

ISSN 1000-0933

CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第34卷 第5期 Vol.34 No.5 **2014**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第34卷第5期 2014年3月 (半月刊)

目次

前沿理论与学科综述

- 干旱指标研究进展..... 李柏贞,周广胜 (1043)
- 气候变化对作物矿质元素利用率影响研究进展..... 李堃清,吴正云,张强,等 (1053)
- 森林生态系统中植食性昆虫与寄主的互作机制、假说与证据..... 曾凡勇,孙志强 (1061)
- 线虫区系分析指示土壤食物网结构和功能研究进展..... 陈云峰,韩雪梅,李钰飞,等 (1072)
- 中国省际水足迹强度收敛的空间计量分析..... 赵良仕,孙才志,郑德凤 (1085)
- 高原河谷城市植被时空变化及其影响因素——以青海省西宁市为例..... 高云,谢苗苗,付梅臣,等 (1094)
- 土地利用和环境因子对表层土壤有机碳影响的尺度效应——以陕北黄土丘陵沟壑区为例.....
..... 赵明月,赵文武,钟莉娜 (1105)
- 赤子爱胜蚓和毛利远盲蚓对添加造纸污泥土壤的化学和生物学特征的影响.....
..... 陈旭飞,张池,戴军,等 (1114)

个体与基础生态

- 钾与信号抑制剂对外生菌根真菌分泌乙酸的调控作用..... 杨红军,李勇,袁玲,等 (1126)
- 砷诱导蚕豆气孔保卫细胞死亡的毒性效应..... 薛美昭,仪慧兰 (1134)
- 石油污染土壤中苯酚降解菌 ad049 的鉴定及降解特性..... 胡婷,谷洁,甄丽莎,等 (1140)
- 紫花苜蓿对铜胁迫生理响应的傅里叶变换红外光谱法研究..... 付川,余顺慧,黄怡民,等 (1149)
- 播种期对晚季稻香气 2-乙酰-1-吡咯啉含量和产量的影响..... 杨晓娟,唐湘如,闻祥成,等 (1156)
- 外源钙(Ca)对毛葱耐镉(Cd)胁迫能力的影响..... 王巧玲,邹金华,刘东华,等 (1165)
- 基于植被指数的北京军都山荆条灌丛生物量反演研究..... 高明亮,官兆宁,赵文吉,等 (1178)
- 三种暖季型草坪草对二氧化硫抗性的比较..... 李西,王丽华,刘尉,等 (1189)
- 恩施烟区无翅桃蚜在烤烟田空间动态的地统计学分析..... 夏鹏亮,王瑞,王昌军,等 (1198)
- 啮齿动物捕食和搬运蒙古栎种子对种群更新的影响..... 张晶虹,刘丙万 (1205)
- 高原鼠兔有效洞穴密度对高寒草甸优势植物叶片和土壤氮磷化学计量特征的影响.....
..... 李倩倩,赵旭,郭正刚 (1212)
- 光、温限制后铜绿微囊藻和斜生栅藻的超补偿生长与竞争效应..... 谢晓玲,周蓉,邓自发 (1224)

种群、群落和生态系统

- 人工巢箱繁殖鸟类主要巢捕食者及其影响因素..... 张雷,李东来,马锐强,等 (1235)
- 泉州湾埭埔潮间带大型底栖动物群落的时空分布..... 卓异,蔡立哲,郭涛,等 (1244)

不同尺度因子对滦河流域大型底栖无脊椎动物群落的影响·····	张海萍,武大勇,王赵明,等 (1253)
呼兰河湿地夏、秋两季浮游植物功能分组演替及其驱动因子·····	陆欣鑫,刘妍,范亚文 (1264)
江西桃红岭国家级自然保护区梅花鹿生境适宜性评价·····	李佳,李言阔,缪沪君,等 (1274)

景观、区域和全球生态

中国自然保护综合地理区划·····	郭子良,崔国发 (1284)
近 10 年来蒙古高原植被覆盖变化对气候的响应 ·····	缪丽娟,蒋冲,何斌,等 (1295)
人类活动与气候变化对洪湖春旱的影响 ·····	刘可群,梁益同,周金莲,等 (1302)
2000—2010 年武汉市中心城区湖泊景观变化 ·····	谈永利,王宏志,张欢,等 (1311)

资源与产业生态

三江源区冬虫夏草资源适宜性空间分布·····	李芬,吴志丰,徐翠,等 (1318)
------------------------	--------------------

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 282 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 30 * 2014-03



封面图说: 插秧季节的桂西——2009—2011 年,我国广西、云南、贵州、四川、重庆等西南地区遭受了百年不遇的特大旱灾,其中广西西北部、云南大部、贵州西部等石漠化地区最为严重,农作物大面积绝收,千百万人 and 大牲畜饮水困难,这种危害是巨大的、现实的。从对 2009—2011 年我国西南地区旱灾程度及其对植被净初级生产力影响结果显示:2009—2011 年西南地区年均降水量和湿润指数明显低于 1980—2008 年均值,植被净初级生产力低于 2001—2008 年均值,造成的碳损失约占我国总碳汇的 7.91%。全球气候变暖给大气环流提供了动力,也造成了许多极端灾害天气,因此如何应对气候变化形势显得更加紧迫。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201307021821

陈云峰, 韩雪梅, 李钰飞, 胡诚. 线虫区系分析指示土壤食物网结构和功能研究进展. 生态学报, 2014, 34(5): 1072-1084.

Chen Y F, Han X M, Li Y F, Hu C. Approach of nematode fauna analysis indicate the structure and function of soil food web. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(5): 1072-1084.

线虫区系分析指示土壤食物网结构和功能研究进展

陈云峰^{1,*}, 韩雪梅², 李钰飞³, 胡 诚¹

(1. 湖北省农业科学院植保土肥研究所, 武汉 430064; 2. 南阳师范学院生命科学与技术学院, 南阳 473061;
3. 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193)

摘要: 土壤食物网结构复杂, 功能众多, 直接测定土壤食物网各功能群生物量并结合数学模型来推断土壤食物网结构和功能, 工作量巨大且分析过程繁琐。线虫生态学的发展为土壤食物网的研究开辟了一条新的思路, 即利用线虫区系分析来定性推断食物网的结构和功能。线虫作为土壤中数量最丰富的后生动物, 占据着土壤食物网的中心位置, 其物种多样性、食性多样性、生活史策略多样性、功能团多样性奠定了其作为土壤食物网结构和功能指示生物的生态学基础。线虫区系分析根据发展历史可以分为个体分类、生活史策略分类、功能团分类和代谢足迹分类四个时期, 其中后两个时期主要用于推断土壤食物网结构和功能。基于功能团的线虫区系分析将线虫的食性和生活史策略结合起来, 发展出一系列指数来判断土壤食物网的连通性、食物网链长度、外界养分投入情况、分解途径及对外界干扰的响应等。基于代谢足迹的线虫区系分析在功能团分析基础上, 加入线虫能流分析, 从而定性反映了土壤食物网功能的大小。两者在指示土壤食物网自下而上调节及对植物线虫控制等方面起着重要的作用。

关键词: 功能团; 富集指数; 结构指数; 通道指数; 代谢足迹

Approach of nematode fauna analysis indicate the structure and function of soil food web

CHEN Yunfeng^{1,*}, HAN Xuemei², LI Yufei³, HU Cheng¹

1 Institute of Plant Protection and Soil Fertilizer, Hubei Academy of Agriculture Science, Wuhan 430064, China

2 School of Life Science and Technology, Nanyang Normal University, Nanyang 473061, China

3 College of Resources and Environmental Science, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract: Soil food web is a nonlinearity system with complex structure and multifunctions, and described by three step-up levels of connectedness web, energy flow web and functional web. However, it is difficult to infer directly the structure and function by measuring the biomass of soil organism and calculating the energy flux among the functional groups with modes. Therefore, it is important that searching a simple bioindicator evaluate indirectly the structure and function of soil food web. Nematode is a good bioindicator of soil food structure and function because it is the most abundant metazoan with high diversity of species composition, feeding habits, life history strategies and functional guilds, and participate in several links and energy channels within the soil food web, and occupy the central position of soil food web.

The paper reviewed the history, principle, calculation, meaning of nematode fauna analysis (NFA) as well as the application of NFA in managing soil food web. The NFA can be divided four developing stages of individual taxon, life history strategy taxon, functional guild taxon and metabolic footprint. Actually, only the latter two stages give insight into soil food web. The NFA based on functional guilds developed a serial indices through integrating the feeding habit and life

基金项目: 国家自然科学基金项目 (40901116); 湖北省农业科学院青年基金项目 (2011NKYJJ07)

收稿日期: 2013-07-02; **修订日期:** 2013-11-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chen971314@163.com

history strategy, and indicate the soil food web connectedness and condition, food chain length, decomposition path, the input of external resource and response to disturbance. However, the NFA based on functional guilds only provide the relative proportion of services and functions, but not of their magnitude. The magnitude can be indicated by the NFA based on metabolic footprint that determined by the carbon of nematode biomass and respiration. Seven metabolic footprint indices were developed and some of them, such as enrichment footprint and structure footprint, are corresponding to the enrichment index and structure index that deduced from NFA based on functional guilds. NFA based on functional guild taxon and metabolic footprint had been used widely to evaluate the bottom-up regulation of soil food web through the input of external resource and top-down suppression on plant parasite nematodes.

Key Words: functional group; enrichment index; structure index; channel index; metabolic footprint

土壤食物网结构复杂,功能众多,直接分析土壤食物网的结构、能流、稳定性,需要将各种土壤生物归并到不同的功能群,测定其数量或生物量,然后从连通网、能流网和功能网 3 个层次对食物网进行描述^[1],工作量大且分析过程繁琐。线虫生态学的发展为土壤食物网的研究开辟了一条新的思路,即利用线虫区系分析来推断食物网的结构和功能,定性评价土壤食物网对外界干扰的响应^[2-4]。目前国内发表了几篇线虫生态学方面的综述性文章^[5-7],描述了一些线虫区系指数,但主要从指示土壤健康的角度来描述,而未与土壤食物网连接起来。本文从土壤食物网角度出发,对线虫区系分析指示土壤食物网结构与功能的原理、方法及应用作一综述,以资国内同行借鉴。

1 线虫区系分析指示土壤食物网结构和功能的生态学基础

土壤食物网是个复杂的非线性系统^[8],结构上的复杂性带来了功能的多样性。直接分析土壤食物网从连通网、能流网和功能网 3 个层次进行描述,分别描述各功能群之间的营养关系、碳流和氮流、相互作用强度等(表 1)。3 个层次结合起来可以探索生态学的一些基础理论如复杂性-稳定性关系^[9],也可以对土壤食物网进行调节,使土壤食物网更好地为生产服务^[10]。但是直接分析土壤食物网也存在着较多问题,如在连通网中,功能群的分类、营养关系存在很多模糊的地方;能流网中,能量模型的参数有待进一步验证;功能网中,假设的各功能群处于平衡态也略显武断,且只能分析局部稳定性而不能分析全局稳定性。更重要的是,完整土壤食物网构建需要对土壤食物网中各类群进行分类、计数,工作量太大,且数学模型分析复杂,这导致直接分析土壤食物网的结构和功能存在很大困难。

表 1 土壤食物网结构与功能的直接描述

Table 1 The description of structure and function of soil food web with direct methods

层次 Layers	方法 Methods	内容 Contents
连通网 Connectance web	连通图	功能群数目; 功能群为具有相似食物源、取食方式、生活史策略和分布的土壤生物的集合,一般土壤食物网含 10—20 个功能群 ^[11] 连通度; 现实链接数占理论链接数的比例称为连通度,一般食物网连通度为 0.2—0.3 ^[11] 营养级; 功能群在食物网链中的位置称为营养级 ^[12] ,一般土壤食物网不超过 6 个营养级 ^[11] 时空动态; 一般采用 Bray-Curtis 相似性系数描述土壤食物网时空动态 ^[13]
能流网 Energy flow web	土壤食物网模型(能量模型)	推断功能群之间的取食率 ^[14] 推断整个土壤食物网在碳矿化、氮矿化/固持的作用 推断土壤食物网各功能群对土壤碳矿化的贡献 推断细菌、真菌和植物能量通道的相对比例
功能网 Functional web	数量模型(Lotka-Volterra 模型)和能量模型相结合	功能群之间相互作用强度; 某功能群对另一功能群影响的单位效应为相互作用强度,其分布呈现一定的格局而不是随机的 ^[15] ,这种分布模式增强了系统的稳定性 ^[16] 复杂性-稳定性关系 ^[9]

直接描述土壤食物网结构和功能存在较多的困难,但土壤食物网的结构和功能可以通过土壤生物对环境扰动的响应来推断^[2],因此寻找合适的指示生物来间接推断食物网结构和功能就成为另一条研究思路。许多土壤生物都能指示土壤健康^[17],但并不是所有指示生物都能指示土壤食物网的结构和功能,现在应用最广泛、最成熟的是利用线虫作为指示生物来推断食物网结构和功能^[12]。这是因为线虫:(1)是最丰富的后生动物,具有较高的物种多样性、食性多样性、生活史策略多样性和功能团多样性(表

2),基本上存在于任何土壤中;(2)存在于食物网各个营养级和能量通道中,占据着食物网中心位置。图1显示线虫既存在于土壤食物网的细菌、真菌、植物三大能量通道中,又存在于土壤食物网的Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ个营养级中,可以看成是一个小型的土壤食物网;(3)有标准的分离方法,形态学鉴定简单,食性容易区分;(4)与土壤食物网结构和功能之间的关系比较明确;(5)每个样品中的线虫组成有较高的内禀信息^[18]。

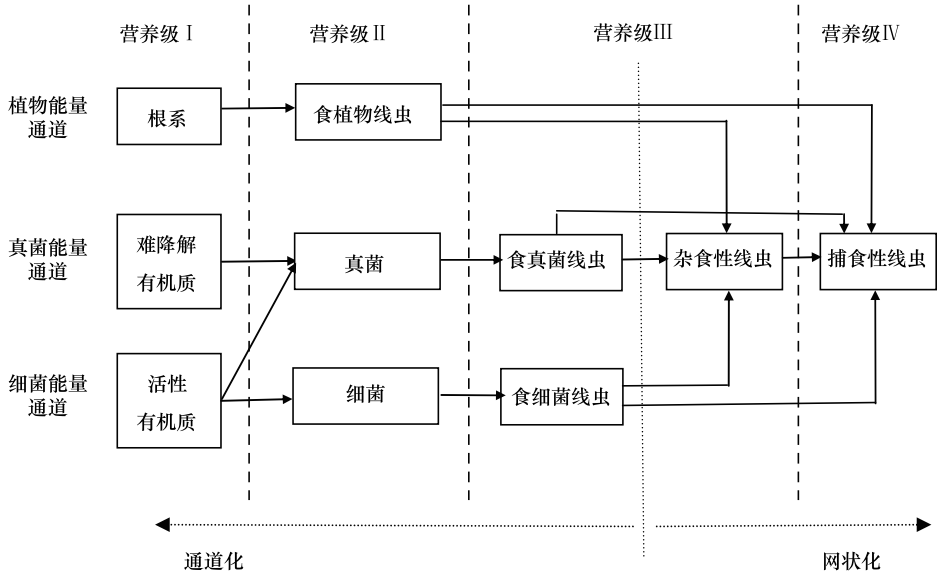


图 1 线虫在土壤食物网中占据的营养级和能量通道
Fig.1 Trophic levels and energy channels occupied by nematodes in a soil food web

表 2 土壤线虫多样性

Table 2 Diversity of soil nematodes			
分类 ^{〔19〕}	食性 ^{〔20〕}	生活史策略 ^{〔21〕}	功能团 ^{〔2,22〕}
Taxon	Feeding habit	Life history strategy	Functional guild
777 属 5600 种	食细菌 (Ba)	<i>cp</i> 1:世代时间短, 产卵量很大,代谢快,耐环境压力,为典型机会主义者,在外界营养富集的条件下能够快速增长;	基础组分:由 Ba ₂ 和 Fu ₂ 组成,在大部分食物网中均存在; 富集组分:由对外界养分投入反应敏感的 Ba ₁ 和 Fu ₂ 线虫组成; 结构组分:对环境干扰较敏感的各类线虫,包括 Ba ₃ —Ba ₅ , Fu ₃ —Fu ₅ , Om ₃ —Om ₅ , Ca ₂ —Ca ₅ 等功能团
	食真菌 (Fu)	<i>cp</i> 2:世代时间短, 产卵量大,较耐环境压力,为一般机会主义者;	
	植食性 (Pp)	<i>cp</i> 3:世代时间较长,对环境压力较为敏感;	
	杂食性 (Om)	<i>cp</i> 4:世代时间长,对环境压力敏感;	
	捕食性 (Ca)	<i>cp</i> 5: 世代时间很长,产卵量小,对环境压力特别敏感。	
Ba: Bacterivores; Fu: Fungivores; Pp: Plant-parasite; Om: Omnivores; Ca: Carnivores; <i>cp</i> : colonizer-persister 殖民者-居住者; Ba ₁ —Ba ₅ 、Fu ₂ —Fu ₅ 、Om ₃ —Om ₅ 、Ca ₂ —Ca ₅ 中下标代表 <i>cp</i> 值			

2 线虫区系分析进化史

线虫区系分析没有一个统一的定义,是一个随

着线虫生态学研究不断深入而不断发展的概念。笔者以线虫区系重要概念和代表性指数的提出为依据,将线虫区系分析分为 4 个不同的历史时期,分别

为:(1)个体分类学时期;(2)生活史策略分类时期;
(3)功能团分类时期和(4)代谢足迹分类时期。

个体分类学时期从 19 世纪 50 年代一直持续到
现在。最早描述的线虫是人和动物寄生线虫,其次
是植物寄生线虫、海洋线虫和淡水线虫。土壤自由
生活线虫在 20 世纪 40 年代才得到全面的描述,随
后在 70—80 年代得到了较大的发展,其研究主要集

中在瑞典、波兰、意大利、德国、俄罗斯、美国和新西
兰这几个国家^[3]。个体分类学主要描述线虫群落
科、属、种的类群数目及丰度(表 2),对其多样性的
描述一般采用通用指数^[23],这些指数较多,代表性的
有丰富度指数、优势度指数、多样性指数及均匀度
指数等(图 2)。

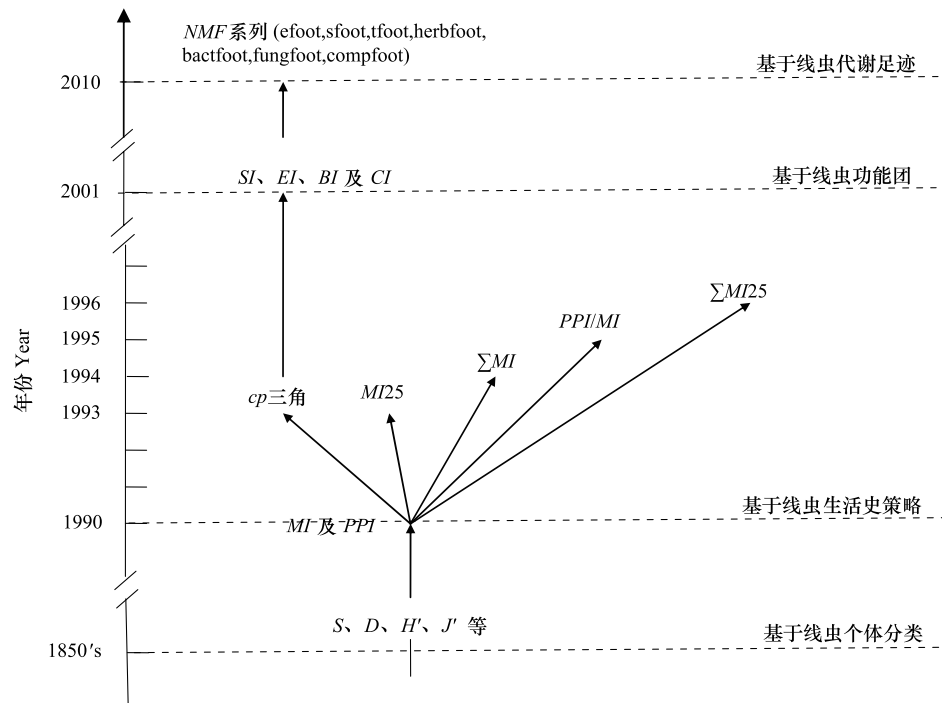


图 2 线虫区系分析进化图

Fig.2 Evolution of nematode fauna analysis

S: Species richness 种类丰富度指数; D: Simpson's dominance index 辛普森优势度指数; H': Shannon's diversity index 仙农多样性指数; J': Pielou's evenness index 皮尔洛均匀度指数; cp: Colonizer-persister 殖民者-居住者; MI: Maturity index 成熟度指数; PPI: Plant parasite index 植物线虫成熟度指数; SI: Structure index 结构指数; EI: Enrichment index 富集指数; BI: Basal index 基础指数; CI: Channel index 通道指数; NMF: Nematode metabolic footprint 线虫代谢足迹; efoot: enrichment footprint 富集足迹; sfoot: structure footprint 结构足迹; tfoot: functional footprint 功能足迹; herbfoot: herbivore footprint 植物足迹; bactfoot: bacterial footprint 细菌足迹; fungfoot, fungal footprint 真菌足迹; compfoot: composite footprint 复合足迹

生活史策略分类时期以成熟度指数(MI)的提出为标志。20 世纪 70 年代,线虫作为水环境的指示生物得到了大量研究。20 世纪 80 年代,荷兰线虫学家 Bongers 将线虫作为环境指示生物应用到污染土壤监测及恢复过程中,并突破线虫传统分类学,根据线虫的生态史对策,将各科线虫分为殖民者、居住者及中间过渡类型者,并对每科线虫赋予一定的 cp (Colonizer-persister) 值(表 2),从而开创性的提出了成熟度指数^[21],这是线虫区系分析发展的一个里程碑。MI 为线虫群落的加权 cp 值,较好的指示了土壤生态系统的演替和恢复等过程。此后, Bongers 和其

他线虫学家又提出了不同形态的 MI 指数,如植物寄生线虫指数(PPI)^[21]、MI25^[24]、cp 三角^[25]、 $\sum MI$ ^[26-27]、PPI/MI^[28]、 $\sum MI25$ ^[29]等,形成 MI 指数系列(图 2)。MI 指数系列本质上反映了群落生态系统演替的状态^[30]。

线虫团的概念在 1998 年提出^[22], Ferris 在 2001 年将其进一步扩展为功能团^[2]。功能团将线虫的生活史策略和食性相结合,同一功能团内的线虫对食物网营养富集、环境干扰及恢复有类似的反应(表 2)。功能团分类弥补了生活史策略分类的一些不足,如表征食物网对有机质富集的响应时,一般采用

食细菌线虫和食真菌线虫,但并不是所有的食细菌线虫和食真菌线虫都能迅速反应有机质的富集,如盆咽科(Panagrolaimidae)食细菌(Bacterial-feeding nematode, Ba)线虫($cp = 1$)响应快,但无咽科(Alaimidae)食细菌线虫($cp = 4$)则较慢,在这种情况下,为了更好反应食物网对外界养分投入的响应,就需联合线虫的食性特征和生活史对策特征,采用 cp 值为1的食细菌线虫即 Ba_1 功能团而不是 cp 值为4的食细菌线虫(Ba_4)来表征有机质的富集^[31]。进一步地, Ferris 将线虫功能团分为富集组分(e)、基础组分(b)和结构组分(s),每个组分包含几个功能团(表2),并根据各组分的相对比例,提出了一系列的指数如结构指数(SI)、基础指数(BI)、富集指数(EI)和通道指数(CI)等(图2),来描述土壤食物网的结构和功能。

基于个体分类、生活史策略分类、功能团分类的各项指数都是建立在各类线虫相对比例基础上,而没有考虑到一个样品中土壤线虫的绝对数量。Ferris^[4]列举了假设的两个样本,其线虫种类一样,相对比例也一样,但一个样本内各类线虫数量为另一个样本内线虫数量的10倍。在这种情况下,这两个样本的多样性指数、成熟度指数及基于功能团分类的指数都一样,但显然这两个样本所代表的食物网结构和功能是有差异的。为此, Ferris^[4]将代谢足迹的概念引入线虫生态学中,提出了线虫代谢足迹(NMF)的概念。代谢足迹本意指的是生物体(如微生物)在生长过程中一些胞外代谢物的“印记”(在微生物学中体现为核磁共振或质谱光谱图^[32]),反应了环境变化后生物体的响应情况。类似的,在线虫生态学中,线虫的代谢(生物量增长和呼吸)可以作为一种代谢足迹来反映土壤食物网功能的大小。由于碳可以作为一种能量货币,因此在实际操作中,以线虫生物量碳和呼吸碳含量作为衡量线虫代谢足迹的大小。线虫代谢足迹可以指示食物网结构和功能的相对大小。如 CI 指示一个土壤食物网以真菌分解途径为主,但 CI 不能描述进入真菌分解途径的碳比细菌分解途径高多少,而线虫代谢足迹则能描述出进入真菌与细菌分解途径的碳相对含量,从而比较两者之间的差异。

在上述4个线虫区系分析时期中,个体分类学时期的线虫指数为描述性指数,后三类时期的线虫

指数为评价性指数。由于基于生活史策略的指数主要用于评价土壤健康状况,而基于功能团和代谢足迹的指数主要用于评价土壤食物网结构和功能,因此下文主要对这两类指数着重论述。

3 线虫区系分析指示土壤食物网结构和功能:基于功能团

不同 cp 值线虫对食物网养分投入和外界环境变化的响应是不同的。1993年, de Goede 等^[25]将线虫分为 cp 1、 cp 2、 cp 3—5三类,采用等边三角形来描述线虫群落中 cp 值的分布(图3A),这种分类方式暗示了 cp 3—5线虫在指示土壤食物网结构中的作用不同于 cp 1、 cp 2线虫,同时也认为 cp 1、 cp 2线虫对外界养分投入响应的不同。1995年, Bongers 等^[34]采用直角三角形来描述 cp 1和 cp 3—5的相对比例,进一步强化了这个观点。但由于三角形每一个边都可以视为一个轴,每个轴代表了某类 cp 值线虫的比例,一类 cp 值线虫比例的增加必然引起另一类 cp 值线虫比例的下降,不便于比较。因此, Ferris 等^[2,35]建议将采取两个独立的轴来指示食物网养分投入情况和土壤食物网结构变化情况,考虑到 cp 2线虫在大多数食物网中都存在,故将其作为这两个轴的基点(图3B)。此外,线虫各功能团在富集轴和结构轴的重要性不一样,如在一个结构良好的食物网中, cp 2类线虫就不怎么重要,因为他们几乎在所有的食物网中都存在,但 cp 值为5的捕食性(Ca)线虫(Ca_5)和杂食性(Om)线虫(Om_5)则相当重要,因为这类线虫很少发现,除非环境没有受到干扰。因此,必须对各功能团赋予一定的权重,图3B中各功能团括号内的数值即为权重。

结构轴和富集轴上功能团的赋值原理不一样^[2,3,35]。结构轴上包含的功能团较多(cp 2—5),各功能团的权重是根据在缺失某种功能团下食物网的状态而定的。将生态系统发展阶段(用 n 表示)分为4个阶段初始、发展、稳定、结构化,分别赋值1、2、3、4,假设这4个阶段对应的土壤食物网结构越来越复杂、连通度(1)越来越高。根据大量数据统计,这4个阶段线虫物种数(s ,以线虫科或属的数目计算,排除植物线虫)基本符合 cp 2: $\sum cp$ 2—3: $\sum cp$ 2—4: $\sum cp$ 2—5=1.0:1.5:2.0:2.5,步长为0.5。土壤食物网的连通度(l)与物种数(s)之间的关系可用方程 $l = \alpha s^2$ 表示,式中 α 为系数。为了与 cp 值最大值为5相

对应,假设最大 $l = 5, s^2 = 2.5^2 = 6.25$, 则 $\alpha = 0.8$ 。因此, $l = 0.8 \times (0.5 \times (n + 1))^2$ 。当 $n = 1$ 时, $l =$

0.8, 则对应 $cp 2$ 的权重为 0.8, 依次类推 $cp 3$ 、 $cp 4$ 、 $cp 5$ 的权重分别为 1.8、3.2、5.0。

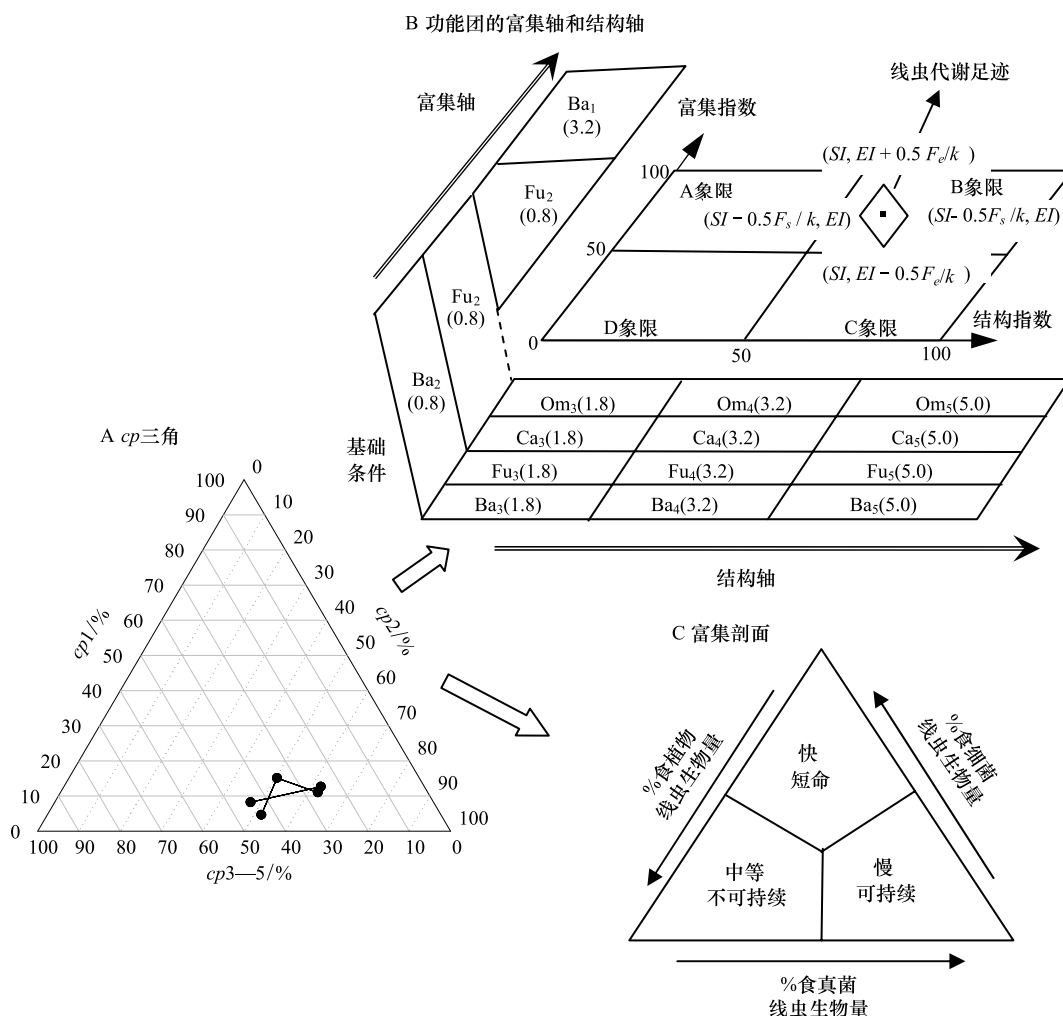


图3 线虫 cp 值分布、功能团及富集剖面的图形化描述^[2,4,25,31]

Fig.3 Graphic presentation of nematode cp distribution, functional guilds and enrichment profile^[2,4,25,31]

Ba; Bacterivores 食细菌线虫; Fu; Fungivores 食真菌线虫; Om; Omnivores, 杂食性线虫; Ca; Carnivores 捕食性线虫; SI; Structure index 结构指数; EI; Enrichment index 富集指数; F_s : 结构足迹; F_e : 富集足迹; k : 转换常数; Ba₁—Ba₅, Fu₂—Fu₅, Om₃—Om₅, Ca₂—Ca₅ 等下标代表 cp 值, 括号内数字为权重

富集轴是一种代表食物网功能的轴, 只包含两个功能团 Ba₁ 和 cp 值为 2 的食真菌 (Fu) 线虫 Fu₂, 其权重只要根据这两个功能团对养分富集的反应反应而定。Fu₂ 作为结构轴和富集轴共同的原点, 其权重为 0.8, 因此富集轴上只需为 Ba₁ 功能团赋值。由于在营养条件丰富的环境里, Ba₁ 功能团的生物量增长率约为 Fu₂ 功能团的 4 倍^[36-37], 因此 Ba₁ 的权重为 $0.8 \times 4 = 3.2$ 。

基于线虫功能团权重和分类, Ferris 及其同事^[2,38] 给出了线虫功能团指数的计算方法和含义 (表 3)。在这些计算过程中, 植物线虫及休眠幼虫

排除在外, 此外在 e 、 b 、 s 的计算中用的是各功能团绝对丰度而不是相对丰度。实际应用中, 这些指数既可以单独使用, 也可以联合使用。EI 与 SI 联合使用时, 以 SI (0—100) 为横坐标, EI (0—100) 为纵坐标, 形成一个四边形的数据分布, 并以 (50, 50) 为中心, 将 SI 和 EI 的分布划分成 4 个象限, 这 4 个象限代表了食物网不同的特征 (图 3b, 表 4)。CI 一般单独使用或与 EI 联合使用, 单独使用时描述食物网的分解途径。实际上在 CI 提出来之前, 已有一些指数如 F/B ^[39], $F/(B + F)$ ^[40] (F 代表食真菌线虫数量、 B 代表食细菌线虫数量) 来表示食物网的分解途径, 但与

$F/B, F/(B + F)$ 相比, CI 无疑更灵敏, 因为其采用的是对易矿化有机质最敏感的 Ba_1 和对难降解有机质最敏感的 Fu_2 功能团, 而不是像 $F/B, F/(B + F)$ 一样采用整个食细菌和食真菌线虫。 CI 与 EI 联合使用时, 能较好的评价土壤肥力水平、外界养分情况即外界养分是低碳氮比的易降解有机质还是高碳氮比的难降解有机质为主。此外, 由于 CI 只涉及到细菌

通道和真菌通道, 而没有涉及到植物通道。为了进一步评价土壤食物网的三大能量通道 (图 1) 的相对重要性, Ferris 和 Bongers^[31] 提出了“富集剖面” (Enrichment profile, 图 3C) 的概念, 以一种类似于 cp 三角的图型来图示土壤食物网食细菌、食真菌及植物线虫的生物量比例, 以判断土壤食物网的分解特征。

表 3 基于线虫功能团的指数计算及含义^[2,38]

Table 3 Calculation and meaning of indices based on nematode functional guilds^[2,38]

指数 Indices	公式 Formula	含义 Meaning
基础指数 Basal index, BI	$BI = 100 \times (b / (e + b + s))$ 其中, $b = 0.8 \times (Ba_2 + Fu_2)$; $e = 3.2 \times Ba_1 + 0.8 \times Fu_2$; $s = Ba_n \times W_n + Fu_n \times W_n + Om_n \times W_n + Ca_n \times W_n, n = 3-5$, $W_3 = 1.8, W_4 = 3.2, W_5 = 5.0$	指示土壤食物网的抵抗力, 值越大, 相对抵抗力越大
结构指数 Structure index, SI	$SI = 100 \times (s / (s + b))$	指示土壤食物网连通性和食物链长度, SI 越高, 相对连通性越高, 食物链越长
富集指数 Enrichment index, EI	$EI = 100 \times (e / (e + b))$	指示外界养分投入状况, 值越大, 外界投入养分相对越多
通道指数 Channel index, CI	$CI = 100 \times (0.8 \times Fu_2 / (3.2 \times Ba_1 + 0.8 \times Fu_2))$	指示分解途径以细菌为主还是真菌为主。值大于 50, 以真菌分解途径为主, 小于 50, 则以细菌分解途径为主

b : 基础组分 Basal component; e : Enrichment component, 富集组分; s : Structural component 结构组分; Ba : 食细菌线虫 Bacterivores; Fu : Fungivores 食真菌线虫; Om : Omnivores 杂食性线虫; Ca : Carnivores 捕食线虫; $Ba_1-Ba_5, Fu_2-Fu_5, Om_3-Om_5, Ca_2-Ca_5$ 等下标代表 cp 值; W : 权重; n : cp 值

表 4 SI 和 EI 组合的 4 个象限意义^[2,41]

表 4 The meaning of four quadrats of the combination of SI and EI ^[2,41]

	A 象限 Quadrat A	B 象限 Quadrat B	C 象限 Quadrat C	D 象限 Quadrat D
干扰 Disturbance	高	低到中	无	最高
养分富集状况 Enrichment	好	好	中等	差
降解通道 Decomposition channels	以细菌为主	平衡	以真菌为主	以真菌为主
碳氮比 C:N ration	低	低	中到高	高
食物网状态 Food web condition	受到一定干扰	成熟	结构化	退化

4 线虫区系分析指示土壤食物网结构和功能: 基于线虫代谢足迹

线虫代谢足迹模型与土壤食物网中功能群取食率模型类似 (图 4), 都是面向土壤生物的代谢过程, 计算各个组分的能量流, 但两者又有较大的不同。在功能群取食率的计算中, 涉及到代谢过程的各个组分 (吸收、生长、排泄、矿化), 同时需利用同化效率、生长效率、自然死亡率等生理参数将代谢过程各部分串联起来, 并结合功能群的生物量才可以计算出功能群的能流^[42-43]。而线虫代谢计算模型只涉及到生长和呼吸两个组分, 且不涉及到各种转化参数, 因此, 线虫代谢足迹并不是真正的计算出了食物

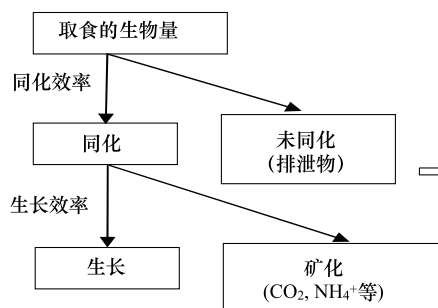
网的能量流动, 而只是指示食物网能量流动, 是一个相对大小的量。

线虫代谢足迹的计算较为复杂^[4], 分为线虫生长生物量碳 (P) 和呼吸碳 (Respiration Carbon, R) 两部分, 即 $NMF = P + R$ 。其中 $P = Nt \times 20\% \times 52\% \times 1.084 \times (L^3 / a^2) / 1.7 / m_t$, 式中 Nt 为 t 类线虫丰度; 20% 为线虫干重占鲜重比例; 52% 为线虫干重含碳率; $1.084 \times (L^3 / a^2) / 1.7$ 为线虫鲜重 ($W_t, \mu g$) 计算公式即 Andr ssy 公式, 1.084 为线虫干重平均密度 (g/ml), $(L^3 / a^2) / 1.7$ 为线虫体积, L 为线虫长度 (μm), a 为线虫长度与最宽处的比值, 1.7 为经验常数; m_t 为 t 类线虫的 cp 值, 之所以除以 cp 值, 是因为

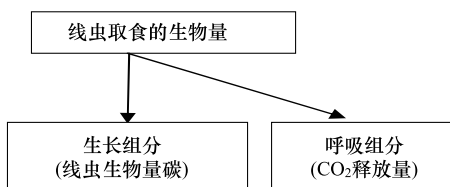
不同 cp 值线虫周转率不一样, cp 值越低, 周转率越高, 因此同一时间段内, 周转的世代不一样。从这里也可以看出, 线虫代谢足迹实际上也是一个权重指数而不是一个绝对量。 $R = 0.273 \times Nt \times Wt^{0.75}$, 式中 $0.273 = 12/44$, 12 为碳分子量, 44 为二氧化碳分子量, 因呼吸一般以二氧化碳计算, 为了转换成纯碳, 故乘以 0.273 的转换系数; $Wt^{0.75}$ 实际上应为 $c Wt^{0.75}$, 为线虫呼吸速率的异速生长方程, c 和 0.75 为回归系数。 c 虽然随着温度和线虫的种类不同有所不同,

但在半定性评价线虫呼吸时可以省略, 因为在同一温度条件下, 不同线虫 c 值虽然不同, 但差异不大, 而不同温度条件下, 所有线虫 c 值的变化类似。综上所述, 线虫代谢足迹计算公式为 $NMF = \sum (Nt \times (0.1 \times (Wt/m_i) + 0.273 (Wt^{0.75})))$ 。实际上, Ferris 在其“线虫-植物专家信息系统” (<http://plpnemweb.ucdavis.edu/nemaplex>) 网页上已经列出线虫各类群(科、属、种)的 cp 值、食性、功能团、代谢足迹等参数, 可以直接引用。

A 功能群取食率模型



B 线虫代谢足迹模型

图 4 功能群取食率模型与线虫代谢足迹模型比较^[4,9]Fig. 4 Comparison of functional groups feeding and nematode metabolic footprint models^[4,9]

与基于功能团的各线虫指数相对应, 线虫代谢足迹也包括一个系列, 如富集足迹、结构足迹、功能足迹、细菌足迹、真菌足迹、植物足迹、复合足迹等, 各指数的意义见表 5。其中富集足迹与结构足迹也一起使用, 称作功能足迹, 并以 (SI, EI) 为中心, 以一个四边形图出现在 SI, EI 图上(图 3b)。由于 SI, EI 单位为%, 而富集足迹和结构足迹的单位为 $\mu g/kg$,

因此需要进行转换^[4]。4 个点转换后的坐标分别为 $(SI - 0.5 F_s/k, EI)$ 、 $(SI + 0.5 F_s/k, EI)$ 、 $(SI, EI - 0.5 F_e/k)$ 、 $(SI, EI + 0.5 F_e/k)$ ^[44], 式中 F_s, F_e 为富集足迹和结构足迹, k 为转换常数, 为图上一个百分点所代表的足迹量, k 可以自由调整, 只需使转换后各点能较好的在图上呈现出来即可; 乘以 0.5 是为了使 F_s, F_e 能以 (SI, EI) 为中心对称分布。

表 5 线虫代谢足迹系列及意义^[4,33,45]表 5 Family of nematode metabolic footprint and its meaning^[4,33,45]

代谢足迹系列 Family of metabolic footprints	意义 Meaning
富集足迹 Enrichment footprint	低营养级线虫(食细菌和食真菌线虫)的代谢足迹
结构足迹 Structure footprint	高营养级线虫(杂食和捕食线虫)的代谢足迹
功能足迹 Functional footprint	指示食物网对低营养级的调节功能
植物足迹 Herbivore footprint	指示通过植物通道进入食物网的碳和能量
细菌足迹 Bacterial footprint	指示通过细菌通道进入食物网的碳和能量
真菌足迹 Fungal footprint	指示通过真菌通道进入食物网的碳和能量
复合足迹 Composite footprint	整个线虫群落生物量生长和呼吸所矿化的碳

5 线虫区系分析在土壤食物网管理中的应用

土壤食物网的管理即调节土壤食物网的结构, 使土壤食物网朝着健康食物网的方向发展, 以便能

充分发挥土壤食物网在调节有机质分解、矿物质养分循环、碳存贮、污染物降解、土壤结构、病虫害控制、存贮及分配等方面的功能^[2,10]。在众多功能中, 养分矿化和抑制病虫害是土壤食物网最重要的两方

面功能^[33]。由于土壤食物网的调控方式以自下而上为主,自上而下为辅,即作为土壤食物网能量来源的碎屑,其数量和质量决定了食物网的结构和功能,同时高营养级的捕食或杂食生物对低营养级的生物有一定的调控作用^[2,10,46]。因此,土壤食物网管理主要通过连续不断的补充外源有机质,以维持土壤食物网所需要的能量,确保相互作用的功能团的存在。在这个过程中,基于功能团和代谢足迹的线虫区系分析在监控土壤食物网方面起了重大的作用。

土壤食物网的外部资源大致可以分为化肥和有机肥两类。化肥成分简单,用量可以精确控制,浓度较低或适中可以促进植物生长,提高土壤食物网能量来源,但浓度过高时会对一些 *cp* 值较高的线虫产生毒害^[33],因此,线虫指数对化肥的响应没有呈现

出一致性的规律(表 6)。有机肥的成分比较复杂,碳氮比及分解性能差异较大,但养分释放慢,一般不会对土壤生物造成危害^[33],因此一般均能促进 *EI* 值的提高(表 6)。添加易矿化解有机质(畜禽粪便、绿肥等)为主的有机肥,土壤食物网结构趋于退化(*SI* 值下降),朝着细菌分解途径的方向发展(*CI* 值下降);添加难降解有机质(小麦、水稻秸秆)为主的有机肥,土壤食物网结构趋于成熟(*SI* 值上升),朝着真菌分解途径的方向发展(*CI* 值上升)(表 6)。因此,土壤食物网的调控,应以有机肥为主,根据调控的目的使用不同性质的有机肥。此外,值得注意的是,由于有机肥的分解需要一个过程,因此,线虫群落对有机肥的响应是需要一定时间的^[47-48]。

表 6 基于线虫功能团的线虫指数对外部资源输入响应

Table 6 Responses of nematode indices based on nematode guilds to input of extern resources

外部资源 External resource	处理 Treatment	线虫指数 Nematode indices				参考文献 References
		<i>BI</i>	<i>EI</i>	<i>SI</i>	<i>CI</i>	
化肥 Chemical fertilizer	硫酸铵(420 kg N/hm ²) 比不施肥				↓	[49]
	尿素(135 kg N/hm ²) 比不施肥		↑	↓	↓	[50]
	尿素(300 kg N/hm ²) 比不施肥		↑↓	↑↓	↑↓	[51]
	尿素(600 kg N/hm ²) 比不施肥	↑	↑↓	↓	↑↓	[51]
	化肥(N-P-K = 225-60-112 kg/hm ²) 比不施肥	↑↓	↑↓	↑↓	↑↓	[52]
	化肥(N-P-K = 98-12-8 kg/hm ²) 比不施肥		↑↓	↑		[53]
	化肥(N-P-K = 219-8-14 kg/hm ²) 比不施肥		↑↓	↓		[53]
	化肥(N-P-K = 245-24-62; 221-19-53 kg/hm ²) 比不施肥		↑↓	↑↓		[53]
	化肥(N-P-K = 219-8-14 kg/hm ²) 比不施肥		↑	↑↓		[53]
	化肥(N-P-K = 171-23-37 kg/hm ²) 比不施肥		↑	↑↓		[53]
	免耕化肥(N-P-K = 140-61-116 kg/hm ²) 比不施肥		↑	↓	↓	[54]
	常规耕作化肥(N-P-K = 140-61-116 kg/hm ²) 比不施肥		↑↓	↑↓	↑↓	[54]
	马粪 比不施肥	↓	↑	↓	↓	[51]
	猪粪 比不施肥		↑	↓	↓	[50]
有机肥 Organic manure	牛粪 比不施肥		↑	↑↓	↓	[48]
	紫花苜蓿 比不施肥		↑		↓	[49]
	紫花苜蓿 比不施肥		↑	↓		[55]
	豌豆比不施肥		↑	↓	↓	[56]
	苜蓿纤维比不施肥		↑	↓	↓	[57]
	水稻秸秆比不施肥		↑	↑	↑	[54]
	小麦秸秆比不施肥		↑		↑	[49]
	木屑(C:N = 98:1) 比不施肥		↑		↑↓	[58]
	紫花苜蓿比小麦秸秆				↓	[49]
	杂草比小麦秸秆	↓		↑		[59]
有机肥品质 Quantity of organic manure	猪粪比黑麦草		↑		↓	[60]

BI: Basal index 基础指数; *EI*: Enrichment index 富集指数; *SI*: Structure index 结构指数; *CI*: Channel index 通道指数; ↑: 线虫指数上升; ↓: 线虫指数下降; ↑↓: 线虫指数值在多次观测过程中有升有降

由于线虫代谢足迹概念在 2010 年才提出来,因此线虫代谢足迹分析在土壤食物网管理中的应用较

少。Ferris^[4]在验证线虫代谢足迹时,发现沙漠里有植物的地方线虫功能代谢足迹更高。Ferris 等^[33]研

究表明,使用堆肥及绿肥能提高线虫富集足迹、结构足迹、功能足迹及植物、细菌和真菌通道足迹。Zhang 等^[44]研究结果表明小麦秸秆覆盖提高了线虫富集足迹、结构足迹和功能足迹。这些研究进一步证实了外源有机质能够调节土壤食物网的结构和功能。

关于土壤食物网的抑制功能,以对根结线虫的抑制研究较多。Sánchez-Moreno 等^[61]通过微宇宙试验结果表明,结构复杂、食物网链长的土壤食物网(SI 值较高)对根结线虫具有更强的抑制作用;曹志平等^[62]研究结果表明引入合适量的小麦秸秆,杂食性和捕食性线虫比例上升,有利于抑制根结线虫的数量;McSorley 等^[63]在比较自然土壤和农业土壤对根结线虫的抑制作用时,也发现自然土壤中杂食性和捕食性线虫比例更高,对根结线虫的抑制作用更强。此外,Sánchez-Moreno 等^[64]在分析线虫之间的相互作用时发现,与农田生态系统相比,自然生态系统中线虫的相互作用强度更强,联通度更高,这表明复杂的土壤食物网自上而下的调节功能更强。Ferris 等^[33]进一步将被捕食的线虫分为目标猎物(植物线虫)和放大猎物(食细菌和食真菌线虫,“放大”意为食细菌和食真菌线虫随着底物的增加而增加),发现作物覆盖增加了放大猎物的数量,随之捕食性线虫数量也增加,从而加大了对目标猎物的抑制作用。这种营养级联效应也可以扩展到一般食物网中^[65]。

6 小结与展望

土壤食物网直接研究方法能定量判断食物网功能群数目、链接、杂食性特征和时空动态,分析土壤食物网整体碳氮矿化功能及各功能团对土壤碳氮矿化的贡献,判断各功能群之间的相互作用强度。这有助于探索生态系统的复杂性,调节土壤食物网结构,但为了分析这些内容,需要对土壤食物网各功能群数量或生物量进行大量测定,在研究生态系统的短期演变方面难以为继。线虫区系分析则以不同类型指数来定性判断土壤食物网的结构、状态、分解途径及调节功能等,在研究深度和广度方面虽不及土壤食物网的直接测定方法,但方法简便、数据直观,在研究生态系统的短期变化、对外界干扰的响应方面及土壤食物网管理方面应用较广。两者各有优缺点,互为补充。

尽管利用线虫区系分析评价土壤食物网结构和功能应用越来越广,但笔者认为仍然存在一些问题:(1)线虫指数敏感性不高。线虫处于土壤食物网的第2—5营养级,其对环境变化的响应具有一定的时滞性。比如当土壤补充糖分等养分,反应最快的是细菌,其次才是 Ba_1 线虫,由于捕食者的存在及能量在营养级传递中的耗散,补充 10 倍的糖分, Ba_1 线虫数量或在整个群落中的比例并不能增加 10 倍,因此,指示土壤养分状况的 EI 指数与养分的投入并不是正比例关系。其他各类线虫指数也存在类似问题,这表明在特定的环境中,并不是每个指数都适用于评价土壤食物网的结构和功能;(2)线虫指数偏多,使用过于复杂。一个线虫指数仅仅只能评价土壤食物网的一个方面,随着对土壤食物网研究的深入,越来越多的指数被提出。本文中提到的评价性指数即接近 20 个,若加上描述性指数,整个线虫指数接近 50 个。如此多的指数不仅让使用者感到迷惑,在实际应用中也会出现盲目使用指数的现象,造成线虫区系分析变得越来越复杂,这与利用指数简单、快捷评价土壤食物网的初衷相悖。另外,这么多的指数仍只能部分评价土壤食物网结构和功能,应用领域有限。

针对上述问题,笔者认为未来利用线虫区系分析研究土壤食物网时应重点关注以下几方面的问题:(1)比较研究土壤食物网直接方法和间接方法,以便线虫区系分析更有针对性。如在指示土壤食物网结构方面,建立土壤食物网连通度与 SI 指数的回归方程,使两者的对应关系更加清晰;(2)加强线虫指数研究。一方面对具有相似功能的指数进行归纳,使指数的使用简单化;一方面研究新的指数,如指示土壤食物网连通度、相互作用强度的指数等,以便更深入的评价土壤食物网结构和功能;(3)加强线虫区系分析在土壤食物网管理中的应用,更好地为实践服务。

References:

- [1] Chen Y F, Cao Z P. The soil food web: structure, energy flux and stability. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(10): 5055-5064.
- [2] Ferris H, Bongers T, de Goede R G M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, 2001, 18(1): 13-29.

- [3] Ferris H, Bongers T. Indices developed specifically for analysis of nematode assemblages//Wilson M J, Kakouli-Duarte T, eds. Nematodes as Environmental Bioindicators. Wallingford: Centre for Agricultural Bioscience International (CABI), 2009: 124-145.
- [4] Ferris H. Form and function: metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology*, 2010, 46 (2) : 97-104.
- [5] Li Y J, Wu J H, Chen H L, Chen J K. Nematodes as bioindicator of soil health: methods and applications. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(8) : 1541-1546.
- [6] Li Q, Liang W J, Jiang Y. Present situation and prospect of soil nematode diversity in farmland ecosystems. *Biodiversity Science*, 2007, 15(2) : 134-141.
- [7] Shao Y H, Fu S L. The diversity and functions of soil nematodes. *Biodiversity Science*, 2007, 15(2) : 116-123.
- [8] Ferris H. Factors Contributing to Nonlinearity in Soil Food Webs. 2001. [2013-03-25] <http://plpnemweb.ucdavis.edu/nemaplex/Ecology/Nonlinearity.htm>.
- [9] Moore J C, de Ruiter P C. *Energetic Food Webs: An Analysis of Real and Model Ecosystems*. Oxford: Oxford University Press, 2012: 127-251.
- [10] Chen Y F, Hu C, Li S L, Qiao Y. Managing farmland soil food web: principles and methods. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31 (1) : 286-292.
- [11] Moore J C. Impact of agriculture practices on soil food web structure: theory and application. *Agriculture Ecosystem and Environment*, 1994, 51(1/2) : 239-247.
- [12] Neher D A. Ecology of plant and free-living nematodes in natural and agricultural soil. *Annual Review of Phytopathology*, 2010, 48 (1) : 371-394.
- [13] Berg M P, Bengtsson J. Temporal and spatial variability in soil food web structure. *Oikos*, 2007, 116(11) : 1789-1804.
- [14] Bloem J, de ruiter P C, Bouwman L A. Soil food webs and nutrient cycling in agro-ecosystems//Van Elsas J D, Trevors J T, Wellington E M H, eds. *Modern Soil Microbiology*. New York: Marcel Dekker Inc., 1997: 245-278.
- [15] de Ruiter P C, Neutel A M, Moore J C. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*, 1995, 269(5228) : 1257-1260.
- [16] Neutel A M, Heesterbeek J A P, van de Koppel J, Hoenderboom G, Vos A, Kaldewey C, Berendse F, de Ruiter P C. Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature*, 2007, 449(7162) : 599-602.
- [17] Schlöter M, Dilly O, Munch J C. Indicators for evaluating soil quality. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2003, 98(1/ 3) : 255-262.
- [18] Bongers S T, Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology and Evolution*, 1999, 14(6) : 224-228.
- [19] Andrassy I. A short consensus of free-living nematodes. *Fundamental and Applied Nematology*, 1992, 15(2) : 187-188.
- [20] Yeates G W, Bongers T, de Goede R G M, Freckman D W, Georgieva S S. Feeding habits in soil nematode families and genera-an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, 1993, 25(3) : 315-331.
- [21] Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 1990, 83(1) : 14-19.
- [22] Bongers T, Bongers M. Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 1998, 10(3) : 239-251.
- [23] Neher D A, Darby B J. General community indices that can be used for analysis of nematode assemblages//Wilson M J, Kakouli-Duarte T, eds. *Nematodes as Environmental Bioindicators*. Wallingford: Centre for Agricultural Bioscience International (CABI), 2009: 107-123.
- [24] Bongers T, Korthals G. The Maturity Index, an instrument to monitor changes in the nematode community structure//Summaries of the 45th International Symposium on Crop Protection. Belgium, 1993: 80-80.
- [25] de Goede R G M, Bongers T, Ettema C H. Graphical presentation and interpretation of nematode community structure: c-p triangles. *Mededelingen-Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen: Universiteit Gent*, 1993, 58 (2) : 743-750.
- [26] Yeates G W. Modification and qualification of the nematode maturity index. *Pedobiologia*, 1994, 38(2) : 97-101.
- [27] Wasilewska L. The effect of age of meadows on succession and diversity in soil nematode communities. *Pedobiologia*, 1994, 38 (1) : 1-11.
- [28] Bongers T, Korthals G. The behaviour of MI and PPI under enriched conditions. *Nematologica*, 1995, 41(3) : 286-286.
- [29] Neher D A, Campbell C I. Sampling for regional monitoring of nematode communities in agriculture soils. *Journal of Nematology*, 1996, 28(2) : 196-208.
- [30] Ferris H, Griffiths B S, Porazinska D L, Powers T O, Wang K H, Tenuta M. Reflections on plant and soil nematode ecology: past, present and future. *Journal of Nematology*, 2012, 44(2) : 115-126.
- [31] Ferris H, Bongers T. Nematode indicators of organic enrichment. *Journal of Nematology*, 2006, 38(1) : 3-12.
- [32] Mapelli V, Olsson L, Nielsen J. Metabolic footprinting in microbiology: methods and applications in functional genomics and biotechnology. *Trends in Biotechnology*, 2008, 26(9) : 490-497.
- [33] Ferris H, Sánchez-Moreno S, Brennan E B. Structure, functions and interguild relationships of the soil nematode assemblage in organic vegetable production. *Applied Soil Ecology*, 2012, 61: 16-25.

- [34] Bongers T, de Goede R G M, Korthals G, Yeates G W. Proposed changes of c-p classification for nematodes. *Russian Journal of Nematology*, 1995, 3(1): 61-62.
- [35] Ferris H, Bongers T, De Goede R G M. Nematode faunal analyses to assess food web enrichment and connectance//Cook R C, Hunt D J, eds. *Proceedings of the Fourth International Congress of Nematology*. Netherlands, 2004: 503-510.
- [36] Ferris H, Venette R C, Lau S S. Dynamics of nematode communities in tomatoes grown in conventional and organic farming systems, and their impact on soil fertility. *Applied Soil Ecology*, 1996, 3(2): 161-175.
- [37] Ferris H, Eyre M, Venette R C, Lau S S. Population energetics of bacterial-feeding nematodes: stage-specific development and fecundity rates. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(3): 271-280.
- [38] Berkelmans R, Ferris H, Tenuta M, van Bruggen A H C. Effects of long-term crop management on nematode trophic levels other than plant feeders disappear after one year of disruptive soil management. *Applied Soil Ecology*, 2003, 23(3): 223-235.
- [39] Twinn D C. Nematodes//Dickinson C H, Pugh G J F, eds. *Biology of Plant Litter Decomposition*. London: Academic Press, 1974: 421-465.
- [40] Yeates G W, Wardle D A, Watson R N. Relationships between nematodes, soil microbial biomass and weed-management strategies in maize and asparagus cropping systems. *Soil Biology and Biochemistry*, 1993, 25(7): 869-876.
- [41] Li Q, Liang W J, Ou W. Responses of nematode communities to land use in an aquic brown soil. *Biodiversity Science*, 2007, 15(2): 172-179.
- [42] Hunt H W, Coleman D C, Ingham E R, Ingham R E, Elliott E T, Moore J C, Rose S L, Reid C P P, Morley C R. The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility of Soils*, 1987, 3(1/2): 57-68.
- [43] de Ruiter P C, Moore J C, Zwart K B, Bouwman L A, Hassink J, Bloem J, Vos J A D, Marinissen J C Y, Didden W A M, Lebrink G. Simulation of nitrogen mineralization in the below-ground food webs of two winter wheat fields. *Journal of Applied Ecology*, 1993, 30(1): 95-106.
- [44] Zhang X K, Li Q, Zhu A N, Liang W J, Zhang J B, Steinberger Y. Effects of tillage and residue management on soil nematode communities in North China. *Ecological Indicators*, 2012, 13(1): 75-81.
- [45] Jackson L, Hodson A, Hollander A, Ferris H. Exploration for soil biodiversity at the landscape scale. 2011. [2013-6-13]. http://kearney.ucdavis.edu/NEW%20MISSION-LIVE/2009FINALReports/2009_003_Jackson_FINAL-rad.pdf.
- [46] de Ruiter P C, Neutel A M, Moore J C. Biodiversity in soil ecosystems: the role of energy flow and community stability. *Applied Soil Ecology*, 1998, 10(3): 217-228.
- [47] Mahran A, Yenuta M, Lumactud R A, Daayf F. Response of a soil nematode community to liquid hog manure and its acidification. *Applied Soil Ecology*, 2009, 43(1): 75-82.
- [48] Leroy B L M, de Sutter N, Ferris H, Moens H, Reheul D. Short-term nematode population dynamics as influenced by the quality of exogenous organic matter. *Nematology*, 2009, 11(1): 23-38.
- [49] Ferris H, Matute M M. Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web. *Applied Soil Ecology*, 2003, 23(2): 93-110.
- [50] Liang W J, Lou Y L, Li Q, Zhong S, Zhang X K, Wang J K. Nematode faunal response to long-term application of nitrogen fertilizer and organic manure in Northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(5): 883-890.
- [51] Li Q, Jiang Y, Liang W J, Lou Y L, Zhang E P, Liang C H. Long-term effect of fertility management on the soil nematode community in vegetable production under greenhouse conditions. *Applied Soil Ecology*, 2010, 46(1): 111-118.
- [52] Liang W J, Li Q, Jiang Y, Neher D A. Nematode faunal analysis in an aquic brown soil fertilised with slow-release urea, Northeast China. *Applied Soil Ecology*, 2005, 29(2): 185-192.
- [53] Cheng Z, Grewal P S, Stinner B R, Hurto K A, Hamza H B. Effects of long-term turfgrass management practices on soil nematode community and nutrient pools. *Applied Soil Ecology*, 2008, 38(2): 174-185.
- [54] Okada H, Harada H. Effects of tillage and fertilizer on nematode communities in a Japanese soybean field. *Applied Soil Ecology*, 2007, 35(3): 582-598.
- [55] Forge T A, Hogue E J, Neilsen G, Neilsen D. Organic mulches alter nematode communities, root growth and fluxes of phosphorus in the root zone of apple. *Applied Soil Ecology*, 2008, 39(1): 15-22.
- [56] Ferris H, Venette R C, Scow K M. Soil management to enhance bacterivore and fungivore nematode populations and their nitrogen mineralisation function. *Applied Soil Ecology*, 2004, 25(1): 19-35.
- [57] Wang K H, McSorley R, Marshall A J, Gallaher R N. Nematode community changes associated with decomposition of *Crotalaria juncea* amendment in litterbags. *Applied Soil Ecology*, 2004, 27(1): 31-45.
- [58] Biederman L A, Boutton T W, Whisenant S G. Nematode community development early in ecological restoration: the role of organic amendments. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(9): 2366-2374.
- [59] Glover J D, Culman S W, DuPont S T, Broussard W, Young L, Mangan M E, Mai J G, Crews T E, DeHaan L R, Buckley D H, Ferris H, Turner R E, Reynolds H L, Wyse D L. Harvested perennial grasslands provide ecological benchmarks for agricultural sustainability. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2010, 137(1/2): 3-12.

- [60] Bulluck L R, Barker K R, Ristaino J B. Influences of organic and synthetic soil fertility amendments on nematode trophic groups and community dynamics under tomatoes. *Applied Soil Ecology*, 2002, 21(3): 233-250.
- [61] Sánchez-Moreno S, Ferris H. Suppressive service of the soil food web: effects of environmental management. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 2007, 119(1/2): 75-87.
- [62] Cao Z P, Zhou L X, Han X M. Controlling the tomato root-knot nematode disease by incorporating winter wheat straw to soil. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(3): 765-773.
- [63] McSorley R, Wang K H, Church G. Suppression of root-knot nematodes in natural and agricultural soils. *Applied Soil Ecology*, 2008, 39(3): 291-298.
- [64] Sánchez-Moreno S, Ferris H, Young-Mathews A, Culman S W, Jackson L E. Abundance, diversity and connectance of soil food web channels along environmental gradients in an agricultural landscape. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(12): 2374-2383.
- [65] Ferris H, Pocasangre L E, Serrano E, Muñoz J, García S, Perichi G, Martínez G. Diversity and complexity complement apparent competition: nematode assemblages in banana plantations. *Acta Oecologica*, 2012, 40: 11-18.

参考文献:

- [1] 陈云峰, 曹志平. 土壤食物网: 结构, 能流及稳定性. *生态学报*, 2008, 28(10): 5055-5064.
- [5] 李玉娟, 吴纪华, 陈慧丽, 陈家宽. 线虫作为土壤健康指示生物的方法及应用. *应用生态学报*, 2005, 16(8): 1541-1546.
- [6] 李琪, 梁文举, 姜勇. 农田土壤线虫多样性研究现状及展望. *生物多样性*, 2007, 15(2): 134-141.
- [7] 邵元虎, 傅声雷. 试论土壤线虫多样性在生态系统中的作用. *生物多样性*, 2007, 15(2): 116-123.
- [10] 陈云峰, 胡诚, 李双来, 乔艳. 农田土壤食物网管理的原理与方法. *生态学报*, 2011, 31(1): 286-292.
- [41] 李琪, 梁文举, 欧伟. 潮棕壤线虫群落对土地利用方式的响应. *生物多样性*, 2007, 15(2): 172-179.
- [62] 曹志平, 周乐昕, 韩雪梅. 引入小麦秸秆抑制番茄根结线虫病. *生态学报*, 2010, 30(3): 765-773.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.34, No.5 Mar., 2014 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Advance in the study on drought index LI Bozhen, ZHOU Guangsheng (1043)
- State-of-the-art review of the impact of climatic change on bioavailability of mineral elements in crops
..... LI Longqing, WU Zhengyun, ZHANG Qiang, et al (1053)
- Mechanism, hypothesis and evidence of herbivorous insect-host interactions in forest ecosystem
..... ZENG Fanyong, SUN Zhiqiang (1061)
- Approach of nematode fauna analysis indicate the structure and function of soil food web
..... CHEN Yunfeng, HAN Xuemei, LI Yufei, et al (1072)
- A spatial econometric analysis of water footprint intensity convergence on a provincial scale in China
..... ZHAO Liangshi, SUN Caizhi, ZHENG Defeng (1085)
- Pattern dynamics of vegetation coverage of Plateau Valley-City in the Western China; a case study in Xining
..... GAO Yun, XIE Miaomiao, FU Meichen, et al (1094)
- Scale effect analysis of the influence of land use and environmental factors on surface soil organic carbon; a case study in the
hilly and gully area of Northern Shaanxi Province ZHAO Mingyue, ZHAO Wenwu, ZHONG Lina (1105)
- Effects of *Eisenia foetida* and *Amyntas morrisi* on the chemical and biological properties of soil amended with the paper mill
sludge CHEN Xufei, ZHANG Chi, DAI Jun, et al (1114)

Autecology & Fundamentals

- Regulation of potassium supply and signal inhibitors on acetate effluxes by ectomycorrhizal fungi
..... YANG Hongjun, LI Yong, YUAN Ling, et al (1126)
- Arsenic induces guard cell death in leaf epidermis of *Vicia faba* XUE Meizhao, YI Huilan (1134)
- Identification and characteristics of phenol degrading bacteria ad049 screened from oil contaminated soil
..... HU Ting, GU Jie, ZHEN Lisha, YANG Jiu, et al (1140)
- Physiological response of *Medicago sativa* L. to copper stress by FTIR spectroscopy
..... FU Chuan, YU Shunhui, HUANG Yimin, et al (1149)
- Effects of sowing date on 2-acetyl-1-pyrroline content and yield of late season aromatic rice
..... YANG Xiaojuan, TANG Xiangru, WEN Xiangcheng, et al (1156)
- Effects of exogenous calcium (Ca) on tolerance of *Allium cepa* var. *agrogarum* L. to cadmium (Cd) stress
..... WANG Qiaoling, ZOU Jinhua, LIU Donghua, et al (1165)
- The study of *Vitex negundo* shrubs canopy biomass inversion in Beijing Jundu mountainous area based on vegetation indices
..... GAO Mingliang, GONG Zhaoning, ZHAO Wenji, et al (1178)
- Comparison study of sulfur dioxide resistance of three warm-season turf grasses LI Xi, WANG Lihua, LIU Wei, et al (1189)
- Geostatistical analysis on spatial dynamics of the apterous *Myzus persicae* in flue-cured tobacco fields of Enshi tobacco area, China ...
..... XIA Pengliang, WANG Rui, WANG Changjun, et al (1198)
- Patterns of seed predation and removal of Mongolian oak (*Quercus mongolica*) by rodents
..... ZHANG Jinghong, LIU Bingwan (1205)
- Effect of available burrow densities of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of dominant
plants and soil in alpine meadow LI Qianqian, ZHAO Xu, GUO Zhenggang (1212)

- Overcompensation and competitive effects of *Microcystis aeruginosa* and *Scenedesmus obliquus* after low temperature and light stresses XIE Xiaoling, ZHOU Rong, DENG Zifa (1224)

Population, Community and Ecosystem

- The main nest predators of birds breeding in artificial nest-boxes and its influencing factors ZHANG Lei, LI Donglai, MA Ruiqiang, et al (1235)
- Temporal and spatial variation of macrobenthic communities in the intertidal zone of Xunpu, Quanzhou Bay ZHUO Yi, CAI Lizhe, GUO Tao, et al (1244)
- The influence of variables at different scales on stream benthic macroinvertebrates in Luanhe River Basin ZHANG Haiping, WU Dayong, WANG Zhaoming, et al (1253)
- Relationships between environmental variables and seasonal succession in phytoplankton functional groups in the Hulan River Wetland LU Xinxin, LIU Yan, FAN Yawen (1264)
- Habitat assessment of sika deer (*Cervus nippon*) in the Taohongling National Nature Reserve, Jiangxi Province, China LI Jia, LI Yankuo, MIAO Lujun, et al (1274)

Landscape, Regional and Global Ecology

- The comprehensive geographical regionalization of China supporting natural conservation GUO Ziliang, CUI Guofa (1284)
- Response of vegetation coverage to climate change in Mongolian Plateau during recent 10 years MIAO Lijuan, JIANG Chong, HE Bin, et al (1295)
- Impact analysis of human activities and climate change on Honghu lake's spring drought LIU Kequn, LIANG Yitong, ZHOU Jinlian, et al (1302)
- Lakes evolution of central Wuhan during 2000 to 2010 DAN Yongli, WANG Hongzhi, ZHANG Huan, et al (1311)

Resource and Industrial Ecology

- The spatial distribution of *Ophiocordyceps sinensis* suitability in Sanjiangyuan Region ... LI Fen, WU Zhifeng, XU Cui, et al (1318)

《生态学报》2014 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 象伟宁

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 34 卷 第 5 期 (2014 年 3 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 34 No. 5 (March, 2014)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail: journal@ cspg. net	Distributed by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010)64034563 E-mail: journal@ cspg. net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add: P.O.Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元