

DOI: 10.5846/stxb202103290814

丁彰琦, 徐国瑞, 张霜, 张育新, 马克明. 北京东灵山土壤动物-植物互作关系对海拔格局的响应. 生态学报, 2022, 42(7): 2741-2750.

Ding Z Q, Xu G R, Zhang S, Zhang Y X, Ma K M. Altitudinal pattern of soil fauna-plant interaction in Dongling Mountain, Beijing. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2741-2750.

北京东灵山土壤动物-植物互作关系对海拔格局的响应

丁彰琦^{1,2}, 徐国瑞³, 张霜¹, 张育新¹, 马克明^{1,2,*}

1 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 勐腊 666303

摘要: 土壤动物可能会与植物形成复杂的互作网络, 有关其对海拔梯度做出响应的研究还相对较少, 了解不同生境下的生态网络为理解和预测系统的稳定性及其动态变化机制提供了新途径。于北京东灵山地区调查了沿海拔梯度凋落物层与土壤层中的土壤动物以及木本和草本植物的多样性, 并通过零模型的方法对比了土壤动物-植物互作网络特征参数的标准化效应值在高-中-低三个海拔段的差异。结果显示: 土壤动物的稀有类群在中海拔段多样性较高, 木本植物多样性随海拔降低, 而草本植物多样性则随海拔升高。各生物类群组成都随海拔距离而增加, 存在明显的聚集性分布格局。植物与土壤动物之间的互作网络特征参数不仅随海拔改变, 且在凋落物与土壤层之间、木本与草本植物之间存在差异。总体而言, 土壤动物与木本植物互作网络的海拔变化主要与土壤动物多样性有关, 而与草本的互作网络则与草本植物多样性有关。沿海拔梯度, 存在土壤动物-木本植物向土壤动物-草本植物网络的适应性转变。本研究在同一海拔梯度上探讨了不同层土壤动物与植物的互作关系, 对深入理解山地生态系统中各生物类群的共存机制具有重要意义。

关键词: 土壤动物-植物; 多样性; 互作网络; 海拔梯度; 嵌套性

Altitudinal pattern of soil fauna-plant interaction in Dongling Mountain, Beijing

DING Zhangqi^{1,2}, XU Guorui³, ZHANG Shuang¹, ZHANG Yuxin¹, MA Keming^{1,2,*}

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Key Laboratory of Tropical Forestry Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China

Abstract: Soil fauna may form a complex interaction network with plants, but how to respond to altitude gradients is still poorly understood. Understanding the ecological network in different habitats provides a new approach to detect and predict the stability and its dynamic change mechanism of the system. This study investigated the diversity of soil fauna in the litter and soil layer, woody and herbaceous along the altitude gradient on Dongling Mountain in Beijing, and compared the standardized effect size of soil fauna-plant interaction networks parameters in low-mid-high altitude through null-model. The results showed that the rare taxa of soil fauna had a higher diversity at mid-altitude section, the diversity of woody decreased with altitude, while the diversity of herbaceous increased. The composition of each organism increased with altitude distance, and there was a significant clustering distribution pattern. The parameters of the soil fauna-plant interaction networks not only changed with altitude, but also differed between the litter and soil layers, woody and herbaceous. In general, the altitude changes of the soil fauna-woody interaction network are mainly related to the diversity of soil fauna,

基金项目: 国家自然科学基金 (31470481)

收稿日期: 2021-03-29; 网络出版日期: 2021-12-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mkm@rcees.ac.cn

while the soil fauna-herbaceous network are related to the diversity of herbaceous. There is an adaptive transition from soil fauna-woody interaction network to soil fauna-herbaceous network along the altitudinal gradient. This study explored the interaction between different layers of soil fauna and plants along the same altitude gradient, which is of great importance for further understanding of the coexistence mechanism of various taxa in mountain ecosystems.

Key Words: soil fauna-plant; diversity; interaction network; altitude gradient; nestedness

不同生物类群彼此并非孤立存在,而是往往互相依赖,形成特殊的互作网络系统,可地上-地下生物类群间的相互作用研究仍处于初始阶段^[1]。与环境的过滤作用相似,种间相互作用在解释和预测生物多样性分布与探索群落形成机制的研究中也尤为重要^[2-3]。在森林生态系统中,木本植物可以通过改变资源输入、林下光照强度以及土壤理化特性对草本和无脊椎动物群落产生一系列影响^[4]。草本植物虽然仅占森林总生物量的0.2%,提供了4%的森林净初级生产和16%的叶凋落物^[5],但其凋落叶营养成分较木本植物更高,分解速度更快^[6],也同样影响着土壤动物群落的组成和结构。而土壤动物可以通过调控凋落物的分解(如腐食性)、摄食根系直接影响植物生长(如植食性),或通过改变土壤物理结构、养分可用性以及土壤细菌与真菌群落的组成和活性来间接作用于植物生长(如蚯蚓和线虫),对推进整个生态系统的养分循环至关重要^[7-8]。地上-地下之间有着复杂的反馈和调节机制^[9],不同种木本植物对林下物种作用的特异性,类群间的正关系、无关系甚至负关系均有报道^[10]。然而,大多数研究集中于特定类群(如植物和微生物的关系),对于土壤动物与植物类群之间的关系如何响应环境变化的研究还比较缺乏^[11-12],限制了对生物多样性维持机制的全面评估^[13]。

首先,环境梯度的参与让种间相互关系的分析变得非常复杂,类群之间相互作用的海拔格局目前就不清楚。相比其他的自然地理梯度,海拔在较短空间内展现出跨度很强的环境变化,为生物多样性对环境变化的响应研究提供了良好的平台^[14]。因此,鉴于土壤动物对不同资源类型做出的适应性选择,以及由于自身扩散能力和对微生境响应机制的差异,原则上将导致相互作用强度随海拔梯度发生转变,影响其各类群的空间分布,以致群落结构的改变。因此,地上植物(木本和草本)和地下土壤动物的相互作用与联系如何响应海拔的改变引起了众多研究者的注意。针对 α 多样性的大量研究已表明,木本、草本植物和土壤动物有着多元化的海拔分布格局^[15-16],越来越多的研究者将关注点又放在能够反映物种空间周转或嵌套的 β 多样性^[17],但依旧难以体现多类群的系统性变化^[18]。近年来,基于拓扑研究的网络分析已被证明是理解物种共现格局特征的有力工具^[19]。其中,非随机共现模式在大型生物体中很常见^[20],但最近对大型复杂土壤微生物群落数据集的研究中也同样发现了强非随机关联与生态位的特化,以及一些确定性过程^[21]。因此,结合群落中各物种的 α 、 β 多样性、共现格局以及对各拓扑指数的变化,将有助于揭示种间关系与生态位分化,为潜在的群落组装规则提供新见解^[22]。

其次,尽管木本与草本植物对土壤动物群落的影响都不可忽视,但二者的作用机制之间可能存在差异^[23]。一方面,木本与草本植物群落自身的物种组成与结构对海拔的响应模式不同;另一方面,对土壤动物群落的资源输入模式也不同(如凋落物的适口性、频度与总量,以及根系分泌物)。将不同生活型地表植被与土壤动物之间互作关系的细化剖析将有助于对地上-地下耦合关系响应环境变化格局和机制的清楚认识与精准预测^[24]。另外,在森林生态系统中,凋落物和土壤表层虽然相近,但二者为较小体型的土壤动物提供了截然不同的生境^[25]。内部的孔隙大小会影响活动空间,造成扩散限制,营养物质的组成,水分、温度等其他非生物因子也存在差异。因此地上植物对两层中土壤动物的影响机制也可能不同;影响凋落物层的是输入资源的多度与多样性,而影响土壤层的则可能是植物的根系分泌物,对微生物群落或凋落物分解的间接调控。鉴于物种对逆境的耐受能力往往在不同的背景环境条件下会发生改变^[26],将两层对比研究或许可以更全面地揭示土壤动物与地上植物的关系。

虽然近年来复杂网络在传粉、种子传播、昆虫-植物和菌根等互惠关系研究中应用较多^[27],然而对于土壤动物-植物互作关系研究中的应用还较为缺乏。由此,本文以设立在东灵山森林生态系统中的海拔梯度样带为基础,通过对比不同生活型地上植被与凋落物层和土壤层中各取食功能群土壤动物,以期回答下列科学问题:沿海拔梯度,(1)各类群多样性变化是否存在差异?(2)地上植物与地下土壤动物种间相互作用是否发生改变?(3)相互作用关系在两层之间是否存在差异?

1 研究地区与方法

1.1 样地设置与样品收集

本研究区位于北京市西郊门头沟区,在东灵山北京森林生态系统定位研究站附近进行(115°26′—115°30′E,40°00′—40°02′N)。东灵山属典型的暖温带半湿润大陆性季风气候区,土壤属于山地棕壤,年平均降水量约 550 mm(集中于 7—8 月),年平均气温 5—10 ℃。山地森林带状植被高度异质性,主要有辽东栎林,混交林(如椴树、胡桃、白蜡等),桦树林(黑桦、白桦、棘皮桦),林下有次生灌木(如绣线菊属,胡枝子属等)。在研究区内选择十个坡度相近、并以暖温带落叶阔叶树种辽东栎(*Quercus wutaishansea*)为优势种的山体,再于各山体的西坡设置范围不等(80—180 m)、宽度相等(10 m)的样带,从而衔接形成 1020—1770 m 的海拔梯度。

然后,将此十条样带按照 10 m × 10 m 大小划分为 119 个基础调查样方。调查每个样方内的木本植物种类和数目,并沿每个样方的对角线设置 3 个 1 m × 1 m 的样点,调查样点内草本植物的种类和数目。在每个样方内随机选取 3 个 0.6 m × 0.6 m 的小样方,收集内部的凋落物(期间用手捡法采集大型土壤动物),然后用内径为 8 cm 的土钻随机采集 6 个 10 cm 深的土柱混合作为一个空间采样点采集土壤层中土壤动物的样品。将收集的凋落物和土壤样品装入布袋后,于实验室内采用改良的 Berlese-Tullgren 干漏斗法(烘 48 h)进行中小型土壤动物的收集。分离结束后于显微镜下鉴定其种类并计数,除前气门亚目和中气门亚目外,其他类群均鉴定至科或形态种水平^[25]。其中在凋落物层中以弹尾目、寄螨目和真螨目为主,分别占总多度的 37.95%、22.47%和 22.98%;土壤层主要有弹尾目、寄螨目、真螨目和双翅目,分别占总多度的 19.99%、24.68%、34.5%和 11.27%。所有野外工作都于 2013 年 7 月—8 月间完成。

1.2 数据分析方法

目前评估生物多样性海拔格局的大多数研究使用单一的 α 多样性度量,而 β 多样性则代表了跨栖息地的类群组成的空间变化和不相似性,包括类群的空间周转和嵌套性,将 β 多样性分开研究可以帮助解开环境变异如何对生物体产生影响。本文利用 Hill 多样性指数计算了不同相对多度类群(稀有-优势)在每个样方中的 α 多样性,计算公式为: $H_q = \left(\sum_{i=1}^S P_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}}$,其中 P_i 为物种 i 在样方中的相对多度, q 值越大,多样性指数反映的主要是优势类群的多样性信息;反之,则主要是代表了稀有类群的信息; $q=0$ 时为丰富度指数^[28]。为了能够较为直观的看到不同生物类群(植物或土壤动物)组成在海拔梯度上的变化情况,本研究同样计算了整个海拔梯度内,同时考虑群落中的稀有与优势类群下,两样方之间在不同海拔距离上的 β 多样性: $H_\beta = \frac{H_\gamma}{H_\alpha}$,其中 H_γ 为相应的 γ 多样性^[29]。

与以往网络分析使用的数据集不同,本研究中土壤动物与植物样品之间并不存在原始的可观测到的相互对应关系。而目前大多数计算种间相互作用的方法却并没有充分地考虑间接作用,且将协方差系数作为相互作用也因为其成对相互作用从相关残差推断出来的,所得的效应值无法直接与协变量相对应。因此,本文首先使用马尔可夫随机场(MRF),通过控制间接相互作用,获得具有权重的类群间直接相互作用数值矩阵。期间,利用记录的 GPS 坐标,建立了平滑高斯过程空间回归来去除样方间的空间自相关^[30]。然后,用 bipartite 包对获得的 3 个海拔段(低-中-高段分别含有 35、38、46 个样方)所对应的植物-土壤动物二分网络矩阵结构进行了拓扑分析^[31],本文选取的网络结构评价指标有:连接度和嵌套性(NODF),土壤动物的生态位重叠度

(文中采用“horn”距离)、灭绝曲线系数和普遍性。

鉴于各网络中土壤动物与植物各自的物种数量和组成都发生了变化,为了在不同海拔段的网络结构之间进行对比,本研究采用建立零模型的方法获得观测值对应的零模型的标准化效应值($SES = (X_{obs} - \mu_{null}) / \sigma_{null}$)。其中,虽然可以利用马尔可夫随机场计算得到土壤动物与植物之间的有权无向型网络矩阵,但主要是通过统计间接获得的,因此为了使所得结果更加保守,本文将原始矩阵去除权重而转化为 0—1 型二元数值矩阵后,选择“r00”的零模型算法^[32]。通过计算 1000 个随机网络矩阵所对应的参数,并根据观测值在零模型结果中的分布得到对应的 P 值(取 95% 的置信区间)。

上述分析都在 R-3.5.3 中完成。

2 结果与分析

2.1 土壤动物和植物的多样性海拔格局

凋落物层和土壤层的土壤动物群落在低-中-高三个海拔段的物种累积曲线(图 1)表明,样品收集充分,能够较为全面地反映两层中土壤动物在三个海拔段的多样性。而且在采样点数量相同时,土壤动物丰富度在中海拔段较高。

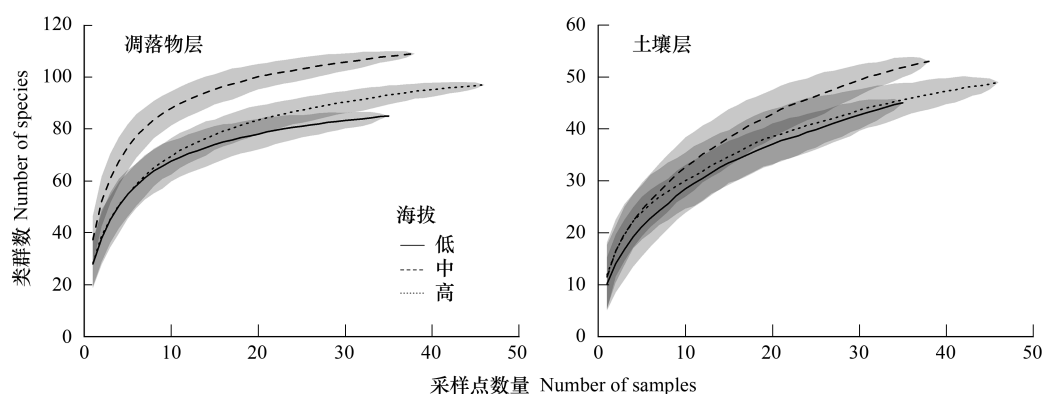


图 1 三个海拔段土壤动物物种累积曲线

Fig.1 Species accumulation curves of the soil fauna

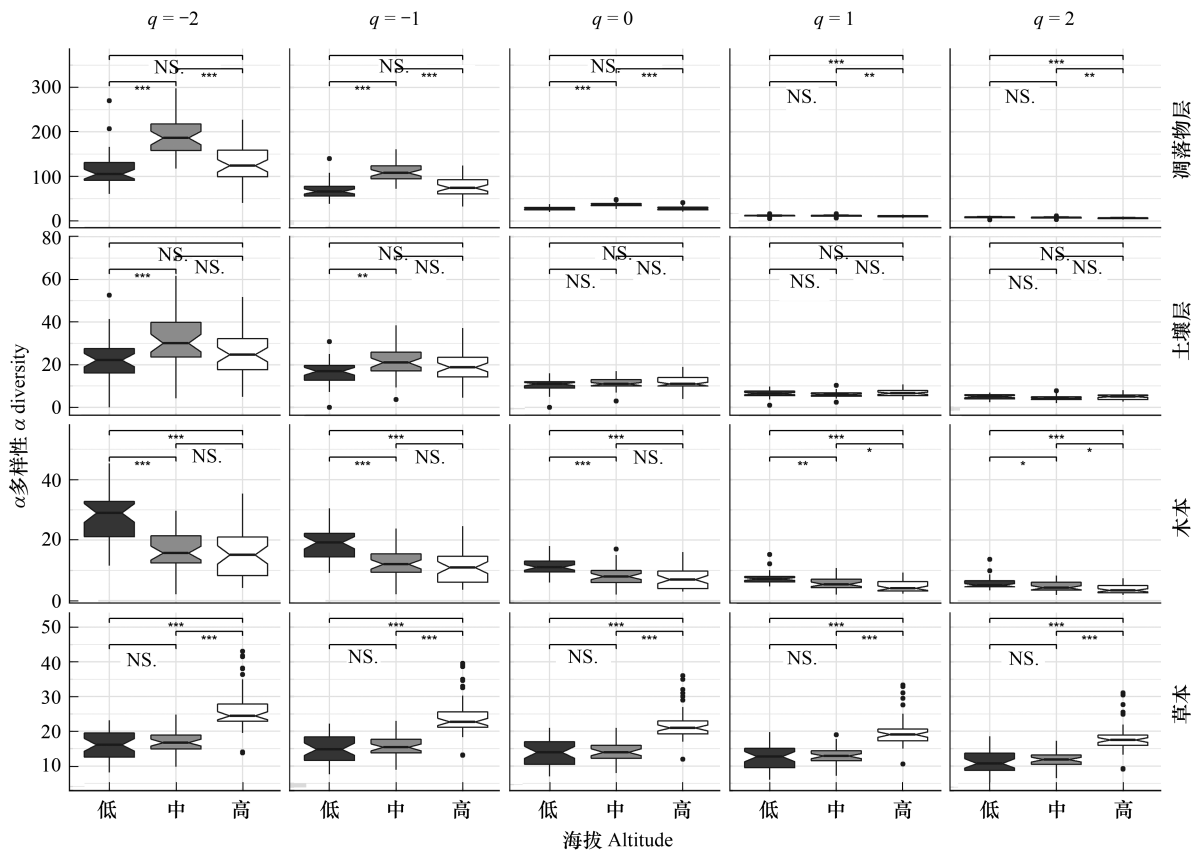
图 2 表明,凋落物层中土壤动物的稀有类群在中海拔段多样性最高(如 $q = -2$ 时,低 115.7,中 192.6,高 126.7),优势类群在高海拔段多样性最低(如 $q = 2$ 时,低 8.0,中 7.6,高 6.6);而土壤层中土壤动物的稀有类群在中海拔段多样性较高(如 $q = -2$ 时,低 22.4,中 31.6,高 26.6)。木本植物无论是稀有还是优势类群,都是在低海拔段多样性最高。而草本植物却无论是稀有还是优势类群,都是在高海拔段多样性最高。

在海拔梯度上,4 个生物类群的 β 多样性都随海拔距离线性增加(除 $q = -2$ 时土壤层中的稀有类群),即各类群(无论稀有还是优势类群)的组成差异都随海拔距离而增加,且其中稀有类群的 β 多样性截距要高于优势类群(相邻样方间的物种组成差异较大)。而且从图 3 中可以明显看出,与土壤动物和木本植物不同,随海拔距离的增加,草本植物的优势类群物种组成差异的变化速率要更大(图中斜率较大)。

2.2 土壤动物-植物互作网络分析

为了确定森林生态系统中的土壤和植物(木本-草本)类群对海拔的响应模式,本研究通过结合三个海拔梯度 3 种生物类群构建了互作网络,通过分别与建立的零模型对比发现,土壤动物-植物间的互作网络基本都表现出了显著的非随机关系格局,且两层中的土壤动物在各自网络中的连接度累积分布均符合幂律分布(拟合系数的 $P < 0.05$)。

图 4 表明,除草本与土壤层中土壤动物互作网络,其他三类网络的连接度都是在中海拔段最高,其中木本植物参与网络的连接度都是中海拔段 > 低海拔 > 高海拔段。网络的嵌套性指数 NODF 在木本植物与土壤动物

图2 各生物类群在三个海拔段的 α 多样性Fig.2 α diversity change of various taxa at three altitude sections***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$; NS, 不显著

(凋落物和土壤层)互作网络的中海拔段最高,尤其是与土壤层土壤动物的互作网络中明显高于低-高海拔段(低 6.0,中 11.1,高 3.1);而在草本植物与土壤动物(凋落物和土壤层)互作网络中的嵌套性指数 NODF 在高海拔部分最大,尤其是和凋落物层中土壤动物的互作网络显著高于零模型预测值,且嵌套性指数随海拔升高而增大(低 14.1,中 17.9,高 32.7)。

两层中土壤动物的生态位重叠度(niche overlap)均显著高于零模型的模拟值,其中凋落物层中土壤动物与草本植物、土壤层中土壤动物与木本植物互作网络都是在中海拔段较高,而凋落物层中土壤动物与木本植物、土壤层中土壤动物与草本植物互作网络都是在高海拔段较低。而在四类土壤动物-植物的网络中,加权后土壤动物的连接普遍性(generality)都随海拔升高而变大,且都高于零模型的模拟值。另外,本研究还利用灭绝曲线系数(extinction slop)作为评估群落稳定性的参数,结果表明,凋落物层土壤动物与植物(木本和草本植物)网络的灭绝曲线系数都是负值,且其绝对值大小趋势一致,都是在中海拔段最小。而土壤层中土壤动物与木本植物网络的灭绝曲线系数在低-中海拔段都为正值且相近,但在高海拔段相对于零模型并不显著;与草本植物网络的系数的绝对值则随海拔增大。

3 讨论

物种间相互作用是群落空间分布格局与构建机制的重要影响因子。本研究对比分析了东灵山地区地下土壤动物(按照生境分为凋落物层和土壤层)与地上植物(按照生活型分为木本和草本)互作网络的结构参数和各生物类群的多样性海拔分布,将有助于深入了解土壤动物的空间聚集机制及其多样性海拔分布机制。

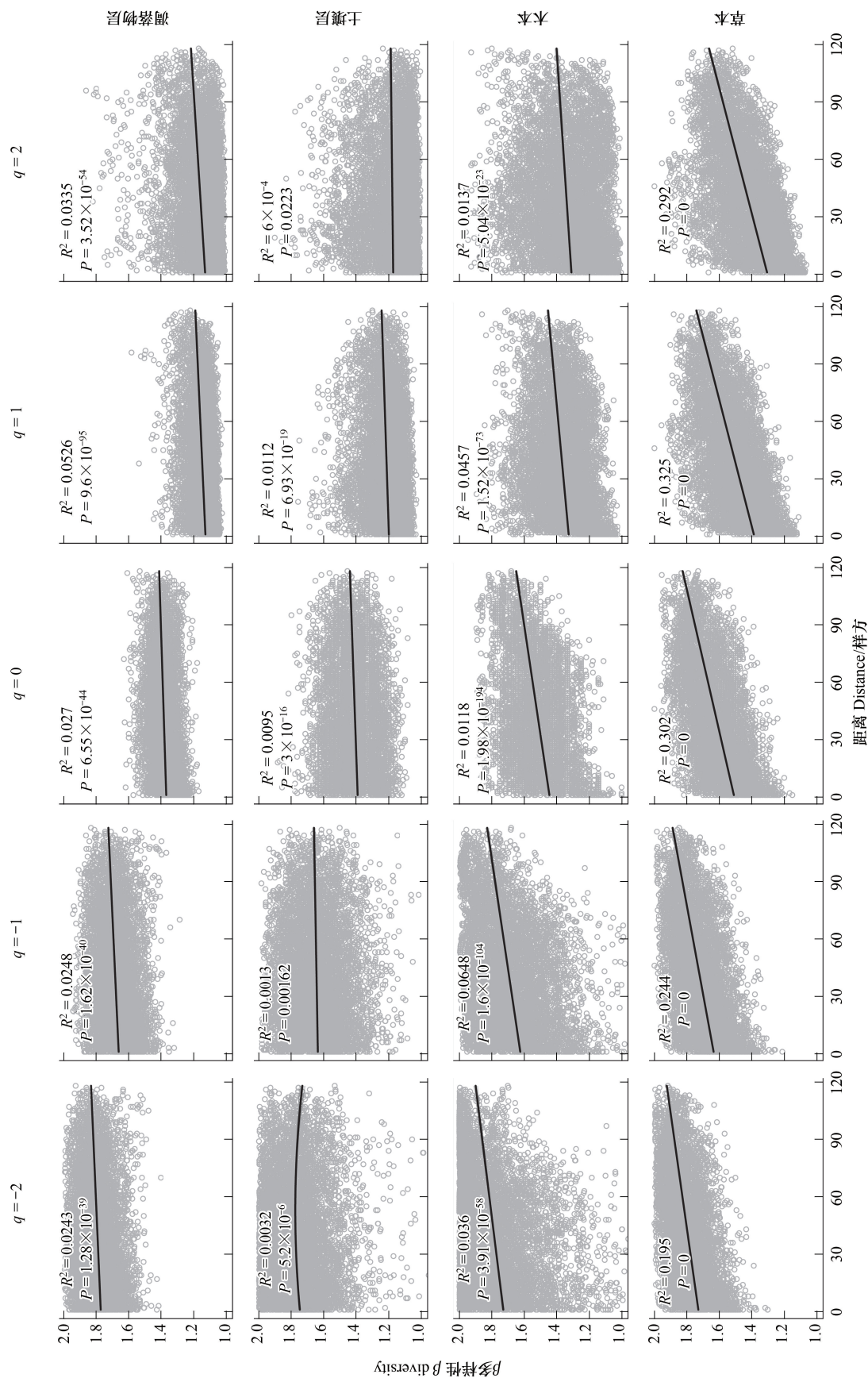


图 3 各生物类群 β 多样性随海拔距离的变化
Fig.3 The variation of β diversity of various taxa with altitude distance

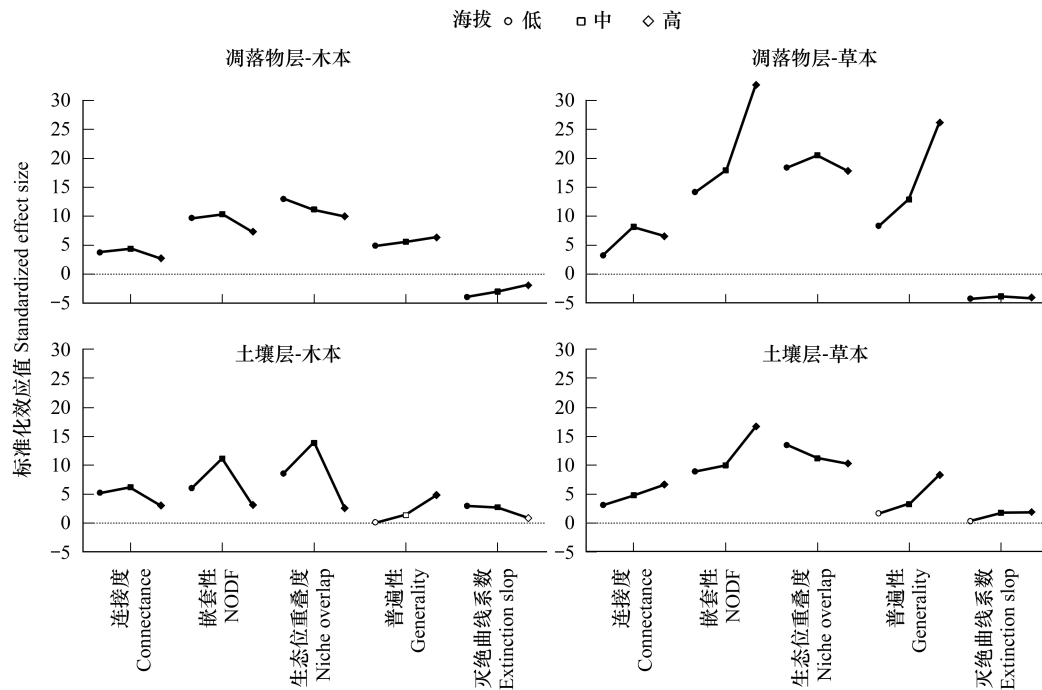


图4 土壤动物-植物互作网络的标准化拓扑特征比较

Fig.4 Standardized effect size of topological properties of soil fauna-plant interaction networks

●表示显著,○表示不显著

3.1 多样性的海拔变化

沿海拔梯度,植物和土壤动物等各生物类群不仅物种组成会发生变化,各物种的数量也同样会存在差异。因此,对各类群生物多样性的海拔分布格局的了解是研究地上-地下生物之间的相互作用关系的基础,也是对预测生物间相互作用关系对未来环境变化的必要前提^[1,19]。本研究表明,无论是稀有类群还是优势类群,相比土壤层,凋落物层中土壤动物有着较高多样性,且两层中土壤动物的优势类群随海拔梯度有着不同的变化格局。但无论木本还是草本植物,其稀有和优势类群的海拔变化模式基本相同。其中木本植物多样性随海拔降低,而草本植物多样性变化则恰好相反。另外,本研究发现,植物和土壤动物中各类群在海拔梯度上存在显著的聚集性分布,且稀有类群的格局特征比优势类群更大。其中,草本植物的物种组成对海拔梯度的响应模式与其他生物类群存在差异,其优势类群随海拔距离的变化速率也很高,聚集性分布格局最明显。本文的研究区域从低海拔段一直延伸至树线附近,因此受温度、光照和水分等因子的综合作用,形成林下草本植物到亚高山草甸群落的转变^[33]。而对于木本植物,由于本研究样带一直都是以辽东栎为优势种,其优势类群的组成变化必然不会很大。这或许也是两层中土壤动物优势类群差异为什么不大的原因,鉴于其受资源多样性的影响可能较小^[34—35],将来可以结合其他环境因子随海拔梯度的变化情况,深入探讨土壤动物群落多样性海拔格局的驱动机制。

3.2 网络的海拔变化

已有大量文献通过网络分析来探讨生态系统结构和功能,对于了解生物间互作关系在群落空间分布格局的作用以及多样性的维持机制具有重要的作用^[19,36—37]。本研究结果表明,土壤动物(凋落物层与土壤层)与植物(木本和草本植物)在三个海拔段上互作网络的各项拓扑参数都与建立的零模型存在显著差异。这也表明,在土壤动物海拔分布与群落的装配过程中,除外界环境因子的驱动外,生物间相互作用也同样产生着重要影响。

由于选择性灭绝、生境异质性差异、扩散能力以及物种空间分布的幂律特性,自然界中许多互惠网络都存

在一定的嵌套特性,这也一直是群落生态学的关注热点,对认识群落组成和结构层次以及生物多样性的了解具有重要价值^[38-39],在网络分析中也经常通过嵌套性 NODF 来表征物种相互关系组合中的冗余特征^[40]。本研究发现,木本植物-土壤动物互作网络在中海拔部分的冗余度高,而随着海拔的升高,草本植物-土壤动物网络在高海拔段有着较高的嵌套性指数。木本植物-土壤动物网络的连接度和嵌套性可能主要与土壤动物的多样性有关,而草本植物-土壤动物网络的连接度和嵌套性则可能与草本植物的多样性有关^[23]。鉴于木本植物多样性随海拔梯度的下降和草本植物多样性的升高,这也可以说明,为了能够抵抗海拔升高带来的环境胁迫,两层中的土壤动物与植物的互作关系都在木本和草本植物之间发生了转变,与草本植物建立了更多的联系,为从森林生态系统过渡到草甸而做出了适应性调整。

本研究还关注了用来衡量物种对相同资源的利用程度的生态位重叠度,用来展示类群之间相互作用方式的相似程度,从侧面反映各类群间竞争的强度。在凋落物层土壤动物-草本植物网络和土壤层土壤动物-木本植物网络中,土壤动物生态位重叠度在中海拔段较高,说明在中海拔部分土壤动物类群的竞争强度高,生态位分化程度较低。在四类网络中土壤动物的生态位重叠度都是在高海拔段较低,说明当外部环境胁迫较强时,土壤动物类群间的竞争强度减弱^[41]。而且在四类网络中土壤动物的连接普遍性都随海拔而增大,也从侧面说明了,相比低-中海拔段,在高海拔段土壤动物与植物的互作关系变得更密切。

沿海拔梯度,凋落物层中土壤动物-植物网络的稳定性(灭绝曲线系数)SES 值均为负值,且根据其变化趋势推断可能主要与土壤动物的稀有类群有关,而土壤中土壤动物-植物网络的稳定性则可能与植物的多样性有关。土壤层土壤动物-木本植物网络在低-中海拔段的灭绝曲线系数较大,表明随着木本植物的周转和消失,土壤动物还可以选择其他木本建立新的联系。而与草本植物组成的网络则不同,主要是在高海拔段有着较高的稳定性。结合植物的 α 多样性格局可推断,在高海拔段,土壤动物主要是扩大了与各类草本植物的联系,可能也同样增强了草本植物对环境胁迫的耐受性^[42-43]。

综合以上结果,凋落物层与土壤层中的土壤动物类群与地表植物可能有着不同的相互作用机制,而且不同生活型植物对地下土壤动物的影响也不同,不同类型土壤动物-植物互作网络随海拔梯度的变化存在差异。

3.3 研究分析与展望

土壤动物是生态系统中重要的组成因子,推动着营养元素的循环和能量的流动。然而,尽管地上-地下生物多样性以及二者的相互作用一直都是群落生态学研究热点^[9,12,44],但由于其较小的体型和复杂的生境异质性,其与植物的互作关系研究依然较为缺乏,通过网络分析来系统地反映土壤动物与其他类群的相互作用关系是目前研究的趋势^[45]。与其他的生物网络,如昆虫-植物的传粉、动物-植物的种子传播、菌根-植物互作网络等研究相比^[36,46],土壤动物-植物相互作用关系的研究目前还较为落后^[47]。一部分原因是由于样品收集和鉴定中的不足,现在可利用高通量测序技术的使用,利用分子生物学手段,得到分类更加精细并且功能类型更多样化的土壤动物的类群。其次,与其他类型的互作网络分析相比,本研究是基于同一样方中植物与土壤动物的共现格局^[48]。因此,对相互关系的鉴定推断方式主要依赖于统计分析,而不是基于真实观察到的两个生物类群之间的对应互作关系。虽然可能会揭示一些潜在的无法直接观测到的关系,但同时也可能会包括一些关系并不紧密的类群,对结果造成较大的干扰。因此,从实验设计的角度来看,直接的野外调查可能存在一定的缺陷,与控制实验和部分人为干预结合的方式可能对揭示真实的土壤动物-植物相互作用关系更为有效。例如,土壤动物主要与植物根系或其凋落物存在直接和间接的互作关系^[49-50],如果能集中对根际土和植物附近的凋落物中进行样品收集,将可能更有助于对植物-土壤动物间互作网络的分析。

4 结论

地上植物一方面可以通过生物性作用,如根、茎、叶、分泌物与凋落物;或者化学性,如植物的化感作用;以及物理性,巢穴、遮蔽造成的微生境对地下土壤动物多样性造成直接或间接的影响。因此,地上-地下两个系统间的耦合关系如何对环境变化做出动态响应也一直是生态学研究的重点。本研究对比分析了北京东灵山

森林生态系统中木本和草本植物与凋落物与土壤层内土壤动物的互作网络关系变化,同时展示了各类群多样性沿海拔梯度的变化格局。结果表明,沿海拔梯度,(1)土壤动物、植物各类群的多样性变化存在差异:土壤动物的稀有类群在中海拔段多样性较高,木本植物多样性在低海拔段较高,而草本植物多样性则在高海拔段较高,且土壤动物与木本植物各自的优势和稀有类群的多样性海拔变化也不相同;(2)土壤动物、植物各类群的群落组成差异都随海拔距离而增大;(3)地上植物与地下土壤动物之间的互作关系随海拔发生改变,且在两层之间、木本和土壤动物与草本和土壤动物的互作关系存在明显的差异。

参考文献 (References):

- [1] Hagedorn F, Gavazov K, Alexander J M. Above- and belowground linkages shape responses of mountain vegetation to climate change. *Science*, 2019, 365(6458): 1119-1123.
- [2] Mayfield M M, Stouffer D B. Higher-order interactions capture unexplained complexity in diverse communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(3): 0062.
- [3] Götzenberger L, de Bello F, Bräthen K A, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M, Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Zobel K, Zobel M. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 2012, 87(1): 111-127.
- [4] Chamagne J, Paine C E T, Schoolmaster D R Jr, Stejskal R, Volarčík D, Šebesta J, Trnka F, Koutecký T, Švarc P, Svátek M, Hector A, Matula R. Do the rich get richer? Varying effects of tree species identity and diversity on the richness of understory taxa. *Ecology*, 2016, 97(9): 2364-2373.
- [5] Gilliam F S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 2007, 57(10): 845-858.
- [6] Muller R N. Nutrient relations of the herbaceous layer in deciduous forest ecosystems//Gilliam F S, Roberts M R, eds. *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. New York: Oxford University Press, 2003: 15-37.
- [7] 邵元虎, 张卫信, 刘胜杰, 王晓丽, 傅声雷. 土壤动物多样性及其生态功能. *生态学报*, 2015, 35(20): 6614-6625.
- [8] 常海涛, 刘任涛, 陈蔚, 张安宁. 荒漠灌丛土壤动物分布及其生态功能. *生态学报*, 2020, 40(12): 4198-4206.
- [9] Pugnaire F I, Morillo J A, Peñuelas J, Reich P B, Bardgett R D, Gaxiola A, Wardle D A, van der Putten W H. Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. *Science Advances*, 2019, 5(11): eaaz1834.
- [10] Morriën E, Hannula S E, Snoek L B, Helmsing N R, Zweers H, de Hollander M, Soto R L, Bouffaud M L, Buée M, Dimmers W, Duyts H, Geisen S, Girlanda M, Griffiths R I, Jørgensen H B, Jensen J, Plassart P, Redecker D, Schmelz R M, Schmidt O, Thomson B C, Tisserant E, Uroz S, Winding A, Bailey M J, Bonkowski M, Faber J H, Martin F, Lemanceau P, de Boer W, van Veen J A, van der Putten W H. Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature Communications*, 2017, 8: 14349.
- [11] Sundqvist M K, Sanders N J, Wardle D A. Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2013, 44: 261-280.
- [12] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 2014, 515(7528): 505-511.
- [13] Ricklefs R E, Schluter D. The ecology of coexistence. (book reviews: species diversity in ecological communities. historical and geographical perspectives.). *Science*, 1994, 263: 995-996.
- [14] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [15] Rahbek C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 2005, 8(2): 224-239.
- [16] Peters M K, Hemp A, Appelhans T, Behler C, Classen A, Detsch F, Ensslin A, Ferger S W, Frederiksen S B, Gebert F, Haas M, Helbig-Bonitz M, Hemp C, Kindeketa W J, Mwangomo E, Ngereza C, Otte I, Röder J, Rutten G, Costa D S, Tardanico J, Zancolli G, Deckert J, Eardley C D, Peters R S, Rödel M O, Schleuning M, Ssymank A, Kakengi V, Zhang J, Böhning-Gaese K, Brandl R, Kalko E K V, Kleyer M, Nauss T, Tschapka M, Fischer M, Steffan-Dewenter I. Predictors of elevational biodiversity gradients change from single taxa to the multi-taxa community level. *Nature Communications*, 2016, 7: 13736.
- [17] Maaß S, Maraun M, Scheu S, Rillig M C, Caruso T. Environmental filtering vs. resource-based niche partitioning in diverse soil animal assemblages. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 85: 145-152.
- [18] Xu G R, Zhang Y X, Zhang S, Ma K M. Biodiversity associations of soil fauna and plants depend on plant life form and are accounted for by rare taxa along an elevational gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 140: 107640.
- [19] Ramirez K S, Geisen S, Morriën E, Snoek B L, van der Putten W H. Network analyses can advance above-belowground ecology. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(9): 759-768.
- [20] Yan C, Xie Y, Li X H, Holyoak M, Zhang Z B. Species co-occurrence and phylogenetic structure of terrestrial vertebrates at regional scales. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(4): 455-463.
- [21] Hu Y J, Veresoglou S D, Tedersoo L, Xu T L, Ge T D, Liu L, Chen Y L, Hao Z P, Su Y R, Rillig M C, Chen B D. Contrasting latitudinal diversity and co-occurrence patterns of soil fungi and plants in forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 100-110.
- [22] Cody M L, Diamond J M. *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press, 1975.

- [23] Yeeles P, Lach L, Hobbs R J, van Wees M, Didham R K. Woody plant richness does not influence invertebrate community reassembly trajectories in a tree diversity experiment. *Ecology*, 2017, 98(2): 500-511.
- [24] van Heezik Y, Dickinson K J M, Freeman C, Porter S, Wing J, Barratt B I P. To what extent does vegetation composition and structure influence beetle communities and species richness in private gardens in New Zealand? *Landscape and Urban Planning*, 2016, 151: 79-88.
- [25] Xu G R, Lin Y H, Zhang S, Zhang Y X, Li G X, Ma K M. Shifting mechanisms of elevational diversity and biomass patterns in soil invertebrates at treeline. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 113: 80-88.
- [26] McCain C M. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(3): 346-360.
- [27] Atunnisa R, Ezawa T. Nestedness in arbuscular mycorrhizal fungal communities in a volcanic ecosystem: selection of disturbance-tolerant fungi along an elevation gradient. *Microbes and Environments*, 2019, 34(3): 327-333.
- [28] Hill M O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 1973, 54(2): 427-432.
- [29] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, 21(2/3): 213-251.
- [30] Wood S, Wood M S. Package 'mgcv'. R Package Version, 2015, 1: 29.
- [31] Dormann C F, Gruber B, Fründ J. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *Interaction*, 2008, 1: 0.2413793.
- [32] Oksanen J, Blanchet F G, Kindt R, Legendre P, Minchin P R, O'hara R B, Simpson G L, Solymos P, Stevens M H, Wagner H, Oksanen M J. Package 'vegan'. Community ecology package, version, 2013, 2(9): 1-295.
- [33] Jiang Z H, Ma K M. Environmental filtering drives herb community composition and functional trait changes across an elevational gradient. *Plant Ecology and Evolution*, 2015, 148(3): 301-310.
- [34] Vanbergen A J, Watt A D, Mitchell R, Truscott A M, Palmer S C F, Ivits E, Eggleton P, Jones T H, Sousa J P. Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia*, 2007, 153(3): 713-725.
- [35] Korboulewsky N, Perez G, Chauvat M. How tree diversity affects soil fauna diversity: a review. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 94: 94-106.
- [36] Bonfante P, Anca I A. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: a network of interactions. *Annual Review of Microbiology*, 2009, 63: 363-383.
- [37] Barber  n A, Bates S T, Casamayor E O, Fierer N. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. *ISME J*, 2012, 6(2): 343-351.
- [38] Rodr  guez-Giron  s M A, Santamar  a L. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography*, 2006, 33(5): 924-935.
- [39] Almeida-Neto M, Guimar  es P, Guimar  es Jr P R, Loyola R D, Ulrich W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 2008, 117(8): 1227-1239.
- [40] Almeida-Neto M, Ulrich W. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, 2011, 26(2): 173-178.
- [41] He Q, Bertness M D, Altieri A H. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, 2013, 16(5): 695-706.
- [42] Bonkowski M, Villenave C, Griffiths B. Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant and Soil*, 2009, 321(1/2): 213-233.
- [43] Daleo P, Iribarne O. Beyond competition: the stress-gradient hypothesis tested in plant-herbivore interactions. *Ecology*, 2009, 90(9): 2368-2374.
- [44] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Set  l   H, van der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [45] Marsden C, Martin-Chave A, Cortet J, Hedde M, Capowiez Y. How agroforestry systems influence soil fauna and their functions-a review. *Plant and Soil*, 2020, 453(1/2): 29-44.
- [46] Memmott J, Craze P G, Waser N M, Price M V. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters*, 2007, 10(8): 710-717.
- [47] Wu H M, Wu H M, Qin X J, Lin M H, Zhao Y L, Rensing C, Lin W X. Replanting disease alters the faunal community composition and diversity in the rhizosphere soil of *Radix pseudostellariae*. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 310: 107304.
- [48] 王剑, 董乙义, 马丽滨, 潘勃, 马方舟, 丁晖, 胡亚萍, 彭艳琼, 吴孝兵, 王波. 西双版纳国家级自然保护区蚂蚁-树互作网络空间变异. *生物多样性*, 2020, 28(6): 695-706.
- [49] Co  teaux M M, Bolger T. Interactions between atmospheric CO₂ enrichment and soil fauna. *Plant and Soil*, 2000, 224(1): 123-134.
- [50] Sauvadet M, Chauvat M, Brunet N, Bertrand I. Can changes in litter quality drive soil fauna structure and functions? *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 107: 94-103.