

DOI: 10.5846/stxb202104221058

王壮壮, 朱时应, 张秋涵, 何梦萨, 普布. 亏祖山秋季不同海拔土壤纤毛虫优势种生态位及其与环境因子的关系. 生态学报, 2022, 42(9): 3494-3503.

Wang Z Z, Zhu S Y, Zhang Q H, He M S, Pu B. Niche of the dominant species of soil ciliates and its relationship with environmental factors at different altitudinal gradients in autumn on Kuizu Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(9): 3494-3503.

亏祖山秋季不同海拔土壤纤毛虫优势种生态位及其与环境因子的关系

王壮壮, 朱时应, 张秋涵, 何梦萨, 普布*

西藏大学理学院生命科学系高原动物学实验室, 拉萨 850000

摘要:为深入了解拉萨河流域亏祖山不同海拔梯度秋季土壤纤毛虫优势种生态位及其与环境因子的关系,于2015年10月在亏祖山共设置11个样点,用土壤采样器采用梅花五点式采集土样,同时记录相应的理化因子,土样在实验室自然风干后,采用“非淹没培养法”和“活体观察法”进行培养和形态学鉴定。亏祖山11个样点中,共鉴定到土壤纤毛虫132种,隶属3纲14目48科66属,其中14个优势种($Y > 0.02$)。土壤纤毛虫优势种生态位宽度最大的是明显长颈虫(*Dileptus conspicuus*),生态位宽度最小的是卵圆前管虫(*Prorodon ovum*)和似肾形虫(*Colpoda simulans*)。土壤纤毛虫优势种生态位重叠值位于0.02—0.99之间,生态位重叠值最低的为似肾形虫(*Colpoda simulans*)和卵圆前管虫(*Prorodon ovum*),而生态位重叠值最高的为念珠角毛虫(*Keronopsis monilata*)和膨胀肾形虫(*Colpoda inflata*)。亏祖山14个优势种生态响应速率之和为负值,表明土壤纤毛虫优势种处于衰退阶段。土壤纤毛虫优势种与环境因子的典范对应分析(CCA)结果显示,轴1和轴2累计解释物种变异的37.8%,表明轴1和轴2能较好地反映优势种与环境因子的关系;总氮是显著解释变量,对优势种变异的解释率为17.6%。综上分析得出,明显长颈虫(*Dileptus conspicuus*)、点滴半眉虫(*Hemiophrys pectinata*)和前口瞬目虫(*Glaucoma frontata*)对土壤环境适应能力较强,具有广泛的生态适应幅度;土壤纤毛虫优势种生态位重叠值低,种间竞争比较弱;土壤纤毛虫优势种之间以及优势种和环境之间尚未达到相对动态平衡,优势种正处衰退阶段;总氮是影响拉萨河流域土壤纤毛虫优势种分布和生态位的主要环境因子。

关键词:亏祖山;土壤纤毛虫;生态宽度;生态位重叠值;环境因子

Niche of the dominant species of soil ciliates and its relationship with environmental factors at different altitudinal gradients in autumn on Kuizu Mountain

WANG Zhuangzhuang, ZHU Shiying, ZHANG Qiuhan, HE Mengsa, PU Bu*

Plateau Zoology Laboratory, Department of Life Sciences, Faculty of Science, Tibet University, Lasa 850000, China

Abstract: In order to understand the niche of dominant species of soil ciliates and its relationship with environmental factors at different altitudinal gradients on Kuizu Mountain, Bailang Village, Linzhou County in the Lhasa River Basin in autumn, a total of 11 sample sites were set on Kuizu Mountain in October 2015. Five-point pattern of plum blossom was adopted to collect soil samples with soil sampler, while the corresponding physical and chemical factors were recorded. Soil samples were brought to the laboratory for natural drying. Non-flooded petri dish method and in vivo observation were used for culture and morphological identification. A total of 132 species of soil ciliates were identified, belonging to 66 genera, 48 families,

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YEC0502004);“一江四河”流域生物多样性调研与维持机制评价综合科学考察项目(藏财科教指[2021]1号和藏财教指[2019]01号)

收稿日期:2021-04-22; 网络出版日期:2022-01-06

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

14 orders, and 3 classes in the 11 sample points on Kuizu Mountain. There were 14 dominant species ($Y > 0.02$), among which the absolutely dominant species ($Y > 0.1$) were *Glaucoma Scintillans* and *Litonotus carinatus*. The largest niche width of the dominant soil ciliate species was *Dileptus conspicuus*. The smallest niche widths were *Prorodon ovum* and *Colpoda simulans*. The niche overlap of dominant species of soil ciliates ranged from 0.02 to 0.99. *Colpoda simulans* and *Prorodon ovum* had the lowest niche overlap, but *Keronopsis monilata* and *Colpoda inflata* had the highest niche overlap. The sum of the ecological response rates of the 14 dominant species was negative, indicating that the dominant species of soil ciliates were in a declining stage on Kuizu Mountain. The Canonical correspondence analysis (CCA) of dominant species and environmental factors of soil ciliates showed that, Axis 1 and 2 accounted for 37.8% of species variation, indicating that Axis 1 and Axis 2 could better reflect the relationship between dominant species and environmental factors, total nitrogen was a significant explanatory variable, the explanatory rate of dominant species variation was 17.6%. In conclusion, *Dileptus conspicuus*, *Hemiophrys pectinata* and *Glaucoma frontata* had strong adaptability to the soil environment and had a wide range of ecological adaptation. The niche overlap of dominant species of soil ciliates was low, the interspecific competition was weak. The relative dynamic balance between the dominant species of soil ciliates and the environment has not been reached, and the dominant species community was in a declining stage. Total nitrogen was the main environmental factor affecting the variation of soil ciliates dominant species community and the niche on Kuizu Mountain in the Lhasa River Basin.

Key Words: Kuizu Mountain; soil ciliates; niche width; niche overlap value; environmental factors

土壤原生动物具有丰富的物种多样性及巨大的生物量,在土壤生态系统的物质循环和能量流动中扮演着重要角色^[1-2]。土壤纤毛虫是土壤原生动物三大类群之一,是单细胞真核生物中特化强度高,结构功能最复杂的类群,具有个体小、种类和数量繁多、繁殖速度较快、比表面积大、对环境反映灵敏,环境适应性强等特点^[3-5]。土壤纤毛虫直接或间接参与土壤有机物的分解和转化,在土壤生态系统的能量流动与物质循环中发挥着十分重要作用。土壤纤毛虫被作为一种良好的环境指示生物,其环境效应参数(多样性特征和群落结构的变化等)可作为评价、监测以及预报土壤环境变化的指标^[6-8]。目前国内草甸土壤纤毛虫的研究区域主要集中在沼泽化草甸、甘南亚高寒草甸和青藏高原东缘高寒草甸等地,研究内容以土壤纤毛虫的群落结构特征和多样性为主^[9-11],缺乏对土壤纤毛虫资源利用情况和种间关系的系统研究。西藏高寒草甸土壤纤毛虫相关研究报道较少,对土壤纤毛虫生态位的研究尚未见报道。

西藏位于青藏高原西南部,海拔高、气候多样、生态系统脆弱,环境遭到破坏后较难恢复。由于其独特的地理环境,研究土壤动物类群多样性、种间关系及其与环境的关系尤为重要。本文以秋季拉萨河流域林周县白朗村亏祖山高寒草甸土壤纤毛虫为研究对象,旨在深入了解亏祖山高寒草甸生态系统中土壤纤毛虫优势种生态位宽度、生态位重叠值、可利用资源的变化以及与环境因子之间的关系,探讨土壤纤毛虫优势种空间资源利用情况和种间关系,为拉萨河流域亏祖山高寒草甸的土壤生物多样性保护和生态环境改善、退化生态系统的恢复提供基础数据,为亏祖山建立高寒草甸退化的预警指示系统和高寒草甸生态系统的可持续发展提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域基本概况

西藏拉萨市林周县卡孜乡白朗村亏祖山位于东经 $91^{\circ}07'33''$ — $91^{\circ}07'19''$ E, 北纬 $29^{\circ}52'23''$ — $29^{\circ}49'50''$ N, 属于拉萨河支流波渡河谷西南部,距林周县 15 km 左右,山体海拔跨度在 3900—5100 m 之间,年日照时大于 3000 h,年均气温在 7.6°C ,降水主要集中于每年的 6—9 月,降水量在 440 mm 左右^[12-14]。山体分布有高寒草甸草场、高寒矮灌丛到高寒草甸及部分裸露岩石,常见的植物主要有高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*)、钉柱委陵

菜 (*Potentilla saundersiana*)、青藏苔草 (*Carex moorcroftii*)、雪层杜鹃 (*Rhododendron nivale*)、樱草杜鹃 (*Rhododendron primuliflorum*)、金露梅 (*Potentilla fruticosa*)、肉果草 (*Lancea tibetica*)、青海刺参 (*Morina kokonorica*)、垫状点地梅 (*Androsace tapete*) 和瑞香狼毒 (*Stellera chamaejasme*) 等; 常见动物有荨麻蛱蝶 (*Aglais urticae*)、西藏飞蝗 (*Locusta migratoria tibetensis*)、高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*)、高原兔 (*Lepus oiostolus*)、地山雀 (*Pseudopodoces humilis*)、棕颈雪雀 (*Pyrgilauda ruficollis*)、藏雪鸡 (*Tetraogallus tibetanus*) 和高原山鹑 (*Perdix hodgsoniae*) 等。

1.2 样点设置和取样方法

2015 年 10 月, 在林周县白朗村亏祖山高寒草甸海拔 4000—5000 m 之间, 大约每 100 m 海拔梯度设置为一个样地, 共设置 11 个不同海拔梯度的样地 (图 1), 土壤理化因子随海拔的增加出现不同层次的差异, 其中 pH 随海拔的增加呈现先增加后减少的趋势, 温度随海拔的增加呈现减小的趋势, 样点 1 总氮 (TN) 和全磷 (TP) 含量最高 (样点位于山脚下、受放牧等人类活动干扰), 而样点 10 总氮 (TN) 含量最少, 样点 5 全磷 (TP) 含量最少, 有机质含量百分比各样点间差异不明显; 亏祖山植物物种丰富度随海拔呈中间高、两边低的单峰变化格局 (表 1)。

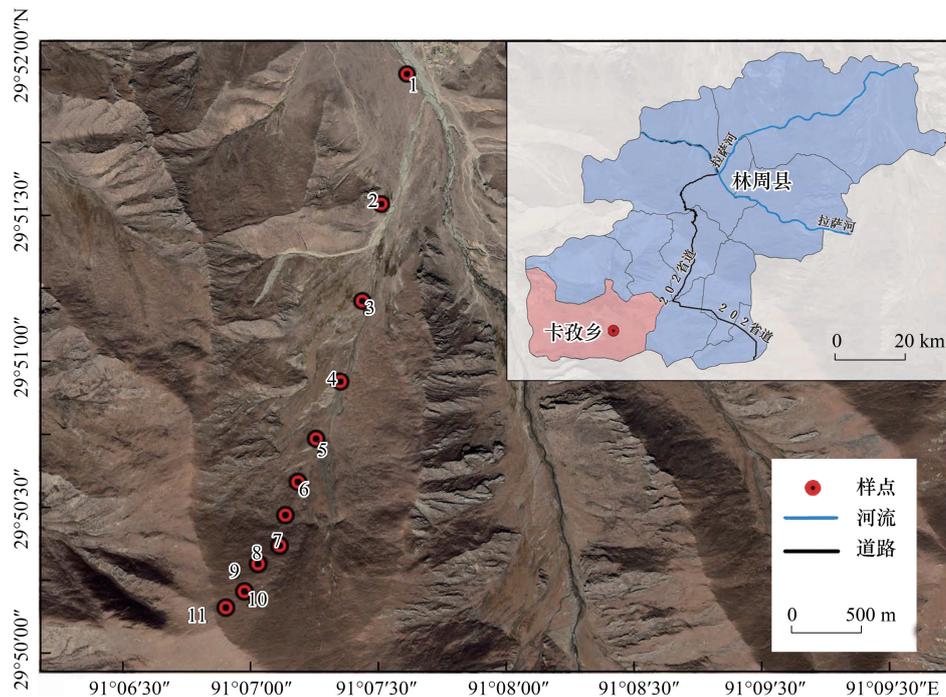


图 1 拉萨河流域亏祖山样点示意图

Fig.1 Schematic diagram sample points on Kuizu Mountain in the Lhasa River Basin

1.3 取样方法

每个样地 (20 m×20 m) 用圆筒式环刀 (高 30 cm, 直径 5 cm) 土壤采样器取样, 采用梅花五点式采集 25 个 0—15 cm 小土样, 混合后装入透气布袋, 在实验室室温下自然风干, 土样风干时在牛皮纸上均匀摊开, 使用透气草纸覆盖自然风干。

1.4 土壤纤毛虫的培养和鉴定

自然风干的土壤样品采用定量和定性的方法进行培养和鉴定, 定性研究采用“非淹没培养法”, 每份取风干土样 50 g, 分别置于直径为 15 cm 的培养皿中, 将土壤浸出液加入到培养皿中, 土壤完全湿润而不淹没, 在 25℃ 的恒温下培养土壤纤毛虫, 培养后的第 2、4、7、11、14、21、30 天放置于光学显微镜下进行形态学鉴定, 并记录每个物种的个体数, 直到未检出新见物种为止^[15-19]。定量研究采用直接计数法, 其中每个样点做 3 次重

复,并将数据整合。通过活体观察法对土壤纤毛虫进行了形态学鉴定,相关鉴定资料依据^[20-26]。

1.5 理化因子的测定

土温利用曲管地温计(温度范围为-10—60℃)测定;土壤 pH 值采用电位测定法,用 TSS-851 土壤湿度酸度计测定;其它土壤理化因子委托西藏博源环境检测有限公司进行测定,土壤含氮量用凯氏法进行硝化处理后,在自动离子分析仪上测定;土壤含磷量用氢氧化钠碱熔-钼锑抗比色法测定;有机质含量采用硫酸、重铬酸钾氧化-容量法测定。

表 1 样点的基本情况

Table 1 Basic information of the research sites

样点 Sites	Alt/m	pH	ST/℃	TN/ (g/kg)	TP/ (g/kg)	SOM/%	植被类型 Vegetational form
1	4000	5.65	11.5	16.1	6.5	2	优势种为草沙蚕 (<i>Tripogon bromoides</i>) 和藏橐吾 (<i>Ligularia rumicifolia</i>), 伴生种有笔直黄芪 (<i>Astragalus strictus</i>)、肉果草 (<i>Lancea tibetica</i>)、丝颖针茅 (<i>Stipa capillacea</i>)
2	4100	5.92	9.8	12.77	1.37	2	优势种为蕨麻委陵菜 (<i>Potentilla anserina</i>), 伴生种有青藏苔草 (<i>Carex moorcroftii</i>)、平车前 (<i>Plantago depressa</i>)、西伯利亚蓼 (<i>Polygonum sibiricum</i>)、毛果草 (<i>Lasiacaryum densiflorum</i>)
3	4200	6.02	8.3	2.3	2.11	3	优势种为藏西蒿草 (<i>Kobresia schoenoides</i>) 和高山蒿草 (<i>Kobresia pygmaea</i>), 伴生种有丝颖针茅、二裂委陵菜 (<i>Potentilla</i>
4	4300	6.05	5	2.01	5.24	1	<i>bifurca</i>)、青藏苔草 (<i>Carex moorcroftii</i>)、肉果草 (<i>Lancea tibetica</i>)
5	4400	6.1	11	2.95	0.87	4	优势种为雪层杜鹃 (<i>Rhododendron nivale</i>)、高山蒿草 (<i>Kobresia</i>
6	4500	6.13	6	3.73	3.34	4	<i>pygmaea</i>) 和樱草杜鹃 (<i>Rhododendron primuliflorum</i>); 伴生种有
7	4600	6.24	6	6	2.14	3	钉柱委陵菜 (<i>Potentilla anserina</i>)、藏西蒿草、圆穗蓼 (<i>Polygonum</i>
8	4700	6.31	4.5	5.38	2.38	4	<i>macrophyllum</i>)、弱小火绒草 (<i>Leontopodium pusillum</i>)、高山唐松草 (<i>Thalictrum alpinum</i>)
9	4800	6.01	1.5	4.91	3.36	3	优势种为青藏苔草、高山蒿草 (<i>Kobresia pygmaea</i>) 和藏西蒿草,
10	4900	6.15	5.7	0.5	3.89	3	伴生种有钉柱委陵菜 (<i>Potentilla anserina</i>)、圆穗蓼 (<i>Polygonum</i>
11	5000	6.15	3.5	5.7	3.23	4	<i>macrophyllum</i>)、中亚早熟禾 (<i>Poa litwinowiana</i>)、麻花苣 (<i>Gentiana straminea</i>)、弱小火绒草 (<i>Leontopodium pusillum</i>)

Alt:海拔 Altitude;ST:土壤温度 Soil temperature; TN:总氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus; SOM:有机质 Soil organic matter

1.6 数据处理和分析

用 Excel 2010 对数据进行整理,并计算 McNaughton 优势度指数 (Y)^[27-28],利用 R 4.0.5 (Spaa) 计算 Levins 生态位宽度指数 (B_i)^[29]和 Pinaka 生态位重叠值 (O_{ik})^[30],用 Canoco 4.5 对物种和环境因子进行去趋势对应分析 (DCA) 和典范对应分析 (CCA),为降低各变量之间的异质性,对环境因子进行标准化处理 (Z -score),采用 Origin 2019b 作图。公式如下:

$$Y = f_i \frac{n_i}{N} \quad (1)$$

$$P_{ij} = \frac{N_{ij}}{N_i} \quad (2)$$

$$B_i = \frac{1}{r \sum_{j=1}^r P_{ij}^2} \quad (3)$$

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r (P_{ij} \times P_{kj})}{\sqrt{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \times \sum_{j=1}^r P_{kj}^2}} \quad (4)$$

$$\Delta O_{ik} = \sum_{k=1} O_{ik} - \sum_{i=1} O_{ik} \quad (5)$$

$$R = \frac{B_i}{\Delta O_{ik}} \quad (6)$$

式中, f_i 为第 i 个物种在所有样点中出现的频率, N 为一个样点中所有物种的个体数, n_i 是指第 i 个物种在样点中的个体数。当 $Y > 0.02$ 确定为优势种, $Y > 0.1$ 为绝对优势种。 N_{ij} 是指物种 i 利用资源 J 中个体数占该物种总个体数的比例, N_i 是物种 i 的总数, r 为样点的总数, B_i 是物种的生态位宽度指数, O_{ik} 是生态位重叠值, 其取值范围为 $[0, 1]$, $\sum_{k=1} O_{ik}$ 指物种 i 占用其他物种的总资源量, 而 $\sum_{i=1} O_{ik}$ 为物种 k 被其他物种侵占的总资源量, ΔO_{ik} 表示相对资源占用量, 当 $i=k$ 时, $\Delta O_{ik} > 0$, 表示该物种处于发展期, $\Delta O_{ik} = 0$ 是中性的, $\Delta O_{ik} < 0$, 说明该物种处于衰退期。 R 为生态响应速率。

2 结果与分析

2.1 拉萨河流域亏祖山秋季土壤纤毛虫优势种

拉萨河流域林周县白朗村亏祖山高寒草甸 11 个样点中, 共鉴定到土壤纤毛虫 132 种, 隶属于 3 纲 14 目 48 科 66 属。其中优势种共 14 个, 闪瞬目虫 (*Glaucoma scintillans*) 和龙骨漫游虫 (*Litonotus carinatus*) 为绝对优势种 ($Y > 0.1$), 分别占有优势种个体数的 22.76% 和 11.38% (表 2)。闪瞬目虫 (*Glaucoma scintillans*) 和明显长颈虫 (*Dileptus conspicuus*) 在 11 个样点中均有分布 ($f_i = 1$)。亏祖山土壤纤毛虫优势种丰度百分比图结果显示, 闪瞬目虫 (*Glaucoma scintillans*) 在样点 4、5、6、7、8 中所占比例较大, 龙骨漫游虫 (*Litonotus carinatus*) 在样点 6 和样点 11 样点中所占比例较大, 似肾形虫 (*Colpoda simulans*) 和多足尾枝虫 (*Urostyla mullipes*) 在样点 1 样点所占比例最大, 卵圆前管虫 (*Prorodon ovum*) 在样点 3 样点所占比例较大 (图 2)。对亏祖山土壤纤毛虫优势种丰度聚类结果显示, 总体上共分为两类聚集, 在距离最近处样点 4、5 和样点 7 样点相似性较高聚为一类, 而样点 9 和样点 10 样点相似性程度高, 聚为一类 (图 2)。

表 2 拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种出现频率 (f_i) 和优势度 (Y)

Table 2 The occurrence frequency (f_i) and dominance degree (Y) of the dominant species of soil ciliates on Kuizu Mountain in the Lhasa River Basin

序号 Serial number	优势物种 Dominant species	f_i	Y	序号 Serial number	优势物种 Dominant species	f_i	Y
1	点滴半眉虫 <i>Hemiohrys pectinata</i>	0.91	0.051	8	明显长颈虫 <i>Dileptus conspicuus</i>	1	0.063
2	多足尾枝虫 <i>Urostyla mullipes</i>	0.91	0.098	9	念珠角毛虫 <i>Keronopsis monilata</i>	0.73	0.064
3	肋状半眉虫 <i>Hemiohrys pleurosigma</i>	0.82	0.042	10	膨胀肾形虫 <i>Colpoda inflata</i>	0.64	0.051
4	梨形四膜虫 <i>Tetrahymena pyriformis</i>	0.45	0.027	11	前口瞬目虫 <i>Glaucoma frontata</i>	0.91	0.050
5	龙骨漫游虫 <i>Litonotus carinatus</i>	0.91	0.141	12	闪瞬目虫 <i>Glaucoma scintillans</i>	1	0.288
6	卵圆前管虫 <i>Prorodon ovum</i>	0.36	0.028	13	似肾形虫 <i>Colpoda simulans</i>	0.36	0.026
7	美丽圆纹虫 <i>Furgasonia rubens</i>	0.64	0.045	14	突额扭头虫 <i>Metopus rostratus</i>	0.45	0.027

2.2 拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种生态位

2.2.1 土壤纤毛虫优势种生态位宽度

在空间维度上, 拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种生态位宽度位于 1.64—11 之间 (图 3), 生态位变化幅度较大, 其中生态位宽度最大的是明显长颈虫 (*Dileptus conspicuus*), 生态位宽度为 11; 其次为点滴半眉虫 (*Hemiohrys pectinata*) 和前口瞬目虫 (*Glaucoma frontata*), 生态位宽度为 10, 这类物种对环境适应能力较强, 有着较广的生态位适应幅度。而生态位宽度最小的是卵圆前管虫 (*Prorodon ovum*) 和似肾形虫 (*Colpoda simulans*), 生态位宽度为 1.64, 这类物种对生境有严格的要求, 对环境具有极强的选择性, 需在适宜的条件下才能利用资源。

2.2.2 土壤纤毛虫优势种生态位重叠值

在空间维度上, 拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种生态位重叠值位于 0.02—0.99 之间 (图 4), 生态位重叠值最低的是似肾形虫 (*Colpoda simulans*) 和卵圆前管虫 (*Prorodon ovum*), 而生态位重叠值最高的是念珠

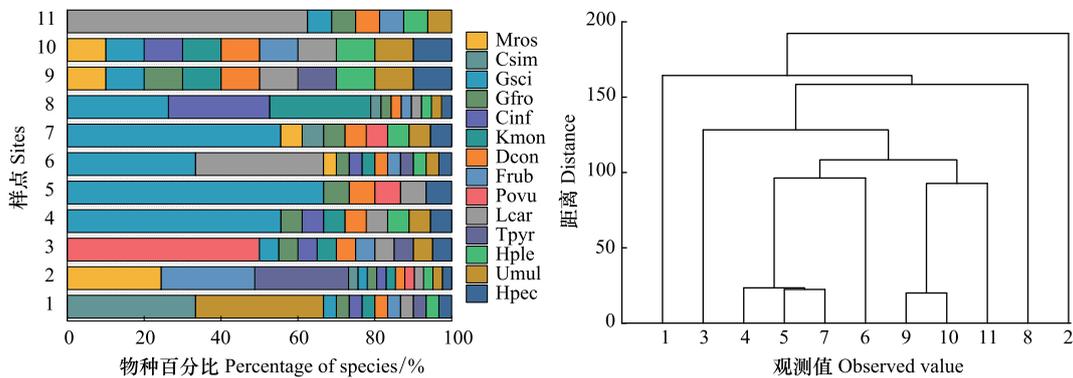


图 2 拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种丰度百分比和聚类

Fig.2 Abundance percentage and clustering of the dominant species of soil ciliates on Kuizu Mountain in the Lhasa River Basin

Hpec:点滴半眉虫 *Hemiphrys pectinata*; Umul:多足尾枝虫 *Urostyla mullipes*; Hple:肋状半眉虫 *Hemiphrys pleurosigma*; Tpyr:梨形四膜虫 *Tetrahymena pyriformis*; Lcar:龙骨漫游虫 *Litonotus carinatus*; Povu:卵圆前管虫 *Prorodon ovum*; Frub:美丽圆纹虫 *Furgasonia rubens*; Dcon:明显长颈虫 *Dileptus conspicuus*; Kmon:念珠角毛虫 *Keronopsis monilata*; Cinf:膨胀肾形虫 *Colpoda inflata*; Gfro:前口瞬目虫 *Glaucoma frontata*; Gsci:闪瞬目虫 *Glaucoma scintillans*; Csim:似肾形虫 *Colpoda simulans*; Mros:突额扭头虫 *Metopus rostratus*

角毛虫 (*Keronopsis monilata*) 和膨胀肾形虫 (*Colpoda inflata*)。土壤纤毛虫 14 个优势种的 91 对生态位重叠值中,有 11 对生态位重叠值较高 ($O_{ik} > 0.6$), 占总对数的 12.09%, 有 38 对生态位重叠值低 ($0.3 < O_{ik} \leq 0.6$), 占总对数的 41.30%, 而有 42 对生态位重叠值较低 ($O_{ik} \leq 0.3$), 占总对数的 46.15%。总体上,拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种生态位重叠值以低等级为主,种间竞争弱。

2.2.3 土壤纤毛虫优势种生态响应速率

分析拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种相对资源占用量 (ΔO_{ik}) 和响应速率 (R) 结果显示 (表 3), 卵圆前管虫 (*Prorodon ovum*) 的相对资源占用量 (O_{ik}) 的变化幅度 (绝对值) 最大, 而美丽圆纹虫 (*Furgasonia rubens*) 相对资源占用量变化幅度 (绝对值) 最小。卵圆前管虫 (*Prorodon ovum*) 有最大的负 ΔO_{ik} , 生长空间缩小, 呈衰退状态, 美丽圆纹虫 (*Furgasonia rubens*) 呈衰退状态。明显长颈虫 (*Dileptus conspicuus*) 有最大的正 ΔO_{ik} , 表明其发展的空间较大, 与其他优势种空间资源利用竞争较强烈, 在竞争中处于优势位置, 而闪瞬目虫 (*Glaucoma scintillans*) 发展的空间略小于其他优势种。生态响应速率结果可反映空间维度上优势种对生境环境的生态响应状况, 其中美丽圆纹虫 (*Furgasonia rubens*) 的衰退趋势较强烈 ($R = -3.102$), 卵圆前管虫 (*Prorodon ovum*) 的衰退的趋势较弱 ($R = -0.019$), 闪瞬目虫 (*Glaucoma Scintillans*) 的发展的趋势较为强烈 ($R = 2.184$), 前口瞬目虫 (*Glaucoma frontata*) 发展的趋势较弱 ($R = 0.070$)。从总体上来看,拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种在空间维度上生态响应速率之和为负数 (-1.57), 说明土壤纤毛虫优势种处于衰退阶段。

2.3 拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种与环境因子的关系

土壤纤毛虫在不同环境因子的影响下发生生态位分化, 通过排序的手段来解释物种-环境因子间的

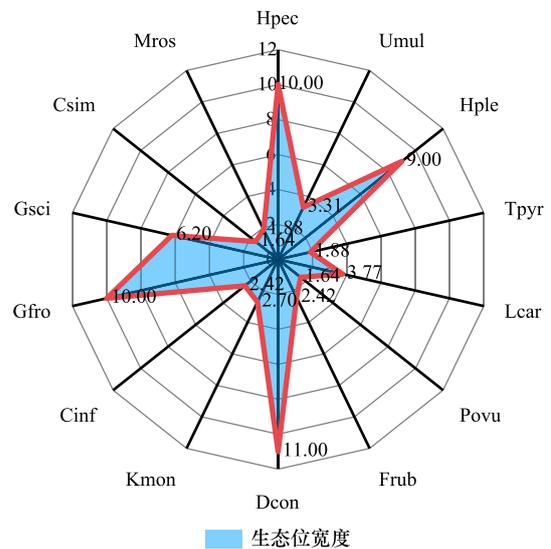


图 3 拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种生态位宽度

Fig.3 Niche breadth of dominant species of soil ciliates on Kuizu Mountain in the Lhasa River Basin

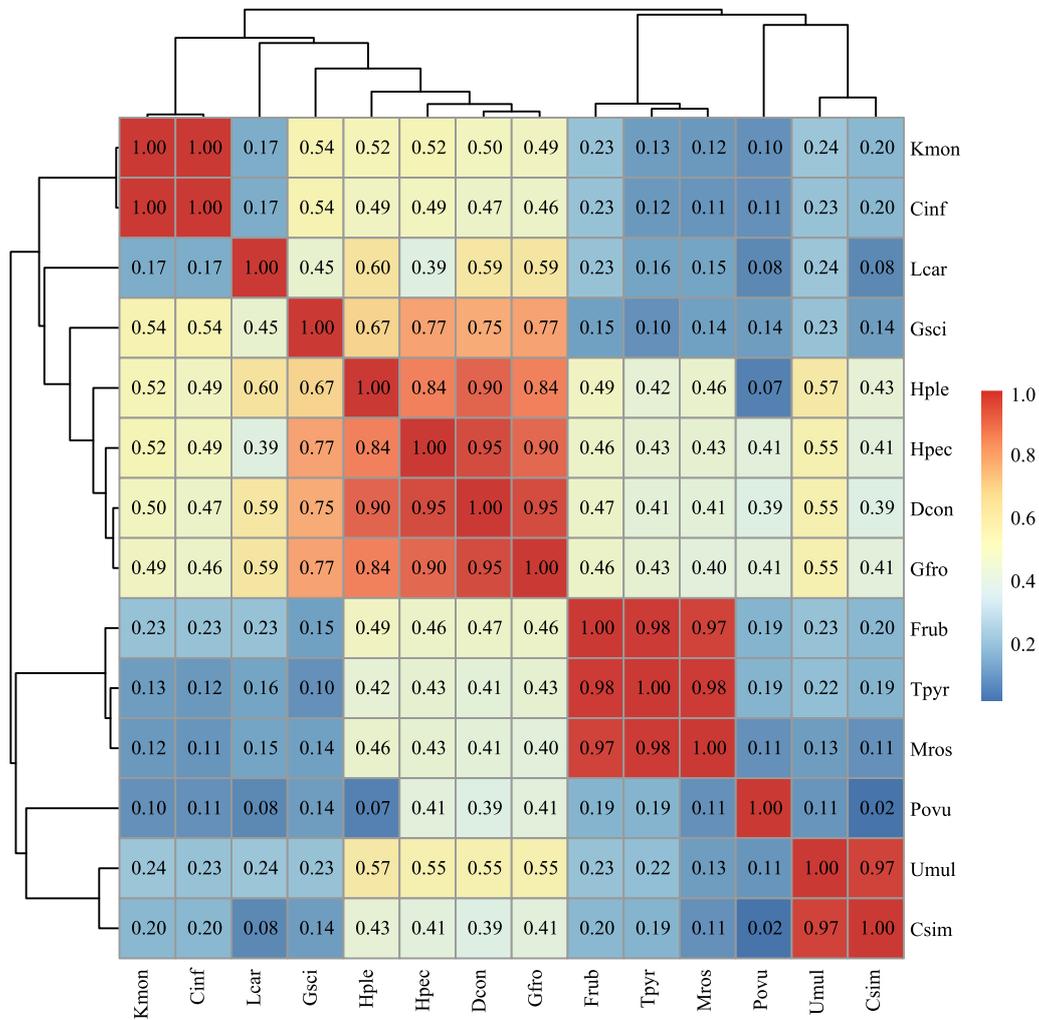


图 4 拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种生态位重叠值

Fig.4 Niche overlap value of the dominant species of soil ciliates on Kuizu Mountain in the Lhasa River Basin

关系, 从而对生态位测度计算得到的结果进行补充说明。首先对拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种DCA

表 3 土壤纤毛虫优势种相对资源占用量 (ΔO_{ik}) 和响应速率 (R)

Table 3 Relative Resource Occupation (ΔO_{ik}) and Response Rate (R) of the dominant Species of soil ciliates

优势物种 Dominant species	ΔO_{ik}	R	状态 State	优势物种 Dominant species	ΔO_{ik}	R	状态 State
点滴半眉虫 <i>Hemiohryx pectinata</i>	31.482	0.073	发展	明显长颈虫 <i>Dileptus conspicuus</i>	33.848	0.071	发展
多足尾枝虫 <i>Urostyla mullipes</i>	-6.797	-0.255	衰退	念珠角毛虫 <i>Keronopsis monilata</i>	-7.808	-0.189	衰退
肋状半眉虫 <i>Hemiohryx pleurosigma</i>	27.780	0.079	发展	膨胀肾形虫 <i>Colpoda inflata</i>	-9.835	-0.136	衰退
梨形四膜虫 <i>Tetrahymena pyriformis</i>	-7.376	-0.135	衰退	前口瞬目虫 <i>Glaucoma frontata</i>	32.952	0.070	发展
龙骨漫游虫 <i>Litonotus carinatus</i>	-19.751	-0.085	衰退	闪瞬目虫 <i>Glaucoma scintillans</i>	0.902	2.184	发展
卵圆前管虫 <i>Prorodon ovum</i>	-41.970	-0.019	衰退	似肾形虫 <i>Colpoda simulans</i>	-22.081	-0.036	衰退
美丽圆纹虫 <i>Furgasonia rubens</i>	-0.430	-3.102	衰退	突额扭头虫 <i>Metopus rostratus</i>	-10.916	-0.091	衰退

分析, 优势种的分布可使用单峰模型, 共筛选 6 个环境因子海拔 (Alt)、土壤温度 (ST)、pH、总氮 (TP)、全磷 (TP) 和有机质含量百分比 (SOM) 进行 CCA 分析, 应用蒙特卡拟合方法对环境因子进行显著性检验。结果显示 (图 5), 总氮 (TN) ($F=1.9, P=0.034$) 是显著解释变量, 对优势种变异的解释率为 17.6%, 是影响拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种分布及生态位的主要环境因子, 影响不显著的环境因子用虚线表示, 结果如图 5

所示。第1排序轴和第2排序轴均与总氮(TN)呈正相关。TN与Frub、Mros、Umul、Csim、Tpyr和Hple呈正相关,而与Gsci、Povu、Kmon、Cinf、Dcon、Hpec、Gfro及Lcar及呈负相关。轴1和轴2对优势种方差的解释率分别为21.81%和16.02%,两轴累计解释物种变异的37.83%,表明轴1和轴2能较好地反映优势种与环境因子的关系。TP聚集在轴1的正轴,与轴1呈最大正相关;Hple、Umul、Lcar和Csim等与TP呈正相关,说明TP是影响其分布的因素;Alt、SOM和pH聚集在轴2的负轴,与轴2呈最大负相关。ST聚集在轴2的正轴,与轴2呈最大正相关,Tpyr、Frub和Mros等与ST呈正相关,说明ST是影响其分布的因素。

3 讨论

3.1 拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种生态位

生态位宽度反映物种占有空间资源的多少、空间分布范围和状况以及均匀程度,是衡量物种对其所在环境的利用程度^[31-32]。土壤纤毛虫群落组成出现差异,生态位宽度使土壤纤毛虫出现可利用资源谱的变化^[33]。拉萨河流域亏祖山为自然放牧地,每个区域的放牧强度

也有所差异,海拔较小的区域,距离村民居住地较近,牲畜及人为活动较为频繁,鼠兔的分布也明显比海拔大的区域多,水源的分布主要集中在低中(3900—4500 m)海拔段,饮水点附近是高寒草地牲畜干扰较强的区域,因此导致各样点存在不同的小生境,空间资源分布不均匀,土壤纤毛虫优势种的生态位宽度不同。生态位宽度最大的是明显长颈虫(*Dileptus conspicuus*)、点滴半眉虫(*Hemiohryx pectinata*)和前口矚目虫(*Glaucoma frontata*),表明其数量较多,且在各样点中出现的频率高,表明其利用空间资源能力强,对环境适应能力强,有较强的生态适应能力。生态位宽度最小的是卵圆前管虫(*Prorodon ovum*)和似肾形虫(*Colpoda simulans*),其数量相对较少,分布范围较小,占用空间资源较少,对环境的选择具有一定依赖性,空间资源利用能力较差。亏祖山土壤纤毛虫生态位宽度较宽的种间相互竞争激烈且更趋向于生境特化,可以作为土壤的指示物种,利用同一物种在不同营养状态下生态位宽度变化的特性,将物种作为土壤的指示种具有一定的意义。

生态位重叠值反映了物种之间利用资源或对环境适应能力的相似程度及种间竞争关系,体现了物种对资源的利用状况和物种间分布地段的交错程度^[34-36],在生物群落中,生态位通常表现为倾向于分享其他物种的基础生态位部分,结果导致两个或者更多的物种对资源有共同需求,这些有着相似的生态特性的物种会共同利用同样的生境资源,土壤纤毛虫群落会发生显著的生态位重叠特征^[37-38]。拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫生态位重叠值低($0.3 < O_{ik} \leq 0.6$),占总对数的41.30%,表明优势种间竞争不激烈,群落结构短期内不会发生明显的变化,这个生态结论与孙延军等和陈丝露等一致^[39-40]。念珠角毛虫(*Keronopsis monilata*)和膨胀肾形虫(*Colpoda inflata*)的生态位重叠值最高,表明二者利用资源能力和环境适应能力相似性高,竞争比较激烈。似肾形虫(*Colpoda simulans*)和卵圆前管虫(*Prorodon ovum*)生态位重叠值最低,二者利用资源相似性低,对环境适应能力差异大,竞争较弱。生态位宽度小,其生态位重叠值越低,这一生态结论与胡正华等一致^[41]。总体而言,拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫群落间的生态适应能力相似性较小,优势物种对资源的利用共性较小,纤毛虫优势种竞争态势处于相对均衡的状态。

群落呈现发展或者衰退趋势是由于不同物种间竞争的直接结果,它是生物或者非生物因子(环境因子)

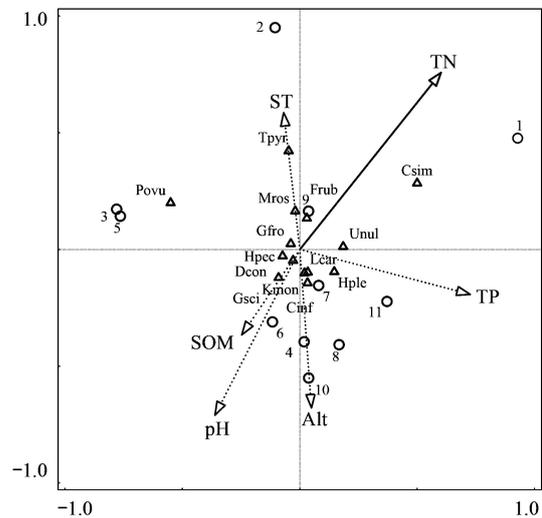


图5 亏祖山土壤纤毛虫优势种与环境因子的典范对应分析(CCA)

Fig.5 The Canonical correspondence analysis (CCA) of dominant species soil ciliates and environmental factors on Kuizu Mountain

Alt:海拔 Altitude; ST:土壤温度 Soil temperature; TN:总氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total phosphorus; SOM:有机质 Soil organic matter

相互作用的生态响应^[42]。拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫生态位宽度大的物种,其相对资源占用量(O_{ik})越大,往往具有较广阔的生态资源幅度,具有较大的发展空间,大多数情况下处于发展的趋势,如明显长颈虫(*Dileptus conspicuus*)、点滴半眉虫(*Hemiophrys pectinata*)和前口瞬目虫(*Glaucoma frontata*)属于发展型类群。而生态位宽度较小的物种,其对土壤环境适应能力较差,空间资源利用能力不强,往往属于衰退型种群,这与安瑞志等研究结果一致^[43],如卵圆前管虫(*Prorodon ovum*)和似肾形虫(*Colpoda simulans*)属于衰退型物种。从生态响应速率来看,发展趋势较强的优势种为了获得更多的生境资源,通过增大生态位宽度来加强自身的生态适应能力,会逐渐代替其他衰退型的土壤纤毛虫,如闪瞬目虫(*Glaucoma scintillans*);而衰退趋势较强的土壤纤毛虫,如美丽圆纹虫(*Furgasonia rubens*)等将会逐渐消亡。拉萨河流域土壤纤毛虫优势种之间以及优势种和环境之间未达到相对动态平衡,其优势种正处衰退阶段。

3.2 拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种环境因子的关系

土壤动物与其生存的环境之间有着相互关系,生理活动促进营养元素在凋落物和土壤系统中的循环影响土壤理化性质,而理化性质变化会影响土壤动物的分布、数量等特征^[44-45]。拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种与环境因子的典范对应分析(CCA)结果显示,轴1和轴2能较好地反映优势种与环境因子的关系。排序轴1反映了全磷的变化;排序轴2反映了pH、土壤温度、总氮、海拔和土壤有机质含量的变化,对土壤纤毛虫产生直接影响。因此,排序轴2是影响土壤纤毛虫的空间生态位分化的主要因子,而排序轴1是影响其空间生态位分化的次要因子。TN为显著解释性变量,对优势种变异的解释率为17.6%,本研究发现,土壤中总氮的含量能够保证土壤纤毛虫生存所需的营养,多数土壤纤毛虫对土壤总氮表现出明显的负向响应,这一结果与杨大星等研究一致^[46],一定量的土壤养分物质是土壤纤毛虫生存所必须的,而含量过高则会产生负面的效应^[47-49]。由于土壤纤毛虫迁移能力不强,过多的氮含量对部分土壤纤毛虫的群落数量特征产生明显的抑制作用。总氮是影响土壤纤毛虫优势种变异的主要驱动因子,其他理化因子不是主要影响因素。CCA结果显示拉萨河流域亏祖山土壤纤毛虫优势种受到多种环境因子的共同作用,土壤纤毛虫优势种与其生存的特殊生境环境之间形成了适应性机制,每种因子对纤毛虫种产生不同的效应,其综合影响导致不同海拔土壤纤毛虫优势种分布具有一定差异。

4 结论

亏祖山不同海拔高寒草甸闪瞬目虫(*Glaucoma scintillans*)和龙骨漫游虫(*Litonotus carinatus*)为绝对优势种。明显长颈虫(*Dileptus conspicuus*)、点滴半眉虫(*Hemiophrys pectinata*)以及前口瞬目虫(*Glaucoma frontata*)三个优势种对土壤环境适应能力较强,有较广的生态适应幅度;卵圆前管虫(*Prorodon ovum*)和似肾形虫(*Colpoda simulans*)对土壤环境变化适应较为敏感,其适应能力较弱。土壤纤毛虫优势种生态位重叠值低,种间竞争弱。生态响应速率之和为负值,表明土壤纤毛虫优势种之间以及优势种和环境之间未达到相对动态平衡,优势种正处衰退阶段;总氮是影响拉萨河流域土壤纤毛虫优势种分布与生态位的主要环境因子。

参考文献 (References):

- [1] 宁应之, 沈韞芬. 中国典型地带土壤原生动物: I. 区系特征和物种分布. 动物学报, 1998, 44(1): 5-10.
- [2] 宁应之, 沈韞芬. 中国典型地带土壤原生动物: II. 生态学研究. 动物学报, 1998, 44(3): 271-276.
- [3] 宋雪英, 宋玉芳, 孙铁珩, 张薇, 周启星. 土壤原生动物对环境污染的生物指示作用. 应用生态学报, 2004, 15(10): 1979-1982.
- [4] 宁应之, 万贯红, 杨元罡, 武维宁, 周小燕, 王一峰, 刘娜, 程晓, 陈凌云. 甘肃省徽县不同退耕还林模式下土壤纤毛虫群落特征. 生态学杂志, 2019, 38(6): 1697-1706.
- [5] 刘旻霞, 李全弟, 蒋晓轩, 夏素娟, 南笑宁. 兰州市北山不同林地春夏季土壤纤毛虫群落特征. 生态学报, 2020, 40(12): 3955-3967.
- [6] 马正学, 申海香, 宁应之, 王娟, 马尚盛. 甘肃小陇山桃花沟森林公园土壤纤毛虫的群落特征. 生态学杂志, 2008, 27(2): 208-212.
- [7] 李琦路, 宁应之. 土壤生态环境中纤毛虫的研究与应用. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2008, 44(3): 82-87.
- [8] Xu Y, Stoeck T, Forster D, Ma Z H, Zhang L Q, Fan X P. Environmental status assessment using biological traits analyses and functional diversity indices of benthic ciliate communities. Marine Pollution Bulletin, 2018, 131: 646-654.
- [9] 宁应之, 杨元罡, 苏荃, 陈凌云, 杜国祯. 放牧对沼泽化草甸土壤纤毛虫群落的影响. 生态学杂志, 2017, 36(6): 1614-1621.

- [10] 孙辉荣, 刘旻霞, 侯媛. 甘南亚高寒草甸土壤纤毛虫群落结构变化对不同坡向的响应. 生态学报, 2017, 37(21): 7304-7312.
- [11] 刘旻霞, 蒋晓轩, 李全弟, 南笑宁, 夏素娟. 青藏高原东缘高寒草甸土壤纤毛虫群落季节变化特征. 生态环境学报, 2019, 28(1): 39-47.
- [12] 宋善允, 王鹏祥. 西藏气候. 北京: 气象出版社, 2013.
- [13] 杨荣, 何佳, 周旗. 拉萨市近 36 年气候变化特征分析. 宝鸡文理学院学报: 自然科学版, 2017, 37(2): 68-73.
- [14] 古桑群宗, 拉多, 郭应杰, 向明学, 武俊喜, 潘影, 张燕杰, 李石胜, 达文彦. 拉萨河流域亏组山植物物种丰富度和群落特征研究. 广西植物, 2021, 41(3): 372-383.
- [15] Lynn D H. Soil ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Namibia (Southwest Africa), with emphasis on two contrasting environments, the Etosha Region and the Namib Desert. The Journal of Eukaryotic Microbiology, 2002, 49(6): 506-506.
- [16] 《土壤动物研究方法手册》编写组. 土壤动物研究方法手册. 北京: 中国林业出版社, 1998.
- [17] Foissner W. Basic light and scanning electron microscopic methods for taxonomic studies of ciliated protozoa. European Journal of Protistology, 1991, 27(2): 313-330.
- [18] 宁应之, 王芳国, 杜海峰, 王红军, 苏荻. 甘南高原沼泽湿地秋季纤毛虫物种多样性及其与环境因子的关系. 生态学杂志, 2013, 32(3): 634-640.
- [19] 刘旻霞, 张灿, 李瑞, 赵瑞东, 邵鹏. 不同坡向对高寒草甸秋冬季土壤纤毛虫群落的影响. 兰州大学学报: 自然科学版, 2019, 55(3): 380-387, 394-394.
- [20] 宋微波, 徐奎栋. 纤毛虫原生动动物形态学研究的常用方法. 海洋科学, 1994, (6): 6-9.
- [21] 沈韞芬. 原生动物学. 北京: 科学出版社, 1999.
- [22] 尹文英. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998.
- [23] Foissner W. Colpodea (Ciliophora). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1993: 1-798.
- [24] Berger H. Monograph of the Oxytrichidae (Ciliophora, Hypotrichia). Netherlands: Springer, 1999.
- [25] Foissner W, Al-Rasheid K. Notes on Soil Ciliates (Protozoa, Ciliophora) from the Netherlands, with description of *Keronopsis schminkei* nov. spec. and *Apobryophyllum schmidingeri* nov. spec. Acta protozoologica, 2007, 46(3): 201-220.
- [26] Lynn D H. The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification, and Guide to the Literature. London: Springer, 2008
- [27] Menaughton S J. Relationships among functional properties of Californian grassland. Nature, 1967, 216(5111): 168-169.
- [28] 徐兆礼, 陈亚瞿. 东黄海秋季浮游动物优势种聚集强度与鲈鲶渔场的关系. 生态学杂志, 1989, 8(4): 13-15, 19-19.
- [29] Colwell R K, Futuyma D J. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology, 1971, 52(4): 567.
- [30] Pianka E R. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 53-74.
- [31] 李德志, 石强, 臧润国, 王绪平, 盛丽娟, 朱志玲, 王长爱. 物种或种群生态位宽度与生态位重叠的计测模型. 林业科学, 2006, 42(7): 95-103.
- [32] 蒋万祥, 傅小城, 唐涛, 蔡庆华. 香溪河水系大型底栖动物的群落结构及生态位. 应用与环境生物学报, 2009, 15(3): 337-341.
- [33] 林英华, 贾旭东, 徐演鹏, 李慧仁, 刘学爽, 徐永波, 韦昌雷, 刘三章, 王立中. 大兴安岭典型森林沼泽类型地表土壤动物群落与生态位分析. 林业科学, 2015, 51(12): 53-62.
- [34] 王刚, 赵松岭, 张鹏云, 陈庆诚. 关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究. 生态学报, 1984, 4(2): 119-127.
- [35] 安瑞志, 潘成梅, 刘洋, 巴桑. 巴松措(湖)夏季浮游植物优势种群分布格局与共存机制研究. 高原科学研究, 2020, 4(2): 27-36.
- [36] 王仁忠. 放牧影响下羊草草地主要植物种群生态位宽度与生态位重叠的研究. 植物生态学报, 1997, 21(4): 304-311.
- [37] Laaka-Lindberg S, Pohjamo M, Korpelainen H. Niche breadth and niche overlap in three epixylic hepatics in a boreal old-growth forest, southern Finland. Journal of Bryology, 2005, 27(2): 119-127.
- [38] 杨文焕, 申涵, 周明利, 李卫平, 张生. 包头南海湖浮游植物优势种生态位及种间联结性季节分析. 中国环境科学, 2020, 40(1): 383-391.
- [39] 孙延军, 陈晓霞, 付奇峰, 龚奕青, 邝嘉慧, 李楠, 荣建伟, 廖文波. 深圳市梅林水库仙湖苏铁群落优势种群生态位研究. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(11): 63-70.
- [40] 陈丝露, 赵敏, 李贤伟, 范川, 肖宝茹. 柏木低效林不同改造模式优势草本植物多样性及其生态位. 生态学报, 2018, 38(1): 143-155.
- [41] 胡正华, 钱海源, 于明坚. 古田山国家级自然保护区甜槠林优势种群生态位. 生态学报, 2009, 29(7): 3670-3677.
- [42] 孟东平, 王翠红, 辛晓芸, 张金屯. 汾河太原段水体浮游藻类生态位的研究. 环境科学与技术, 2006, 29(10): 95-97.
- [43] 安瑞志, 张鹏, 达珍, 乔楠茜, 汤秋月, 巴桑. 西藏麦地卡湿地不同水文期原生动物优势种生态位及其种间联结性. 林业科学, 2021, 57(2): 126-138.
- [44] 殷秀琴, 宋博, 邱丽丽. 红松阔叶混交林凋落物-土壤动物-土壤系统中 N、P、K 的动态特征. 生态学报, 2007, 27(1): 128-134.
- [45] 杨光蓉, 豆鹏鹏, 马瑜, 王红娟, 林敦梅. 金佛山亚热带常绿阔叶林地土壤动物群落特征及其影响因素. 生态学报, 2020, 40(21): 7602-7610.
- [46] 杨大星, 李灿, 王春. 洞穴内外中小型土壤节肢动物群落特征及其对环境因子的响应. 生态学杂志, 2021: 1-14. (2021-07-30) [2021-08-07]. <https://doi.org/10.13292/j.1000-4890.202110.006>.
- [47] 韩雪梅, 李丹丹, 梁子安, 陈云峰, 胡诚. 北方常见农业土地利用方式对土壤螨群落结构的影响. 生态学报, 2013, 33(16): 5026-5034.
- [48] Setälä H, Marshall V G, Trofymow J A. Influence of micro- and macro-habitat factors on collembolan communities in Douglas-fir stumps during forest succession. Applied Soil Ecology, 1995, 2(4): 227-242.
- [49] Villenave C, Saj S, Pablo A L, Sall S, Djigal D, Chotte J L, Bonzi M. Influence of long-term organic and mineral fertilization on soil nematofauna when growing Sorghum bicolor in Burkina Faso. Biology and Fertility of Soils, 2010, 46(7): 659-670.