in Marine Biology* (ed. Traverso B), pp. 323–347. University of California Press, Berkeley.
- Moran MD, Scheidler AR (2002) Effects of nutrients and predators on an old-field food chain: interactions of top-down and bottom-up processes. *Oikos*, **98**, 116–124.
- Pielou EC (1966) The measure of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, **13**, 131–144.
- Ponsard S, Arditi R, Jost C (2000) Assessing top-down and bottom-up control in a litter-based soil macroinvertebrate food chain. *Oikos*, **89**, 524–540.
- Power ME (1992) Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology*, **73**, 733–746.
- Scheu S, Matthias S (1998) Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources. *Ecology*, **79**, 1573–1585.
- Scheu S, Albers D, Alphei J, Buryn R, Klages U, Migge S, Platner C, Salamon JA (2003) The soil fauna community in pure and mixed stands of beech and spruce of different age: trophic structure and structuring forces. *Oikos*, **101**, 225–238.
- Shannon CE, Weaver W (1949) *The Mathematical Theory of Communication*, p.117. University of Illinois Press, Chicago.
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature*, **163**, 688.
- State Forest Administration, P.R.China (国家林业局) (1999) *Forest Soil Analysis Methods* (森林土壤分析方法). Standard Press of China, Beijing. (in Chinese)
- Tian G, Brussaard L, Kang BT (1993) Biological effects of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions: effects on soil fauna. *Soil Biology and Biochemistry*, **25**, 731–737.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, **304**, 1629–1633.
- Warren MW, Zou XM (2002) Soil macrofauna and litter nutrients in three tropical tree plantations on a disturbed site in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, **170**, 161–171.
- Xu GL (徐国良), Huang ZL (黄忠良), Ouyang XJ (欧阳学军), Fang YT (方运霆), Peng SJ (彭闪江) (2002) Diversity of aboveground invertebrates in Dinghushan and its correlation with litter. *Zoological Research* (动物学研究), **23**, 477–482. (in Chinese with English abstract)
- Yang XD (杨效东) (2003) Comparison of the communities structure and seasonal changes in diversity of soil arthropod in tropical secondary forest, dry-rice land and fired remains. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **23**, 883–891. (in Chinese with English abstract)
- Yang XD (杨效东), Tang JW (唐建维) (2004) Soil arthropod communities in different successional tropical secondary forests in Xishuangbanna, SW China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **15**, 988–994. (in Chinese with English abstract)
- Yang XD (杨效东), Tang Y (唐勇), Tang JW (唐建维) (2001) Change in structure and diversity of soil arthropod communities after slash-and-burn of secondary forest in Xishuangbanna, Yunnan Province. *Biodiversity Science* (生物多样性), **9**, 222–227. (in Chinese with English abstract)

- stract)
Yi L (易兰), You WH (由文辉), Song YC (宋永昌) (2005) Soil animal communities in the litter of the evergreen broad-leaved forest at five succession stages in Tiantong. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **25**, 466–473. (in Chinese with English abstract)
Yin WY (尹文英) (1992) *Soil Arthropod of Subtropical China* (中国亚热带土壤节肢动物). Science Press, Beijing. (in Chinese)
Yin WY (尹文英) (1998) *Pictorial Keys to Soil Animals of China* (中国土壤动物检索图鉴). Science Press, Beijing. (in Chinese)
Yin XQ (殷秀琴), Zhang GR (张桂荣) (1993) Correlation between forest litter and soil macroanimals. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **4**, 167–173.
(in Chinese with English abstract)
Zhang XP (张雪萍), Hou WL (侯威岭), Chen P (陈鹏) (2001) Soil animals guilds and their ecological distribution in the northeast of China. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **7**, 370–374. (in Chinese with English abstract)
Zheng DW, Bengtsson J, Agren GI (1997) Soil food webs and ecosystem processes: decomposition in donor-controlled and Lotka-Volterra systems. *American Naturalist*, **149**, 125–148.

(责任编辑: 闫文杰)