

DOI: 10.20103/j.stxb.202210263045

马金豪, 栾军伟, 王晖, 叶晓丹, 王一, 明安刚, 刘世荣. 乔木根系和凋落物对南亚热带 3 种人工林土壤线虫群落的差异化影响. 生态学报, 2023, 43 (18): 7367-7380.

Ma J H, Luan J W, Wang H, Ye X D, Wang Y, Ming A G, Liu S R. Differential impacts of tree root and litter on soil nematode communities in three artificial stands in subtropical south China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43 (18): 7367-7380.

乔木根系和凋落物对南亚热带 3 种人工林土壤线虫群落的差异化影响

马金豪^{1,2}, 栾军伟¹, 王 晖², 叶晓丹¹, 王 一¹, 明安刚³, 刘世荣^{2,*}

1 国际竹藤中心竹藤资源与环境研究所, 国家林业和草原局/北京市共建竹藤科学与技术重点实验室, 北京 100102

2 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

3 中国林业科学研究院热带林业实验中心, 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 凭祥 532600

摘要:根系分泌物和凋落物为土壤食物网提供了基础的养分资源。然而,不同树种纯林和混交林地下根系和地上凋落物对土壤线虫群落的影响机制尚不清楚。2019 年 9 月在广西凭祥热带林业实验中心选取格木(*Erythrophleum fordii* Oliv.) 纯林、马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.) 纯林和格木×马尾松混交林 3 种林分类型,分别设置对照、阻断乔木根系、去除地上凋落物和阻断乔木根系并去除地上凋落物四组实验处理,于 2021 年 3 月对 3 种林分类型不同处理下的土壤线虫群落和土壤理化性质进行了调查。研究表明,无论哪种林分类型,阻断根系改变了土壤线虫群落的营养类群组成,显著降低了食真菌线虫相对多度,增加了植物寄生线虫相对多度;去除凋落物显著降低了土壤线虫密度、类群数、线虫通路比值和结构指数,增加了基础指数,表明去除凋落物降低了土壤食物网的稳定性。无论哪种林分类型,人工林中树木地下根系输入是构建土壤线虫群落营养类群组成的主要驱动因素,地上凋落物在维持土壤食物网稳定性方面发挥着重要的作用。此外,阻断根系和去除凋落物对混交林中土壤线虫群落没有显著的影响,表明含固氮树种的格木×马尾松混交林比人工针叶纯林土壤食物网的稳定性更高,因此建议采用引入固氮树种改造针叶纯林籍以增强人工林土壤生态系统的稳定性。

关键词:人工林;根系;凋落物;土壤线虫;土壤食物网

Differential impacts of tree root and litter on soil nematode communities in three artificial stands in subtropical south China

MA Jinhao^{1,2}, LUAN Junwei¹, WANG Hui², YE Xiaodan¹, WANG Yi¹, MING Angang³, LIU Shirong^{2,*}

1 Institute of Resources and Environment, International Centre for Bamboo and Rattan, Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration/Beijing for Bamboo & Rattan Science and Technology, Beijing 100102, China

2 Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China

3 Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Pingxiang 532600, China

Abstract: Root exudates and litter inputs provide basic resources for soil food web. However, the effects of tree roots and litter on soil nematode communities in plantations with different tree species combination are still unclear. In September 2019, three artificial stands, e. g., *Erythrophleum fordii* Oliv. monospecific-planted forest, *Pinus massoniana* Lamb. monospecific-planted forest, and *Erythrophleum fordii* Oliv. and *Pinus massoniana* Lamb. mixed-species-planted forest,

基金项目:国家自然科学基金项目(31930078,31470627)

收稿日期:2022-10-26; 网络出版日期:2023-05-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liusr@caf.ac.cn

were selected to conduct a field manipulative experiment by removing roots and aboveground litter in Pingxiang, Guangxi Province. Soil nematode communities and soil properties were investigated in the plot of roots removal, litter removal, both roots and litter removal and corresponding control plots in March 2021. The results showed that roots removal altered nematode trophic group composition regardless the artificial stands by decreasing the relative abundance of fungivores and increasing the relative abundance of plant-parasites. Litter removal significantly decreased nematode total abundance, richness, nematode channel ratio and structure index, indicating that litter removal reduced the stability of soil food web. The results suggested that the input of tree roots, regardless artificial stands, was the main driving factor in shaping nematode trophic composition, and aboveground litter played an important role in maintaining the stability of soil food web. Furthermore, roots removal and litter removal had no significant impacts on soil nematode communities in *E. fordii* and *P. massoniana* mixed-species-planted forest, suggesting that the mixed forest with N-fixing tree species could facilitate the stability of soil food web compared to the pure conifer stand. Our findings highlight that introducing N-fixing tree species and mixing N-fixing species into pure conifer forests to enhance the plantation soil ecosystem stability.

Key Words: artificial stand; root; litter; soil nematodes; soil food web

土壤线虫种类多样,分布广泛,是地球上最丰富的多细胞动物,在土壤食物网中占据多个营养级^[1]。土壤线虫在全球碳循环中扮演着重要的角色,研究表明全球表层土壤中线虫的生物量约为 0.3 Gt,这相当于人类总生物量的 82%,土壤线虫在生长季每月呼吸产生的碳排放相当于全球使用化石燃料产生碳排放的 15%,或相当于土壤碳排放总量的 2.2%^[2]。土壤线虫能够通过直接通过调控植物-土壤间的反馈作用对植物生长产生负面作用,也能通过影响土壤微生物群落进而间接的促进植物生长^[3]。由于世代周期短,对环境变化敏感、易于鉴定和保存等生物学特点,土壤线虫被广泛用作评价土壤生态系统演替或受干扰程度的指示生物^[4]。

植物-土壤间的相互作用对土壤生物多样性以及群落结构和功能等方面具有重要的影响^[5-6]。土壤食物网依赖于初级生产者提供的能量和养分,这些能量和养分以根系分泌物和凋落物的形式进入土壤。在森林生态系统中,树木固定的碳大部分以凋落物的形式进入土壤食物网^[7]。作为食物资源,凋落物能够直接影响土壤线虫的密度和多样性^[8]。凋落物还可以通过改变土壤理化性质和空间异质性,间接影响土壤线虫群落结构和多样性^[9-10]。越来越多的研究发现土壤无脊椎动物获得的碳主要来源于地下根系的输入^[11-12]。通过根系进入土壤的碳主要由一些不稳定的化合物构成,如糖和氨基酸^[13],因此更容易被土壤无脊椎动物所利用^[14]。此外,森林地上和地下输入的数量和质量会对土壤线虫群落产生不同的影响^[15]。落叶阔叶林能够产生大量的凋落物叶,且凋落物叶中碳氮比低,钙、镁含量高,分解速度快^[16],分解产生丰富的水溶性营养物质有利于土壤线虫数量的增长^[17]。Keith 等^[17]研究表明,松树根比桦树根有利于食细菌线虫生长,导致针叶林土壤中细菌分解速率高于阔叶林。在对豆科树种厚荚相思(*Acacia crassica*)的研究中发现,根系显著提高了土壤线虫的丰度,但对土壤线虫营养类群组成的影响有限^[18]。因此,树种凋落物和根系的差异可能会对土壤食物网产生不同的影响。与纯林相比,混交林能够为土壤线虫群落提供更加丰富的食物资源和更多可利用的生态位,从而支持更高的生物多样性和更加稳定的土壤食物网结构^[19]。然而不同树种的纯林及混交林中地上凋落物和地下根系对土壤线虫群落的影响尚不明确,还有待深入研究。

人工林是森林资源的重要组成部分。近年来,大规模的造林和再造林促使我国人工林面积不断增加^[20]。目前,我国人工林保存面积 $7.95 \times 10^7 \text{ hm}^2$,蓄积 $3.39 \times 10^9 \text{ m}^3$,人工林面积继续保持世界首位^[21]。格木(*Erythrophloeum fordii* Oliv, EF)和马尾松(*Pinus massoniana* Lamb., PM)是我国亚热带地区广泛种植的优良用材树种^[22-23]。本研究以格木纯林、马尾松纯林和格木×马尾松混交林为研究对象,设置阻断乔木根系和去除凋落物的野外控制实验,研究不同人工纯林及混交林地下根系输入和地上凋落物对土壤线虫群落的影响。我们假设,1) 地下根系比地上凋落物对土壤线虫食物网影响更大;2) 由于不同树种输入土壤食物网的凋落物存在差异,土壤线虫群落会随林分类型的变化而改变,混交林比纯林的土壤线虫群落结构更加稳定。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西壮族自治区凭祥市的中国林业科学研究院热带林业实验中心(106°39′50″—106°59′30″E, 21°27′47″—22°19′27″N)。该区域处于中国和越南边境交界处,是典型的低山丘陵地貌,属南亚热带半湿润-湿润气候,干湿季节分明。区域内光照充足,年均日照 1419 h,年均蒸发量为 1325 mm。年均气温 21.7℃,最热月(7 月)平均气温为 27.6℃,最冷月(1 月)平均气温为 13.5℃。降雨量在年际间波动大,年均降水量约为 1400 mm,78%的降雨量集中在雨季(5—9 月)。土壤类型以砖红壤和红壤为主,局部有紫色土,土层厚度在 80 cm 以上。中国林科院热林中心区域内人工林面积近 2×10^4 hm²,树种繁多,针叶树种主要为马尾松和杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook),阔叶树种主要有格木,红椎(*Castanopsis hystrix* Miq.),米老排(*Mytilaria laosensis* Lec.),降香黄檀(*Dalbergia odorifera* T. Chen),火力楠(*Michelia macclurei* Dandy),香梓楠(*Michelia hedyosperma* Law)和土沉香(*Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng),其中,降香黄檀和格木为固氮树种^[22]。

1.2 样地设置

2007 年在具有相似的地形、土壤质地和经营历史的马尾松采伐迹地上随机建立了格木纯林(EF)、马尾松纯林(PM)和格木×马尾松混交林(EF×PM)3 种林分类型,造林区域面积为 26.6 hm²。每种林分类型为等比例单行状造林,株行距 2 m×2 m。造林后区域内的树木自然生长,无人为干扰。在区域内随机建立三块样地,每块样地均包含格木纯林,马尾松纯林和格木×马尾松混交林 3 种林分类型。在每块样地的每个林型内布置 3 个 20 m×20 m 的固定样方,间距 10 m 以上,共 27 个 20 m×20 m 的固定样方。固定样方内树木基本特征参见 Wang 等^[24]。2019 年 8 月在每块样地的每个林分类型内随机选取一个固定样方,在每个固定样方中布置 4 个 2 m×2 m 的小样方,每个小样方间隔 3 m 以上,共 36 个小样方。4 个小样方分别为保留乔木根系和地上凋落物(对照,CK)、阻断乔木根系(阻根,R)、去除地上凋落物(去凋,L)和阻断乔木根系并去除地上凋落物(阻根×去凋,R×L)。为排除林下植物群落的影响,实验开始前,清除每个小样方中的林下灌木和草本植物。阻断乔木根系采用壕沟法,在小样方四周挖 20 cm 宽的壕沟,深度为 1 m,用 PVC 板隔断后再填回土。去除凋落物为在小样方离地面 1.2 m 处布置 2.5 m×2.5 m 凋落物阻拦网,每月清理一次阻拦网上的凋落物和地表可见的凋落物。

1.3 土壤样品采集和处理

2021 年 3 月在每个小样方内按照五点法用土钻分别取 0—10 cm 和 10—20 cm 的土样,将每层土样均匀混合后过 2 mm 的筛带回室内。实验室内,每份土样称取 50 g 鲜土,用湿漏斗法(Baermann 法)分离土壤线虫,分离时间为 48 h,分离后的线虫保存于 5%的福尔马林溶液中。根据《中国土壤动物检索图鉴》^[25]、《长白山森林土壤线虫》^[26]和《De Nematoden van Nederland》^[27],在倒置显微镜(Nikon Ti2-U)下对土壤线虫进行计数并鉴定到属。每个样品随机选取 100 条线虫进行鉴定,若样品中线虫少于 100 条,则全部鉴定。采用烘干法测定土壤含水量(WC),将土壤线虫密度换算成条/100g 干土。

土壤 pH 采用电位法测定;土壤有机碳(SOC)含量采用硫酸-重铬酸钾氧化外加热法测定;全氮(TN)含量采用半微量开式定氮法测定;速效氮(AN)含量采用碱解扩散法测定;速效磷(AP)含量采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定^[28]。

1.4 数据分析

将每种林分类型中每个处理下 0—10 cm 和 10—20 cm 两个土样的线虫数据合并。

土壤线虫各类群密度占总密度 10%以上的为优势类群,1%—10%为常见类群,1%以下的为稀有类群。

在属的水平上,采用密度、类群数和 Shannon-Wiener 指数分析土壤线虫群落的多样性^[29]。Shannon-

Wiener 指数计算公式为: $H = - \sum_{i=1}^S P_i \times \ln P_i$, 上式中 S 为类群数, P_i 为第 i 个分类单元个体数占总数的百

分比。

根据食性特征把土壤线虫划分成食细菌 (bacterivores, BF)、食真菌 (fungivores, FF)、植物寄生 (plant parasites, PP) 和捕食-杂食 (omnivore-predators, OP) 4 种营养类群^[1]。采用线虫通路比值 (Nematode channel ratio, NCR)^[4] $NCR = B / (B + F)$ 、基础指数 (basal index, BI)^[30] $BI = 100 \times b / (b + e + s)$ 、富集指数 (Enrichment index, EI)^[30] $EI = 100 \times e / (b + e)$ 和结构指数 (Structure index, SI)^[30] $SI = 100 \times s / (b + s)$ 指示各生境土壤线虫群落功能结构特征, 式中, $b = \sum kb \times nb$, $e = \sum ke \times ne$, $s = \sum ks \times ns$ 。上式中, B 和 F 是食细菌线虫和食真菌线性占线虫总数的相对多度; b (basal) 为食物网中的基础成分, 主要指 BF₂ 和 FF₂ 这 2 个类群 (即食细菌线虫和食真菌线虫中 c-p 为 2 的类群); e (enrichment) 代表食物网中的富集成分, 主要指 BF₁ 和 FF₂ 这 2 个类群 (即食细菌线虫中 c-p 为 1 和食真菌线虫中 c-p 为 2 的类群); s (structure) 为食物网中的结构成分, 包括 BF₃—BF₅、FF₃—FF₅、OP₃—OP₅ 类群 (即食细菌线虫、食真菌线虫和捕食-杂食线虫中 c-p 为 3—5 的线虫), kb 、 ke 和 ks 为各类群所对应的加权数 (其值在 0.8—5.0 之间), nb 、 ne 和 ns 为各类群的相对多度。线虫通路比值可以反映出以细菌为基础和以真菌为基础的能量通道在分解过程中的相对重要性^[4]; 基础指数 (BI) 可以指示土壤健康状况, 一个高的 BI 代表了退化的生态系统^[30]; 以结构指数 (SI) 为横坐标, 富集指数 (EI) 为纵坐标, 将线虫区系划分为 I、II、III、IV 共 4 个象限, 二者相结合可以更好的指示土壤环境所受的干扰程度及土壤食物网的状况^[31]。

采用三因素方差分析 (Three-way ANOVA) 检验阻断根系、去除凋落物、林分类型 (林型, S) 及其交互作用对土壤线虫密度、多样性、营养类群、生态指数和土壤理化性质的影响。采用冗余分析 (Redundancy analysis, RDA) 对土壤线虫属的分布与环境因子的关系进行排序, 检测不同处理下环境因子对土壤线虫群落的影响。采用多元回归分析 (Multiple Regression Analysis) 检测土壤线虫群落各指标与环境因子的相关性。数据分析处理使用 Excel 2019、Origin 2019b、Canoco 5 和 IBM SPSS 22.0 软件。

2 结果

2.1 土壤线虫群落组成

本研究中分离到的土壤线虫隶属于 2 纲 8 目 38 科 57 属 (附表 1)。土壤线虫平均密度为 434 条/100g 干土, 格木纯林, 马尾松纯林和格木×马尾松混交林的密度分别为 183 条/100 g 干土, 809 条/100g 干土和 310 条/100g 干土。优势类群为滑刃属 (*Aphelenchoides*) 和扭沟属 (*Plectonchus*), 分别占总密度的 31.41% 和 10.46%, 茎属 (*Ditylenchus*) 和广杆属 (*Caenorhabditis*) 等 15 属为常见类群, 共占总密度的 47.52%, 原杆属 (*Protorhabditis*) 和真矛线属 (*Eudorylaimus*) 等 40 属为稀有类群, 共占总密度的 10.60% (附表 1)。

不同林分类型中土壤线虫群落的优势类群存在一定差异 (附表 1)。格木纯林中优势类群为扭沟属, 滑刃属和广杆属, 分别占总密度的 18.44%, 17.76% 和 13.52%; 马尾松纯林中优势类群为滑刃属, 占总密度的 37.33%; 格木×马尾松混交林中优势类群为滑刃属和扭沟属, 分别占总密度的 24.03% 和 12.74%。

2.2 土壤线虫密度和多样性

无论哪种林型, 去凋处理显著降低了土壤线虫的密度和类群数 (图 1, 表 1)。马尾松纯林中, 去凋和阻根×去凋处理下的土壤线虫密度比对照样地分别显著降低了 58.12% 和 61.37%, 阻根处理显著提高了土壤线虫类群数; 格木×马尾松混交林中, 阻根×去凋处理中土壤线虫密度显著降低了 62.77% (图 1)。统计分析结果显示, 林型对土壤线虫群落的密度和 Shannon-Wiener 多样性指数均有显著的影响, 马尾松纯林中线虫密度和类群数显著高于格木纯林和混交林。阻根与林型的交互作用对线虫的类群数和 Shannon-Wiener 多样性指数有显著影响 ($P < 0.05$), 去凋与林型的交互作用对线虫密度有显著影响 ($P < 0.001$) (表 1)。

2.3 土壤线虫营养类群结构

土壤线虫各营养类群中, 食细菌线虫在格木纯林中为主要类群, 食真菌线虫在马尾松纯林和格木×马尾松混交林中为主要营养类群 (图 2)。无论哪种林型, 阻根处理显著降低了食真菌线虫相对多度, 增加了植物

寄生线虫的相对多度(图 2,表 1)。马尾松纯林中,阻根×去凋处理显著提高了植物寄生线虫相对多度,增加了 551.14%;去凋处理中食真菌线虫相对多度显著高于阻根和阻根×去凋处理(图 2)。林型对食细菌和食真菌线虫相对多度均有显著影响,格木纯林中食细菌线虫相对多度显著高于马尾松纯林中的马尾松纯林中食真菌线虫相对多度显著高于其它两种林分类型中的。

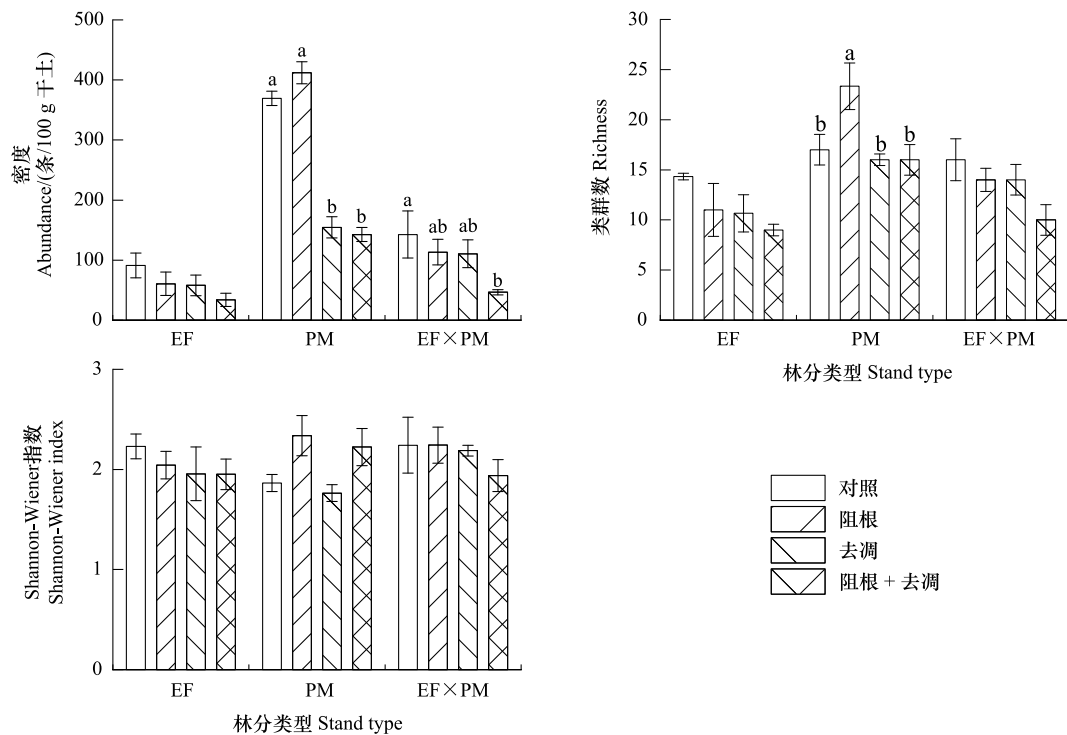


图 1 3 种人工林不同处理下土壤线虫群落密度及多样性(平均值±标准误)

Fig.1 Abundance and diversity of soil nematode communities under different treatments in three artificial stands (Mean±SE)

EF:格木纯林 *E. fordii* monospecific-planted forest; PM: 马尾松纯林 *P. massoniana* monospecific-planted forest; EF×PM: 格木×马尾松混交林 *E. fordii* and *P. massoniana* mixed-species-planted forest.;不同小写字母表示不同样地间差异显著($P<0.05$)

表 1 不同处理下土壤线虫群落的三因素方差分析

Table 1 The results (P values) of three-way ANOVA on the variance of soil nematode communities

项目 Item	阻根 R	去凋 L	林型 S	阻根×去凋 R×L	阻根×林型 R×S	去凋×林型 L×S	阻根×去凋×林型 R×L×S
密度 Abundance	2.94	88.25 ***	124.79 ***	1.46	2.58	35.23 ***	0.63
类群数 Richness	0.90	11.80 **	18.38 ***	1.40	4.68 *	0.28	1.52
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	0.68	2.47	0.51	0.02	3.74 *	0.06	0.40
食细菌线虫相对多度 BF/%	0.12	3.21	6.31 **	0.54	0.16	0.17	0.26
食真菌线虫相对多度 FF/%	6.41 *	3.45	14.94 ***	0.73	1.51	0.02	4.53 *
捕食-杂食线虫相对多度 OP/%	2.72	0.81	1.36	0.90	0.28	0.19	0.62
植物寄生线虫相对多度 PP/%	7.33 *	2.61	1.45	0.97	1.93	0.17	3.90 *
富集指数 Enrichment index	0.24	3.63	9.08 **	0.06	0.69	0.25	0.80
结构指数 Structure index	3.28	4.56 *	2.57	1.93	0.90	0.95	1.47
线虫通路比值 Nematode channel ratio	0.34	4.98 *	8.20 **	0.19	0.44	0.02	1.31
基础指数 Basal index	0.76	4.38 *	14.55 ***	1.03	0.65	0.26	1.95

R: 阻断根系 Root removal; L: 去除凋落物 Litter removal; S: 林分类型 Stands type; BF: 食细菌线虫 Bacterivores; FF: 食真菌线虫 Fungivores; PP: 植物寄生线虫 Plant parasites; OP: 捕食-杂食性线虫 Omnivore-predators; * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$

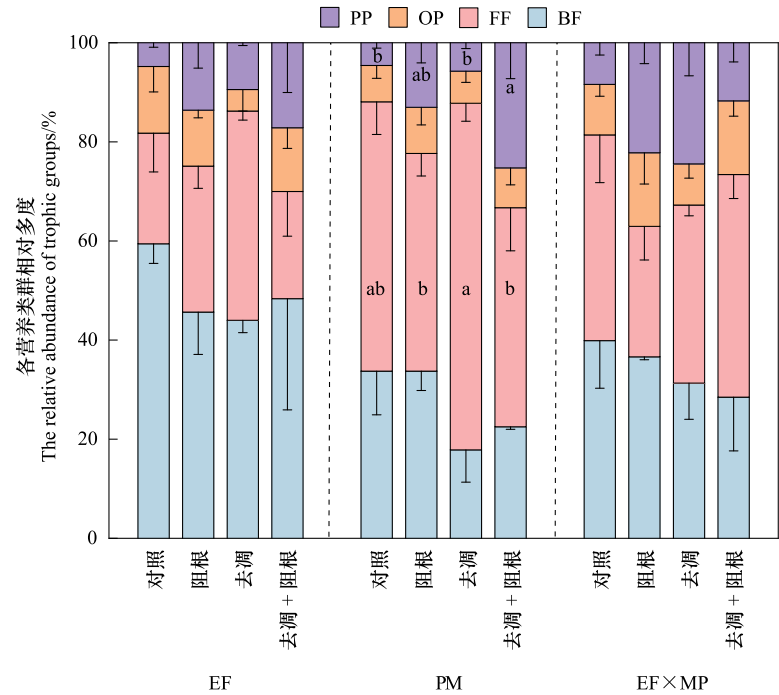


图 2 3 种人工林不同处理下土壤线虫各营养类群相对多度/%

Fig.2 The relative abundance (%) of soil nematode trophic groups under different treatments in three artificial stands

BF:食细菌线虫 Bacterivores;FF:食真菌线虫 Fungivores;PP:植物寄生线虫 Plant parasites;OP:捕食-杂食性线虫 Omnivore-predators;不同小写字母表示不同样地间差异显著 ($P<0.05$)

2.4 土壤线虫生态指数

无论哪种林型,去凋处理显著增加了基础指数,降低了线虫通路比值(图 3,表 1)。线虫通路比值在格木纯林、马尾松纯林和格木×马尾松混交林中先下降后上升,而基础指数呈相反的变化趋势(图 3)。线虫区系分析显示去凋处理均处于 I 象限(图 4),表明去凋处理下土壤环境受干扰程度较高,土壤食物网受到一定程度的干扰。马尾松纯林中,所有处理的样地均处于 I 象限(图 4),表明马尾松样地土壤食物网结构简单。统计分析结果显示,林型对线虫通路比值、基础指数和富集指数均有显著的影响(表 1)。

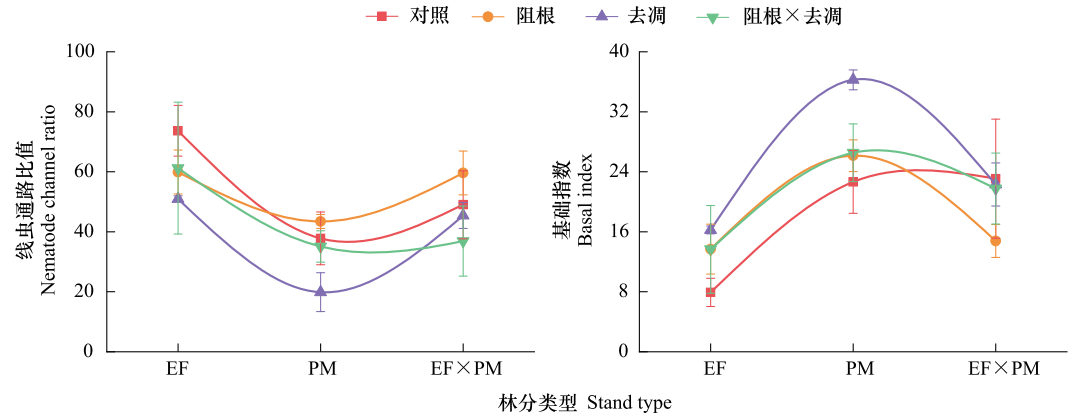


图 3 3 种人工林不同处理下线虫通路比值和基础指数(平均值±标准误)

Fig.3 Nematode channel ratio and basal index under different treatments in three artificial stands (Mean±SE)

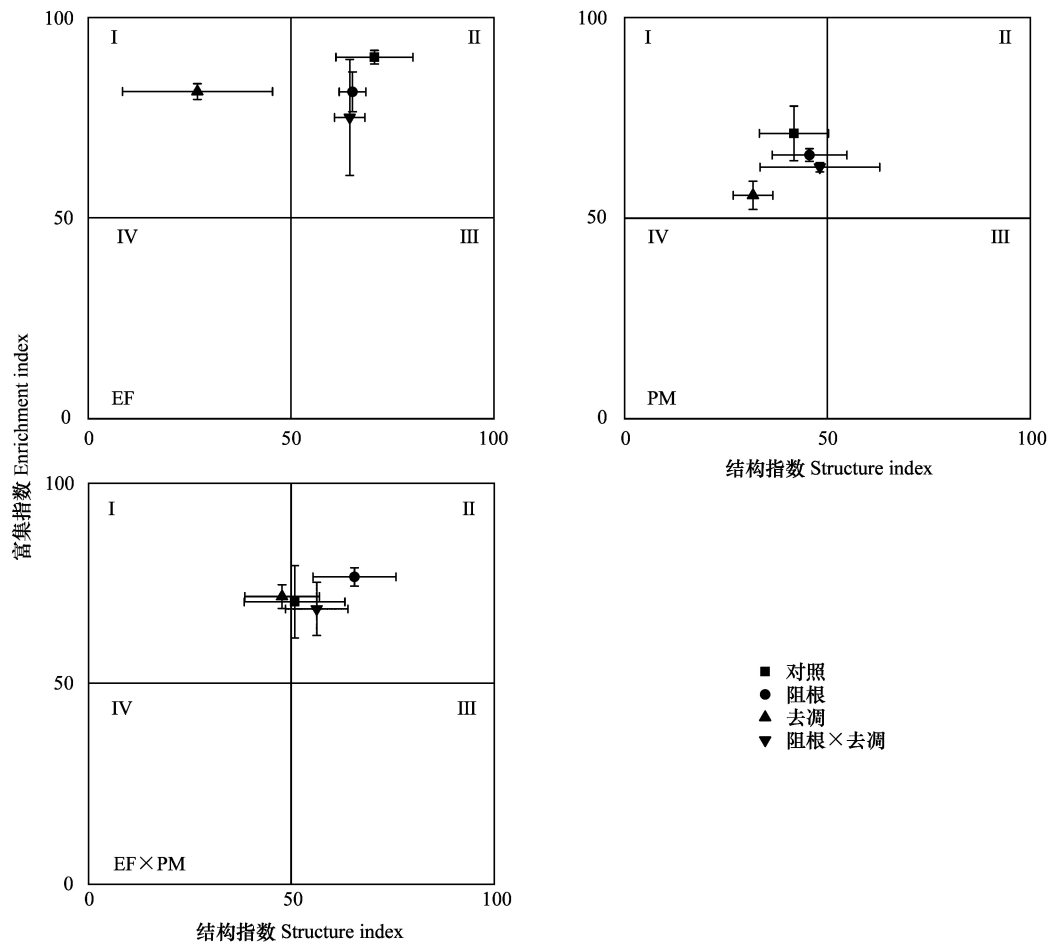


图 4 3 种人工林不同处理下土壤线虫区系分析

Fig.4 Faunal analysis of soil nematode community under different treatments in three artificial stands

2.5 土壤环境因子和线虫群落的关系

去凋处理显著降低了土壤含水量和有机碳(表 2)。马尾松纯林中去凋处理的含水量和有机碳比对照样地分别显著降低了 26.5%和 22.8%(表 2)。阻根处理对 3 种林型中土壤理化性质均无显著影响。土壤有机碳、全氮、速效磷和 pH 在 3 种林型间存在显著差异,有机碳和全氮在格木×马尾松混交林中最高,速效磷和土壤 pH 在马尾松纯林中最高(表 2)。

冗余分析结果表明,格木纯林中阻根和去凋处理的土壤线虫群落组成和对照样地存在明显差异,环境因子在第一和第二排序轴的解释量均不显著;马尾松纯林中,去凋和阻根×去凋的土壤线虫群落组成和对照样地存在明显差异,第一轴和土壤含水量显著负相关($P<0.01$),第二轴与速效磷显著正相关($P<0.05$)。格木×马尾松混交林中,阻根×去凋的土壤线虫群落组成和对照样地存在明显差异,第一轴和土壤含水量显著负相关($P<0.05$),第二轴的解释量不显著(图 5)。

多元回归分析结果表明,格木纯林中线虫类群数和 Shannon-Wiener 指数均与速效氮呈显著正相关($P<0.05$),食真菌线虫相对多度和基础指数均与土壤含水量呈显著负相关($P<0.01$),线虫通道指数与土壤含水量呈显著正相关($P<0.01$);马尾松纯林中线虫密度、食细菌线虫相对多度、线虫通道指数和富集指数均与土壤含水量呈显著正相关($P<0.01$),食真菌线虫相对多度和基础指数与土壤含水量呈显著负相关($P<0.05$);格木×马尾松混交林土壤线虫密度与有机碳呈显著正相关($P<0.01$),捕食-杂食线虫相对多度与速效氮呈显著负相关,基础指数和结构指数与土壤含水量分别呈显著负相关和正相关($P<0.05$)(表 3)。

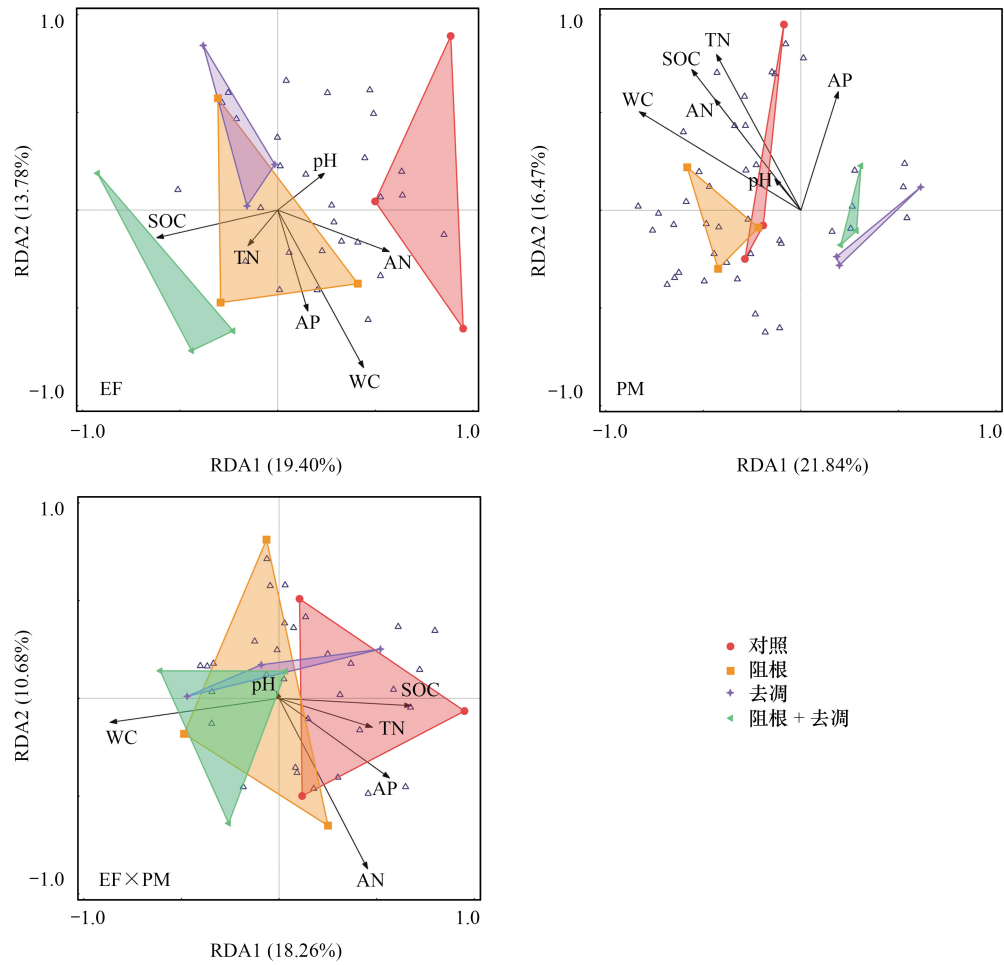


图 5 3 种人工林中土壤线虫群落与环境因子的冗余分析

Fig.5 Ordination diagram from the redundancy analysis (RDA) on the relationships between the soil nematode communities and environmental factors in three artificial stands

SOC:有机碳 Soil organic carbon; TN:全氮 Total nitrogen; AN:速效氮 Available nitrogen; AP:速效磷 Available phosphorus; WC:土壤含水量 Water content;黑色箭头代表土壤参数;空心三角形代表土壤线虫的属

表 2 3 种人工林不同处理下土壤理化性质(平均值±标准误)及三因素方差分析结果

Table 2 Soil properties (Mean±S.E.) under different treatments in three artificial stands and three-way ANOVAs results

处理 Treatment	有机碳 SOC/(g/kg)	全氮 TN/(g/kg)	速效氮 AN/(mg/kg)	速效磷 AP/(mg/kg)	pH	土壤含水量 WC/%
格木纯林 EF						
对照 CK	20.67±1.81	2.30±0.25	132.32±5.25	0.77±0.13	4.35±0.01	21.70±1.05
阻根 R	24.10±1.10	2.37±0.27	128.90±6.50	0.82±0.07	4.33±0.05	21.79±1.01
去凋 L	23.37±1.58	2.33±0.23	126.12±7.72	0.69±0.02	4.30±0.01	20.10±0.80
阻根×去凋 R×L	22.97±2.42	2.17±0.15	114.61±5.76	0.85±0.10	4.26±0.06	21.46±0.67
马尾松纯林 PM						
对照 CK	22.03±3.70	1.93±0.34	116.75±23.17	1.00±0.14	4.72±0.05	24.30±1.16
阻根 R	21.87±1.32	2.00±0.21	142.47±14.08	1.00±0.13	4.75±0.02	24.26±1.40
去凋 L	16.20±1.19	1.63±0.09	114.66±6.63	1.08±0.11	4.76±0.10	18.75±0.65
阻根×去凋 R×L	15.70±3.29	1.63±0.13	102.25±9.12	1.02±0.03	4.67±0.03	20.48±0.13
格木×马尾松混交林 EF×PM						

续表

处理 Treatment	有机碳 SOC/(g/kg)	全氮 TN/(g/kg)	速效氮 AN/(mg/kg)	速效磷 AP/(mg/kg)	pH	土壤含水量 WC/%
对照 CK	26.60±3.53	2.33±0.23	119.29±7.76	0.74±0.09	4.28±0.02	19.85±0.75
阻根 R	24.20±0.62	2.17±0.09	113.54±11.27	0.76±0.17	4.28±0.01	21.35±1.56
去凋 L	23.97±2.11	2.17±0.15	109.63±3.61	0.74±0.11	4.31±0.07	20.78±1.88
阻根×去凋 R×L	19.97±0.76	2.03±0.15	114.31±6.66	0.71±0.10	4.23±0.01	21.65±1.60
三因素方差分析 Three-way ANOVA						
阻根 R	0.34	0.22	0.01	0.11	1.50	1.91
去凋 L	6.33 *	2.56	4.06	0.01	1.21	6.25 *
林型 S	6.41 **	6.32 **	1.22	8.17 **	113.38 ***	0.84
阻根×去凋 R×L	0.70	0.14	1.01	0.01	1.93	0.37
阻根×林型 R×S	1.43	0.20	0.47	0.46	0.01	0.04
去凋×林型 L×S	3.00	0.40	0.68	0.18	0.28	5.49 *
阻根×去凋×林型 R×L×S	0.20	0.11	1.42	0.18	0.20	0.30

CK: 对照 Control check; SOC: 有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; AN: 速效氮 Available nitrogen; AP: 速效磷 Available phosphorus; WC: 土壤含水量 Water content; EF: 格木纯林 *E. fordii* monospecific-planted forest; PM: 马尾松纯林 *P. massoniana* monospecific-planted forest; EF×PM: 格木×马尾松混交林 *E. fordii* and *P. massoniana* mixed-species-planted forest; * $P<0.05$; * * $P<0.01$; * * * $P<0.001$

表 3 土壤线虫群落与环境因子的多元回归分析的回归系数

Table 3 The correlation coefficients of multiple regression analyses between the soil nematodes communities and environmental factors

	有机碳 SOC	速效氮 AN	土壤含水量 WC
格木纯林 EF			
类群数 Richness		0.70 *	
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index		0.79 **	
食真菌线虫相对多度 FF/%			-0.83 **
线虫通道指数 Nematode channel ratio			0.72 **
基础指数 Basal index	0.48 *		-0.72 **
马尾松纯林 PM			
密度 abundance			0.86 ***
食细菌线虫相对多度 BF%			0.74 **
食真菌线虫相对多度 FF%			-0.59 *
线虫通道指数 Nematode channel ratio			0.77 **
基础指数 Basal index			-0.74 **
富集指数 Enrichment index			0.75 **
格木×马尾松混交林 EF×PM			
密度 abundance	0.82 **		
捕食-杂食线虫相对多度 OP%		-0.67 *	
基础指数 Basal index			-0.63 *
结构指数 Structure index			0.66 *

* $P<0.05$; * * $P<0.01$; * * * $P<0.001$

3 讨论

3.1 阻断根系对土壤线虫群落的影响

本研究中,阻断根系降低了食真菌线虫相对多度,增加了植物寄生线虫相对多度(图 2,表 1),表明根系输入是构建土壤食物网中线虫营养类群组成的核心资源。树木根际是土壤微生物和食真菌线虫活动的热点区域^[3],已有研究发现食真菌线虫是我国华南地区红壤森林线虫群落中的主要营养类群,尤其在受干扰较强或退化较高的土壤中更多^[32-33]。因此,阻断树木根系会直接导致食真菌线虫相对多度下降。此外,马尾松是

典型的外生菌根树种,其根际寄生着大量的菌根真菌^[34],食真菌线虫能够捕食相关的菌根真菌且在外生菌根中繁殖速度更快^[35]。阻断根系可能通过减少食物资源和破坏生境降低食真菌线虫相对多度。前期研究表明乔木根系生物量与食真菌线虫密度显著正相关,较高的根系生物量能够支持更高的食真菌线虫数量^[12],这与本研究结果具有一致性。与对根系生物量更加敏感的食真菌线虫不同,植物寄生线虫主要受到植物根系结构和化学分泌物的影响^[36]。本研究中,马尾松和格木的根系结构和根系分泌物情况尚不清楚,需进一步分析。其次,植物寄生线虫分为寄主广泛的外寄生线虫和具有寄主特异性的内寄生线虫^[3],阻断树木会抑制内寄生线虫数量,但会促进外寄生线虫数量,进而影响植物寄生线虫相对多度的增长。此外,阻断根系减少了树木对土壤养分的利用,增加了土壤中速效氮含量(表2),从而使土壤线虫获得充足的可利用资源,拓宽了生态位,这可能是马尾松纯林中线虫类群数增加的原因。

3.2 去除凋落物对土壤线虫群落的影响

去除凋落物显著降低了土壤线虫密度、类群数、土壤有机碳和含水量(图1,表1和表2),表明地上凋落物在维持土壤线虫群落结构方面发挥着关键作用^[18,37]。前期研究表明地上凋落物对土壤线虫群落的影响有限^[17],本研究结果与其相反。其原因可能是乔木地凋落物中碳氮比和木质素含量较高,通常需要几个月乃至一年的时间才能完全分解^[17,38]。以往研究中凋落物的处理时间较短^[17],土壤表层中未分解的凋落物仍能向土壤线虫提供可利用的资源。本研究中,较长时间的凋落物处理对土壤线虫群落具有强烈的影响,这不符合第一个假设。去除凋落物对土壤线虫密度和类群数的消极影响包括直接和间接两种方式。首先,土壤中可利用的资源是影响土壤线虫群落发展的主要因素之一^[6,19]。土壤食物网依赖于初级生产者提供的能量和养分,凋落物是支持土壤线虫生长的重要因素^[39]。去除地上凋落物后树木无法为土壤线虫群落持续提供充足的食物资源,从而抑制了土壤线虫密度和类群数。本研究发现去除凋落物显著降低了土壤有机碳含量(表2),且线虫密度与土壤有机碳显著正相关(表3),表明去除凋落物通过减少土壤中可利用的资源降低了土壤线虫的密度。Hoogen 等^[2]研究表明土壤资源的可利用性(如有机碳含量和 pH 值)是驱动土壤线虫密度增加的决定性因素。其次,凋落物还可以通过改变土壤生境结构和微气候条件间接影响土壤线虫^[40]。土壤线虫依赖于土壤孔隙中的水膜进行运动和防止干燥,其密度与土壤含水量呈正相关^[17]。本研究中,去除凋落物加快了土壤水分的蒸发,导致土壤含水量下降(表2),使土壤线虫生存环境受到胁迫^[39],不利于土壤线虫生存繁衍。此外,一些研究还发现去除凋落物能够显著降低土壤中蚯蚓密度,导致土壤养分循环速率和孔隙度下降^[38],这也可能抑制土壤线虫密度。

由于与土壤环境紧密联系且对环境扰动极其敏感,土壤线虫群落可以指示土壤环境受干扰程度和土壤食物网状况^[41]。本研究中,去除凋落物增加了线虫的基础指数(图3),降低了结构指数(图4),表明土壤食物网受到极大干扰。这可能因为去除凋落物减少了土壤孔隙中的水分,使土壤线虫食物网受到胁迫,导致典型机会主义线虫(r 策略)类群增加^[42]。回归分析结果也表明,基础指数与土壤含水量显著负相关(表3)。此外,由于土壤细菌对水分具有依赖性而真菌具有较好的抗旱性^[43],较低的土壤湿度能够刺激更多的真菌和食真菌线虫的生长,从而促进土壤食物网的能量通道从以细菌为基础向以真菌为基础转化。因此,去除凋落物导致土壤含水量的降低可能是线虫通路比值下降的原因(图3)。

3.3 林分类型对土壤线虫群落的影响

本研究发现,不同林分类型间土壤线虫密度、多样性、营养类群和生态指数存在显著差异,不同树种地上凋落物和根系分泌物可能是影响土壤线虫群落的主要因素^[15]。格木纯林中线虫密度显著低于马尾松纯林,其原因可能是格木为慢生的常绿阔叶树种,格木纯林早期发展阶段产生的地上凋落物数量较少,限制了土壤线虫可获得的食物资源,进而影响线虫数量的增长。此外,马尾松纯林中土壤含水量显著高于格木纯林(表2),有利于土壤线虫的生存繁衍,这与崔丽巍等^[44]的研究结果相似。格木是典型的豆科植物,树木组织中氮含量较高,凋落物碳氮比低,易分解^[45],格木纯林中土壤食物网形成以细菌为基础的能量通道。马尾松纯林转变为马尾松-格木混交林后,食真菌线虫相对多度显著减少,线虫通路比值增加且大于 50(图3),表明

土壤食物网从以真菌为主向以细菌为主的能量通道转化,物质循环速率加快。

混交林中阻断根系和去除凋落物对土壤线虫群落结构和生态指数没有显著影响(图 3—5),表明混交林中土壤食物网抵抗力和稳定性较高,这与我们的第二假设相一致。混交林中引入固氮树种对非固氮树种的生长有积极的影响^[46],格木混交林比纯林拥有更高的固碳能力,土壤表层碳氮储量较高^[47—48]。回归分析结果显示,土壤有机碳、速效氮和含水量的变化是影响线虫群落组成和生态指数的重要因素。本研究中,去除凋落物和阻断根系对混交林中土壤理化性质没有显著影响(表 2),土壤食物网中可利用的营养资源没有受到限制,因而保持土壤食物网的稳定性。

4 结论

本研究通过人工纯林和混交林及其不同凋落物和根系处理后的结果发现,地上凋落物和地下根系对土壤食物网的影响机制不同。树木地下根系输入是构建土壤线虫群落营养组成的主要驱动因素。地上凋落物通过改变土壤有机碳、速效氮和含水量影响土壤线虫密度、类群数、基础指数和结构指数,进而影响了土壤食物网的稳定性。此外,研究结果还表明,含固氮树种的混交林比人工针叶纯林的土壤食物网稳定性更高。因此,建议采用引入固氮树种改造针叶纯林籍以增强人工林土壤生态系统的稳定性。

参考文献 (References):

- [1] Yeates G W, Bongers T, De Goede R G, Freckman D W, Georgieva S S. Feeding habits in soil nematode families and Genera—an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, 1993, 25(3): 315-331.
- [2] van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, Ferris H, Traunsperger W, Wardle D A, de Goede R G M, Adams B J, Ahmad W, Andriuzzi W S, Bardgett R D, Bonkowski M, Campos-Herrera R, Cares J E, Caruso T, de Brito Caixeta L, Chen X Y, Costa S R, Creamer R, Mauro da Cunha Castro J, Dam M, Djigal D, Escuer M, Griffiths B S, Gutiérrez C, Hohberg K, Kalinkina D, Kardol P, Kergunteuil A, Korthals G, Krashevskaya V, Kudrin A A, Li Q, Liang W J, Magilton M, Marais M, Martín J A R, Matveeva E, Mayad E H, Mulder C, Mullin P, Neilson R, Nguyen T A D, Nielsen U N, Okada H, Rius J E P, Pan K W, Peneva V, Pellissier L, Carlos Pereira da Silva J, Pitteloud C, Powers T O, Powers K, Quist C W, Rasmann S, Moreno S S, Scheu S, Setälä H, Sushchuk A, Tiunov A V, Trap J, van der Putten W, Vestergård M, Villenave C, Waeyenberge L, Wall D H, Wilschut R, Wright D G, Yang J I, Crowther T W. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. *Nature*, 2019, 572(7768): 194-198.
- [3] Wilschut R A. Nematodes as drivers of plant performance in natural systems. *Trends in Plant Science*, 2021, 26(3): 237-247.
- [4] Yeates G W. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, 37(4): 199-210.
- [5] Wardle D A. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters*, 2006, 9(7): 870-886.
- [6] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 2014, 515(7528): 505-511.
- [7] Hättenschwiler S, Gasser P. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(5): 1519-1524.
- [8] Bastow J L. Facilitation and predation structure a grassland detrital food web: the responses of soil nematodes to isopod processing of litter. *The Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(5): 947-957.
- [9] Sauvadet M, Chauvat M, Cluzeau D, Maron P A, Villenave C, Bertrand I. The dynamics of soil micro-food web structure and functions vary according to litter quality. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 95: 262-274.
- [10] Liu J S, Chen Y, Du C, Liu X X, Ma Q H, Zhang X, Wang D L. Interactive effects of nitrogen addition and litter on soil nematodes in grassland. *European Journal of Soil Science*, 2019, 70(3): 697-706.
- [11] Kudrin A A. Effects of low quantities of added labile carbon on soil nematodes in intact forest soil microcosms. *European Journal of Soil Biology*, 2017, 78: 29-37.
- [12] Pollierer M M, Langel R, Körner C, Maraun M, Scheu S. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs. *Ecology Letters*, 2007, 10(8): 729-736.
- [13] Bardgett R D, Bowman W D, Kaufmann R, Schmidt S K. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, 20(11): 634-641.
- [14] Eisenhauer N, Reich P B. Above- and below-ground plant inputs both fuel soil food webs. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 45: 156-160.
- [15] Cesarz S, Ruess L, Jacob M, Jacob A, Schaefer M, Scheu S. Tree species diversity versus tree species identity: driving forces in structuring forest food webs as indicated by soil nematodes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 62: 36-45.
- [16] Jacob M, Weland N, Platner C, Schaefer M, Leuschner C, Thomas F M. Nutrient release from decomposing leaf litter of temperate deciduous forest trees along a gradient of increasing tree species diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(10): 2122-2130.
- [17] Keith A M, Brooker R W, Osler G H R, Chapman S J, Burslem D F R P, van der Wal R. Strong impacts of belowground tree inputs on soil nematode trophic composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(6): 1060-1065.

- [18] Zhao C C, Li Y, Zhang C L, Miao Y, Liu M Z, Zhuang W L, Shao Y H, Zhang W X, Fu S L. Considerable impacts of litter inputs on soil nematode community composition in a young *Acacia crassicapa* plantation. *Soil Ecology Letters*, 2021, 3(2): 145-155.
- [19] Cavard X, MacDonald S E, Bergeron Y, Chen H Y H. Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environmental Reviews*, 2011, 19(NA): 142-161.
- [20] 刘世荣, 杨予静, 王晖. 中国人工林经营发展战略与对策: 从追求木材产量的单一目标经营转向提升生态系统服务质量和效益的多目标经营. *生态学报*, 2018, 38(1): 1-10.
- [21] FAO. Global Forest Resource Assessment 2020. 2020.
- [22] 明安刚, 刘世荣, 李华, 曾冀, 孙冬婧, 雷丽群, 蒙明君, 陶怡, 明财道. 近自然化改造对马尾松和杉木人工林生物量及其分配的影响. *生态学报*, 2017, 37(23): 7833-7842.
- [23] 明安刚, 贾宏炎, 田祖为, 陶怡, 卢立华, 蔡道雄, 史作民, 王卫霞. 不同林龄格木人工林碳储量及其分配特征. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 940-946.
- [24] Wang H, Liu S, Song Z, Yang Y, Wang J, You Y, Zhang X, Shi Z, Nong Y, Ming A, Lu L, Cai D. Introducing nitrogen-fixing tree species and mixing with *Pinus massoniana* alters and evenly distributes various chemical compositions of soil organic carbon in a planted forest in southern China. *Forest Ecology and Management*, 2019, 449: 117477.
- [25] 尹文英. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998.
- [26] 张晓珂, 梁文举, 李琪. 长白山森林土壤线虫: 形态分类与分布格局. 北京: 中国农业出版社, 2013.
- [27] Bongers T. De Nematoden van Nederland. In: Vormgeving en technische realisatie. Schoorl, Netherlands; Uitgeverij Pirola, 1994.
- [28] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [29] Yeates G W, Bongers T. Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1999, 74(1/2/3): 113-135.
- [30] Ferris H, Bongers T, De Goede R G M. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, 2001, 18(1): 13-29.
- [31] Zhang X K, Li Q, Zhu A N, Liang W J, Zhang J B, Steinberger Y. Effects of tillage and residue management on soil nematode communities in North China. *Ecological Indicators*, 2012, 13(1): 75-81.
- [32] Zhao J, Wan S, Li Z, Shao Y, Xu G, Liu Z, Zhou L, Fu S. *Dicranopteris*-dominated understory as major driver of intensive forest ecosystem in humid subtropical and tropical region. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 49: 78-87.
- [33] Zhao J, Wang X, Shao Y, Xu G, Fu S. Effects of vegetation removal on soil properties and decomposer organisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(5): 954-960.
- [34] Li X J, Kang W S, Liu S Z, Yin H F, Liu Q, Su Y, Liu J J, Liu J L, Fan C, Chen G, Zhao K J, Li X W. Diversity of ectomycorrhizal fungal communities in four types of stands in *Pinus Massoniana* plantation in the west of China. *Forests*, 2021, 12(6): 1-17.
- [35] Dighton J, Ruess L. Cultural studies on soil nematodes and their fungal hosts. *Nematologica*, 1996, 42(3): 330-346.
- [36] Wilschut R A, van der Putten W H, Garbeva P, Harkes P, Konings W, Kulkarni P, Martens H, Geisen S. Root traits and belowground herbivores relate to plant - soil feedback variation among congeners. *Nature Communications*, 2019, 10: 1564.
- [37] Zhao C C, Guo E H, Shao Y H, Zhang W X, Zhang C L, Liu Y C, Li Y, Zou X M, Fu S L. Impacts of litter addition and root presence on soil nematode community structure in a young *Eucalyptus* plantation in southern China. *Forest Ecology and Management*, 2021, 479: 118633.
- [38] Chen Y P, Cao J B, He X X, Liu T, Shao Y H, Zhang C L, Zhou Q Q, Li F, Mao P, Tao L B, Liu Z F, Lin Y B, Zhou L X, Zhang W X, Fu S L. Plant leaf litter plays a more important role than roots in maintaining earthworm communities in subtropical plantations. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 144: 107777.
- [39] Zhang P, Li B, Wu J H, Hu S J. Invasive plants differentially affect soil biota through litter and rhizosphere pathways: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 2019, 22(1): 200-210.
- [40] Zhang P, Neher D A, Li B, Wu J H. The impacts of above- and belowground plant input on soil microbiota: invasive *Spartina alterniflora* versus native *Phragmites australis*. *Ecosystems*, 2018, 21(3): 469-481.
- [41] 张晓珂, 梁文举, 李琪. 我国土壤线虫生态学研究进展和展望. *生物多样性*, 2018, 26(10): 1060-1073.
- [42] Bongers T, Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14(6): 224-228.
- [43] Briar S S, Culman S W, Young-Mathews A, Jackson L E, Ferris H. Nematode community responses to a moisture gradient and grazing along a restored riparian corridor. *European Journal of Soil Biology*, 2012, 50: 32-38.
- [44] 崔丽巍, 刘世荣, 刘兴良, 吴鹏飞, 张洪芝, 何先进. 川西北冷杉林恢复过程中土壤动物群落动态. *生态学报*, 2012, 32(15): 4772-4783.
- [45] Gilarte P, Pendall E, Carrillo Y, Nielsen U N. Plant functional identity has predictable effects on nematode communities across successional stages. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 162: 108406.
- [46] Piotta D. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(3/4): 781-786.
- [47] 王卫霞, 史作民, 罗达, 刘世荣, 卢立华, 明安刚, 于浩龙. 我国南亚热带几种人工林生态系统碳氮储量. *生态学报*, 2013, 33(3): 925-933.
- [48] 罗达, 史作民, 王卫霞, 刘世荣, 卢立华, 明安刚, 于浩龙. 南亚热带格木、马尾松幼龄人工纯林及其混交林生态系统碳氮储量. *生态学报*, 2015, 35(18): 6051-6059.

附表 1 土壤线虫群落的密度和比例

Appendix table 1 List of taxa, abundance, percentage and guild of the soil nematode communities

类群 Group	功能团 Guild	格木纯林 EF		马尾松纯林 PM		马尾松-格木混交林 EF×PM		平均值 Mean	
		密度	比例/%	密度	比例/%	密度	比例/%	密度	比例/%
		Abundance/ (条/100g 干土)	Percentage	Abundance/ (条/100g 干土)	Percentage	Abundance/ (条/100g 干土)	Percentage	Abundance/ (条/100g 干土)	Percentage
食细菌线虫 Baterivores									
扭沟属 <i>Plectonchus</i>	BF1	135	18.44	252	7.79	158	12.74	182	10.46
广杆属 <i>Caenorhabditis</i>	BF1	99	13.52	146	4.51	76	6.13	107	6.16
三等齿属 <i>Pelodera</i>	BF1			160	4.94	8	0.65	56	3.23
盆咽属 <i>Panagrolaimus</i>	BF1	47	6.42	34	1.05	8	0.65	30	1.71
原杆属 <i>Protorhabditis</i>	BF1	23	3.14			22	1.77	15	0.86
小杆属 <i>Rhabditis</i>	BF1	12	1.64	4	0.12	2	0.16	6	0.35
拟丽突属 <i>Acrobeloides</i>	BF2	21	2.87	238	7.35	58	4.68	106	6.09
绕线属 <i>Plecys</i>	BF2	5	0.68	42	1.30	22	1.77	23	1.32
威尔斯属 <i>Wilsonema</i>	BF2	4	0.55			50	4.03	18	1.04
拟绕线属 <i>Anaplectus</i>	BF2			14	0.43			5	0.27
单宫属 <i>Monhystera</i>	BF2			10	0.31	2	0.16	4	0.23
棱咽属 <i>Prismatolaimus</i>	BF3	10	1.37	32	0.99	18	1.45	20	1.15
齿腔属 <i>Odontolaimus</i>	BF3			8	0.25			3	0.15
巴氏属 <i>Bastiania</i>	BF3			4	0.12			1	0.08
真畸头属 <i>Euteratocephalus</i>	BF3	2	0.27	2	0.06			1	0.08
畸头属 <i>Teratocephalus</i>	BF3					2	0.16	1	0.04
无咽属 <i>Alaimus</i>	BF4	2	0.27	34	1.05	8	0.65	15	0.84
高杯侧属 <i>Amphidelus</i>	BF4	2	0.27					1	0.04
食真菌线虫 Fungivores									
滑刃属 <i>Aphelenchoides</i>	FF2	130	17.76	1208	37.33	298	24.03	545	31.41
茎属 <i>Ditylenchus</i>	FF2	56	7.65	198	6.12	112	9.03	122	7.03
真滑刃属 <i>Aphelenchus</i>	FF2	18	2.46	198	6.12	48	3.87	88	5.07
丝尾垫刃属 <i>Filenchus</i>	FF2	2	0.27	36	1.11	14	1.13	17	1.00
柄端球属 <i>Paurodontus</i>	FF2	8	1.09	4	0.12	2	0.16	5	0.27
巨宫属 <i>Tylolaimophorus</i>	FF3			6	0.19			2	0.12
垫咽属 <i>Tylencholaimus</i>	FF4			4	0.12			1	0.08
捕食-杂食线虫 Predators-omnivores									
拟杯咽属 <i>Paracyatholaimus</i>	OP3			4	0.12			1	0.08
小帕克属 <i>Parkellus</i>	OP4	21	2.87	18	0.56	46	3.71	28	1.63
真矛线属 <i>Eudorylaimus</i>	OP4	11	1.50	24	0.74	8	0.65	14	0.83
桑尼属 <i>Thornia</i>	OP4			40	1.24			13	0.77
表矛线属 <i>Epidorylaimus</i>	OP4	4	0.55	8	0.25	12	0.97	8	0.46
三孔属 <i>Tripyla</i>	OP4	2	0.27	12	0.37	4	0.32	6	0.35
克拉克属 <i>Clarkus</i>	OP4			16	0.49			5	0.31
金线属 <i>Chrysonema</i>	OP4			10	0.31			3	0.19
索努斯属 <i>Thonus</i>	OP4	10	1.37					3	0.19
伊龙属 <i>Ironus</i>	OP4			4	0.12			1	0.08
钵盘属 <i>Mylodiscus</i>	OP4					2	0.16	1	0.04
类矛线属 <i>Amphidorylaimus</i>	OP4					2	0.16	1	0.04
中矛线属 <i>Mesodorylaimus</i>	OP5	2	0.27	88	2.72	14	1.13	35	2.00
缢咽属 <i>Axonchium</i>	OP5	6	0.82	8	0.25	30	2.42	15	0.84
咽针属 <i>Laimydorus</i>	OP5	6	0.82	10	0.31	2	0.16	6	0.35

续表

类群 Group	功能团 Guild	格木纯林 EF		马尾松纯林 PM		马尾松-格木混交林 EF×PM		平均值 Mean	
		密度 Abundance/ (条/100g 干土)	比例/% Percentage	密度 Abundance/ (条/100g 干土)	比例/% Percentage	密度 Abundance/ (条/100g 干土)	比例/% Percentage	密度 Abundance/ (条/100g 干土)	比例/% Percentage
长针属 <i>Longidorus</i>	OP5	10	1.37	2	0.06	4	0.32	5	0.31
前矛线属 <i>Prodorylaimus</i>	OP5	4	0.55	8	0.25	2	0.16	5	0.27
穿咽属 <i>Nygolaimus</i>	OP5	2	0.27	4	0.12			2	0.12
锐咽属 <i>Carcharolaimidae</i>	OP5	2	0.27					1	0.04
植物寄生线虫 Plant parasites									
头垫刃属 <i>Cephalenchus</i>	PP2	56	7.65	198	6.12	106	8.55	120	6.91
垫刃属 <i>Tylenchus</i>	PP2	2	0.27	4	0.12	2	0.16	3	0.15
野外垫刃属 <i>Aglenchus</i>	PP2	6	0.82			2	0.16	3	0.15
螺旋属 <i>Helicotylenchus</i>	PP3			44	1.36	66	5.32	37	2.11
沟环属 <i>Ogma</i>	PP3			16	0.49			5	0.31
那格尔属 <i>Nagelus</i>	PP3			12	0.37			4	0.23
针属 <i>Paratylenchus</i>	PP3			10	0.31			3	0.19
盘旋属 <i>Rotylenchus</i>	PP3			6	0.19			2	0.12
大节片属 <i>Macroposthonia</i>	PP3			4	0.12			1	0.08
潜根属 <i>Hirschmanniella</i>	PP3	2	0.27					1	0.04
拱唇属 <i>Labronema</i>	PP4					2	0.16	1	0.04
丝尾属 <i>Oxydirus</i>	PP5	10	1.37	20	0.62	26	2.10	19	1.08
刺咽属 <i>Belonolaimus</i>	PP5			32	0.99	2	0.16	11	0.65
食细菌线虫密度 BF abundance	362	49.45	980	30.28	434	35.00	1776	34.10	
食真菌线虫密度 FF abundance	214	29.23	1654	51.11	474	38.23	2342	44.97	
捕食-杂食线虫密度 OP abundance	80	10.93	256	7.91	126	10.16	462	8.87	
植物寄生线虫密度 PP abundance	76	10.38	346	10.69	206	16.61	628	12.06	
总密度 Total abundance	732	100	3236	100	1240	100	1736	100	
总类群数 Total taxonomic richness	34		46		36		57		