

甘南高寒草甸土壤线虫营养功能群的地统计学分析

王瑞^① 王京^① 李昕蔚^② 姚佳禾^② 林英华^{①*}

① 中国林业科学研究院湿地研究所 北京 100091; ② 兰州大学生命科学学院 兰州 730000

摘要: 土壤线虫是土壤生态系统的重要指示生物。研究高寒草甸土壤线虫营养功能群空间分布格局特征,有助于揭示土壤线虫分布对高寒草甸生态因子变化的响应。2019年7月中旬,采用网格法(1.0 m × 0.5 m)研究5.0 m × 4.0 m尺度土壤层(0~20 cm)土壤线虫营养功能群空间特征。采用改良湿漏斗法,共获得土壤线虫1830条,隶属于49属,土壤线虫个体平均密度以50 g干土计量为63.2条,其中,绕线属(*Plectus*)和拟丽突属(*Acrobeloides*)为优势类群。土壤线虫以食细菌线虫、植物寄生线虫为主。土壤线虫营养功能群变异系数介于64.26%~107.69% ($n=38$)之间,存在较强的变异性。食真菌线虫与食细菌线虫($P<0.001$)、食真菌线虫与植物寄生线虫($P<0.001$)间空间分布均存在显著相关性。地统计分析显示,土壤线虫营养功能群的空间相关范围存在明显差异,有效变程介于0.50~27.07 m之间,其67.26%~99.79%的变异与空间自相关过程有关。食细菌土壤线虫分布格局呈较均匀的斑块镶嵌结构,斑块较小;非食细菌土壤线虫呈斑块连接或斑块镶嵌结构,斑块较大且斑块间过渡明显,表明土壤线虫小尺度明显的斑块结构可能是高寒草甸受干扰后的一种常见分布模式,并受多种因素影响。

关键词: 空间自相关; 空间变量; 功能群, 多样性; 玛曲

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 06-741-11

Geostatistical Analysis of Nematode Trophic Function Groups in Alpine Meadow of Ganan Region

WANG Rui^① WANG Jing^① LI Xin-Wei^② YAOJia-He^② LIN Ying-Hua^{①*}

① *Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091;*

② *College of life science, Lanzhou university, Lanzhou 730000, China*

Abstract: Soil nematodes are an import indicator of soil ecosystem. Exploring the characteristics of the spatial distribution pattern of soil nematode trophic function groups in alpine meadows is helpful to reveal the response to the change of alpine meadow ecological factors. In the middle of July 2019, the spatial characteristics of soil nematode trophic function groups in 5.0 m × 4.0 m scale soil layers (0 - 20 cm) were

基金项目 国家重点研发计划项目 (No. 2017YFC0504802);

* 通讯作者, E-mail: linyinghua@263.net;

第一作者介绍 王瑞, 男, 硕士研究生; 研究方向: 生态学; E-mail: 17801238203@163.com.

收稿日期: 2020-03-23, 修回日期: 2020-09-01 DOI: 10.13859/j.cjz.202006007

studied by the grid method (1.0 m × 0.5 m). Using modified wet funnel method, a total of 1 830 soil nematodes were obtained, belonging to 49 genera, with an average of 63.2 soils nematodes per 50 g of dry soil, *Plectus* and *Acrobeloides* were the dominant groups; soil nematodes were mainly bacterivorous nematodes and plant parastic nematodes. The variable coefficient of soil nematode trophic function groups was between 64.4% - 100.6% ($n = 38$ soil samples), and had a strong variability. There was a significant correlation between the spatial distribution of fungivorous and bacterivorous nematodes ($t = 0.415, P < 0.001$), fungivorous and plant parastic nematodes ($t = 0.437, P < 0.001$). Geostatistical analysis showed that the spatial correlation range of the soil nematode trophic function group had significant difference. The effective variable range was between 0.50 to 27.07 m, and 67.26% to 99.79% of the variation was related to the spatial autocorrelation process. The distribution pattern of bacterivorous soil nematodes was a relatively uniform patch mosaic structure, and the patches are small; non-bacterivorous soil nematodes were patch-connected or patch-mosaic, with large patches and obvious transitions between patches, indicating that that the small-scale obvious patch structure of soil nematodes may be a common distribution pattern in alpine meadow after being disturbed, and affected by many factors.

Key words: Autocorrelation; Spatial variability; Guild; Diversity; Maqu

土壤线虫是土壤生态系统的重要组成部分, 在土壤养分循环中发挥重要作用, 是反映土壤生态系统功能变化的重要敏感指示生物 (张晓珂等 2018)。以土壤线虫功能群, 如植物寄生线虫、食细菌线虫、食真菌线虫以及捕食/杂食线虫等主要营养功能类群为分类依据的研究方法, 已成为目前土壤线虫多样性研究的重要方法, 并广泛应用于受损土壤生态系统营养状况、食物网结构及土壤分解过程等方面监测评估 (Ferris 2010), 为进一步研究土壤线虫多样性在生态系统物质循环和能量转化过程中的作用提供了重要依据 (Ferris et al. 2012)。

研究显示, 土壤线虫群落多样性变化与土壤食物网结构、土壤环境因子的空间异质性相关 (Park 2012)。虽然栖息地特征是影响土壤线虫群落形成关键因素 (Bhusal et al. 2014), 土壤线虫群落组成与土壤食物网结构与功能密切相关, 但受研究尺度限制, 其土壤因子对土壤线虫群落分布的影响还存在一些不确定性 (McGraw et al. 2017)。空间关系是生物间的最基本关系且受多因素影响, 土壤线虫群落空间分布, 尤其是小尺度空间分布往往被忽视 (Matlack 2001)。近年研究显示, 采样空间尺

度是评价线虫群落多样性形成的重要因素, 土壤性质和土壤线虫种群密度在特定距离内呈空间相关 (Park 2012), 但由于目前土壤线虫空间尺度研究多集中于农田与森林生态系统相对较大的尺度范围, 小尺度范围, 如 1 m 生境尺度内, 研究主要以不同土壤剖面层土壤线虫群落分布特征为主 (Liu et al. 2019), 因而无法反映小尺度土壤线虫群落空间分布特征, 尤其土壤线虫营养功能群之间的空间关系 (Moore 1991)。

甘南藏族自治州位于青藏高原东缘, 为黄河水源涵养区, 是我国西部重要牧场。受自然条件和过牧等人为因素影响, 高寒草甸已成为甘南牧区主要植被类型, 并因过牧等干扰呈现进一步退化趋势 (杨晓理 2019)。研究显示, 地上植被与地下土壤主要理化性质以及地下生物密切相关, 一方面植被类型、土壤性质影响土壤线虫等地下土壤动物多样性及其生态功能 (Hu et al. 2015, 姚宝辉等 2019), 另一方面, 地下生物对地上生态系统具有反馈作用, 进而影响地上生态系统结构与功能 (王学霞等 2018)。受多因素限制, 土壤线虫群落研究主要侧重于土壤线虫群落组成与多样性以及对环境

变化的响应(杨晓理 2019),因而无法反应土壤线虫群落分布的空间异质性,也无法反映土壤线虫营养功能群空间分布的相互关系。

本研究选择兰州大学位于甘南藏族自治州玛曲县的高寒草甸与湿地生态系统定位站(阿孜站)典型高寒草甸为研究区域,分析小尺度(4 m × 5 m)高寒草甸土壤线虫同营养功能群空间分布异质性,探讨高寒草甸土壤线虫营养功能群空间变异性及地上植被组成对其分布的影响,为进一步揭示土壤线虫多样性对高寒草甸生态系统变化的指示作用提供依据。

1 实验样地概况

位于甘南藏族自治州玛曲县的兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站(阿孜站),地处青藏高原东缘(35°58'N, 101°53'E),平均海拔为 3 500 m。全年无绝对无霜期,年平均气温为 1.20 °C(1月平均气温 - 10.0 °C, 7月平均气温 11.7 °C),年平均降雨量为 620 mm,主要集中于 6 至 9 月份。植被类型为典型高寒草甸。本次实验样地内共记录 22 种植物,其中,鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)、高原毛茛(*Ranunculus tanguticus*)、苔草(*Carex* sp.)、嵩草(*Kobresia* sp.)和垂穗披碱草(*Elymus nutans*)数量最多,样地植被盖度约 50%。土壤类型为亚高山草甸土(杨晓理 2019)。

2 研究方法

2.1 样地设置与取样方法

2018 年 7 月,在定位站典型高寒草甸生境内布设一个 4 m × 5 m 样方,按照 0.5 m × 1.0 m 划分为 40 个网格,剔除两个土壤样品遗失点,共计 38 个样点(图 1)。以每个网格的交叉点为中心,调查 0.2 m × 0.2 m 样方内植物种类、数量与盖度;用土钻(直径 3.8 cm)采集每个小样方 0 ~ 20 cm 土壤层样品,每个样方内采集 3 ~ 5 钻,剔出可见的动植物残体,混合均匀后立即装入自封袋,带回实验室,一部分放入 4 °C 冰箱保存,在 7 d 内完成土壤线虫分离,

另一部分采用烘干法测量土壤含水量。

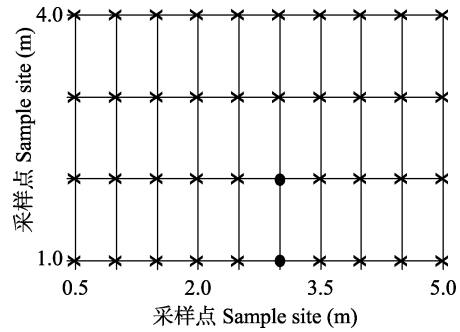


图 1 土壤线虫采样点空间取样设计

Fig.1 Spatial sampling design of soil nematodes sampling sites

“●”标记的为土壤样品缺失点。

Mark “●” as missing soil sample.

2.2 土壤线虫分离与鉴定

从各土壤样品中分别称取 50 g 左右鲜土壤样品置于改良湿漏斗中,48 h 后收集土壤线虫。将 2 ml 甘油和无水乙醇混合液(0.3 : 1.7)加入收集土壤线虫的样品瓶中,然后置于 55 °C 烘箱,直到无水乙醇和水全部蒸发,剩甘油为止。将处理好的样品取出制片,在显微镜下计数,折算成 50 g 干土中土壤线虫的数量。参照 Bongers (1994) 分类法,随机抽取 100 条线虫(不足 100 条则全部鉴定)进行鉴定。依据其头部形态学特征和取食生境特征分为食细菌线虫、食真菌线虫、植物寄生线虫和捕食/杂食线虫四类营养功能群,并按照线虫生活史策略划分为 r-策略者向 K-策略者过渡的 5 个类群,即不同的 c-p 值的线虫。

2.3 数据处理

2.3.1 土壤线虫群落分析 土壤线虫丰度划分,按照个体数量占鉴定土壤线虫总体数量 10% 以上的定义为优势类群(+++),个体数量占鉴定土壤线虫总体数量 1% ~ 10% 定义为常见类群(++),个体数量占鉴定土壤线虫总体数量 1% 以下定义为稀有类群。土壤线虫群落

多样性分析, Shannon-Weiner index 指数 (H') 与 Pielou 指数(E), $H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$, $E = H'/\ln S$, 式中, S 为类群数, N 为所有类群的总个体数, P_i 指第 i 个类群的个体数占总个体数 N 的比例; 线虫通路比值 (nematode channel ratio, W_1), $W_1 = (F + B) / P_p$, 式中, B 、 F 、 P_p 分别是食细菌、食真菌、植食性线虫的相对多度; 自由生活线虫成熟度指数 (maturity index, I_M) 与植物寄生线虫成熟度指数 (plant parasite index, I_{PP}): $I_M = \sum v_{(i)} f_{(i)}$, $I_{PP} = \sum v_{(i)} f'_{(i)}$, 式中 $v_{(i)}$ 为线虫第 i 个类群的 c-p 值, $f_{(i)}$ 和 $f'_{(i)}$ 为某一线虫在自由生活线虫或植物寄生线虫总数中所占的比重 (Bongers 1990); 富集指数 (enrichment index, I_E) 与结构指数 (structure index, I_S): $I_E = 100 e / (b + e)$, $I_S = 100 s / (b + s)$, 其中, b (basal) 代表食细菌线虫、食真菌线虫中 c-p 值为 2 的线虫, e (enrichment) 代表食细菌线虫中 c-p 值为 1 以及食真菌线虫中 c-p 值为 2

的类群线虫; s (structure) 代表食细菌、食真菌线虫中 c-p 值为 3 ~ 5 以及杂食/捕食线虫中 c-p 值为 2 ~ 5 的线虫。

2.3.2 地统计学分析 土壤线虫营养功能统计显示 (表 1), 土壤线虫营养功能群分布均为偏正态数, 将土壤线虫营养功能群进行标准化转换, 即采用对数法转换 (\log), 获得正态分布。对数分布的样本平均值与方差采用 $x = \exp\left(\mu_{\log} + \frac{\sigma^2}{2}\right)$ 计算, 其中 μ_{\log} 、 σ 分别是原始数据数转换后的平均值和标准方差 (林英华等 2010)。对数转换后, 土壤线虫营养功能群平均值变化不大, 但方差值发生改变 (表 1), 为减少正态分布转换对统计分析的影响, 对转换后的所有数据进行单因素方差分析并通过 Bonferroni 检验对其进行多重比较。

采用非参数相关检验的 Kendall's tau(τ) 等级相关系数分析存在有序相关关系的土壤线虫营养功能群之间的相关性。

表 1 高寒草甸 0 ~ 20 cm 土壤层土壤线虫营养功能群统计学特征 (以 50 g 干土计量的虫体数量)

Table 1 Summary statistics of total nematodes and trophic groups in soil layer (0 - 20 cm) of alpine meadow (individuals per 50 g dry soil) ($n = 38$)

	食细菌性 Bacterivorous	食真菌性 Fungivorous	植物寄生性 Plant parasitic	捕食/杂食性 Predaceous/Omnivorous	整体 Total
最小值 Min	4.0	1.4	1.4	0.0	17.0
最大值 Max	65.8	39.0	36.3	33.5	147.5
平均值 Mean	24.7 ^a	12.8 ^b	12.9 ^b	5.2 ^c	63.20
原始数据 Original data					
标准差 Standard deviation (SD)	16.01	9.51	8.29	5.60	32.16
变异系数 Coefficient of variation (CV%)	64.82	74.30	64.26	107.69	50.89
总计 Total	940.8	487.5	489.5	197.3	2 402.5
偏度系数 Skewness	0.77	1.19	1.23	3.70	
峰度系数 Kurtosis	- 0.27	0.71	1.56	17.65	
标准化 Normalized data					
平均值 Mean	22.01 ^a	11.11 ^b	11.56 ^b	4.58 ^c	58.71
标准差 Standard deviation (SD)	10.84	6.13	5.66	2.34	22.42
变异系数 Coefficient of variation (CV%)	49.27	55.17	49.02	51.13	38.20
偏度系数 Skewness	- 0.33	0.39	- 0.663	0.36	
峰度系数 Kurtosis	- 0.60	0.12	0.36	0.58	

相同字母差异性不显著 ($\alpha = 0.05$)。Mean values followed by same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)。

地统计学分析采用半方差函数, 即 $\gamma(h) = \frac{1}{2N_{(h)}} \sum_{i=1}^{N_{(h)}} [Z_{(x_i)} - Z_{(x_i+h)}]^2$, 式中, $\gamma(h)$ 是半方差函数值, $Z_{(x_i)}$ 是区域化变量 Z 在 x_i 处的实测值, $Z_{(x_i+h)}$ 是与 x_i 距离为向量 h 处采样的值, $N_{(h)}$ 是距离等于 h 的样点对数, h 是样本间距, 即分割距离。对计算出的各样点土壤线虫营养功能群的半方差函数, 建立半方差函数的理论模型。半方差函数的基台值 ($C_0 + C$)、结构方差 (C)、块金值 (C_0)、变程 (range) 分别表征区域化变量最大变异、自相关引起的空间异质性区域变量在小尺度上的非连续变异以及空间异质性的尺度, 其中, 块金值与基台值之比 $C_0 / (C_0 + C)$ 接近 0, 反映空间自相关最强, 块金值与基台值之比 $C_0 / (C_0 + C)$ 接近 1, 反映空间自相关最弱。

采用决定系数 (R^2) 判断模型拟合的精度, 其公式: $F = \frac{R^2}{1-R^2} \frac{N-k}{k-1}$ 判断, 式中, F 为检验的统计量值、 N 是样点数, R^2 为决定系数, k 为回归模型中自变量的个数 (王政权 1999)。

Kriging 插值方法模拟土壤线虫营养功能群空间分布格局; 分形维数 $D = \frac{1}{2}(4-m)$, 式中, m 为双对数半方差的斜率 (王政权 1999)。

Moran's I 系数进行空间相关性分析, 以检验空间变量是否存在空间依赖关系, 即:

$$I = \frac{\left(n \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x}) \right)}{\left(\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} \right) \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}, \text{ 式中, } n \text{ 是空}$$

间单元数, w_{ij} 是相邻权重, x_i 和 x_j 分别是变量 x 在相邻配对空间点 i 和 j 上的取值, \bar{x} 表示平均值, Moran's I 系数范围介于 $-1 \sim 1$ 之间。Moran's $I = 0$ 时表示空间不相关, Moran's I 为正值时表示空间正相关, Moran's I 为负时表示空间负相关 (王培震等 2012)。以上运算通过 SPSS16.0 和 GS+9.0 完成。

3 结果

3.1 土壤线虫群落特征

本次调查共采集土壤线虫 1 830 条, 隶属 49 属, 土壤线虫个体密度以 50 g 干土计量平均为 63.2 条, 其中, 绕线属 (*Plectus*)、拟丽突属 (*Acrobeloides*) 两个属占的比例最大, 分别是 18.82%、12.77%; 盘旋属 (*Rotylenchus*)、拟矛线属 (*Dorylaimoides*)、丝尾属 (*Filenchus*)、滑刃属 (*Aphelenchoides*)、真滑刃属 (*Aphelenchus*)、真头叶属 (*Eucephalobus*)、表矛线属 (*Epidorylaimus*)、长尾滑刃属 (*Seinura*)、螺旋属 (*Helicotylenchus*)、托布利属 (*Tobrilus*)、棱咽属 (*Prismatolaimus*)、真矛线属 (*Eudorylaimus*) 12 个属的比例介于 1.0% ~ 10.0% 之间, 累计占 55.81%; 其他 35 个属所占比例均在 1.0% 以下 (表 2)。

土壤线虫营养功能群中, 食细菌线虫 20 类, 占采集土壤线虫类群的 40.82%, 占比最多, 其次是植物寄生类土壤线虫 13 类, 占采集土壤线虫类群的 26.53%, 最少的是食真菌类土壤线虫 6 类, 占采集土壤线虫类群的 12.24%, 显示高寒草甸土壤线虫以食细菌线虫与植物寄生线虫为主。生活史多样性以 c-p 2 的土壤线虫个体数量最多, c-p 3 的土壤线虫个体数量其次, c-p 1 与 c-p 5 的土壤线虫个体数量最少, 显示实高寒草甸土壤线虫生活史策略以 r 生存对策为主。

土壤线虫群落多样性分析显示, Shannon-Weiner index 指数 (H')、Pielou 指数 (E) 分别为 2.00 ± 0.26 、 0.81 ± 0.08 ; 线虫通路比值为 0.65 ± 0.14 ; 自由生活线虫成熟度指数低于植物寄生线虫成熟度指数, 分别为 2.08 ± 0.33 、 2.53 ± 0.27 ; 土壤线虫富集指数与结构指数分别为 55.34 ± 13.74 、 46.74 ± 19.25 , 显示即使同一样带的土壤线虫食物网结构也存在较大的差异性。Kendall's tau(τ) 等级相关系数分析表明, 各个采样点间仅食细菌线虫与食真菌线虫个体数之间存在显著的差异性 ($t = 0.07$, $P < 0.01$)。

表 2 高寒草甸土壤线虫群落相对数量(条,以 50 g 干土计量)与 c-p 值
 Table 2 Relatively number of soil nematode genera (individuals per 50 g dry soil)
 and colonizer-persister value at alpine swash meadow

	c-p 值 Colonizer-per sister value	数量 Number	多度 Percent		c-p 值 Colonizer-per sister value	数量 Number	多度 Percent
食细菌线虫 Bacterivorous				瘤咽属 <i>Tylencholaimellus</i>	4	1.3	0.06
唇属 <i>Diploscapter</i>	1	8.5	0.40	植物寄生线虫 Plant parastic			
盆咽属 <i>Panagrolaimus</i>	1	1.3	0.06	巴兹尔属 <i>Basiria</i>	2	16.4	0.78
<i>Pellioditis</i>	1	14.1	0.67	散香属 <i>Boleodorus</i>	2	3.9	0.18
小杆属 <i>Rhabditis</i>	1	19.9	0.94	丝尾属 <i>Filenchus</i>	2	154.8	7.32
丽突属 <i>Acrobeles</i>	2	4.1	0.19	剑尾垫刃属 <i>Malenchus</i>	2	14.1	0.67
拟丽突属 <i>Acrobeloides</i>	2	270.0	12.77	针属 <i>Paratylenchus</i>	2	2.5	0.12
似绕线属 <i>Anaplectus</i>	2	5	0.24	垫刃属 <i>Tylenchus</i>	2	3.9	0.18
头叶属 <i>Cephalobus</i>	2	14.3	0.68	螺旋线虫属 <i>Helicotylenchus</i>	3	54.7	2.59
板唇属 <i>Chiloplacus</i>	2	1.2	0.06	默林属 <i>Merlinius</i>	3	3.8	0.18
真头叶属 <i>Eucephalobus</i>	2	72.7	3.44	盘旋属 <i>Rotylenchus</i>	3	208.5	9.86
真单宫属 <i>Eumonhystera</i>	2	13.8	0.65	端垫刃属 <i>Telotylenchus</i>	3	5.6	0.26
<i>Heterocephalobus</i>	2	13.0	0.61	矮化属 <i>Tylenchorhynchus</i>	3	8.0	0.38
单宫属 <i>Monhystera</i>	2	5.4	0.26	缢咽属 <i>Axonchium</i>	5	12.0	0.57
绕线属 <i>Plectus</i>	2	397.9	18.82	牙咽属 <i>Dorylaimellus</i>	5	1.2	0.06
异色矛属 <i>Achromadora</i>	3	15.7	0.74	捕食/杂食性线虫 Omnivorous/Predaceous			
巴氏属 <i>Bastiania</i>	3	9.5	0.45	托布利属 <i>Tobrilus</i>	3	53.7	2.54
棱咽属 <i>Prismatolaimus</i>	3	52.8	2.50	三孔属 <i>Tripyla</i>	3	14.8	0.70
杆线虫属 <i>Rhabdolaimus</i>	3	7.6	0.36	<i>Clarkus</i>	4	2.8	0.13
畸头属 <i>Teratocephalus</i>	3	12.7	0.60	库曼属 <i>Coomansus</i>	4	6.6	0.31
<i>Alaimus</i>	4	1.3	0.06	表矛线属 <i>Epidorylaimus</i>	4	70.3	3.32
食真菌线虫 Fungivorous				真矛线属 <i>Eudorylaimus</i>	4	27.9	1.32
<i>Anchromadora</i>	2	1.1	0.05	单齿属 <i>Mononchus</i>	4	13.6	0.64
滑刃属 <i>Aphelenchoides</i>	2	123.8	5.85	铤齿属 <i>Mylonchulus</i>	4	2.5	0.12
真滑刃属 <i>Aphelenchus</i>	2	113.7	5.38	<i>Aporcelaimium</i>	5	2.6	0.12
长尾滑刃属 <i>Seinura</i>	2	60.1	2.84	穿咽属 <i>Nygolaimus</i>	5	2.5	0.12
拟矛线属 <i>Dorylaimoides</i>	4	187.3	8.86				

3.2 土壤线虫营养功能群地统计学分析

统计分析显示,土壤线虫营养功能群平均个体密度(以 50 g 干土计量)介于 5.5 条至 24.7 条之间,食细菌线虫数量最多,捕食/杂食线虫数量最少。土壤线虫变异系数介于 64.26% ~ 107.69%之间。经过对数转换后,土壤线虫营养功能群变异系数介于 49.02% ~ 55.17%之间,其变异幅度由 43.43%降为 6.15%,属于中等程度变异(表 1)。

半方差函数模型模拟表明,食细菌线虫、食真菌线虫半变异函数最佳拟合模型均为球状模型,植物寄生线虫与捕食性/杂食线虫半变异函数最佳拟合模型均为指数模型,决定系数 R^2 介于 0.394 ~ 0.826 之间 ($P < 0.05$),较好地反映了土壤线虫营养功能群空间结构特征(表 3)。

土壤线虫营养功能群的块金值 (C_0) 由大到小依次为植物寄生线虫、食真菌线虫、捕食性/杂食线虫、食细菌线虫。基台值 ($C_0 + C$)

表 3 土壤线虫营养功能群变异函数模型与参数

Table 3 Semi-variogram model and parameters of nematode trophic function groups

变量 Variable	食细菌线虫 Bacterivorous	食真菌线虫 Fungivorous	植物寄生线虫 Plant parasitic	捕食/杂食性线虫 Predaceous/Omnivorous
模型 Model	球状模型 Spherical model	球状模型 Spherical model	指数模型 Exponential model	指数模型 Exponential model
块金值 Nugget C_0	0.001	0.303	0.349	0.243
基台值 Sill $C_0 + C$	0.484	1.142	1.066	1.642
有效变程 Range A_0 (m)	0.81	8.97	27.03	27.03
块金值/基台值 Nugget/Sill $C_0/(C_0 + C)$ (%)	0.21	26.53	32.74	14.80
分维数 Fractal dimension (D)	1.950	1.810	1.912	1.870
决定系数 Decisive coefficients (R^2)	0.394*	0.826*	0.739*	0.528*
残差 Residual error (RSS)	0.011	0.027	0.011	0.103

* 表示模型拟合精度显著 ($P < 0.05$)。*The precision of imitated model is significant ($P < 0.05$).

由大到小依次捕食性/杂食性线虫、食真菌线虫、植物寄生线虫、食细菌线虫, 即捕食/杂食性线虫基台值 ($C_0 + C$) 因半方差值最大而最大。块金值与基台值之比显示, 食细菌线虫与捕食性/杂食性线虫的块金值与基台值之比分别为 0.21%、14.80%, 均小于 25%, 具有强烈的空间自相关, 表现出强烈的空间依赖性; 食真菌线虫与植物寄生线虫的块金值与基台值之比分别为 26.53%、32.74%, 介于 25%~75%之间, 呈中等空间自相关, 表现出中等强度的空间依赖性。

土壤线虫变程差异较大, 其中食细菌线虫的变程为 0.81 m, 低于其他土壤线虫营养功能的变程范围, 其次是食真菌线虫的变程为 8.97 m, 植物寄生线虫、捕食/杂食性线虫的变程均为 27.03 m, 高于其他土壤线虫营养功能的变程范围 (表 3), 这种变异可能与最小取样间隔内 (0.5 m) 的自然过程、地上植被状况和外界干扰有关。

分形维数 D 大小依次是食细菌线虫、植物寄生线虫、捕食性线虫、食真菌线虫 (表 3), 显示食细菌线虫由空间自相关部分引起的空间异质性最大, 食真菌线虫由空间自相关部分引起的空间异质性最小。Kriging 插值法分析显示, 以 50 g 干土计量, 食细菌线虫种群的平均密度最大, 介于 4.7~56.7 条之间, 捕食/杂食性线虫密度最小, 介于 2.0~15.0 条之间。土

壤线虫营养功能群主要呈中、低密度分布。其中, 食细菌土壤线虫群落呈较均匀的斑块镶嵌结构, 斑块较小, 边缘线条相对而言较为光滑, 斑块间过度明显, 在较小的范围内变化, 其空间自相关引起的变化接近 100%, 而非食细菌土壤线虫中、低密度主要集中在研究区域的中下部, 斑块较大, 斑块间过度明显, 且食真菌性、植物寄生线虫相对而言边缘线条明显不光滑, 但均在较大范围内发生变化, 其自相关引起的变化 67.3%~85.2% (图 2)。

在采样的范围内, 土壤线虫营养功能群含量空间自相关系数 Moran's I 系数呈现一定的结构性 (图 3), 但空间结构不同。其中, 食细菌线虫在分割距离 (h) 大于 2.63 m 时呈显著的正相关, 随着分割距离 (h) 的增加, 自相关系数逐渐向正方向增长, 达到显著的正相关, 即食细菌线虫在 h 为 2.63~3.64 m 范围内表现为正相关 (Moran's I 系数 0.00~0.09); 随着分割距离 (h) 减小, 即介于 0.50~2.63 m 之间, 则呈现正、负相关交替 (Moran's I 系数为 -0.083~0.157) 现象。非食细菌线虫则随分割距离 h (m) 的增加, 自相关系数逐渐向负方向增长, 达到显著的负相关, 但食真菌线虫分割距离 (h) 约为 1.68 m 时呈现明显的负相关, 而植物寄生线虫与捕食/杂食性线虫则分割距离 (h) 约为 2.63 m 点呈现显著的负相关。

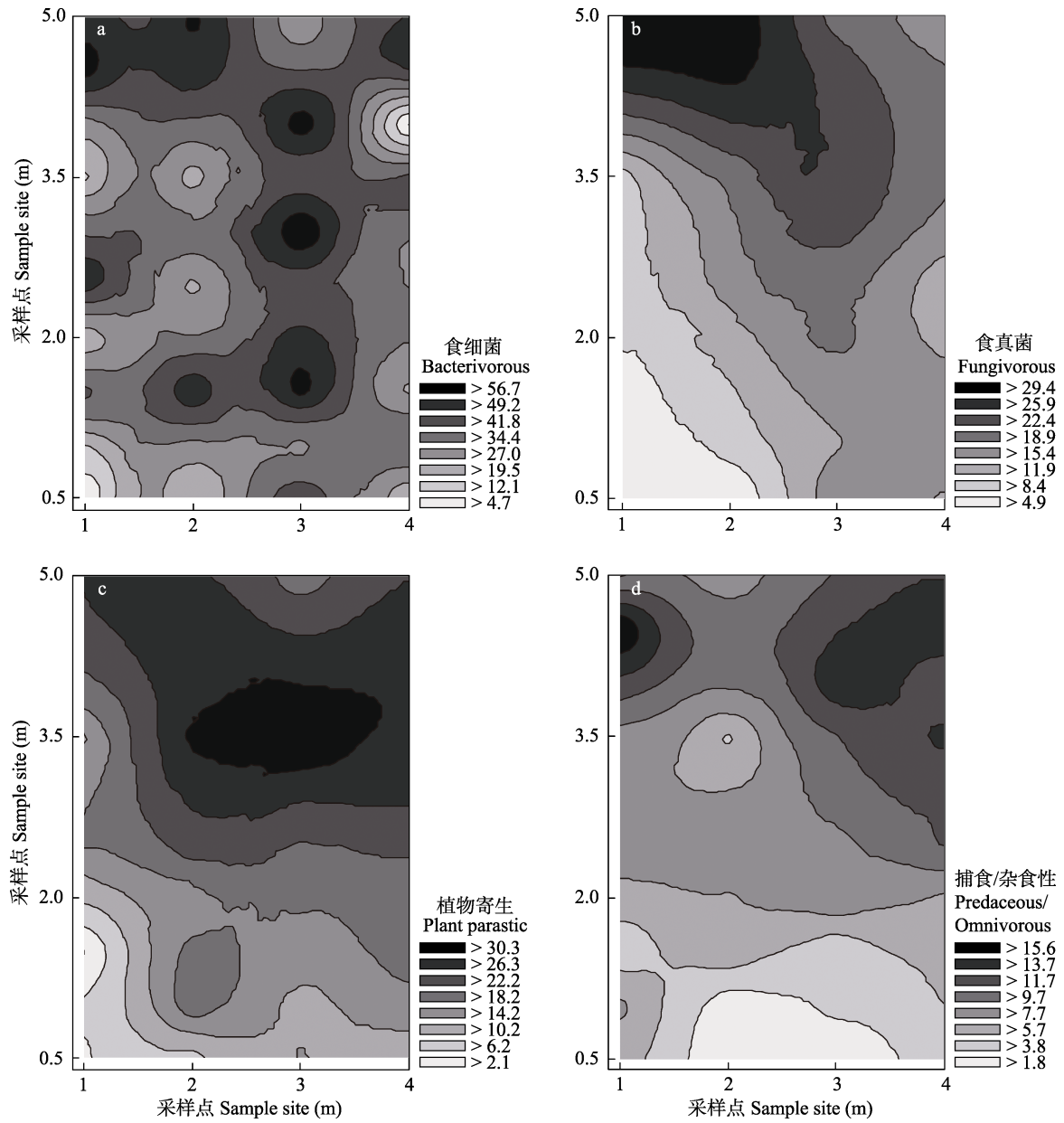


图2 土壤线虫群落分布格局 (图中不同颜色代表土壤线虫个体密度, 单位: 条, 以 50 g 干土计量)

Fig. 2 Spatial distribution of soil nematodes (The color gradient represents the different density of nematode populations. Units: individuals per 50 g dry soil)

4 讨论

在气候条件一致的情况下, 地上植物多样性通过其组成、土壤温湿度条件直接或间接影响土壤线虫群落结构与多样性 (Viketoft et al.

2011)。土壤线虫数量变异体现了植被特性、水热条件、土壤理化性质以及外界干扰的因素引起的内在变异 (薛会英等 2013, 王航等 2020)。本研究共采集到土壤线虫 47 个种属, 其土壤线虫 c-p 值变化、营养功能群组成与藏

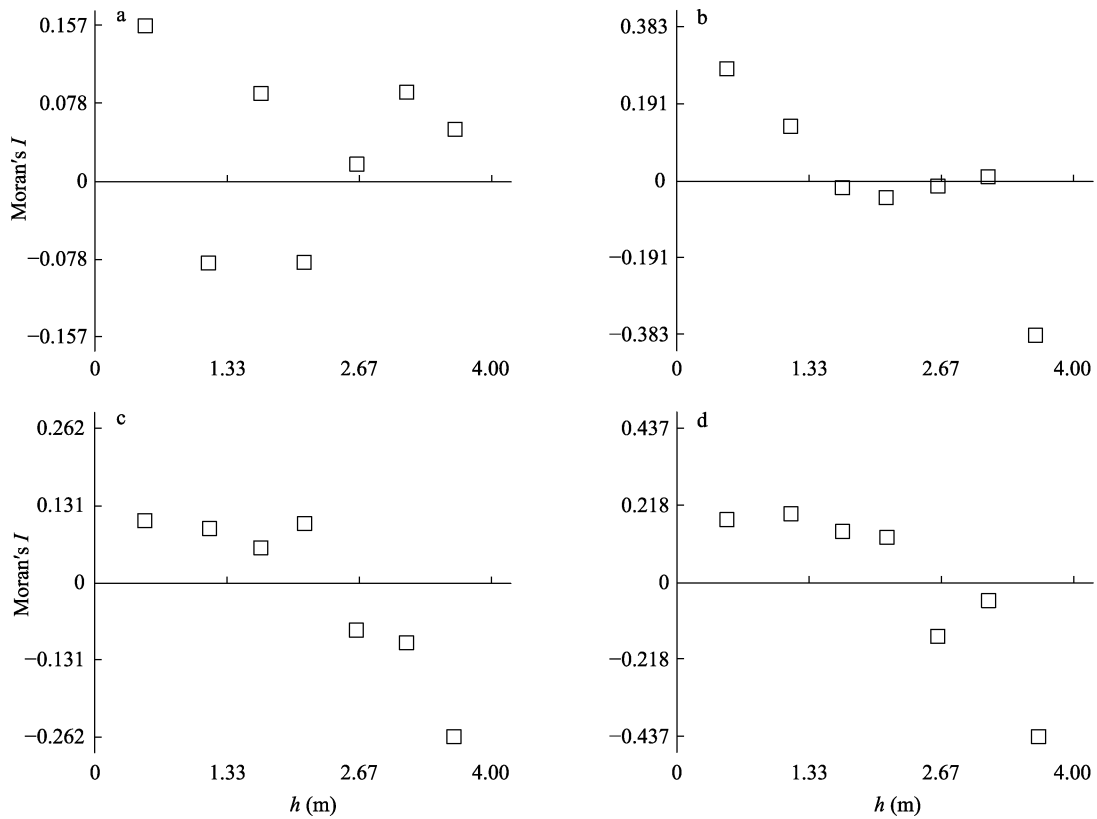


图 3 土壤线虫营养功能群空间自相关图

Fig. 3 Spatial correlogram of of soil nematode trophic groups

a. 食细菌线虫; b. 食真菌线虫; c. 植物寄生线虫; d. 捕食/杂食性。h (m)为分割距离。

a. Bacterivorous; b. Fungivorous; c. Plant parasitic; d. Predaceous/Omnivorous soil nematode trophic groups. h (m) mean separation distance.

南、青藏东缘相关研究相似(薛会英等 2013, 王学霞等 2018),即以食细菌性线虫、植物寄生线虫为主,并以 c-p 2 的土壤线虫占优势,但优势类群绕线属和拟丽突属的丰度介于若尔盖高原高寒草甸、若尔盖高原沼泽和放牧不施肥的高寒草甸绕线属和拟丽突属的丰度之间(王静等 2015, Wu et al. 2017),但其自由生活线虫成熟度指数与植物寄生线虫成熟度指数偏低,显示本研究区域土壤线虫处于一种胁迫状态(张晓珂等 2018)。一些研究认为,地上植物群落与土壤线虫群落存在显著的相关性,如在鹅绒委陵菜为优势的植物群落中,土壤线虫以植食性线虫为优势(薛会英等 2013, 杨晓理 2019),但本研究分析发现,实验区除苔草

与杂食类土壤线虫之间($t = -0.278, P < 0.05$)、土壤含水量与土壤线虫总数之间($t = -0.392, P < 0.001$)存在显著的负相关关系外,土壤线虫营养功能群均与地上植物物种丰富度存在显著的相关关系($P < 0.01$),与王航等(2020)研究的7月份地上植物物种丰富度与食细菌线虫、食真菌性线虫线虫多度没有显著关系不一致,这是否与研究尺度与微生境条件有关,需进一步研究确认(da Silva et al. 2020)。

虽有研究认为,杂食/捕食性线虫是决定土壤食物网复杂性的关键生物类群(Polis et al. 1996)。但本研究中食细菌线虫数量偏多,而偏好有机质丰富、水分含量高的食真菌线虫数量偏低,其比值介于 2.67~0.17 之间,平均值

为 0.67, 与土壤线虫通路比所显示的土壤食物网结构以细菌分解过程为主相一致, 反映地上植被群落变化导致土壤食物网结构趋于简单化 (Goralczyk 1998)。但进一步分析显示, 虽然各个采样点土壤线虫富集指数、结构指数值显示, 实验样地受干扰影响小, 食物网结构稳定或处于结构化状态, 但整体而言, 实验区域土壤养分富集状况较差, 这与 Ferri (2010) 的研究结果相一致。

较大的空间自相关与较小的变异系数反映了总体各样本之间的变异程度。统计数据显示, 样地土壤线虫营养功能群变异系数介于 64.42%~107.69% 之间, 其中捕食/杂食性线虫变异系数最大。采用对数 (log) 转换进行标准化转换后, 土壤线虫营养功能群变异系数变小, 大小介于 49.02%~55.17% 之间, 降低了随机因素, 尤其是杂食/捕食性线虫随机因素对空间异质性的影响, 增加了由空间相关性对空间异质性影响的比例。除植物寄生线虫外, 其他营养功能群偏度系数与 Robertson 等 (1995) 的研究接近, 显示土壤线虫营养功能群转化后, 其正态分布具有一定的相似性。

有效变程受块金值与基台值之比和采样尺度的影响 (Yanai et al. 2003)。本研究中, 食细菌线虫具有极强的空间自相关, 但受随机因素引起的空间异质性的影响, 主要体现在 0.50 m 以下较小尺度, 而由空间自相关引起的空间异质性占总空间异质性的 65.0% 以上主要体现在 0.50~0.81 m 以上的尺度范围内, 表明食细菌线虫小尺度具有明显的分布规律。食细菌线虫虽在小尺度上具有群团分布的特点, 但在不同尺度上, 其具有不同的生态学过程, 而这种过程限制了食细菌线虫的空间分布特征。与食细菌线虫相比, 食真菌线虫、植物寄生线虫与捕食性/杂食线虫分布范围偏广, 空间自相关范围相对较大, 其随机因素引起的空间异质性占总空间异质性的比例均高于由随机因素引起的食细菌线虫空间异质性, 其比例介于 67.3%~85.2% 之间。但食真菌线虫、植物寄生线虫与

捕食性/杂食线虫分别在小于 8.97 m、27.03 m 与 27.03 m 较小尺度范围内呈现较明显规律性, 由空间自相关引起的空间异质性占总空间异质性的比例介于 14.8%~32.7% 之间, 主要体现在 0.50~8.97 m、0.50~27.03 m、0.50~27.03 m 的范围内。显示较大的尺度范围食真菌线虫、植物寄生线虫与捕食性/杂食线虫存在明显的分布规律, 即斑块分布较大, 呈现明显的空间结构, 表明在不同尺度具有不同的生态学过程。这与 Stark 等 (2004) 认为土壤生物具有空间结构特性, 但仅在 25~30 cm 的范围之外不一致, 这是否因为高寒草甸生态系统特征导致了土壤线虫群落发生改变, 有待进一步确认。

本研究采样范围内的 Moran's *I* 系数也显现出土壤线虫营养功能群空间分布呈现一定的结构性, 其中食细菌线虫斑块的空间尺度约为 0.50~0.81 m, 主要集中在样地中部, 超过这一尺度则为性质不同的斑块, 而食真菌线虫、植物寄生线虫与捕食性/杂食线虫斑块的空间尺度分别为 0.50~8.97 m、0.50~27.03 m、0.50~27.03 m, 主要集中在样地中上部, 超过这一尺度则为性质不同的斑块。这可以从样地本身特征得到解释, 即由于土壤含水量从样地南向北以及从东向西呈递减趋势, 植被盖度则递增, 植被种类仅从南向北呈现递增趋势, 导致样地在太阳辐射上产生差异, 直接影响土壤水分蒸腾散失, 并间接通过影响养分循环状况, 从而对土壤线虫群落产生作用, 进而影响土壤线虫功能群分布的变化。

采样点的数量直接影响土壤线虫群落空间分布格局的精确度。相对而言, 相对误差越小、置信水平越高, 需要采集的样本数量越多 (林英华等 2010)。选取置信水平 90%、相对误差分别为 10% 和 20% 的条件下, 土壤样品取样数分别为 42、25 个, 而本研究土壤线虫个体密度为 63.21 条 (以 50 g 干土计量), 其相对误差是 38.20%, 其土壤线虫营养功能群相对误差介于 49.02%~55.17% 之间。因此, 选择误差为 20%、置信水平 90% 条件下, 采集 25 个土壤样品取

样点, 即能满足本研究土壤线虫群落空间分布研究所需要的精度。由此认为, 本研究的采样点能够反映土壤线虫营养功能群功能异质性特征, 这为进一步揭示不同土壤线虫群落营养功能群在高寒草甸生态系统地作用提供依据。

参 考 文 献

- Bhusal D R, Kallimanis A S, Tsiafouli M A, et al. 2014. Higher taxa vs. functional guilds vs. trophic groups as indicators of soil nematode diversity and community structure. *Ecological Indicators*, 41(1): 25–29.
- Bongers A M T. 1994. De nematoden van Nederland // Vormgeving en Technische Realisatie. Netherlands: Uitgeverij Pirola. Schoolr.
- Bongers T. 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83(1): 14–19.
- da Silva J V C de L, Hirschfeld M N C, Cares J E, et al. 2020. Land use, soil properties and climate variables influence the nematode communities in the Caatinga dry forest. *Applied Soil Ecology*, 150: 103474.
- Ferris H. 2010. Form and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology*, 46(2): 97–104.
- Ferris H, Griffiths B S, Porazinska D L, et al. 2012. Reflections on plant and soil nematode ecology: Past, present and future. *Journal of Nematology*, 44(2): 115–126.
- Goralczyk K. 1998. Nematodes in a coastal dune succession: Indicators of soil properties? *Applied Soil Ecology*, 9(1): 465–469.
- Hu J, Wu J H, Ma M J, et al. 2015. Nematode communities response to long-term grazing disturbance on Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 69(7/8): 24–32.
- Liu T, Hu F, Li H. 2019. Spatial ecology of soil nematodes: Perspectives from global to micro scales. *Soil Biology and Biochemistry*, 137: 107565.
- Matlack G R. 2001. Factors determining the distribution of soil nematodes in a commercial forest landscape. *Forest Ecology and Management*, 146(1/3): 129–143.
- McGraw B A, Schlossberg M J. 2017. Fine-scale spatial analysis of soil moisture and entomopathogenic nematode distribution following release in wetting agent-treated turf. *Applied Soil Ecology*, 114(6): 52–61.
- Moore J C, de Ruiter P C. 1991. Temporal and spatial heterogeneity of trophic interactions within below-ground food webs. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 34: 371–397.
- Park J J. 2012. Spatial pattern analysis of entomopathogenic and other free-living nematodes at landscape scales. *Entomological Research*, 42(2): 104–110.
- Polis G A, Strong D R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147(5): 813–846.
- Robertson G P, Freckman D W. 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. *Ecology*, 76(5): 1425–1432.
- Stark C H E, Condron L M, Stewart A, et al. 2004. Small-scale spatial variability of selected soil biological properties. *Soil Biology & Biochemistry*, 36(4): 601–608.
- Viketoft M, Sohlenius B. 2011. Soil nematode populations in a grassland plant diversity experiment run for seven years. *Applied Soil Ecology*, 48(2): 174–184.
- Wu P, Zhang H, Cui L, et al. 2017. Impacts of alpine wetland degradation on the composition, diversity and trophic structure of soil nematodes on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 7: 837.
- Yanai J, Sawamoto T, Oe T, et al. 2003. Spatial variability of nitrous oxide emissions and their soil-related determining factors in an agricultural field. *Journal of Environment Quality*, 32(6): 1965–1977.
- 林英华, 汪来发, 田晓堃, 等. 2010. 三峡库区杉木马尾松混交林土壤 C、N 空间特征. *生态学报*, 31(23): 7311–7319.
- 王航, 牛克昌. 2020. 青藏高原高寒草甸土壤环境对线虫功能多样性的影响. *生物多样性*, 28(6): 707–717.
- 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.
- 王培震, 石培基, 魏伟, 等. 2012. 基于空间自相关特征的人口密度格网尺度效应与空间化研究——以石羊河流域为例. *地球科学进展*, 27(12): 1363–1372.
- 王学霞, 高清竹, 干珠扎布, 等. 2018. 藏北高寒草甸土壤线虫群落结构对增温的响应. *草业科学*, (6): 1528–1538.
- 王政权. 1999. 地统计学及在生态学中的应用. 北京: 科学出版社.
- 薛会英, 胡锋, 罗大庆. 2013. 藏北高寒草甸植物群落对土壤线虫群落功能结构的影响. *生态学报*, 33(5): 1482–1494.
- 杨晓理. 2019. 高寒草甸不同优势植物对土壤线虫群落的直接和间接作用及其机制. 兰州: 兰州大学硕士学位论文.
- 姚宝辉, 王缠, 张倩, 等. 2019. 甘南高寒草甸退化过程中土壤理化性质和微生物数量动态变化. *水土保持学报*, 33(3): 138–145.
- 张晓珂, 梁文举, 李琪. 2018. 我国土壤线虫生态学研究进展和展望. *生物多样性*, 26(10): 1060–1073.