

DOI: 10.5846/stxb202203220712

侯磊,任毅华,卢杰,薛会英.雪被厚度对色季拉山急尖长苞冷杉林土壤线虫群落的影响.生态学报,2023,43(6):2348-2356.

Hou L, Ren Y H, Lu J, Xue H Y. Effects of snow cover on soil nematode community in *Abies georgei* var. *smithii* forest in Sejila Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(6): 2348-2356.

雪被厚度对色季拉山急尖长苞冷杉林土壤线虫群落的影响

侯 磊^{1,2,3}, 任毅华^{2,4}, 卢 杰², 薛会英^{1,*}

1 西藏农牧学院资源与环境学院, 林芝 860000

2 西藏高原森林生态教育部重点实验室, 林芝 860000

3 东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

4 西藏自治区生态环境遥感监测中心林芝生态监测站, 林芝 860000

摘要: 为了解雪被覆盖对青藏高原高寒森林土壤线虫群落的影响, 选取藏东南色季拉山急尖长苞冷杉林为研究区, 采用高通量测序技术分析不同雪被厚度 0、10、20、30 cm 下土壤线虫群落特征。结果表明: 随着雪被增厚, 有机质和全氮含量显著降低 ($P < 0.05$), 全钾含量显著升高 ($P < 0.05$)。雪被增厚对线虫群落 Shannon 指数、Simpson 指数、Pielou 指数以及成熟度指数、线虫通路比值 (NCR) 均未产生显著影响, 但 NCR 值有升高的趋势。雪被增厚使刺嘴纲 (Enoplea) 及食细菌性线虫的相对丰度增多, 同时使 20 cm 和 30 cm 雪被下土壤线虫群落结构发生显著变化 ($P < 0.05$)。土壤有机质、全氮和全钾含量是影响土壤线虫群落的最关键的 3 个土壤环境因子。研究表明雪被厚度会对青藏高原色季拉山急尖长苞冷杉林土壤线虫群落产生影响, 雪被增厚意味着较为稳定和温暖的土壤环境, 利于土壤细菌数量增加, 继而利于土壤有机质分解及钾的释放, 为刺嘴纲及食细菌性线虫的增多提供了资源与环境条件。目前仍需对青藏高原地区土壤进行系统调查, 以更深入的了解该生态脆弱区土壤线虫分布及其响应环境变化的规律。

关键词: 土壤线虫群落; 雪被; 高通量测序; 急尖长苞冷杉; 色季拉

Effects of snow cover on soil nematode community in *Abies georgei* var. *smithii* forest in Sejila Mountain

HOU Lei^{1,2,3}, REN Yihua^{2,4}, LU Jie², XUE Huiying^{1,*}

1 Resources & Environment College, Tibet Agriculture & Animal Husbandry University, Nyingchi 860000, China

2 Tibet Key Laboratory of Forest Ecology in Plateau Area, Ministry of Education, Nyingchi 860000, China

3 Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

4 Nyingchi Ecological Monitoring Station, Tibet Ecological Environment Remote Sensing Monitoring Center, Nyingchi 860000, China

Abstract: To examine the effects of snow cover on soil nematode communities in alpine forests on the Tibetan Plateau, an *Abies georgei* var. *smithii* forest in the Sejila Mountains of southeastern Tibet was selected as the study area. Soil nematode communities were characterized at different snow cover thicknesses of 0, 10 cm, 20 cm, and 30 cm using high-throughput sequencing. The results showed that soil organic matter and total nitrogen content decreased significantly ($P < 0.05$) and total potassium content increased significantly ($P < 0.05$) with the thickening of snow cover. Snow cover thickening did not significantly affect the Shannon index, Simpson index, Pielou index, MI (maturity index), and NCR (nematode channel

基金项目: 西藏高原森林生态教育部重点实验室开放课题 (XZA-JYBSYS-2020-07); 西藏农牧学院农业资源与环境学科建设项目 (藏财预指 2020-001 号)

收稿日期: 2022-03-22; **网络出版日期:** 2022-11-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 472425717@qq.com

ratio) indicators of the nematode community, but the NCR values tended to increase. Snow cover thickening increased the relative abundance of Enopleia and Bacterivores nematodes, and also caused significant changes ($P < 0.05$) in soil nematode community structure under 20 cm and 30 cm snow cover. Soil organic matter, total nitrogen, and total potassium content were the three most critical soil environmental factors affecting soil nematode communities. This study revealed that snow cover thickness affected soil nematode communities in the *Abies georgei* var. *smithii* forest, and the thickening of snow cover means a more stable and warm soil environment, which is conducive to the increase of soil bacteria and then to the decomposition of soil organic matter and the release of potassium, providing resources and environmental conditions for the increase of Enopleia and Bacterivores nematodes. A systematic survey of the soils in the Tibet region is still needed to better understand the distribution of soil nematodes and their response to environmental changes in this eco-fragile area.

Key Words: soil nematode community; snow cover; high-throughput sequencing; *Abies georgei* var. *smithii* forest; Sejila Mountain

雪被类似于一层棉被,在一定程度上物理隔绝了雪被外环境与雪被下土壤之间的能量、物质交换,使土壤环境相对较为稳定,减缓了土壤温度的迅速波动^[1],在大气与土壤的热交换过程中具有重要作用^[2],并且使土壤生物的丰度与活性等有效增加^[3]。雪被在融化过程中带来的热量、水分和营养物质也可以扩散到土壤中,继而可能影响土壤生物群落分布。此外,雪被对气候变化高度敏感,是气候变化过程中极为活跃的环境影响要素,目前已成为全球气候变化研究的热点之一^[4]。雪被本身的特性使其在形成、覆盖和融化的全过程均对土壤环境产生影响,继而影响土壤生物的分布与迁移。土壤线虫广泛分布在地球上所有土壤中,数量巨大且种类多样^[5-6],在土壤碎屑食物网中占据重要地位,同时在土壤养分循环中起着重要作用^[7]。雪被可为土壤线虫的生存繁衍提供较为稳定的水热条件,而线虫也连接着植物与土壤微生物,在生态系统功能过程中有着重要地位^[8]。有研究表明,雪被影响着食细菌线虫取食细菌的类别^[9],控制着地表土壤温湿度而提高分解者的数量与活性^[10],但雪被如何影响整个土壤线虫群落,还尚未见报道。

季节性雪被覆盖着北半球约 1/3 的陆地面积^[11],其分布格局也深受气候变化和极端气候事件的影响^[12],因此冬季生态过程的研究意义巨大。青藏高原对全球变化响应特殊,而高山生态系统本身由于雪被对其结构和功能的驱动而对气候变暖尤为敏感^[13]。青藏高原高山森林每年的雪被可以从 10 月延续到来年 5 月,对这些地区土壤生态系统及其生物地球化学循环过程有着深远而广泛的影响。此外,这些地区的森林面积约占青藏高原面积的 27%,是我国第二大林区的主体^[14],其中色季拉山分布着大量原始森林,对青藏高原森林气候起着主导作用^[15]。

以往的土壤线虫群落研究大多采用形态鉴定法,入门难度高,鉴定耗时费力,对研究者有较高的专业技能素养要求^[16]。分子生物学方法的发展使高通量测序技术在线虫研究方面得以应用^[17-19],并被认为是较好的结果一致性^[20],是一种经济有效的新方法,有很大的应用前景。本文以藏东南色季山广泛分布的急尖长苞冷杉林为研究区,利用林下自然形成的不同厚度雪被,采用 Illumina Miseq 测序技术分析雪被厚度对土壤线虫群落的影响,为深入了解雪被对高寒森林土壤生物的影响提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

色季拉山位于西藏自治区林芝市巴宜区境内(29°5′—29°57′N, 94°25′—94°45′E),属念青唐古拉山脉东部,主峰高度 5200 m。色季拉山处于藏东南湿润气候区与半湿润气候区的过渡地带,年均气温为 -0.73℃,年均降水量为 1134 mm^[21]。主要建群树种有急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)、高山松(*Pinus densata*)、林芝云杉(*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)、西藏箭竹(*Fargesia setosa*)等。土壤以酸性棕壤土为主^[22]。

1.2 研究方法

于 2021 年 3 月初的雪被覆盖期,在色季拉山东坡大阴坡(大阴坡为地名,在西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站监测范围内)的急尖长苞冷杉林,海拔约 4100 m,地理坐标为 29°38′22.06″N, 94°42′26.25″E,分别设置 4 块面积为 400 m²(20 m×20 m)的同时具有 4 种不同厚度雪被的样地,4 种雪被厚度包括无雪被覆盖(d1)、雪被 10 cm(d2)、雪被 20 cm(d3)、雪被 30 cm(d4)。雪被厚度大小由林冠遮挡造成,并且由于林内风向的影响,使雪被厚度在雪被覆盖期比较稳定。采样方式如下:利用铲子去除雪被后,使用内径 3.5 cm 土钻,在每块样地的不同厚度雪被下分别随机取多点等量(≥5 钻)0—20 cm 土壤,形成混合样,每个混合样至少 1000 g,装入塑封袋后迅速置于车载冰箱中带回实验室。去除土样中的各种残渣,一部分土样粉碎后过 1 mm 土筛用于土壤理化指标测定,另外一部分土样在 -20℃ 冷冻保存,用来进行土壤线虫的高通量测序分析。

1.3 土壤理化指标测定

土壤理化指标的测定方法简述如下:利用烘干法测定土壤含水率,利用酸度计法测定土壤 pH 值,利用重铬酸钾法测定土壤有机质含量,利用半微量开氏法测定土壤全氮含量,利用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定土壤全磷含量,利用氢氧化钠熔融法测定土壤全钾含量,利用原子吸收法测定土壤铜和锌含量^[23]。

1.4 土壤线虫群落的高通量测序

根据 E. Z. N. A. soil[®] 试剂盒(Omega Bio-tek, Norcross, GA, U. S.)说明书进行总 DNA 抽提, DNA 浓度和纯度利用 NanoDrop2000 进行检测,利用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 抽取质量。采用 NF1F(5'-GGTGGTGCATGGCCGTTCTTAGTT-3')和 18Sr2bR(5'-TACAAAGGGCAGGGACGTAAT-3')引物进行 PCR 扩增^[24—26]。测序利用上海美吉生物医药科技有限公司的 Illumina Miseq PE300 平台进行。

1.5 土壤线虫群落生态指数

高通量技术在土壤线虫研究的应用在近年有增多的趋势,但尚不成熟,需要对对比文库进一步完善^[20]。利用属水平土壤线虫测序数据,但出现了一些未分类线虫属,在计算线虫多样性及功能性指数时将未分类线虫属排除。所需计算的指数如下:

(1) Shannon 多样性指数(H'):

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

(2) Simpson 优势度指数(λ):

$$\lambda = \sum P_i^2$$

(3) Pielou 均匀度指数(J):

$$J = H' / \ln S$$

(4) 成熟度指数(Maturity index, MI, 不包括植物寄生线虫):

$$MI = \sum c(i) \times P_i$$

(5) 植物寄生线虫指数(Plant parasite index, PPI):

$$PPI = \sum c(i) \times P_i$$

(6) 线虫通路比值(Nematode channel ratio, NCR):

$$NCR = Ba / (Ba + Fu)$$

式中, $c(i)$ 是第 i 种线虫的生活史策略 colonizer-persister 值($c-p$ 值), P_i 为第 i 种线虫在线虫总数中所占比例; S 为鉴定分类单元(属)的数目; Ba 和 Fu 分别指食细菌性线虫和食真菌性线虫的数量。

1.6 数据处理与分析

利用云平台 www.i-sanger.com(上海美吉生物医药科技有限公司)分析土壤线虫群落及其与土壤环境因子的关系。选择 97% 相似度的 OTU 水平,利用云平台的 mothur 软件计算 Chao 指数制作稀释曲线图。测序数

据对比数据库是 NCBI(NT)。维恩图和群落组成图利用 R 3.3.1 工具统计和作图。土壤环境因子指标及线虫生态指标利用 Excel 2019 进行整理计算,并利用 SPSS 20.0 进行差异显著性分析。利用 Qiime 计算 β 多样性距离矩阵,利用 R 3.3.1 vegan 软件包进行 NMDS 和 ANOSIM 的分析和作图。利用 R 语言 Vegan 包中 RDA 分析土壤线虫群落与土壤环境因子相关性并作图,利用 Qiime 进行 Mantel test 分析检验。

2 结果与分析

2.1 不同雪被厚度土壤环境因子差异

测定的土壤环境因子各指标如表 1。土壤全钾含量(TK)随雪被厚度增加而显著增加($P<0.05$),土壤有机质(SOM)和全氮(TN)含量则表现为随雪被厚度增加而减少($P<0.05$)。土壤铜(Cu)含量表现为无显著变化,其余理化指标则无明显变化规律。

表 1 不同雪被厚度下土壤理化指标(平均值±标准差)
Table 1 Soil physical and chemical properties under different snow cover thickness(Mean±SD)

样本 Sample	含水率 WC/%	pH	有机质 SOM/%	全氮 TN/%	全磷 TP/%	全钾 TK/%	铜 Cu/(mg/kg)	锌 Zn/(mg/kg)
d1	54.40±0.62a	4.32±0.10a	28.00±0.66a	0.80±0.004a	0.21±0.005a	1.42±0.038a	5.23±0.523a	23.05±0.636a
d2	60.34±0.84b	3.98±0.01b	26.33±0.66b	0.65±0.017b	0.19±0.004b	1.57±0.048b	4.34±0.522a	18.75±0.541c
d3	54.39±0.95a	4.48±0.03c	21.36±0.57c	0.59±0.016c	0.19±0.002b	1.74±0.040c	4.60±0.743a	20.98±0.921b
d4	49.42±1.42c	4.66±0.01d	16.06±0.25d	0.51±0.006d	0.21±0.003a	1.90±0.021d	4.82±0.457a	22.12±2.119ab

d1—d4 分别为 0、10 cm、20 cm、30cm 厚度雪被下土样;WC:含水率 Water content;pH:酸碱度 *pondus hydrogenii*;SOM:有机质 Soil organic matter;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;TK:全钾 Total kalium;Cu:铜 Cuprum;Zn:锌 Zinc;同列字母不同表示差异显著($P<0.05$)

2.2 不同雪被厚度土壤线虫群落生态指数

稀释曲线表明,4 个不同雪被厚度下的 Chao 稀释曲线逐渐趋于平稳,说明样本量增加对 OTU 的增加不造成影响,因此所得序列可以反映实际的土壤线虫群落状况(图 1)。属水平维恩图表明不同雪被厚度的土壤线虫群落共同拥有 14 个属,其中 d2 和 d3 无独有属,d1 和 d4 的独有属分别为 2 个和 1 个(图 2)。这表明不同雪被厚度下土壤线虫属总数无较大差别。

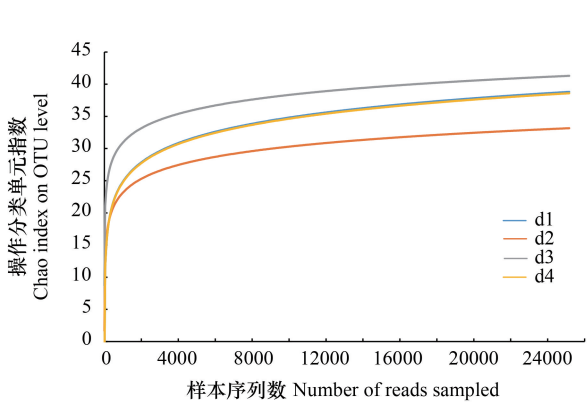


图 1 土壤线虫测序的稀释曲线
Fig.1 Rarefaction curves of soil nematode communities
d1—d4 分别为 0、10 cm、20 cm、30cm 厚度雪被下土样

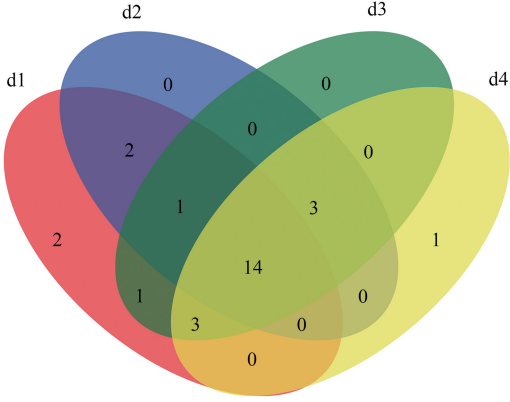


图 2 属水平土壤线虫群落维恩图
Fig.2 Venn diagram of soil nematode communities at the genus level
d1—d4 分别为 0、10、20、30 cm 厚度雪被下土样

为进一步探讨土壤线虫群落多样性情况,对土壤线虫群落进行 α 多样性指数分析(表 2)。可见整体上雪被厚度未对 Shannon 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数产生显著影响,但其物种多样性状况仍在 d3(20 cm)较高。

利用成熟度指数 *MI*、植物寄生线虫指数 *PPI* 以及线虫通道指数 *NCR* 来分析土壤线虫群落功能结构特征(表 2)。不同雪被厚度下土壤线虫群落功能性指数表明,反映土壤资源多样化的成熟度指数未因雪被厚度变化而显著变化,但在有雪条件下有增高趋势。植物寄生线虫指数则在 d2 和 d3(10 cm 和 20 cm)显著低于 d1 和 d4(无雪和 30 cm)($P<0.05$)。线虫通路比值(*NCR*)整体也有增高趋势,但差异不显著,所有比值均大于 0.5,说明不同雪被厚度下土壤食物网仍以细菌分解途径为主。

表 2 不同雪被厚度下土壤线虫群落生态指数(平均值 $\pm$ 标准差)

Table 2 Diversity index and functional index of soil nematode communities under different snow cover thickness (Mean $\pm$ SD)

样本 Sample	群落多样性指数 Diversity index of the soil nematode communities			群落功能性指数 Functional index of the soil nematode communities		
	Shannon 指数 H'	Simpson 指数 λ	Pielou 指数 J	成熟度指数 <i>MI</i>	植物寄生线虫指数 <i>PPI</i>	线虫通路比值 <i>NCR</i>
d1	0.98 $\pm$ 0.17a	0.53 $\pm$ 0.10a	0.38 $\pm$ 0.07a	2.93 $\pm$ 0.38a	2.77 $\pm$ 0.43a	0.60 $\pm$ 0.39a
d2	0.94 $\pm$ 0.29a	0.57 $\pm$ 0.16a	0.35 $\pm$ 0.11a	2.51 $\pm$ 0.44a	2.13 $\pm$ 0.25b	0.82 $\pm$ 0.12a
d3	1.29 $\pm$ 0.05a	0.43 $\pm$ 0.04a	0.47 $\pm$ 0.04a	2.98 $\pm$ 0.33a	2.02 $\pm$ 0.03b	0.81 $\pm$ 0.23a
d4	1.06 $\pm$ 0.29a	0.44 $\pm$ 0.16a	0.39 $\pm$ 0.10a	3.04 $\pm$ 0.11a	2.80 $\pm$ 0.19a	0.98 $\pm$ 0.03a

H' :多样性指数 Shannon; λ :优势度指数 Simpson; J :均匀度指数 Pielou;*MI*:成熟度指数 Maturity index;*PPI*:植物寄生线虫指数 Plant parasite index;*NCR*:线虫通路比值 Nematode channel ratio

2.3 不同雪被厚度土壤线虫群落组成与结构

对比数据库,在可鉴定到具体分类水平名称的线虫中,不同雪被厚度下的土壤线虫一共有 2 纲、3 目、10 科和 26 属。在纲和属水平分析土壤线虫群落组成,在可以鉴定的线虫纲中,土壤线虫群落主要是刺嘴纲(*Enoplea*)和色矛纲(*Chromadorea*),剩余均为未能鉴定未分类线虫(*unclassified*)。在无雪被覆盖和较少雪被覆盖(10 cm)的 d1 和 d2,刺嘴纲(*Enoplea*)占比基本一致,分别为 16.67%和 17.29%,但在雪被覆盖较厚的 d3(20 cm)和 d4(30 cm),刺嘴纲(*Enoplea*)占比分别为 27.83%和 33.64%(图 2)。色矛纲(*Chromadorea*)在不同雪被厚度占比表现为基本一致,在各雪被覆盖厚度分别占 12.31%、7.76%、10.81%、11.98%。在可以鉴定的线虫属中,将占比小于 1%的属合并,则最终获得 11 个较优势属。除了未分类线虫之外,土壤线虫群落主要是棱咽属(*Prismatolaimus*),在各雪被厚度下分别占比为 9.06%、11.84%、8.65%和 31.04%。此外,不同雪被厚度下的优势属各有不同,如在无雪情况下主要优势属还有环属(*Criconea*)、中矛线属(*Mesodorylaimus*)和巨宫属(*Tylolaimophorus*)等,10 cm 雪被下主要优势属还有滑刃属(*Aphelenchoides*)等,20 cm 雪被主要优势属还有巴氏属(*Bastiania*)、马氏垫刃属(*Malenchus*)、滑刃属(*Aphelenchoides*)和中矛线属(*Mesodorylaimus*)等,30 cm 雪被下主要优势属还有环属(*Criconea*)、真矛线属(*Eudorylaimus*)和巴氏属(*Bastiania*)等(图 3)。综上,随着雪被增厚,食细菌性线虫属占比逐渐增多,且棱咽属(*Prismatolaimus*)为最优势属。

利用基于 Bray-curtis 的非度量多维尺度分析(Non-metric multidimensional scaling analysis, NMDS)和相似性分析(Analysis of similarities, ANOSIM)分析不同雪被厚度下土壤线虫群落的结构相似性。NMDS 分析表明 d1 与 d2 的土壤线虫群落组成更相似,而 d3、d4 之间,以及其与 d1 与 d2 之间的土壤线虫群落组成存在差异,ANOSIM 分析也表明 d3、d4 下土壤线虫群落结构与 d1 以及 d2 存在显著差异(ANOSIM, $r=0.191$, $P=0.035$)(图 4)。

2.4 土壤线虫群落与土壤环境因子的关系

为了解线虫群落与土壤环境变量之间的关系,以属水平为例对土壤线虫群落与土壤环境因子进行冗余分析(Redundancy analysis, RDA)。第一主轴和第二主轴对土壤线虫群落相对丰度方差的解释比例分别为 46.79%和 16.67%,共解释了 63.46%的方差变化。第一主轴上,pH 值、全钾、含水率、全氮和有机质是主要的影响因子;第二主轴上,全磷虽为主要的的影响因子,但差异不显著。综上,pH 值、全钾、含水率、全氮和有机质是土壤线虫群落最主要的土壤环境因子(图 5)。

利用 Mantel test 进一步探讨对土壤线虫群落产生影响的 5 种土壤环境因子的重要性,如表 3 所示,可见

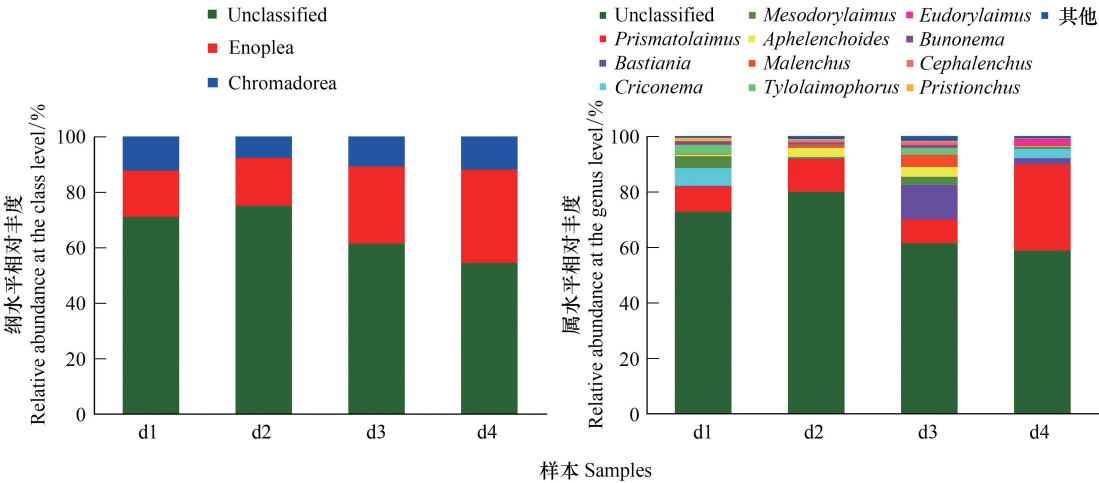


图 3 不同雪被厚度下土壤线虫群落组成

Fig.3 Soil nematode community composition under different snow cover thickness

Enoplea: 刺嘴网; Chromadorea: 色矛网; *Pristionchus*: 棱咽属; *Bastiania*: 巴氏属; *Criconema*: 环属; *Mesodorylaimus*: 中矛线属; *Aphelenchoides*: 滑刃属; *Malenchus*: 马氏垫刃属; *Tyololaimophorus*: 巨宫属; *Eudorylaimus*: 真矛线属; *Bunonema*: 仰口属; *Cephalenchus*: 头刃属; *Pristionchus*: 无对应中文; unclassified: 未分类线虫; others: 其他

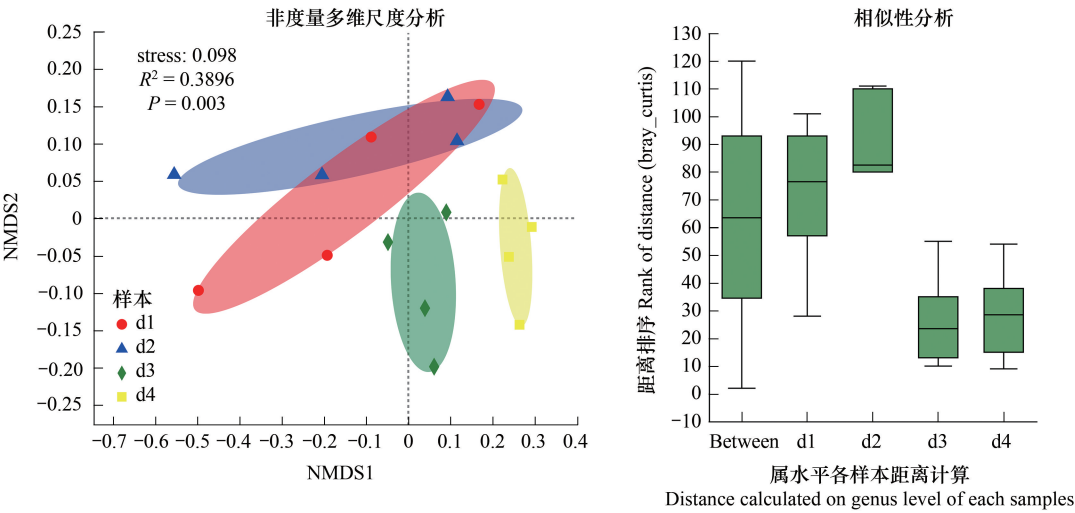


图 4 不同雪被厚度下土壤线虫群落的结构分析

Fig.4 Structural analysis of soil nematode communities under different snow cover thickness

全钾、有机质和全氮是影响不同雪被厚度土壤线虫群落最关键的前 3 个土壤环境因子 ($P<0.05$)。

表 3 基于 Mantel test 的土壤线虫群落与土壤环境因子的关系

Table 3 Relationship between soil nematode communities and soil environmental factors based on Mantel test

指标 Index	<i>r</i>	<i>P</i>	指标 Index	<i>r</i>	<i>P</i>
含水率 WC	0.26808	0.029	全氮 TN	0.27189	0.018
pH	0.26507	0.029	全钾 TP	0.35882	0.003
有机质 SOM	0.28580	0.021			

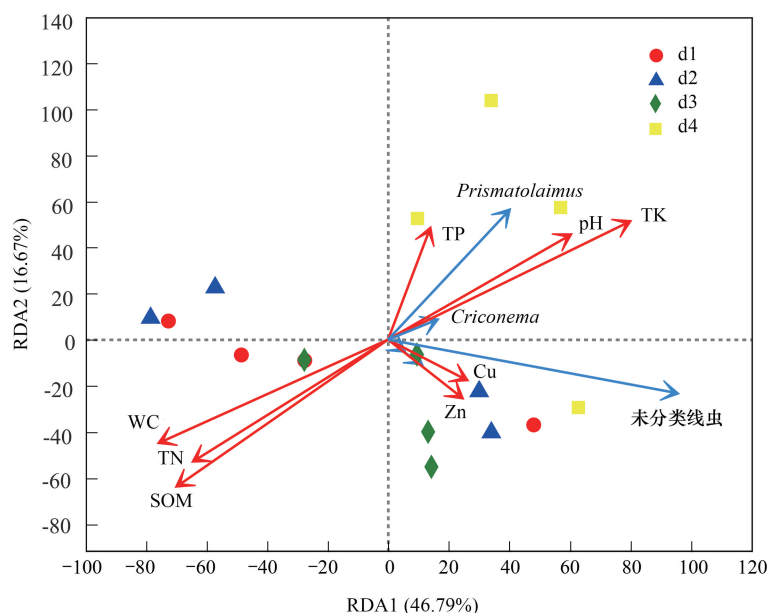


图5 土壤线虫群落与土壤环境因子的冗余分析

Fig.5 Redundancy analysis of soil nematode community and soil environmental factors

WC: 含水率 Water content; pH: 酸碱度 *pondus hydrogenii*; SOM: 有机质 Soil organic matter; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; TK: 全钾 Total kalium; Cu: 铜 Cuprum; Zn: 锌 Zinc

3 讨论与结论

根据结果与分析,可知整体上雪被厚度对土壤线虫群落产生一定影响。在能够鉴定到的线虫纲和属中,雪被厚度的增加使刺嘴纲(*Enoplea*)和食细菌性线虫占比增多。雪被作为一类水热综合因素,其厚度及冻融过程意味着土壤表层温度和含水率的变化过程^[27],继而影响着土壤表层线虫群落的变化。雪被增厚意味着能够维持更温暖的土壤环境以促进土壤生物活性^[28],那么雪被增厚就意味着土壤线虫群落面临着增温局面。根据线虫响应增温的研究成果,增温使刺嘴纲(*Enoplea*)线虫的相对丰度增多^[29],这显然与本文结果一致,说明刺嘴纲(*Enoplea*)线虫对增温响应比较敏感。目前的研究表明,增温对线虫的影响是间接的,主要通过植物和微生物群落的变化来影响线虫群落^[13],雪被同时也可通过影响凋落物分解继而影响土壤动物^[30]。雪被增厚到 20 cm 左右时可能是一个较为合适的雪被厚度,在该雪被厚度下,土壤线虫群落多样性较高。从逻辑上推演,此种情况下雪被为植物提供了一个庇护所,可使其顺利越冬,也就是合适的雪被厚度因为保护地上植物而为地下生物如线虫等提供了可以利用的食物资源。而相对较厚的雪被(≥ 20 cm)或许因为雪被本身重量的压实作用减弱了土壤-大气的空气交换,继而产生不同于其他雪被厚度的群落结构。若将雪被由厚到薄看作一个消融动态过程,以“空间代时间”,那么本研究结果可以说明在消融过程中的土壤线虫群落变化,其群落结构也将伴随消融——雪被厚度减小——而发生改变。

成熟度指数 *MI* 越高,代表土壤养分富集程度越高,土壤环境越稳定^[31]。虽然不同雪被厚度土壤线虫群落的 *MI* 值差异不显著,但在有雪环境下,*MI* 值整体是呈增高趋势的,间接表明在雪被覆盖条件下的土壤环境是趋于稳定的,结合土壤理化性质结果可知土壤养分钾也是随之富集的。这表明,土壤养分钾的富集或许与 *MI* 有着重要的正向关联性。PPI 值被认为与外界扰动频率正相关^[32],本文结果显示,在较薄雪被下(10 cm、20 cm)的 PPI 值显著低于无雪和较厚雪被下(30 cm),说明在较薄雪被时受冻融循环的干扰要显著高于较厚雪被。NCR 能够探测土壤有机质的分解途径,本文结果表明在色季拉山急尖长苞冷杉林不同雪被厚度下土壤有机质均主要以细菌分解途径为主,这与冬季森林土壤线虫研究结果一致^[33],但却与夏季藏东南森林的研

究结果相反^[34-35],这可能说明在不同季节的土壤有机质分解途径不同。此外,NCR 值整体呈升高趋势,结合本文土壤有机质随雪被增厚而减小的趋势,可知该地区土壤细菌在雪被增厚过程中数量增多,继而更大程度的分解土壤有机质。综合线虫的生态指数可以推测,雪被增厚使土壤环境趋于稳定,有利于土壤细菌对有机质的分解^[36],继而增加食细菌性线虫数量、改变土壤养分格局,继而影响土壤线虫群落结构。

土壤微生物生境和土壤理化性质是影响土壤线虫群落的重要因素^[37-39]。本文研究结果表明,在不同分类水平,土壤 pH 值、含水率、全钾、全氮和有机质含量是影响土壤线虫群落最主要的影响因子,而全钾、有机质和全氮含量是影响不同雪被厚度土壤线虫群落最关键的前 3 个土壤环境因子。薛蓓等^[29,40]在藏北高寒草甸的研究也表明,土壤含水率、全钾、有机质含量与线虫群落有较大相关性,与本文结果有一定一致性。这可能说明在不同生态类型下影响土壤线虫群落的主要土壤因子是一致的,区别在于其他外界因素。雪被变化本身就被认为可以改变冻融期土壤理化性质^[41],本文的结果表明,雪被薄厚影响到土壤环境因子,特别是在土壤养分方面,随着雪被增厚,有机质和全氮含量减小而全钾含量增高。土壤有机质和全钾的变化可能与微生物活性有关:增厚的雪被加强了土壤微生物活性,继而加强了土壤有机质的分解与钾的释放,此外凋落物的分解也有助于钾的释放^[42-43]。全氮的变化可能与雪被覆盖下的氮损失有关:持续的雪被覆盖下,氮除了被矿化或被固定,或者被植物根系吸收,其余的氮可能会以气体、沥滤、雪融的方式被损失掉^[44],雪被越厚意味着雪被覆盖期越长,也就意味着土壤氮可能损失越多。

总之,雪被厚度对青藏高原色季拉山急尖长苞冷杉林土壤线虫群落产生一定程度影响,主要通过雪被覆盖的相对稳定环境提高土壤细菌数量,继而利于土壤有机质分解以及钾的释放,食细菌性线虫也因此增多,从而改变土壤线虫群落结构。这也充分说明,雪被厚度对土壤线虫群落的影响主要是间接影响,即通过不同厚度雪被的长期覆盖改变细菌群落和土壤养分而对线虫群落产生影响。目前对青藏高原森林土壤线虫群落的认识极为有限,仍需对不同生境条件下土壤进行系统调查,以更深入了解该生态脆弱区土壤线虫分布及对环境变化的响应规律。

参考文献 (References):

- [1] Cline D W. Snow surface energy exchanges and snowmelt at a continental, midlatitude alpine site. *Water Resources Research*, 1997, 33: 689-701.
- [2] 于小舟, 袁辉辉, 王安志, 吴家兵, 关德新. 积雪对长白山阔叶红松林土壤温度的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(12): 3015-3020.
- [3] 谭波, 吴福忠, 杨万勤, 杨玉莲, 王奥, 康丽娜. 雪被去除对川西高山森林冬季土壤温度及碳、氮、磷动态的影响. *应用生态学报*, 2011, 22(10): 2553-2559.
- [4] 阿的鲁骥, 字洪标, 刘敏, 陈焱, 杨有芳, 王长庭. 高寒草甸地下根系生长动态对积雪变化的响应. *生态学报*, 2017, 37(20): 6773-6784.
- [5] Yeates G W. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, 37(4): 199-210.
- [6] Bongers T, Bongers M. Functional diversity of Nematodes. *Applied Soil Ecology*, 1998, 10(3): 239-251.
- [7] Freckman D W, Caswell E P. The ecology of Nematodes in agroecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, 1985, 23: 275-296.
- [8] Neher D A. Ecology of plant and free-living Nematodes in natural and agricultural soil. *Annual Review of Phytopathology*, 2010, 48: 371-394.
- [9] 王瑶. 有机碳输入方式对帽儿山土壤头叶科食细菌线虫取食行为的影响研究[D]. 哈尔滨师范大学, 2021.
- [10] Aanderud Z T, Jones S E, Schoolmaster D R Jr, Fierer N, Lennon J T. Sensitivity of soil respiration and microbial communities to altered snowfall. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 217-227.
- [11] 武启骞, 王传宽. 季节性雪被变化对森林凋落物分解及土壤氮动态的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2422-2432.
- [12] IPCC. *Climate Change 2007: The physical science basis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [13] Porazinska D L, Bueno de Mesquita C P, Farrer E C, Spasojevic M J, Suding K N, Schmidt S K. Nematode community diversity and function across an alpine landscape undergoing plant colonization of previously unvegetated soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 161: 108380.
- [14] 张宪洲, 杨永平, 朴世龙, 包维楷, 汪诗平, 王根绪, 孙航, 罗天祥, 张扬建, 石培礼, 梁尔源, 沈妙根, 王景升, 高清竹, 张德铨, 欧阳华. 青藏高原生态变化. *科学通报*, 2015, 60(32): 3048-3056.
- [15] 何吉成, 罗天祥, 徐雨晴. 藏东南色季拉山急尖长苞冷杉林线的生态气候特征. *生态学报*, 2009, 29(1): 37-46.
- [16] 岳桂东, 高强, 罗龙海, 王军一, 许姣卉, 尹烨. 高通量测序技术在动植物研究领域中的应用. *中国科学: 生命科学*, 2012, 42(2): 107-124.
- [17] Griffiths B S, de Groot G A, Laros I, Stone D, Geisen S. The need for standardisation: exemplified by a description of the diversity, community

- structure and ecological indices of soil Nematodes. *Ecological Indicators*, 2018, 87: 43-46.
- [18] 陈虹, 杨磊, 张风华. 新疆长期棉花连作对土壤理化性状与线虫群落的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(12): 4263-4271.
- [19] Kanfra X, Wrede A, Mahnkopp-Dirks F, Winkelmann T, Heuer H. Networks of free-living Nematodes and co-extracted fungi, associated with symptoms of apple replant disease. *Applied Soil Ecology*, 2022, 172: 104368.
- [20] Du X F, Li Y B, Han X, Ahmad W, Li Q. Using high-throughput sequencing quantitatively to investigate soil nematode community composition in a steppe-forest ecotone. *Applied Soil Ecology*, 2020, 152: 103562.
- [21] 安前东, 徐梦, 张旭博, 焦克, 张崇玉. 西藏色季拉山垂直植被带土壤细菌群落组成及功能潜势. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2147-2157.
- [22] 万丹, 梁博, 聂晓刚, 喻武, 张博. 西藏色季拉山土壤物理性质垂直地带性. *生态学报*, 2018, 38(3): 1065-1074.
- [23] 鲍士旦. 土壤农化分析 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [24] Sapkota R, Nicolaisen M. High-throughput sequencing of nematode communities from total soil DNA extractions. *BMC Ecology*, 2015, 15: 3.
- [25] 夏围围, 贾仲君. 高通量测序和 DGGE 分析土壤微生物群落的技术评价. *微生物学报*, 2014, 54(12): 1489-1499.
- [26] 朱珣之, 李强, 李扬苹, 韩洪波, 马克平. 紫茎泽兰入侵对土壤细菌的群落组成和多样性的影响. *生物多样性*, 2015, 23(5): 665-672.
- [27] 张荣涛, 付晓宇, 王康, 刘赢男, 付晓玲, 倪红伟. 三江平原小叶章湿地碳排放对雪被变化的短期响应. *应用生态学报*, 2020, 31(4): 1314-1322.
- [28] Saccone P, Morin S, Baptist F, Bonneville J M, Colace M P, Domine F, Faure M, Geremia R, Locht J, Poly F, Lavorel S, Clément J C. The effects of snowpack properties and plant strategies on litter decomposition during winter in subalpine meadows. *Plant and Soil*, 2013, 363(1/2): 215-229.
- [29] 侯磊, 薛蓓, 薛会英. 利用高通量测序法对模拟增温条件下藏北高寒草甸土壤线虫群落的研究. *草地学报*, 2019, 27(2): 443-451.
- [30] 和润莲, 陈亚梅, 邓长春, 杨万勤, 张健, 刘洋. 雪被期川西高山林线交错带两种地被物凋落物分解与土壤动物多样性. *应用生态学报*, 2015, 26(3): 723-731.
- [31] 牟文雅, 贾艺凡, 陈小云, 刘满强, 周可新, 李俊生, 陈法军. 玉米秸秆还田对土壤线虫数量动态与群落结构的影响. *生态学报*, 2017, 37(3): 877-886.
- [32] Ruess L. Nematode soil faunal analysis of decomposition pathways in different ecosystems. *Nematology*, 2003, 5(2): 179-181.
- [33] 刘月, 张利敏, 徐胜楠, 王瑶, 于鸿森, 王思琪. 高通量测序分析冻融期碳源输入方式对土壤线虫群落的影响. *生态学报*, 2022, 42(9): 3482-3493.
- [34] 薛会英, 罗大庆, 于宝政. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉林土壤线虫群落特征. *应用生态学报*, 2012, 23(12): 3402-3408.
- [35] 薛会英, 郭文文, 屈兴乐, 罗大庆. 嘎隆拉山铁杉林土壤线虫群落结构与多样性研究. *土壤学报*, 2021, 58(1): 246-258.
- [36] Phillips R P, Bernhardt E S, Schlesinger W H. Elevated CO₂ increases root exudation from loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings as an N-mediated response. *Tree Physiology*, 2009, 29(12): 1513-1523.
- [37] Renčo M, Gömöryová E, Čerevková A. The effect of soil type and ecosystems on the soil nematode and microbial communities. *Helminthologia*, 2020, 57(2): 129-144.
- [38] 刘艳方, 王文颖, 索南吉, 周华坤, 毛旭峰, 王世雄, 陈哲. 青海海北植物群落类型与土壤线虫群落相互关系. *植物生态学报*, 2022, 46(1): 27-39.
- [39] Veen G F, Olf H, Duyts H, van der Putten W H. Vertebrate herbivores influence soil Nematodes by modifying plant communities. *Ecology*, 2010, 91(3): 828-835.
- [40] 薛蓓, 侯磊, 薛会英. 基于高通量测序分析西藏北部高寒草甸不同深度土壤线虫群落分布特征. *生态学报*, 2019, 39(11): 4088-4095.
- [41] 柴春荣, 倪红伟, 刘赢男, 张荣涛, 杨基先. 模拟雪被变化下三江平原湿地土壤理化性质的动态响应. *中国农学通报*, 2021, 37(5): 31-37.
- [42] 何洁, 杨万勤, 倪祥银, 李晗, 徐李亚, 吴福忠. 雪被斑块对川西亚高山森林凋落物冬季分解过程中钾和钠动态的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(6): 550-561.
- [43] 武启骞, 吴福忠, 杨万勤, 徐振锋, 何伟, 何敏, 赵野逸, 朱剑霄. 季节性雪被对高山森林凋落物分解的影响. *植物生态学报*, 2013, 37(4): 296-305.
- [44] Buckeridge K M, Cen Y P, Layzell D B, Grogan P. Soil biogeochemistry during the early spring in low Arctic mesic tundra and the impacts of deepened snow and enhanced nitrogen availability. *Biogeochemistry*, 2010, 99(1/2/3): 127-141.