

DOI: 10.5846/stxb202104221060

谢致敬, 常亮, Scheu Stefan, 吴东辉, 孙新. 长白山森林生态系统凋落物层和土壤层跳虫物种多样性和功能多样性对海拔梯度的响应. 生态学报, 2022, 42(9): 3471-3481.

Xie Z J, Chang L, Scheu Stefan, Wu D H, Sun X. Taxonomic and functional diversity of Collembola in litter and soil along an altitudinal gradient at Changbai Mountain, China. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(9): 3471-3481.

长白山森林生态系统凋落物层和土壤层跳虫物种多样性和功能多样性对海拔梯度的响应

谢致敬^{1,2,3}, 常 亮¹, Scheu Stefan³, 吴东辉^{1,4}, 孙 新^{5,*}

1 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 湿地生态与环境重点实验室, 长春 130102

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 哥廷根大学, 哥廷根 37075

4 东北师范大学, 植被生态学教育部重点实验室, 长春 130022

5 中国科学院城市环境研究所, 厦门 361021

摘要: 山脉是生物多样性研究的热点地区, 以往关于山脉的研究多集中于地上植物和脊椎动物, 无脊椎动物相关的研究明显滞后。跳虫 (Collembola) 是土壤无脊椎动物的主要类群之一, 在分解有机质、疏松和活化土壤过程中发挥着重要的作用。以跳虫为研究对象, 采用梯度格局法, 在长白山北坡自海拔 800 m 至 1700 m, 每隔 150 m 进行凋落物层和土壤层样品的采集, 对比分析了土壤层和凋落物层的群落组成与群落结构, 采用 4 个物种多样性指数 (丰富度指数、Pielou 均匀度指数、Shannon-Weiner 多样性指数和 Simpson 多样性指数) 和 4 个功能多样性指数 (功能丰富度 FRic 指数、功能均匀度 FEve 指数、二次熵 Rao's Q 指数和功能离散 FEiv 指数), 探讨了多样性沿海拔梯度的分布格局。共获得跳虫 5542 头, 隶属于 12 科 42 属 83 种, 其中等节跳科为绝对优势类群 (相对密度 > 50%)。非度量多维尺度分析结果表明, 凋落物层和土壤层的跳虫群落结构差异显著, 长角跳科、鳞跳科和疣跳科物种多分布于凋落物层, 而棘跳科物种多分布于土壤层。线性或二次回归模型结果表明, 在凋落物层跳虫的丰富度指数、Shannon-Weiner 多样性指数和 Simpson 多样性指数沿海拔梯度的变化呈增加格局; 但在土壤层跳虫物种多样性指数沿海拔梯度的变化无明显趋势。在凋落物层, 跳虫的功能丰富度指数和功能离散度 Rao's Q 指数随海拔梯度的变化呈现单峰分布格局; 在土壤层, 跳虫的功能丰富度指数随海拔梯度的变化也呈现单峰分布格局, 但其他功能多样性指数沿海拔梯度的变化无明显趋势。研究表明凋落物层和土壤层跳虫的群落组成、群落结构及多样性存在显著差异, 跳虫的物种多样性指数和功能多样性指数对海拔梯度变化的响应不同, 未来在探讨土壤动物沿海拔梯度的分布格局及其物种共存机制时, 应综合考量垂直分层 (凋落物层和土壤层) 和多个度量维度 (物种多样性和功能多样性)。

关键词: 土壤动物; 弹尾纲; 温带; 功能多样性; 海拔梯度; 分布格局

Taxonomic and functional diversity of Collembola in litter and soil along an altitudinal gradient at Changbai Mountain, China

XIE Zhijing^{1,2,3}, CHANG Liang¹, SCHEU Stefan³, WU Donghui^{1,4}, SUN Xin^{5,*}

1 Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China

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

3 University of Göttingen, Göttingen 37075, Germany

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31861133006, 41571052, U20A2083); 科技部基础资源调查专项 (2018FY100300)

收稿日期: 2021-04-22; **网络出版日期:** 2022-01-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xsun@iue.ac.cn

4 Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Northeast Normal University, Changchun 130022, China

5 Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361021, China

Abstract: Mountains are hotspots for biodiversity research because they harbor high number of species and cover a wide range of abiotic factors along altitudes. Compared with above-ground plants and animals, soil animal communities along altitudinal gradients have been little studied. Collembola are among the most abundant soil invertebrates contributing to essential ecosystem functions such as decomposition processes. We used Collembola as model soil animals and analyzed changes in their community structure in litter and soil of forests along a gradient ranging from 800 to 1700 m at the Changbai Mountain. Further, changes in four taxonomic diversity indexes (richness index, evenness index, Shannon-Wiener index, and Simpson diversity index) and four functional diversity indexes (functional richness index, functional evenness index, Rao's quadratic index, and functional divergence index) were studied. A total of 5,542 Collembola individuals, belonging to 12 families, 42 genera, and 83 species were sampled, with Isotomidae being most dominant (> 50% of total individuals). Non-metric multidimensional scaling showed that Collembola community composition varied in both litter and soil. Species of Entomobryidae, Tomoceridae, and Neanuridae mostly colonized the litter layer, whereas Onychiuridae mostly colonized the soil. We used linear and quadratic regression models to explore altitudinal patterns in Collembola diversity. In litter, the richness, Shannon-Wiener diversity index and Simpson diversity index significantly positively correlated with altitude. By contrast, in soil, the taxonomic diversity indexes did not change significantly with altitude. For functional diversity, in litter functional richness index and Rao's quadratic index followed a hump-shaped pattern along the altitudinal gradient. In soil the functional richness index also showed the same trend, but other functional diversity indexes did not change in a consistent way with altitude. Overall, the results highlight that it is crucial to consider the vertical distribution of soil animals in litter and soil, and use multiple dimensions including taxonomic and functional diversity measures for understanding changes in diversity patterns of soil fauna along altitudinal gradients.

Key Words: soil animals; Collembola; temperate zone; functional diversity; altitude; distribution pattern

生物多样性的分布格局及其形成机制一直是生物地理学和生态学研究的核心问题之一^[1]。山脉是生物多样性研究的热点地区,在较短的距离范围内涵盖了广泛的非生物因素(如温度和湿度)的快速变化^[2]。山脉非生物因素的大幅度变化为研究植物、动物和微生物的多样性分布格局及其物种共存机制提供了独特的机会^[3],因此山脉吸引了许多生态学家的关注。物种多样性沿海拔梯度的变化目前有 4 种主要的模式:随海拔升高单调递减型、随海拔升高先不变然后递减型、随海拔升高先递增然后递减型(可细分为偏峰格局和中峰格局)^[4]。物种多样性强调了群落内物种的丰富程度及其与环境之间的关系^[5],但忽略了物种间性状及其生态系统功能的差异。功能多样性,则更多地强调群落内不同物种功能性状的差异,更好的反映了群落内物种间对资源的互补及利用程度^[6],并可以依据物种性状的差异表征不同的生态系统功能^[7]。物种多样性与功能多样性的结合对于揭示生物多样性随海拔梯度的变化,阐明生物多样性与生态系统功能的关系,以及对生物群落的多样性保护和资源可持续利用具有重要的指导意义^[8-9]。但此类研究,尤其是功能性状方面的研究,多集中于地上植物和脊椎动物,土壤动物相关研究明显滞后,因此开展土壤动物群落功能性状及功能多样性相关研究迫在眉睫。土壤动物作为地下生态系统的重要组成部分,对环境变化反应灵敏^[10],不仅能参与土壤形成和养分循环,而且具有重要的生态调节作用,对地上植物等具有重要的影响^[11]。故阐明其多样性沿海拔梯度的变化有助于理解全球变化背景下土壤生态过程变化趋势。

弹尾纲(Collembola)动物俗称跳虫(Springtails),是三大土壤动物之一,因其腹部第四节具弹跳器官—弹器而得名^[12]。跳虫生存在几乎所有的陆地生态系统中,是一类种类繁多,分布广泛的微型至小型节肢动物,能够参与物质循环、土壤团聚体的形成等过程,在土壤生态系统中扮演着重要的角色^[13-14]。Illig 等对热带雨林山脉中跳虫和螨虫的研究发现,跳虫的密度随海拔梯度变化呈现单调递减的格局^[15]。佟富春等在长白山

的研究表明跳虫的共有度随海拔差的增加呈下降趋势^[16]。Sun 等关于长白山棘跳科物种的研究表明该科跳虫的丰富度随着海拔的升高呈现逐渐增加的趋势,而体长随海拔的升高呈单调递减的格局^[17]。但关于跳虫功能多样性的研究多集中在其对气候变化^[18-19]及环境梯度^[20]的响应,当前仍缺乏对跳虫物种多样性和功能多样性海拔梯度格局的深入研究。

长白山大规模的火山活动始于晚上新世,贯穿于整个第四纪,与同纬度的欧洲和北美同纬度山脉相比,长白山同样拥有丰富的生物种类,是世界温带地区生物多样性最为丰富的地区之一^[21-22],因此长白山成为研究生物多样性格局的理想区域^[23-26]。以往研究发现,森林生态系统有机层的结构和深度是驱动跳虫群落变化的重要因素^[27],而这种影响在山脉上不同海拔间凋落物层和土壤层的表现尤为明显^[28-29]。因此,本研究以长白山北坡森林植被带凋落物层和土壤层的跳虫为研究对象,首次将物种多样性和功能多样性相结合探讨该区域跳虫沿海拔梯度的分布格局。通过系统的分析凋落物层和土壤层跳虫多样性数据,在明晰凋落物层和土壤层跳虫的物种多样性指数和功能多样性指数沿海拔梯度分布格局的基础上探讨其物种共存机制,以期为长白山土壤动物多样性资源保护提供重要的数据支撑,为阐明地下生物多样性沿海拔梯度的分布模式和物种共存机制等研究奠定一定的基础。

1 研究地概况

长白山自然保护区(41°41'—42°51'N; 127°43'—128°16'E)是中国生物多样性研究的热点地区,是“人与生物圈”自然保护区的重要区域之一。该区域属于北温带大陆性季风气候,春季干燥多风、夏季短暂多雨、秋季凉爽多雾、冬季漫长寒冷,是我国最著名的温带山脉垂直自然带,自海拔 800 m 至 1700 m 主要群落类型依次是:红松针阔混交林(800—1100 m)、红松针阔叶树种与云冷杉组成的过渡群落(1100—1250 m)和云冷杉暗针叶林(1250—1700 m)^[25-26]。各生境气候及主要植被特征见表 1。

表 1 长白山研究区各海拔生境和气候特征

Table 1 Climate and vegetation characteristics at the sampling sites along Changbai Mountain

海拔 Elevation/m	年平均温 Annual Mean Temperature/℃	年平均降水 Annual precipitation/mm	群落类型 Community type	优势树种 Dominant tree species
800—1100	1.58—2.71	683—764	红松针阔混交林	红松、红皮云杉、水曲柳、色木、紫椴、春榆、蒙古栎等
1100—1250	0.36—1.58	762—782	红松针阔叶树种与云冷杉组成的过渡群落	红松、色木、紫椴、鱼鳞云杉、臭冷杉、黄花落叶松等
1250—1700	-1.72—0.36	782—880	云冷杉暗针叶林	鱼鳞云杉、臭冷杉等

优势树种:红松(*Pinus koraiensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、色木(*Acer mono*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)、蒙古栎(*Quercus Mongolia*)、鱼鳞云杉(*Picea jezoensis* var. *microsperma*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、黄花落叶松(*Larix olgensis*);年平均温和降水数据根据采样经纬度坐标从 WorldClim 数据库(<https://www.worldclim.org/>)获取

2 研究方法

2.1 野外土壤动物采集

根据研究区以往实地研究(2015 年冬季和秋季数据),7 月份长白山处于夏季,各类群均有活动。因此,本研究于 2015 年 7 月在长白山北坡森林植被样地(海拔 800 m 至 1700 m)进行样品采集,相邻海拔间高度差为 150 m,共选取 7 个海拔梯度(即 800、950、1100、1250、1400、1550、1700 m)。每个海拔布置 5 个重复样地(彼此间隔 50—100 m),每个样地内布置 3 个采样点合为一个样品(样地面积大于 10 m²)。每个样点分别采集凋落物和土壤样品,凋落物按 10 cm×10 cm 面积进行采样(凋落物采集框:上部覆盖 40 目筛孔,防止虫体逃逸);土壤采用直径 5.5 cm 的土钻进行采集,采样深度为 10 cm。采集完毕后将样品尽快带回实验室采用 Tullgren 漏斗法分离提取土壤动物样本(装置未采用白炽灯,分离时间为 10 d),将收集的土壤动物保存在

95%的酒精溶液中以备后期鉴定和计数使用。

2.2 跳虫鉴定和功能性状的获取

在体视镜下将跳虫和其他土壤动物进行分离,将分离的跳虫按照形态特征(如体节分化情况、弹器有无及形态、体色深浅、眼睛数量等)分为不同类群,再根据检索表鉴定到形态物种。具体步骤如下:将分离的跳虫拍照、编号并记录跳虫体色,再将其放入 Nesbitt 溶液或乳酸中褪色,待其身体呈透明状后,用阿拉伯胶进行封片,贴好标签后置于干燥处,玻片干燥固定后置于相差显微镜下进行鉴定观察。鉴定过程中测定各形态种的实际体长,眼睛数量,评估弹器退化程度,有无鳞片及体节的分化情况。跳虫鉴定主要参考《中国土壤动物检索图鉴》、《中国土壤动物》、《中国亚热带土壤动物》、《吉林省动物志-弹尾纲卷》等书籍和跳虫网站 <https://www.collembola.org/>等^[30–33],跳虫功能性状的赋值及其生态学功能见表 2。

表 2 跳虫性状,赋值及其潜在生态学功能
Table 2 Collembola traits, scores used in the study and their potential functions

性状 Trait	定义 Definition	赋值 Score	生态功能 Function	参考文献 References
体长 Body size	>3 mm	4	与代谢需求、扩散能力、捕食者-猎物相互作用及	[13]
	2—3 mm	3	其他功能特征有关	
	1—2 mm	2		
	0—1 mm	1		
体色 Pigmentation	有色的,有规则	4	与紫外线防护,热力学缓冲和信号,伪装有关	[13, 20]
	有色,但无规则	2		
	白色	0		
弹器 Furca	完整	4	与物种的扩散能力和躲避捕食者有关	[13, 34]
	有,但有退化,偏短	2		
	无	0		
眼睛 Ommatidia	7+7—8+8 个	4	可能有助于土壤微节肢动物发现捕食者,从而逃避	[20]
	5+5—6+6 个	3		
	3+3—4+4 个	2		
	1+1—2+2 个	1		
鳞片 Scales	存在	4	干燥保护,热力学缓冲和信号,潜在的捕食躲避	[13, 35]
	无	0		
腹部变异 Abdominal modifications	第四腹节 IV 特化	4	与排泄、消化、繁殖及特定(微)栖息地的生存有关	[13, 36]
	腹节少数愈合	2		
	完全愈合(球形)	0		

2.3 数据处理与分析

类群数量等级划分:个体数量占总捕获量 10%以上者为优势类群;1%—10%者为常见类群;低于 1%者为稀有类群^[32]。

物种多样性指数:采用平均物种数量 Richness 度量凋落物层和土壤层跳虫的丰富度;采用 Pielou 均匀度指数表征凋落物层和土壤层跳虫群落沿海拔分配的均匀程度;基于 Shannon-Weiner 指数和 Simpson 指数分析凋落物层和土壤层跳虫群落多样性。多样性指数的运算基于“vegan”包中的“diversity”和“plyr”功能完成。

采用非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)揭示跳虫群落在凋落物层和土壤层的分布格局。排序图仅展示前两轴的 19 个物种的分布(所有物种排序图见附录 1)。

功能多样性指数:选取跳虫的体长、体色、弹器、眼睛数目、鳞片有无及腹部变异 6 个功能属性,用于计算功能多样性。在计算功能多样性指数时,对物种的性状进行赋值分类(见表 2)。基于选取的功能性状数据,选用功能丰富度、功能均匀度、功能离散度 3 个维度的 4 个指标来表征群落的功能多样性。功能丰富度(functional richness, FRic)指数是指物种在群落中所占据的功能生态位的大小,体现了对生态空间的利用程

度。功能均匀度指数是指群落内物种的功能性状分布的均匀程度,体现对有效资源的利用情况。功能离散度 (functional divergence) 体现了群落功能性状的变异情况,更好的将物种丧失与生态系统功能的变化联系起来,本文选用二次熵 Rao's Q 指数^[37]和功能离散 FEiv 指数。采用“FD”包中的“bdFD”函数计算群落水平的功能多样性指数。

采用线性模型和二次回归模型拟合不同多样性指数沿海拔梯度的变化。所有分析和绘图均在 R 4.0.4 软件中完成。

3 结果与分析

3.1 凋落物层和土壤层跳虫群落组成

本研究共采集跳虫 5542 头,隶属于 12 科 42 属 83 种,凋落物层共采集跳虫 4932 头,隶属于 12 科 78 种,土壤层采集 610 头,隶属于 10 科 43 种,凋落物层物种丰富度和密度显著高于土壤层。物种累积曲线表明,随采样点的增加,凋落物层物种数量趋于稳定,土壤层物种数量略有上升趋势,整体来看本次采样能代表研究区域内的跳虫群落(附录 2)。基于科分类水平,凋落物层和土壤层不同科跳虫所占的比例不同(图 1)。在凋落物层,等节跳科数量最多(50.69%),优势类群还包括长角跳科(14.66%);常见类群为球角跳科(9.83%)、棘跳科(9.412%)、鳞跳科(5.40%)、疣跳科(3.86%)、具齿跳科(2.00%)、钩圆跳科(1.50%)、齿棘圆跳科(1.34%);稀有类群为羽圆跳科(0.63%)、卡天圆跳科(0.37%)和异齿跳科(0.32%)。在土壤层,等节跳科(54.10%)和棘跳科(26.89%)最多,优势类群还包括球角跳科(10.98%);常见类群为长角跳科(3.93%)、鳞跳科(1.31%)和疣跳科(1.15%);稀有类群为齿棘圆跳科(0.66%)、卡天圆跳科(0.66%)、钩圆跳科(0.16%)和具齿跳科(0.16%)。

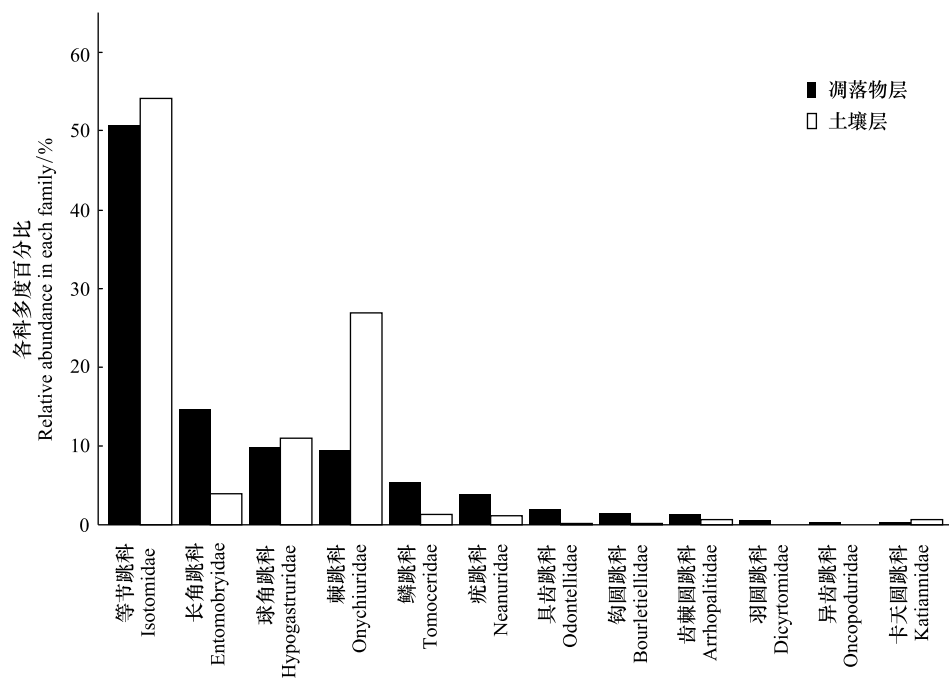


图 1 长白山凋落物层和土壤层不同科跳虫占总体的百分比

Fig.1 Relative abundance of Collembola families (% of total) in litter and soil at Changbai Mountain

3.2 凋落物层和土壤层跳虫群落结构的差异

跳虫群落结构在土壤层和凋落物层差异明显(图 2)。在 NMDS1 上影响群落组成的主要物种是 *Folsomia* cf. *octoculata* sp.2, *Superodontella* sp.2 和 *Neanura* cf. *muscorum*, 在 NMDS2 上主要是由于以下物种在土壤层的

集中分布 *Hymenaphorura nearctica*, *Neanura* cf. *muscorum*, *Tetracanthella wui*, 及以下物种在凋落物层的集中分布 *Psyllaphorura raoheensis*, *Bourletiella* sp. 2, *Oligaphorura koreana*, *Tomocerina* sp. 1, *Lepidocyrtus* sp. 1, *Superodontella* sp. 3, *Tomocerina* sp. 2, *Desoria choi*。而凋落物层和土壤层跳虫群落结构的相似, 主要是由于 *Parisotoma* cf. *ekmani* sp. 1 等物种在凋落物层和土壤层的集中分布。

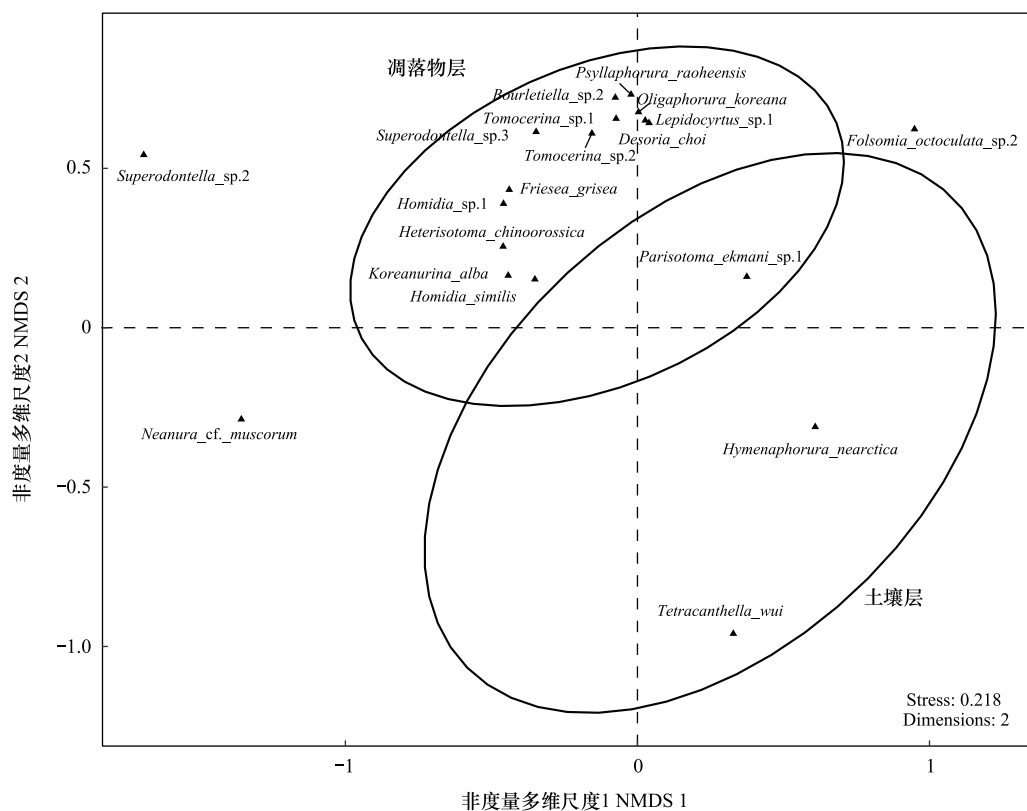


图2 长白山凋落物层和土壤层跳虫群落的非度量多维尺度标序图

Fig.2 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of Collembola communities in litter and soil at Changbai Mountain

3.3 凋落物层和土壤层跳虫物种多样性指数的海拔分布格局

如图3所示,在凋落物层,跳虫的物种丰富度指数 ($R^2 = 0.341$, $P < 0.001$), Shannon-Weiner 多样性指数 ($R^2 = 0.494$, $P < 0.001$) 和 Simpson 多样性指数 ($R^2 = 0.373$, $P < 0.001$) 随海拔梯度的变化呈现显著单调增加趋势。跳虫的 Pielou 均匀度指数 ($R^2 = 0.020$, $P = 0.276$) 沿海拔梯度变化表现出“U”型趋势,在中间海拔指数值较低,最低值出现在海拔 1250 m。与凋落物层相比,土壤层跳虫的物种多样性指数沿海拔梯度的变化虽呈现增加趋势,但均不显著 ($P > 0.05$)。

3.4 凋落物层和土壤层跳虫功能多样性指数海拔分布格局

如图4所示,在凋落物层,跳虫的功能丰富度指数 ($R^2 = 0.406$, $P < 0.001$), Rao's Q 指数 ($R^2 = 0.322$, $P = 0.002$) 随海拔梯度的变化呈现单峰分布格局,峰值分布在研究区的中间海拔 1100—1400 m,跳虫的功能均匀度指数和功能离散度指数随海拔梯度的变化呈现递减趋势,但均不显著。在土壤层,跳虫的功能丰富度指数随海拔梯度的变化呈现单峰分布格局 ($R^2 = 0.317$, $P = 0.038$),峰值分布在研究区的中间海拔 1100—1250 m,其他功能多样性指数沿海拔梯度的变化虽呈单峰分布格局,但均不显著。

4 讨论

4.1 凋落物层和土壤层跳虫组成的变化

本研究共采集跳虫 5542 头,隶属于 12 科 42 属 83 种,凋落物层物种数量和密度显著高于土壤层。在凋

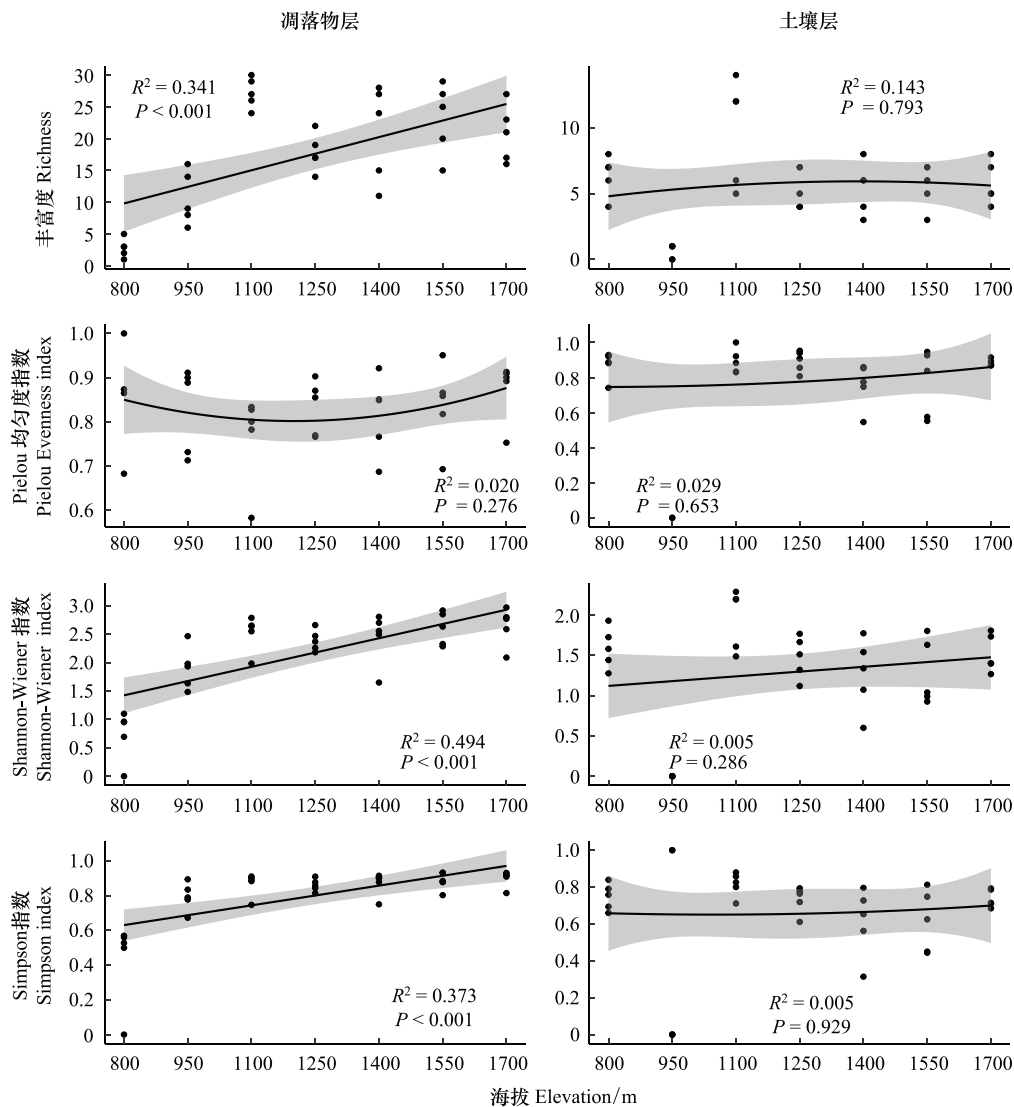


图3 长白山凋落物层和土壤层跳虫物种多样性指数沿海拔梯度的变化

Fig.3 Changes in taxonomic diversity indexes of Collembola communities in litter and soil with altitude at Changbai Mountain

落物层共采集跳虫 4932 头,隶属于 12 科 78 种,土壤层采集 610 头,隶属于 10 科 43 种。研究发现在凋落物层和土壤层,等节跳科为绝对优势类群(>50%),与该科之前在长白山脉区的研究结果一致^[38],主要与等节跳科物种的适应能力强,分布范围广,且数量多有关^[39-40];也可能由于等节跳科可能是目前中生代最早记录的跳虫^[41],其多样性很可能与长白山独特的进化与演化历史有关,因为在气候驱动下尤其是末次盛冰期以来,虽然经历了寒冷与温暖的气候周期变化的影响,但是没有形成大冰盖^[21-22],有利于原始动物区系的保存。除等节跳科外,在凋落物层的优势类群为长角跳科(14.64%)和球角跳科(9.81%),而土壤层为棘跳科(26.89%)和球角跳科(10.98%),可能由于跳虫不同类群的定殖潜力,繁殖方式和适应环境机制不同^[42],造成不同类群跳虫对垂直分层的响应也不同。

4.2 凋落物层和土壤层跳虫结构的变化

凋落物层和土壤层,跳虫的群落结构差异明显。这与之之前研究结果一致,在森林生态系统中,跳虫群落变化受土壤有机层的结构和深度的影响^[27],该影响在山脉上不同海拔间凋落物层和土壤层的表现尤为明显^[28-29]。本研究中凋落物层和土壤层跳虫群落结构的差异主要是由疣跳科的 *Neanura* cf. *muscorum*、具齿跳科的 *Superodontella* sp. 2 和等节跳科的 *Folsomia octoculata* sp. 2 物种造成的。疣跳科部分物种是刺吸式口器以

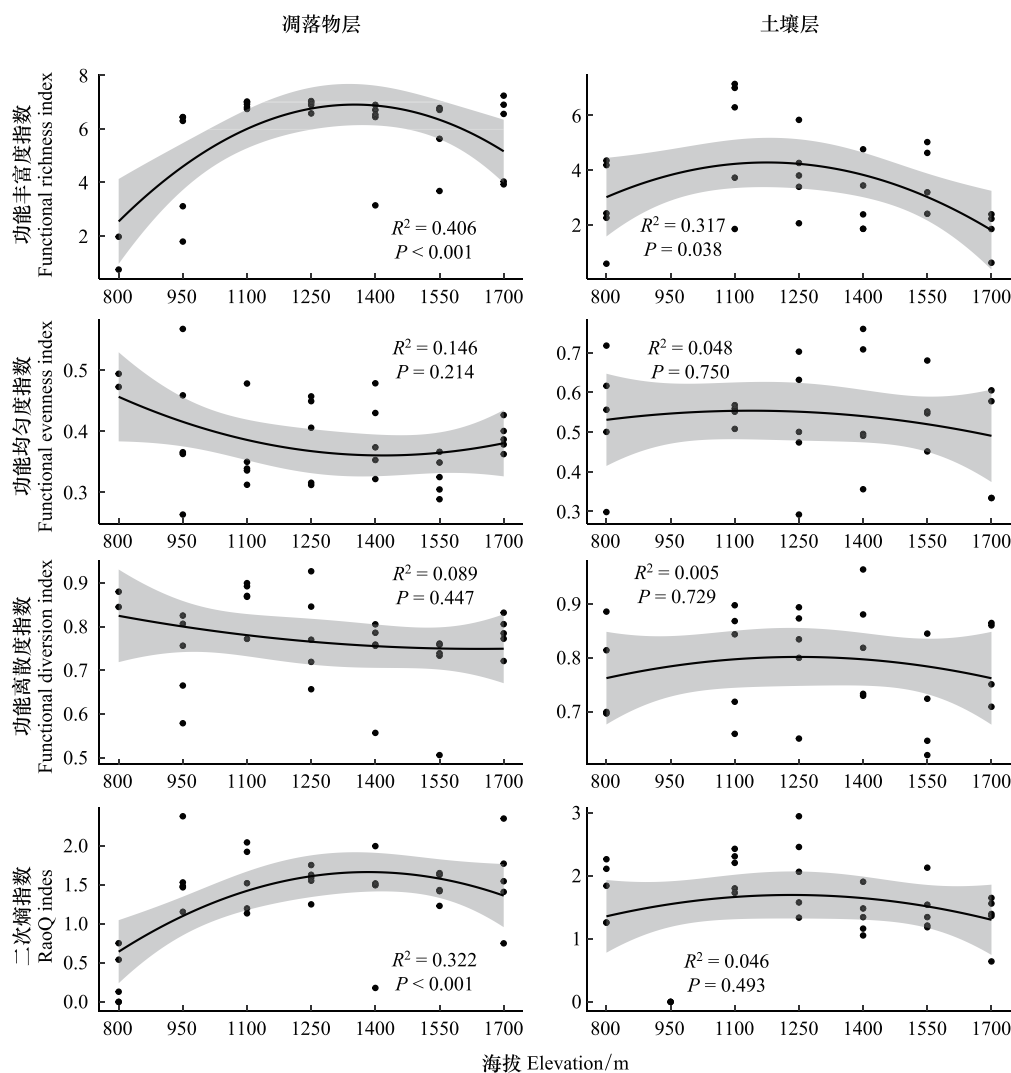


图4 长白山凋落层和土壤层跳虫功能多样性指数沿海拔梯度的变化

Fig.4 Changes in functional diversity indexes of Collembola communities in litter and soil with altitude at Changbai Mountain

黏菌等真菌为食^[13],能够参与凋落物的分解过程^[29],在凋落物层,植物多样性丰富,温度适宜时,分解速率快,粘菌等真菌丰富^[43],因此有利于疣跳科物种的大量繁殖和聚集。而等节跳科的 *Folsomia* 属,由于该属物种适应力极强,可分布广泛于各个海拔高度和各种生境^[40]。*Tetracanthella wui* 为土壤层的优势种,与之前记录的该物种属于长白山特有物种结果相符^[44],该物种的生存可能与云冷杉暗针叶林植被带土壤层的微环境有关。

4.3 凋落物层和土壤层跳虫物种多样性沿海拔的变化

本研究共采集跳虫 5542 头,隶属于 12 科 42 属 83 种,最大平均密度达 4742 头/m²(海拔 1100 m),与之前温带森林中跳虫密度的调查结果相符(约 10⁵ 头/m²)^[45]。长白山的高物种丰富度可能与其本身独特的进化与演化历史相关^[21–22]。土壤层跳虫丰富度显著低于凋落物层,可能是因为凋落物中有机质等营养物质比较丰富,能够为跳虫提供更多的食物资源和生存空间^[46]。

研究发现海拔对跳虫的物种多样性指数有显著影响。在凋落物层,跳虫的丰富度指数,Shannon-Weiner 多样性指数和 Simpson 多样性指数随海拔升高呈单调增加格局,这与云南省三种典型气候带下调落物层跳虫多样性指数与海拔负相关的结果相反^[47]。本研究的海拔范围(800—1700 m)只涉及温带森林植被带,而云南省的研究涉及同一经度分布的三种典型气候(热带、亚高山带和亚热带,800—3800 m),因此海拔范围和气候带可能是导致跳虫的多样性分布格局不同的主要原因。长白山之前的研究表明,温度和湿度与海拔存在线性

相关关系^[48],其中温度可调控物种间相互作用的速率和可利用资源数量等,水分能够影响初级生产力^[49],本研究结果也表明与海拔相关的温度和湿度可能是影响跳虫沿海拔分布的主要因子。跳虫的均匀度指数在不同海拔间没有显著差异,这与本区域植被调查结果一致^[25],跳虫的均匀度可能与其栖息地的植物、凋落物和微生物的多样性等有关。

4.4 凋落物层和土壤层跳虫功能多样性沿海拔的变化

研究跳虫群落功能多样性随海拔梯度的变化规律,其实质是探讨跳虫群落在不同海拔对生态位空间的利用情况以及跳虫功能性状在不同生态位空间的分布格局。功能丰富度能够反映跳虫群落物种占据的功能生态位空间的大小,意味着有多少资源能被跳虫群落所利用。本研究发现,在中间海拔(1100—1250 m)群落的功能丰富度指数最高,表明在中间海拔跳虫能够利用的资源多,这可能与该区域的微环境有关。一方面中间海拔主要群落类型是红松针阔叶树种与云冷杉组成的过渡群落,植物群落组成及结构复杂,营养物质丰富,有利于跳虫的聚集,该结果与该区域裸肉足虫^[50]和细菌 OTU 丰富度^[24]的研究一致。另一方面也可能是因为整个山脉森林生态系统的温度随海拔的升高而降低,湿度随海拔的升高而升高,在中间海拔段形成了生物生长繁殖的最适温湿度区间。功能均匀度表征群落内物种的功能性状在所占据的生态位空间的分布格局,功能均匀度越高意味着跳虫对所占据的资源利用效率越高^[51]。本研究中,跳虫功能均匀度指数在所研究的海拔范围内无明显变化,说明各海拔生存的跳虫均能有效的利用所占据的资源。功能离散度反映了群落总体性状的离散程度,离散度高表明群落内物种生态位的分化程度高,对资源的竞争相对较弱^[51]。本研究中,凋落物层的 Rao's Q 指数在中间海拔偏高,表明在中间海拔跳虫群落内种间资源竞争较弱。这可能是由于中间海拔为植物交错带,资源比较丰富,不同物种均能找到相应的食物资源,因而占据不同的生态位。

本研究中不同维度的功能多样性指数对海拔的综合效应规律表明,在中间海拔,跳虫群落占据了大量的资源,群落总体性状高度离散并均匀分布于其所占据的资源空间中,群落同时表现出较高的功能丰富度和功能离散度。

5 结论

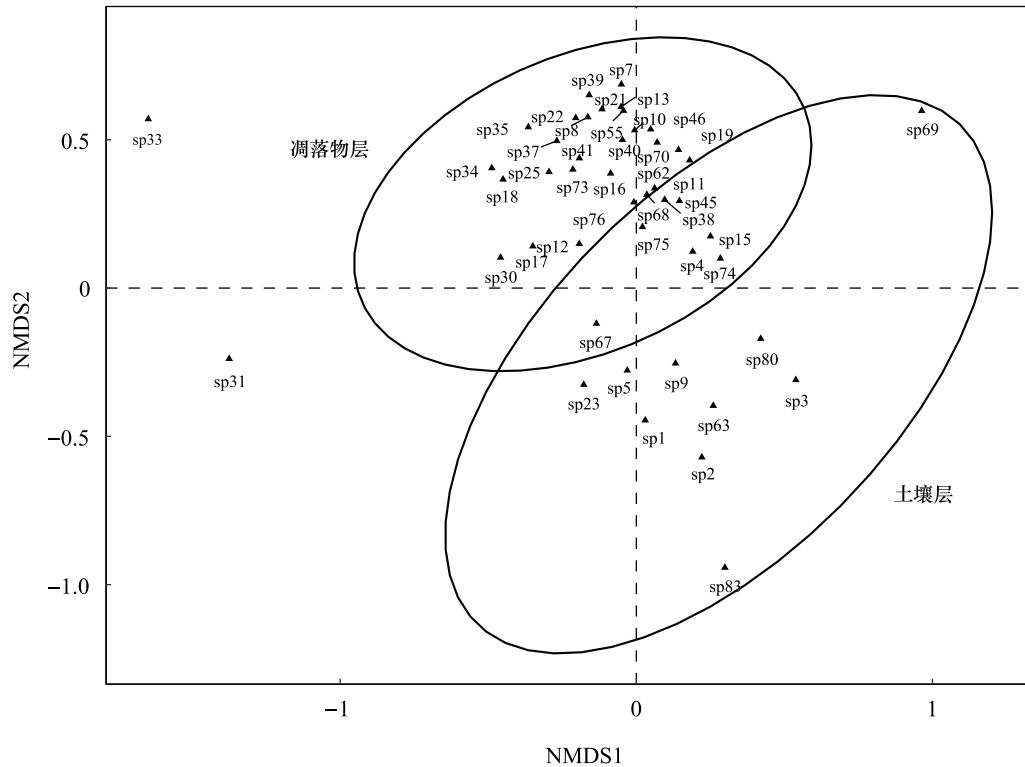
本研究对长白山森林生态系统凋落物层和土壤层跳虫的群落组成、群落结构、及其物种多样性和功能多样性的垂直分布格局进行了对比分析,结果表明凋落物层的跳虫物种丰富度和密度显著高于土壤层,且群落组成存在显著差异,同时凋落物层和土壤层跳虫群落的物种多样性和功能多样性对海拔的响应不同。未来仍需要加强群落结构和多样性与环境因子(如土壤理化性质、水分、光照、植被类型等)关系的研究,以便更好的理解土壤生物多样性的垂直分布格局及其形成机制,为保护山地生物多样性提供更加科学的数据支撑。

参考文献(References):

- [1] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 220-227.
- [2] Perrigo A, Hoorn C, Antonelli A. Why mountains matter for biodiversity. *Journal of Biogeography*, 2020, 47(2): 315-325.
- [3] Zizka A, Antonelli A. Mountains of diversity. *Nature*, 2018, 555(7695): 173-174.
- [4] McCain C M, Grytnes J A. Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd, 2010: 1-10. doi: 10.1002/9780470015902.a0022548
- [5] 马克平, 钱迎倩. 生物多样性保护及其研究进展[综述]. *应用与环境生物学报*, 1998, (1): 96-100.
- [6] Dunck B, Algarte V M, Cianciaruso M V, Rodrigues L. Functional diversity and trait-environment relationships of periphytic algae in subtropical floodplain lakes. *Ecological Indicators*, 2016, 67: 257-266.
- [7] Vandewalle M, De Bello F, Berg M P, Bolger T, Dolédec S, Dubs F, Feld C K, Harrington R, Harrison P A, Lavorel S, Da Silva P M, Moretti M, Niemelä J, Santos P, Sattler T, Sousa J P, Sykes M T, Vanbergen A J, Woodcock B A. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 2010, 19(10): 2921-2947.
- [8] 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.
- [9] 向琳, 陈芳清, 官守鹏, 王玉兵, 吕坤. 井冈山鹿角杜鹃群落灌木层功能多样性及其随海拔梯度的变化. *生态学报*, 2019, 39(21): 8144-8155.
- [10] Lenoir L, Persson T, Bengtsson J, Wallander H, Wirén A. Bottom-up or top-down control in forest soil microcosms? Effects of soil fauna on fungal biomass and C/N mineralisation. *Biology and Fertility of Soils*, 2007, 43(3): 281-294.
- [11] Giller P S. The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest'. *Biodiversity & Conservation*, 1996, 5(2): 135-168.
- [12] Bellinger P F, Christiansen K A, Janssens F. Checklist of the collembola of the world. (2021-08-31). <https://www.collembola.org/>.

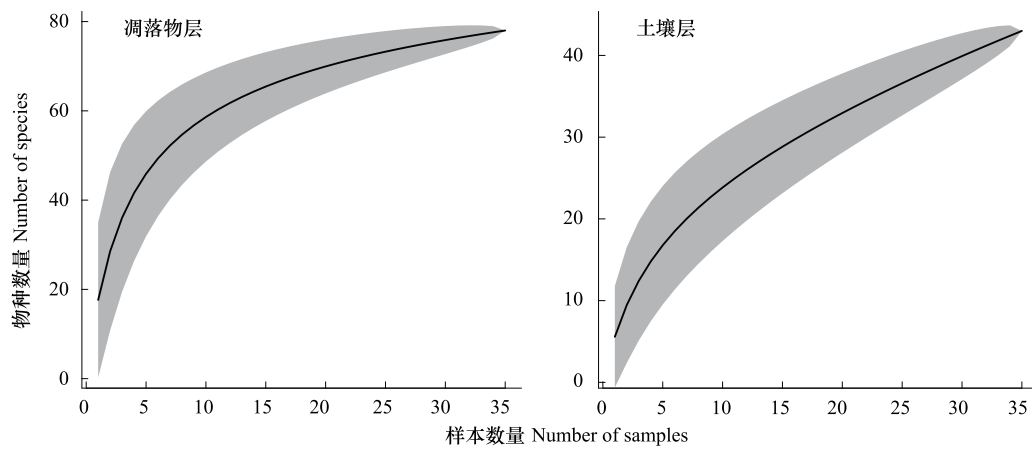
- [13] Hopkin S P. Biology of the Springtails (Insecta, Collembola). Oxford: Oxford University Press, 1997.
- [14] 陈建秀, 麻智春, 严海娟, 张峰. 跳虫在土壤生态系统中的作用. 生物多样性, 2007, 15(2): 154-161.
- [15] Illig J, Norton R A, Scheu S, Maraun M. Density and community structure of soil-and bark-dwelling microarthropods along an altitudinal gradient in a tropical montane rainforest. Experimental and Applied Acarology, 2010, 52(1): 49-62.
- [16] 佟富春, 金哲东, 王庆礼, 肖以华. 长白山北坡土壤动物群落物种共有度的海拔梯度变化. 应用生态学报, 2003, 14(10): 1723-1728.
- [17] Sun X, Deharveng L, Bedos A, Chang L, Scheu S, Wu D H. Changes in diversity and body size of Onychiurinae (Collembola: Onychiuridae) along an altitudinal gradient in Changbai Mountain, China. Soil Ecology Letters, 2020, 2(3): 230-239.
- [18] Holmstrup M, Ehlers B K, Slotsbo S, Ilieva-Makulec K, Sigurdsson B D, Leblans N I W, Ellers J, Berg M P. Functional diversity of Collembola is reduced in soils subjected to short-term, but not long-term, geothermal warming. Functional Ecology, 2018, 32(5): 1304-1316.
- [19] Yin R, Kardol P, Thakur M P, Gruss I, Wu G L, Eisenhauer N, Schädler M. Soil functional biodiversity and biological quality under threat: intensive land use outweighs climate change. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 147: 107847.
- [20] Salmon S, Ponge J F, Gachet S, Deharveng L, Lefebvre N, Delabrosse F. Linking species, traits and habitat characteristics of Collembola at European scale. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 75: 73-85.
- [21] Yang X, Xu M. Biodiversity conservation in Changbai Mountain Biosphere Reserve, northeastern China: status, problem, and strategy. Biodiversity & Conservation, 2003, 12(5): 883-903.
- [22] Zou Y, Sang W G, Bai F, Axmacher J C. Relationships between plant diversity and the abundance and α -diversity of predatory ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a mature Asian temperate forest ecosystem. PLoS One, 2013, 8(12): e82792.
- [23] Hao Z Q, Yu D Y, Deng H B, Jiang P. Study on complexity of plant communities at different altitudes on the Northern Slope of Changbai Mountain. Journal of Forestry Research, 2002, 13(1): 17-20.
- [24] Shen C C, Liang W J, Shi Y, Lin X G, Zhang H Y, Wu X, Xie G, Chain P, Grogan P, Chu H Y. Contrasting elevational diversity patterns between eukaryotic soil microbes and plants. Ecology, 2014, 95(11): 3190-3202.
- [25] 赵淑清, 方精云, 宗占江, 朱彪, 沈海花. 长白山北坡植物群落组成、结构及物种多样性的垂直分布. 生物多样性, 2004, 12(1): 164-173.
- [26] 姜萍, 赵光, 叶吉, 崔国发, 邓红兵. 长白山北坡森林群落结构组成及其海拔变化. 生态学杂志, 2003, 22(6): 28-32.
- [27] Eisenhauer N. The action of an animal ecosystem engineer: identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. Pedobiologia, 2010, 53(6): 343-352.
- [28] Marian F, Sandmann D, Krashevskaya V, Maraun M, Scheu S. Leaf and root litter decomposition is discontinued at high altitude tropical montane rainforests contributing to carbon sequestration. Ecology and Evolution, 2017, 7(16): 6432-6443.
- [29] Salmon S, Artuso N, Frizzera L, Zampedri R. Relationships between soil fauna communities and humus forms: response to forest dynamics and solar radiation. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(7): 1707-1715.
- [30] 尹文英. 中国亚热带土壤动物. 北京: 科学出版社, 1992.
- [31] 尹文英. 中国土壤动物. 北京: 科学出版社, 2000.
- [32] 尹文英. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998.
- [33] 孙新. 吉林省动物志-弹尾纲卷. 长春: 吉林出版集团, 2020.
- [34] Ponge J F, Salmon S. Spatial and taxonomic correlates of species and species trait assemblages in soil invertebrate communities. Pedobiologia, 2013, 56(3): 129-136.
- [35] Hawes T C, Greenslade P. A note on scale morphology in Collembola. Zootaxa, 2015, 3925(4): 594-596.
- [36] Moretti M, Dias A T C, de Bello F, Altermatt F, Chown S L, Azcárate F M, Bell J R, Fournier B, Hedde M, Hortal J, Ibanez S, Öckinger E, Sousa J P, Ellers J, Berg M P. Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. Functional Ecology, 2017, 31(3): 558-567.
- [37] Ricotta C. A note on functional diversity measures. Basic and Applied Ecology, 2005, 6(5): 479-486.
- [38] Ma C, Yin X Q, Kou X C, Wang Z H, Li X Q, Jiang Y F, Wang H X, Bernard E C. Effects of soil fauna on cellulose and lignin decomposition of plant litter in the Changbai mountain, China. Environmental Entomology, 2019, 48(3): 592-602.
- [39] Babenko A B. Collembola of the western Putorana plateau: fauna and altitude differentiation of assemblages. Zoologicheskii Zhurnal, 2002, 81(7): 779-796.
- [40] Potapov M, Yan G. Folsomia of China i-fimetaria group (Collembola: Isotomidae). Annales de la Societe Entomologique de France, 2012, 48(1-2): 51-56.
- [41] Sánchez-García A, Engel M S. Springtails from the early cretaceous amber of Spain (Collembola: Entomobryomorpha), with an annotated checklist of fossil Collembola. American Museum Novitates, 2016, 2016(3862): 1-47.
- [42] Endlweber K, Schädler M, Scheu S. Effects of foliar and soil insecticide applications on the collembolan community of an early set-aside arable field. Applied Soil Ecology, 2006, 31(1/2): 136-146.
- [43] Shen C C, Shi Y, Ni Y Y, Deng Y, Van Nostrand J D, He Z L, Zhou J Z, Chu H Y. Dramatic increases of soil microbial functional gene diversity at the Treeline ecotone of Changbai mountain. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 1184.
- [44] Xie Z J, Potapov M, Sun X. Two new species of the genus *Tetracanthella* (Collembola: Isotomidae) from China. Zootaxa, 2019, 4585(3): 573-580.
- [45] Petersen H, Luxton M. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition process. Oikos, 1982, 39(3): 288-388.
- [46] Chamberlain P M, Menamara N P, Chaplow J, Stott A W, Black H I. Translocation of surface litter carbon into soil by Collembola. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(9): 2655-2664.
- [47] 徐艺逸, 曹敏, 徐国瑞. 云南省三种典型气候带凋落物层弹尾类多样性分布格局研究. 生态学报, 2020, 40(14): 5008-5017.
- [48] Qian H, Hao Z Q, Zhang J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. Journal of Plant Ecology, 2014, 7(2): 154-165.
- [49] Clarke A, Gaston K J. Climate, energy and diversity. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2006, 273(1599): 2257-2266.
- [50] 刘芳, 李琪, 申聪聪, 褚海燕, 梁文举. 长白山不同海拔梯度裸肉足虫群落分布特征. 生物多样性, 2014, 22(5): 608-617.
- [51] Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology, 2008, 89(8): 2290-2301.

附录 Supplementary Material



附录 1 长白山凋落物层和土壤层跳虫群落的非度量多维尺度标序图

Appendix 1 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) of Collembola communities in litter and soil at Changbai Mountain



附录 2 长白山凋落物层和土壤层跳虫物种累积曲线

Appendix 2 Species accumulation curves of Collembola communities in litter and soil at Changbai Mountain