

DOI: 10.20103/j.stxb.202212063515

代江慧, 吴鹏飞, 唐思思, 王长庭, 王玉英, 任晓, 魏雪. 降水变化对高寒草甸土壤线虫群落的影响. 生态学报, 2023, 43(22): 9371-9383.

Dai J H, Wu P F, Tang S S, Wang C T, Wang Y Y, Ren X, Wei X. Effects of altered precipitation on soil nematode communities in an alpine meadow. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(22): 9371-9383.

降水变化对高寒草甸土壤线虫群落的影响

代江慧, 吴鹏飞, 唐思思, 王长庭, 王玉英, 任 晓, 魏 雪*

西南民族大学青藏高原研究院, 成都 610041

摘要: 土壤线虫是土壤食物网结构和功能的重要指示生物, 研究降水变化对高寒草甸土壤线虫群落的影响可以了解高寒草甸地下食物网结构和功能对气候变化的响应。2015 年 12 月在川西北高寒草甸设置了 3 个减水处理(-90%、-50%、-30%)、1 个自然降水(CK)和 1 个增水处理(+50%)共 5 个降水梯度的实验, 各梯度对应的年降水量依次为 88 mm、442 mm、618 mm、883 mm 和 1325 mm 左右。2020 年 9 月对各处理样地的土壤线虫群落、植物和土壤环境因子进行了调查, 用 Baermann 法分离土壤线虫, 并对土壤线虫的群落组成结构、密度、多样性和生态指数等进行了分析。结果表明: (1) 随年降水量的增加, 土壤线虫群落组成结构和密度发生显著变化, 多样性指数无显著变化; 食真菌线虫相对密度显著降低, 而植物寄生线虫相对密度显著增加; (2) 当年降水量小于 442 mm 时, 线虫群落密度及各营养类群线虫密度均显著下降; 年降水量大于 442 mm 时, 食真菌线虫密度显著下降, 植物寄生线虫密度显著增加, 以食细菌和食真菌线虫为主的营养结构转变为以食细菌和植物寄生线虫为主; (3) 当年降水量大于 883 mm 时, 土壤线虫群落密度无显著变化, 但 0—10 cm 土层的通道指数小于 50, 土壤有机质的细菌分解途径功能得到增强, 不利于土壤碳及养分累积; (4) 年降水量变化及其引起的土壤含水量、全氮和 pH 变化是影响土壤线虫群落的主要因子。研究结果表明, 如果未来气候变化导致青藏高原东缘变得更湿润, 对高寒草甸生态系统的线虫群落密度及多样性影响较弱, 但对土壤食物网结构及功能影响较强。

关键词: 土壤动物; 年降水量; 高寒草甸; 多样性; 营养类群; 青藏高原

Effects of altered precipitation on soil nematode communities in an alpine meadow

DAI Jianghui, WU Pengfei, TANG Sisi, WANG Changting, WANG Yuying, REN Xiao, WEI Xue*

Institute of Qinghai-Tibet Plateau, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China

Abstract: The Qinghai-Tibetan Plateau, the third polar of Earth, responds sensitively to global climate change. Soil nematodes are important indicators of the structure and function of soil food web. However, few studies have been conducted on the effects of altered precipitation on the taxonomic composition and diversity of soil nematode community in alpine meadows on the Qinghai-Tibetan Plateau. Therefore, understanding of the impacts of climate change on the structure and function of the soil food web in alpine meadows was inadequate at present. To explore the effects of altered precipitation on soil nematode communities in alpine meadows, the precipitation experiment, including three reduction precipitation treatments (-90%, -50%, and -30%), a control treatment (CK, natural precipitation), and an addition precipitation treatment (+50%), was set up in an alpine meadow in northwest Sichuan in December 2015. The annual precipitations of the five treatments were 88 mm, 442 mm, 618 mm, 883 mm, and 1325 mm, respectively. The soil nematode communities and the environmental factors of plant and soil were investigated from the plots of the five precipitation treatments in September 2020. Soil nematodes were extracted from 50 g of fresh soil using Baermann funnels, and the changes in the taxonomic composition structure, abundance, diversity index, and ecological index were analyzed. The results showed that:

基金项目: 国家自然科学基金项目 (U20A2008, 41971064); 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK0302); 西南民族大学研究生创新项目 (2021NYYXS12)

收稿日期: 2022-12-06; **网络出版日期:** 2023-03-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weixue@swun.edu.cn

(1) the taxonomic composition and abundance of the soil nematode communities changed significantly with the increased annual precipitation and no significant changes in the diversity index. The relative abundances decreased significantly for fungivores and increased significantly for plant parasites with the increased annual precipitation. (2) The abundances of soil nematode community and four trophic groups decreased significantly when the annual precipitation was less than 442 mm. The abundances decreased significantly for fungivores and increased significantly for plant parasites when the annual precipitation was more than 442 mm, resulting into the dominating trophic groups shifted from the bacterivores and fungivores to the bacterivores and plant parasites. (3) When the annual precipitation was more than 883 mm, the abundance of soil nematode community varied with no significance, but the channel index of the top 10 cm soil layer was smaller than 50, indicating that the function of bacterial decomposition pathway for the soil organic matter was strengthened, which was unfavorable to the accumulation of soil carbon and nutrients. (4) The changes in the contents of soil moisture and total nitrogen and pH induced by the altered annual precipitation were the determining drivers for the soil nematode communities. The results suggest that the abundance and diversity of soil nematode community in alpine meadows will be affected weakly, but the structure and function of soil food web will be affected strongly when the climate becomes more humid on the eastern edge of Qinghai-Tibetan Plateau in the future.

Key Words: soil fauna; annual precipitation; alpine meadows; diversity; trophic groups; the Qinghai-Tibetan Plateau

降水变化是全球气候变化的主要研究内容之一,据报道,近些年全球平均降水量略有增加,但增减程度随地区、季节和年份而异^[1]。青藏高原被称为地球的“第三极”,是全球能量水分循环的关键区域,同时该区域的高寒草甸生态系统对全球气候变化的响应具有敏感性^[2]。研究表明,在 1961—2019 年间青藏高原地区年降水量总体呈上升趋势^[3];未来青藏高原的降水将继续增加,且不同季节增加幅度将不同^[4]。降水变化将会影响青藏高原陆地生态系统的土壤湿度及养分有效性^[5-6]、动植物群落组成和生态功能等^[7-8],进而对陆地生态系统的结构和功能产生重大影响。目前,关于降水变化对地上植物群落影响的研究较多^[9-10],而对地下生物群落尤其是土壤动物影响的研究较少^[11],导致有关高寒草甸地下生态系统的结构和功能对气候变化响应的认知尚不全面。

土壤线虫分布广泛、数量巨大,据估计全球表层土壤中有 4.4×10^{20} 只,其生物量约 $3 \times 10^8 \text{ t}$ ^[12]。它们在土壤食物网中占据多个营养级^[13],是土壤食物网的关键组成部分,直接影响初级生产、有机质分解和养分循环等关键生态过程^[14-15]。同时,土壤线虫世代周期短,迁移能力弱,对外界干扰敏感^[16],常用作评价土壤食物网结构和功能的指示生物^[17]。此外,土壤线虫生活在土壤孔隙的水膜中,其运动和取食过程依赖于土壤水分,降水变化引起的土壤湿度改变会影响它们的活动和繁殖^[18],进而影响其群落密度等。基于线虫的独特特征及其在生态系统过程中的重要作用,研究降水变化对土壤线虫群落的影响,有助于深入认识土壤食物网的结构和功能对降水变化的响应。

已有研究表明,降水减少引起的干旱导致线虫密度下降^[19],降水增加则提高线虫密度^[20-21];但也有研究发现降水变化对线虫密度无显著影响^[22-23]。此外,研究发现降水变化会改变植物细根的生长^[23]和微生物生物量^[24],一般认为植物对环境变化的反应比微生物慢^[25],因此食物资源对降水的反应不同步^[26]将导致不同营养类群的线虫响应存在差异,从而改变线虫群落的营养结构^[27]。如 Chen 等^[28]发现食微生物线虫对降水变化比其他营养类群线虫更为敏感,Wang 等^[29]发现降水减少可显著降低捕食-杂食线虫的密度,对食细菌线虫、食真菌线虫和植物寄生线虫的密度无显著影响。上述研究结果的不一致可能与生态系统类型、降水量变化幅度以及研究区气候条件等因素的不同有关。由于高寒草甸生态系统在气候、植被等方面与其他生态系统存在较大差异^[30-31],其土壤线虫群落组成也具有独特性^[32],这会导致该区域土壤线虫群落对降水变化的响应与其他生态系统不同。但目前还未见降水变化对高寒草甸土壤线虫群落影响的报道,限制了对青藏高原高寒草甸地下食物网结构与功能对气候变化响应的认知。因此,需要在青藏高原上开展降水变化对土壤线虫群落影响的观测研究,以便预测未来降水变化对高寒草甸生态系统土壤食物网的结构及功能的影响。

本研究选取川西北高寒草甸,通过设置不同的降水梯度实验研究降水变化对土壤线虫群落的影响。本文假设:1)由于线虫生活在土壤水膜中,降水量增加将提高高寒草甸土壤线虫群落的密度和多样性;2)由于植物和微生物等线虫食物资源对降水变化的响应不同,降水变化将对不同营养类群的线虫产生差异性影响,从而改变土壤线虫群落的营养结构。本研究有助于揭示气候变化对高寒草甸地下食物网结构和功能的影响,为全球气候变化背景下的青藏高原高寒草甸生态系统的科学管理与可持续利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

模拟降水试验区位于青藏高原东缘四川省阿坝藏族羌族自治州的红原县(31°50′—33°22′N,101°51′—103°23′E)。平均海拔 3500 m,是典型的高原大陆性气候,属半湿润地区,气候特点为长冬无夏,春秋短,水热同期,无绝对无霜期。全年日照时数为 2417.9 h。年均降水量为 700.68 mm 左右,年际间波动较大;雨季集中在 5—10 月,剩余时间降水量仅占全年降水的 10%。土壤类型为亚高山草甸土。植被类型较为复杂,主要植物为垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、四川嵩草(*Carex setschwanensis*)和华北剪股颖(*Agrostis clavata*)等,杂类草植物为钝苞雪莲(*Saussurea nigrescens*)、条叶银莲花(*Anemone coelestina*)和蕨麻(*Argentina anserina*)等。

1.2 实验设计

于 2015 年 12 月在四川省阿坝州红原县西南民族大学生态保护与畜牧业高科技研发基地内选择地势平坦、地上植被分布较为均匀的高寒草甸作为实验样地。样地面积为 50 m×50 m,四周用围栏围封减少人为及放牧干扰。采用随机区组方式设置 30 个 2 m×2 m 的实验小区,每个小区周围采用铝铁皮深埋至 40 cm 以防止水分的横向渗透。设置 5 种降水梯度,分别是减水 90%、50%和 30%,以及自然降水(CK)和增水 50%。减水处理的小区上方采用不同数量 V 型挡板槽截流自然降水。为减小实验误差,V 型挡板槽长宽均超出小区边界 20 cm;截流的水则引流至小区外 2 m 处。该实验所使用的 V 型挡板槽为高透光有机玻璃,透光率可达 95%,以尽可能降低对小区内光照影响。增水 50%的处理采取人工将减水 50%处理截流的水均匀浇到小区内。每个降水梯度设置 6 个重复小区。依据国家气象信息中心的 2016 至 2020 年降水数据,5 年平均降水量为 883.36 mm。因此,5 种降水梯度对应的年均降水量依次为 88 mm、442 mm、618 mm、883 mm 和 1325 mm 左右。

1.3 样品采集与处理

于 2020 年 9 月,在所有实验小区内随机选取一个 50 cm×50 cm 的小样方,进行植物群落调查。在每个小区内随机选取 3 个采样点,用直径 5 cm 的土钻分别钻取 0—10 cm 和 10—20 cm 的土样,并将 3 个点的各土层均匀混合为一个土样,每份大约 500 g,装入自封袋中并做好标记。共采集土样 60 个(5 种梯度×6 个重复×2 个土层),带回实验室进行线虫分离。

在实验室内,从各土样中称取 50 g 鲜土,用 Baermann 法分离土壤线虫,分离时间为 48 h,用 5%的甲醛溶液保存土壤线虫。在正置显微镜(Olympus BX53)下根据《中国土壤动物检索图鉴》、《植物线虫分类学》和《长白山森林土壤线虫》对土壤线虫进行鉴定,一般鉴定到属,并统计个体数。若分离的线虫数量低于 100 条,则全部鉴定;若大于 100 条,则随机选取 100 条进行鉴定,余下的仅统计个体数量。根据土壤含水量,将每 100 g 干土中的线虫个体数作为线虫密度。并根据线虫食性将其划分为食细菌线虫(Bacterivores, Ba)、食真菌线虫(Fungivores, Fu)、植物寄生线虫(Plant parasites, Pl)、捕食-杂食线虫(Predators-omnivores, Pr)等四个营养类群^[13]。

采用样方法调查植物群落生物量,并在 65 ℃下烘干至恒重;电位法测定土壤 pH;烘干法测定土壤含水量(Soil water content, SWC);杜马斯燃烧法测定有机碳(Soil organic carbon, SOC)、全氮(Total nitrogen, TN)含量^[33];钼锑抗比色法测定全磷(Total phosphorus, TP)含量^[34]。

1.4 数据处理与分析

划分类群优势度:个体数占总获取数 10%以上为优势类群,1%—10%为常见类群,低于 1%为稀有

类群^[35]。

在属的水平上,计算土壤线虫类群数;并计算 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数。计算公式如下:

(1) Shannon-Wiener 多样性指数 (Shannon-Wiener diversity index, H'):

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

(2) Simpson 优势度指数 (Simpson dominance index, D):

$$D = \sum P_i^2$$

其中, S 表示类群数, P_i 为第 i 个类群的个体数在总个体数中所占比例。

营养类群及营养结构分析:

先分层计算每个土壤样品中食细菌、食真菌、植物寄生和捕食-杂食线虫的个体密度和个体百分比(相对密度),然后计算各处理下 6 个重复的平均值以代表各处理的整体情况。

生态指数计算:

(3) 自由生活线虫成熟度指数 (Free-living nematode maturity index, MI) 用来评价土壤线虫对外界扰动的响应^[36]。公式如下:

$$MI = \sum_{i=1}^n v(i) \times f(i)$$

其中, n 表示类群数, $v(i)$ 表示第 i 个类群的 c-p 值, $f(i)$ 表示第 i 个类群的个体数在总个体数中所占比例。

(4) 基础指数 (Basal index, BI)^[37]:

$$BI = \frac{100 \times b}{b + e + s}$$

(5) 通道指数 (Channel index, CI):

$$CI = \frac{100 \times 0.8 Fu_2}{3.2 Ba_1 + 0.8 Fu_2}$$

(6) 富集指数 (Enrichment index, EI):

$$EI = \frac{100 \times e}{b + e}$$

(7) 结构指数 (Structure index, SI):

$$SI = \frac{100 \times s}{b + s}$$

其中, b 指基础组分 (Basal component), 主要为 Ba_2 (食细菌线虫中 c-p 2) 与 Fu_2 (食真菌线虫中 c-p 2) 这两个类群; e 指富集组分 (Enrichment component), 主要为 Ba_1 (食细菌线虫中 c-p 1) 与 Fu_2 这两个类群; s 指结构组分 (Structure component), 主要为 Ba_3 - Ba_5 、 Fu_3 - Fu_5 、 Pr_3 - Pr_5 (食细菌、食真菌及捕食-杂食线虫中 c-p 值范围处于 3—5) 的类群。计算方法为 $b = \sum k_b \times n_b$, $e = \sum k_e \times n_e$, $s = \sum k_s \times n_s$, k_b 、 k_e 、 k_s 表示各类群所对应的加权数(其值为 0.8—5.0), n_b 、 n_e 、 n_s 表示各类群的丰度。 BI 用于表征土壤食物网的抵抗力, 值越大, 其抵抗力越强; CI 用于表征有机质的分解途径, 值越大表明真菌分解途径的权重就越大; EI 用于表征土壤养分富集状况, 值越大, 外界输入的养分越多; SI 用于表征食物链的长度及食物网的复杂度与连通性, 值越大, 则食物链越长, 食物网连通性与复杂度越高^[37]。

采用除趋势对应分析 (Detrended correspondence analysis, DCA) 对线虫群落进行排序, 第一排序轴长度小于 3, 选用主成分分析 (Principal component analysis, PCA) 并结合置换多元方差分析 (Permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA) 探测不同降水处理间土壤线虫群落组成的差异。

为比较土壤线虫群落密度和多样性及各生态指数在不同降水梯度间的差异, 将降水梯度作为固定因子,

土层作为随机因子,对于计数型数据,采用 R 3.6.1 中 lme4 软件包的 glmer 函数进行广义线性混合模型 (Generalized Linear Mixed Model, GLMM) 分析;对于连续变量数据,采用 car 包的 qqplot 以及 Bartlett 函数分别对数据进行正态性检验和方差齐性检验,对于不符合假设检验的数据采用 car 包的 powerTransform 函数进行 Box-Cox 正态变换,之后采用 lme4 包中的 lmer 函数进行一般线性混合模型 (Linear Mixed Model, LMM) 分析。为比较不同降水梯度下土壤理化性质和植物盖度的差异,同样进行正态性和方差齐性检验,对于不符合假设检验的数据进行正态变换,以降水梯度作为固定因子,采用 aov 函数进行单因素方差分析 (One-way analysis of variance, ANOVA) 分析。

由于植物群落的调查数据不分土层,所以将同一样点两层土壤的线虫和土壤数据分别平均后,采用冗余分析 (Redundancy analysis, RDA) 检验各降水梯度下土壤线虫群落组成与环境因子的相关性。此外,采用全子集多元回归分析 (multiple regression analysis) 查明影响土壤线虫群落密度、多样性和生态指数的环境因子,使用 R 3.6.1 中的 lm 函数以及 leaps 包的 regsubsets 函数进行^[38]。

以上数据处理与分析采用 Origin 2018 软件绘制土壤线虫密度、多样性、营养类群和生态指数图,用 R 3.6.1 软件进行 PCA、RDA 等分析。

2 结果

2.1 线虫群落密度及多样性的变化

土壤线虫平均密度为 4221 条/100 g 干土,其中年降水量为 88 mm 样地土壤线虫密度最低,为 3121 条/100 g 干土;年降水量为 442 mm 样地密度最大,为 5237 条/100 g 干土。随年降水量增加,密度呈波动性增加,其中年降水量为 88 mm 处理的土壤线虫密度显著低于其他处理 ($P < 0.001$) (图 1);而年降水量变化对线虫类群数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Simpson 优势度指数均无显著影响 ($P > 0.05$)。

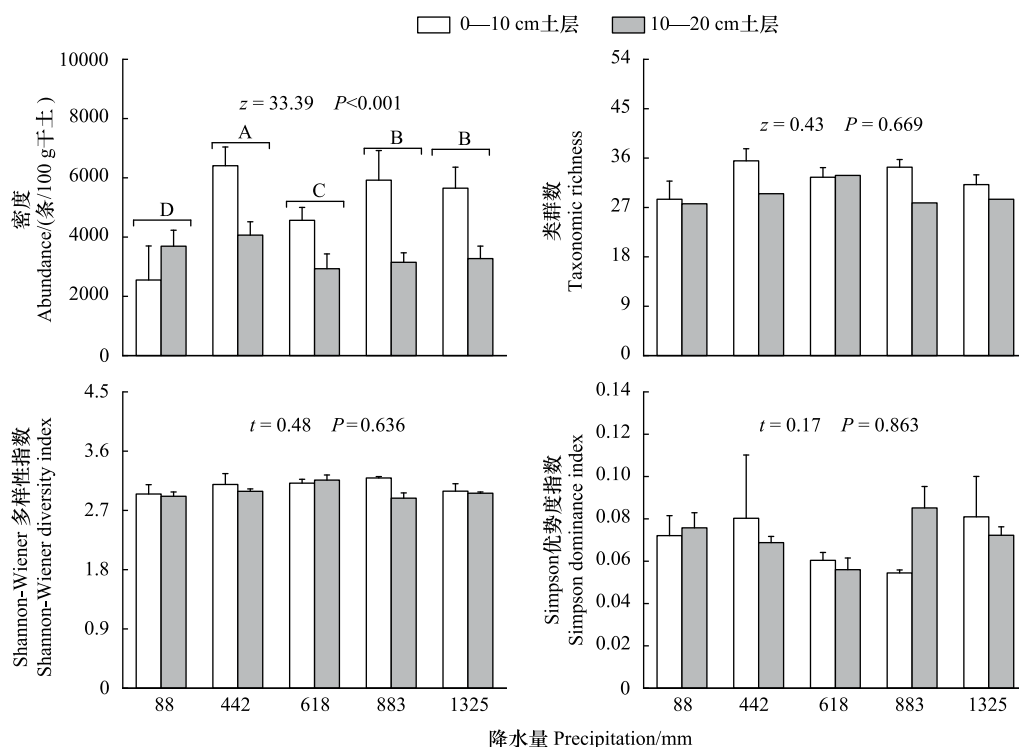


图 1 各降水梯度下土壤线虫群落密度和多样性 (平均值 ± 标准误)

Fig.1 The abundance and diversity of the soil nematode communities at the five precipitation gradients (mean ± SE)

z 代表非参数检验, t 代表参数检验; 不同大写字母表示各降水处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)

2.2 线虫群落组成结构差异

本实验收集的土壤线虫隶属于 2 纲 9 目 53 科 101 属。在属水平上,常见类群包括拟丽突属 (*Acrobeloides*) 和盘旋属 (*Rotylenchus*) 等 31 属,所占比例为 84.01%;稀有类群包括具脊垫刃属 (*Coslenchus*) 和伪垫刃属 (*Nothotylenchus*) 等 70 属,所占比例为 15.99%;无优势类群。

主成分分析结果表明(图 2),0—10 cm 与 10—20 cm 土层前两个排序轴累计贡献率分别为 28.85% 和 29.41%。置换多元方差分析(PERMANOVA)分析结果表明,年降水量变化对 0—10 cm ($F=3.16, P=0.001$) 与 10—20 cm ($F=2.85, P=0.001$) 土层的线虫群落组成均有显著影响。0—10 cm 土层中,各降水处理间的线虫群落组成均存在显著差异 ($P<0.05$);在 PC1 轴上影响土壤线虫群落结构的主要类群为短矛属 (*Doryllium*) 和滑刃属 (*Aphelenchoides*), PC2 轴上主要为齿杆属 (*Rhabditis*)、广杆属 (*Caenorhabditis*) 和丝尾垫刃属 (*Filenchus*)。10—20 cm 土层中,年降水量为 88 mm、442 mm 和 618 mm 三者间、883 mm 和 1325 mm 处理两者间的线虫群落组成较相似,而减水处理与自然降水和增水处理间的线虫群落组成存在显著差异 ($P<0.05$);PC1 轴上影响群落结构的主要类群为针属 (*Paratylenchus*)、茎属 (*Ditylenchus*) 和头垫刃属 (*Cephalenchus*), PC2 轴上主要类群为拟盘旋属 (*Pararotylenchus*)、轮属 (*Criconrmoides*) 和螺旋属 (*Helicotylenchus*)。

2.3 线虫营养类群的变化

年降水量变化对线虫各营养类群的密度均有显著影响 ($P<0.001$) (图 3)。食细菌和植物寄生线虫的密度随年降水量增加呈波动性增加,两者在年降水量为 88 mm 处理时显著低于其他处理 ($P<0.001$);食真菌和捕食-杂食线虫密度在年降水量 442 mm 至 1325 mm 区间时呈下降趋势 ($P<0.001$) (图 3)。

随年降水量的增加,食细菌和捕食-杂食线虫的比例无显著变化 ($P>0.05$);食真菌线虫的比例显著下降 ($P<0.001$),而植物寄生线虫比例则显著增加 ($P<0.01$),其中年降水量 88 mm 处理的比例分别显著高于或低于 1325 mm 处理 ($P<0.01$) (图 3)。

2.4 线虫群落生态指数变化

随年降水量的增加,富集指数 *EI*、结构指数 *SI* 和自由生活线虫成熟度指数 *MI* 均无显著变化 ($P>0.05$);基础指数 *BI* 在年降水量为 88 mm 处理显著高于 442 mm、618 mm 和 1325 mm 处理 ($P<0.05$);通道指数 *CI* 呈显著下降 ($P<0.05$),其中年降水量为 88 mm 处理显著高于 883 mm 和 1325 mm 处理 ($P<0.05$) (图 4)。

2.5 环境因子与土壤线虫群落的关系

土壤含水量随年降水量增加显著上升 ($P<0.001$),土壤全磷含量在年降水量为 1325 mm 时最高,全氮、有机碳则在年降水量为 883 mm 时最高,pH 在年降水量为 88 mm 时最大(表 1)。除植物盖度和生物量外,土壤含水量、全磷、全氮、有机碳、pH 均随年降水量变化呈显著差异 ($P<0.05$) (表 1)。

表 1 各降水梯度下的环境因子(平均值±标准误)

Table 1 The environmental factors of the five precipitation gradients (mean ± SE)

环境因子 Environmental factors	88 mm	442 mm	618 mm	883 mm	1325 mm	<i>F</i>	<i>P</i>
土壤含水量 Soil water content/%	12.90±0.86d	28.15±1.02c	32.49±0.65ab	30.59±0.81bc	34.68±1.28a	60.91	<0.001
全磷 Total phosphorus/(g/kg)	1.06±0.12b	1.01±0.09b	1.32±0.05ab	1.19±0.09ab	1.47±0.12a	4.42	0.008
全氮 Total nitrogen/(g/kg)	1.17±0.11c	1.48±0.09ac	1.77±0.09ab	1.79±0.21a	1.28±0.12bc	5.44	0.003
有机碳 Soil organic carbon/(g/kg)	27.33±1.19b	31.7±1.03ab	27.03±0.84b	35.97±2.95a	29.98±2.02ab	5.93	0.002
pH	6.15±0.01a	6.02±0.05b	6.05±0.02ab	6.06±0.02ab	6.07±0.02ab	3.39	0.024
植物盖度 Coverage/%	77.50±1.87	79.33±2.46	85.00±2.83	87.00±2.51	85.00±3.74	2.67	0.056
植物生物量 Biomass/(g/m ²)	541.68±104.60	527.80±43.61	600.71±83.16	548.62±45.21	522.60±40.49	0.25	0.908

不同小写字母表示不同处理间存在显著差异 ($P<0.05$)

冗余分析结果表明,第一轴 ($F=3.60, P=0.001$) 和第二轴 ($F=2.54, P=0.037$) 的解释量均具有显著性 ($P<0.05$)。第一轴与土壤含水量呈显著负相关 ($R^2=0.78, P=0.001$),与土壤 pH 呈显著正相关 ($R^2=0.26$,

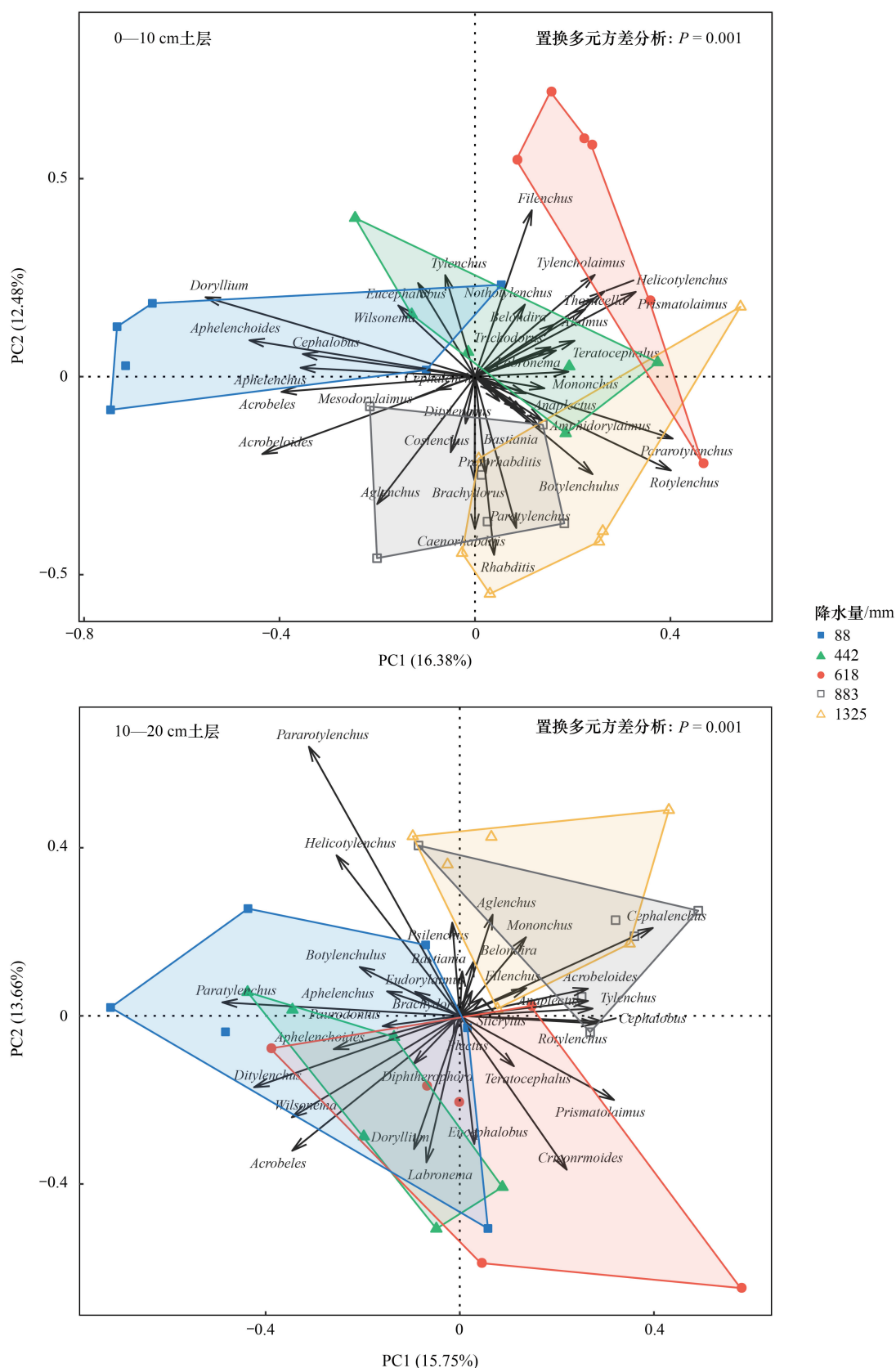


图 2 各降水梯度下土壤线虫群落主成分分析以及置换多元方差分析结果

Fig.2 Principal component analysis (PCA) of the soil nematode communities at the five precipitation gradients. Significance tests of the impacts of altered precipitation on the soil nematode community composition by PERMANOVA are provided in the plots

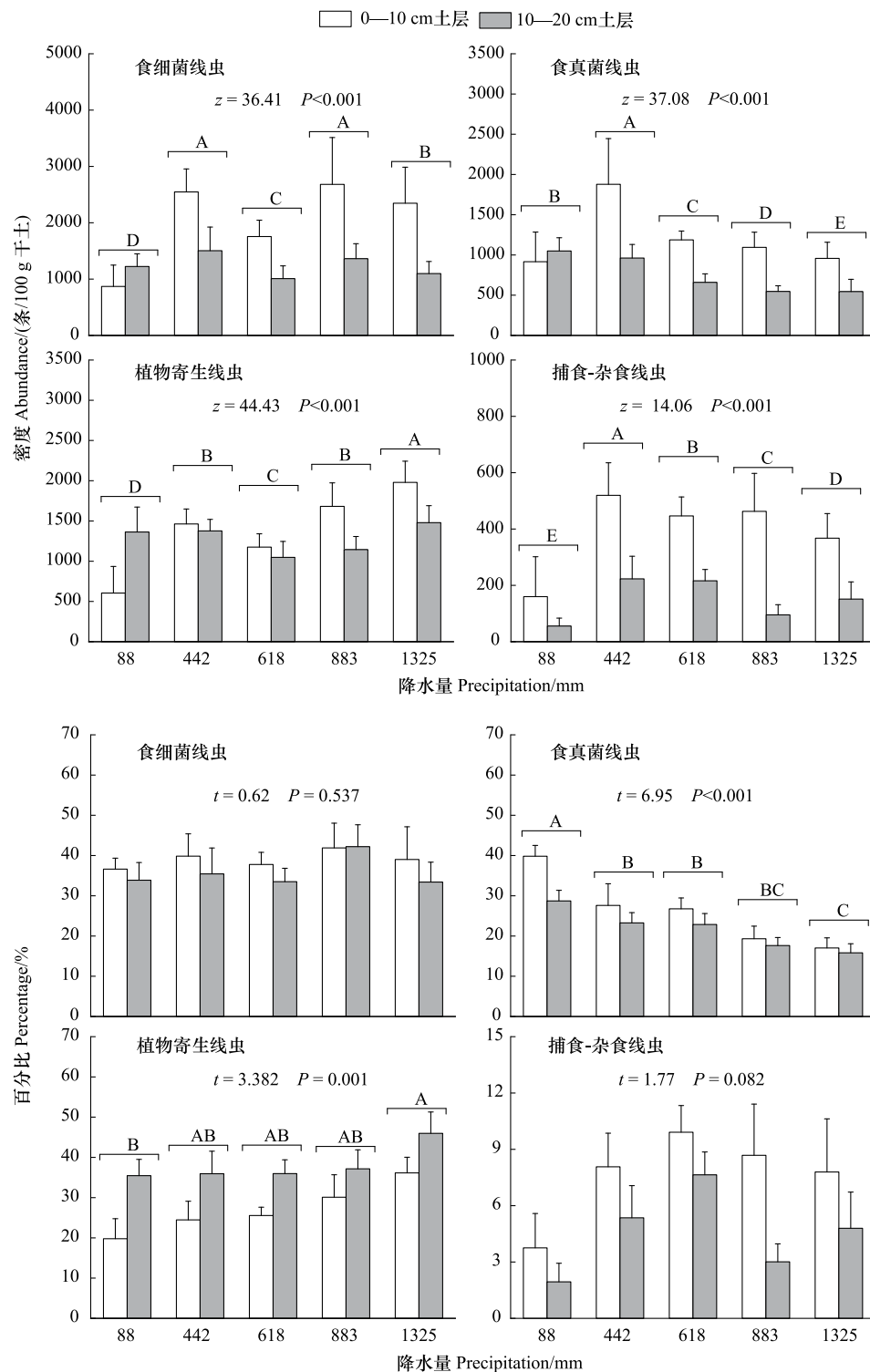


图3 各降水梯度下的土壤线虫营养类群密度及比例(平均值±标准误)

Fig.3 The abundances and percentages of four soil nematode trophic groups at the five precipitation gradients (mean ± SE)

$P=0.022$);第二轴与全氮呈显著负相关($R^2=0.35$, $P=0.005$) (图5)。冗余分析结果表明土壤含水量、pH和全氮含量是影响土壤线虫群落组成的主要环境因子。

多元回归分析结果(表2)表明,土壤线虫密度、类群数、Shannon-Wiener多样性指数、食细菌线虫密度、植物寄生线虫密度、捕食-杂食线虫密度、富集指数 EI 和结构指数 SI 与土壤含水量呈显著正相关($P<0.05$),基

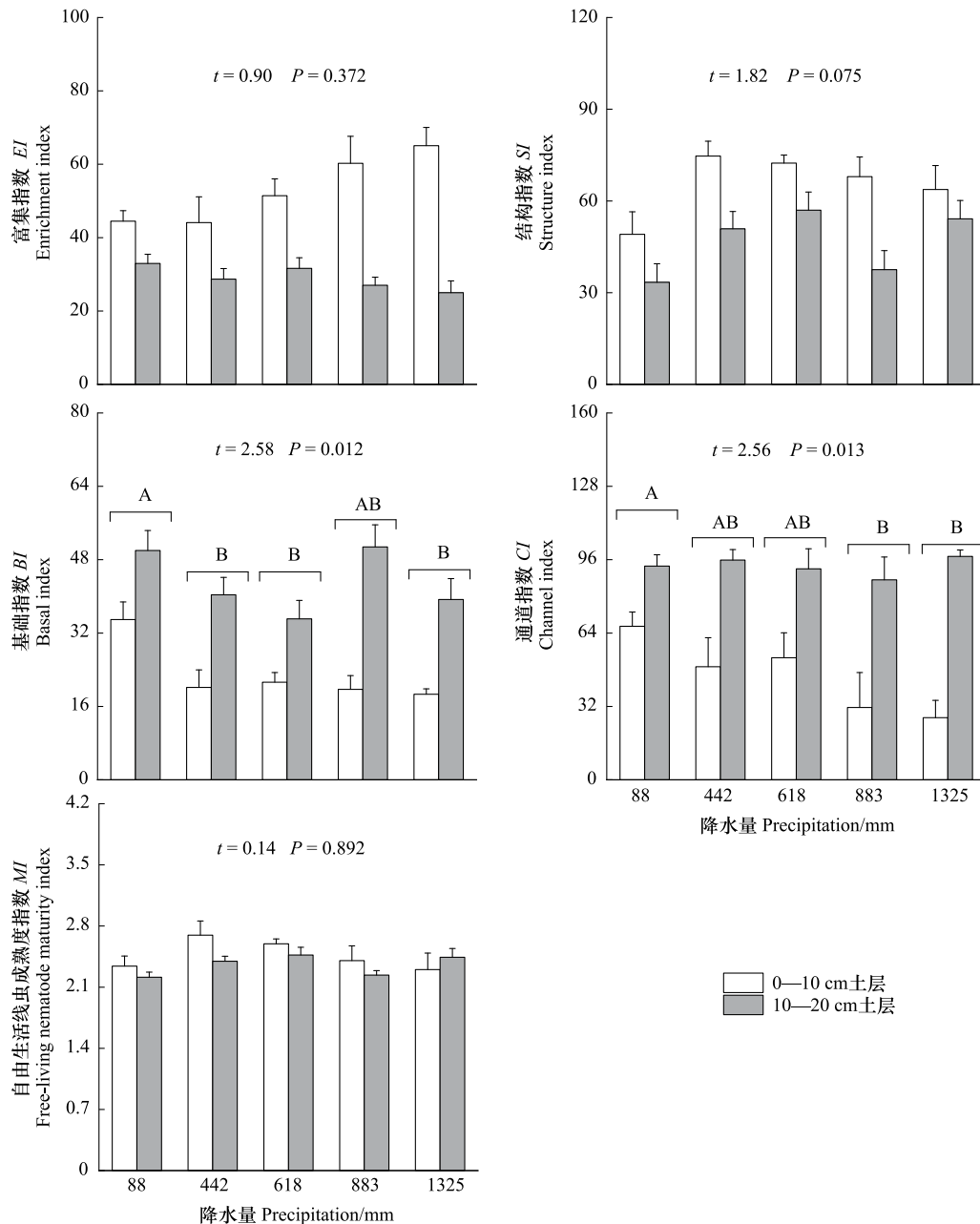


图4 各降水梯度下的土壤线虫生态指数(平均值±标准误)

Fig.4 The ecological indices of the soil nematode communities at the five precipitation gradients (mean ± SE)

基础指数 BI 和通道指数 CI 则与土壤含水量呈显著负相关 ($P < 0.001$); 密度、类群数、食细菌线虫密度、捕食-杂食线虫密度、结构指数 SI 和自由生活线虫成熟度指数 MI 与 pH 呈显著负相关 ($P < 0.05$), 基础指数 BI 则与 pH 呈显著正相关 ($P < 0.001$); 此外, 捕食-杂食线虫密度还与全氮含量呈显著正相关 ($P < 0.05$)。在所观测的环境因子中, 土壤含水量及 pH 是影响土壤线虫群落密度、多样性及生态指数的最主要因素。

3 讨论

3.1 降水变化对高寒草甸土壤线虫群落组成及多样性的影响

本研究发现年降水量变化导致土壤线虫群落组成发生显著变化(图2), 而影响线虫群落组成的土壤含水量、全氮和 pH 等主要环境因子在不同降水梯度间存在显著差异(表1), 表明年降水量变化可以直接或间接

作用于土壤线虫群落。其他研究也表明土壤含水量、全氮和 pH 是影响土壤线虫群落组成的重要因素^[29, 39]。土壤水分是影响土壤线虫的重要因子^[20], 已有研究表明土壤线虫群落密度对土壤水分有效性非常敏感^[19], 土壤含水量大幅减少可使土壤线虫密度下降^[28, 40]。本研究也发现年降水量变化对土壤线虫群落密度有显著影响, 其中年降水量为 88 mm 时高寒草甸的线虫群落密度显著低于其他处理, 但对多样性无显著影响(图 1)。其原因可能是土壤线虫依赖于土壤孔隙水进行运动及捕食^[41], 土壤含水量过低直接限制了线虫的移动、取食和生长^[42]。此外, 降水量变化还可通过影响土壤理化性质和养分释放等^[43] 改变土壤微生物和植物群落组成等^[44–45], 进而对土壤线虫群落密度产生间接影响^[20, 41]。如土壤 pH 和氮等养分含量可以通过影响植物根系生长^[46] 和微生物活性^[47] 等间接影响地下资源的质量和数量对线虫群落组成产生直接或间接影响。

表 2 土壤线虫群落与环境因子的多元回归分析的回归系数

Table 2 The correlation coefficients of multiple regression analysis between the soil nematode communities and environmental factors			
项目 Item	土壤含水量 Soil water content	全氮 Total nitrogen	pH
密度 Abundance	0.35 *		-0.38 *
类群数 Taxonomic richness	0.45 **		-0.54 ***
Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	0.42 *		
食细菌线虫密度 Bacterivores abundance	0.38 *		-0.38 *
植物寄生线虫密度 Plant parasites abundance	0.44 *		
捕食-杂食线虫密度 Predators-omnivores abundance	0.40 *	0.42 *	-0.53 ***
富集指数 Enrichment index	0.52 ***		
结构指数 Structure index	0.53 ***		-0.53 ***
基础指数 Basal index	-0.64 ***		0.54 ***
通道指数 Channel index	-0.58 ***		
自由生活线虫成熟度指数 Free-living nematode maturity index			-0.37 *

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

从本研究发现来看,土壤线虫群落的密度并未随年降水量的持续增加而增加,仅在年降水量从 88 mm 增加到 442 mm 时显著增加,而多样性指数均无显著变化。依据我国干湿气候区的降水量划分标准^[48],年降水量 88 mm 属于干旱区,442 mm 属于半湿润区,大于 800 mL 为湿润区,由此可知,如果未来全球气候变化导致川西北高寒草甸变得更湿润,不会提高土壤线虫群落密度及多样性。因此,本文的第一个假设与研究结果不一致。

3.2 降水变化对高寒草甸土壤线虫群落营养结构的影响

植物寄生线虫的密度随年降水量增加呈波动性增加(图 3),可能是因为植物寄生线虫主要寄生于植物根系^[49],植物作为食物资源的最初来源是影响植物寄生线虫密度的主要因素之一^[50]。在水是限制因子的情况下植物生产力随降水量增加而增加^[51],本实验样地的前期研究也发现根系生物量随降水量增加而显著增加^[52]。

食细菌线虫密度随年降水量的增加也呈波动性变化(图 3)。其原因可能是土壤 pH 随年降水量增加而

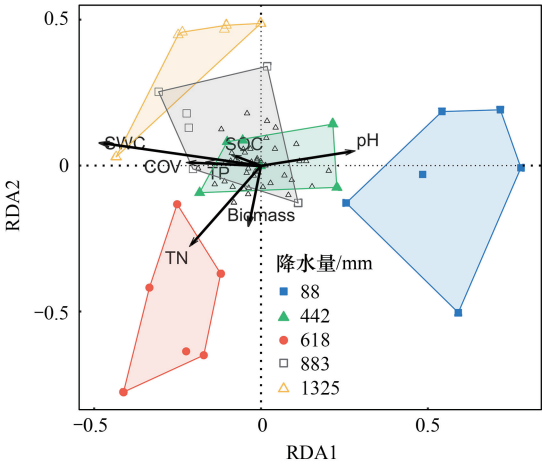


图 5 土壤线虫群落与环境因子的冗余分析

Fig.5 Redundancy analysis (RDA) on the relationships between the soil nematode communities and environmental factors

SWC:土壤含水量 Soil water content; TP:全磷 Total phosphorus; TN:全氮 Total nitrogen; SOC:有机碳 Soil organic carbon; COV:植物盖度 Coverage; Biomass:植物生物量 Biomass

降低,而 pH 对土壤细菌多样性和结构具有调控作用,并且 pH 降低可导致土壤细菌生物量降低^[53]。

食真菌线虫密度随年降水量的增加呈显著下降,尤其是在年降水量为 442 mm 至 1325 mm 之间的变化趋势较为明显(图 3)。其原因可能是青藏高原地区土壤湿度较大时真菌多样性较低^[54],其他地区的研究也表明真菌在较干的土壤中更为丰富^[55]。此外,降水减少会限制土壤线虫的活动能力,而这种情况下真菌的菌丝较长,食真菌线虫在土壤湿度较低时获得食物资源比其他食性线虫相对容易^[56]。因此,当年降水量增加时可对食真菌线虫产生不利的影响。

捕食-杂食线虫密度在年降水量大于 442 mm 时随年降水量的增加显著下降(图 3)。其他研究也发现捕食-杂食线虫密度随降水量增加而降低^[57],且对土壤 pH 和氮含量变化的响应较敏感^[29]。本研究发现捕食-杂食线虫密度受土壤含水量、全氮和 pH 变化的影响(表 2),降水变化引起的土壤环境因子改变可能是其密度下降的主要原因。另外,捕食-杂食线虫一般以食微线虫或植食性线虫为食^[58],食真菌线虫密度随年降水量增加而降低,由此产生自下而上的调控作用也可能导致捕食-杂食线虫密度下降。

在线虫 4 个营养类群密度变化的综合影响下,食真菌线虫的百分比随年降水量的增加显著下降,而植物寄生线虫比例则上升,并在年降水量高于 442 mm 时大于食真菌线虫,导致线虫群落营养结构由以食细菌和食真菌线虫为主转变为以食细菌和植物寄生线虫为主。从营养类群的变化情况来看,年降水量变化使 4 个营养类群的密度以及食真菌和植物寄生线虫的百分比均发生显著变化,并使线虫群落的营养结构发生了一定程度转变。因此,研究发现完全验证了本文的第二个假设。

3.3 降水变化对土壤线虫群落生态特征的影响

在所计算的 5 个生态指数中,仅观测到基础指数 *BI* 和通道指数 *CI* 随年降水量变化呈现显著差异(图 4)。其中,基础指数 *BI* 值在年降水量为 88 mm 时最大,表明在干旱条件下高寒草甸土壤食物网的抵抗力较强。其与土壤含水量负相关,与 pH 正相关(表 2),表明在一定范围内降低土壤含水量、增大 pH 可提高土壤食物网抵抗力。其次,各降水梯度 0—10 cm 土层的基础指数 *BI* 值均低于 10—20 cm 土层,说明深层土壤食物网抵抗力高于表层,能够较为稳定的发挥其生态功能。通道指数 *CI* 值在年降水量为 88 mm 时显著高于 883 mm 和 1325 mm 处理,其中 0—10 cm 土层的通道指数 *CI* 值随年降水量增加显著下降,并在 883 mm 和 1325 mm 处理时小于 50(图 4),表明在川西北高寒草甸生态系统中,当年降水量大于 883 mm 时表层土壤食物网以细菌分解途径为主^[37]。而细菌的主要食物资源为低碳氮比的有机质,具有易降解、循环速率快等特征^[59],由此将会导致高寒草甸的土壤有机质含量快速下降、土壤有机氮和有机磷等养分快速释放。因此,未来全球变化导致川西北高寒草甸降水量增加,土壤食物网的细菌分解功能将会加强,不利于土壤碳库和养分库累积。

4 结论

随年降水量的增加,川西北高寒草甸土壤线虫的群落组成结构、群落密度及各营养类群密度均发生显著变化;食真菌线虫相对密度逐渐下降,而植物寄生线虫相对密度逐渐上升,且在年降水量大于 442 mm 时高于食真菌线虫,导致线虫群落营养结构由以食细菌和食真菌线虫为主转变为以食细菌和植物寄生线虫为主。当年降水量大于 883 mm 时,土壤线虫的群落密度和多样性均无显著变化,但土壤有机质的细菌分解途径功能增强,不利于土壤有机碳库及养分库的累积;当年降水量少于 442 mm 时,土壤线虫群落的密度及多样性显著降低。降水量及其引起的土壤含水量、全氮和 pH 变化是影响土壤线虫群落的主要因素。未来气候变化将会对高寒草甸生态系统产生较大影响。

参考文献(References):

- [1] Solomon S. Climate Change 2007: the physical science basis: contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [2] 徐祥德,董李丽,赵阳,王寅钧. 青藏高原“亚洲水塔”效应和大气水分循环特征. 科学通报, 2019, 64(27): 2830-2841.

- [3] 冯川玉, 李陈彧, 周志浩, 陈文岭, 杨伟艺. 青藏高原降水变化特征及趋势分析. 水文, 2022, 42(1): 75-79.
- [4] 周天军, 张文霞, 陈晓龙, 张丽霞, 邹立维, 满文敏. 青藏高原气温和降水近期、中期与长期变化的预估及其不确定性来源. 气象科学, 2020, 40(5): 697-710.
- [5] Ochoa-Hueso R, Arca V, Delgado-Baquerizo M, Hamonts K, Piñeiro J, Serrano-Grijalva L, Shawyer J, Power S A. Links between soil microbial communities, functioning, and plant nutrition under altered rainfall in Australian grassland. *Ecological Monographs*, 2020, 90(4): 1-23.
- [6] Arca V, Power S A, Delgado-Baquerizo M, Pendall E, Ochoa-Hueso R. Seasonal effects of altered precipitation regimes on ecosystem-level CO₂ fluxes and their drivers in a grassland from Eastern Australia. *Plant and Soil*, 2021, 460(1): 435-451.
- [7] Gao Q Z, Guo Y Q, Xu H M, Ganjurjav H, Li Y, Wan Y F, Qin X B, Ma X, Liu S. Climate change and its impacts on vegetation distribution and net primary productivity of the alpine ecosystem in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 2016, 554/555: 34-41.
- [8] 陈德亮, 徐柏青, 姚檀栋, 郭正堂, 崔鹏, 陈发虎, 张人禾, 张宪洲, 张镡铨, 樊杰, 侯增谦, 张天华. 青藏高原环境变化科学评估: 过去、现在与未来. 科学通报, 2015, 60(32): 3025-3035.
- [9] Hu Y, Zuo X A, Yue P, Zhao S L, Guo X X, Li X Y, Medina-Roldán E. Increased precipitation shapes relationship between biochemical and functional traits of *Stipa glareosa* in grass-dominated rather than shrub-dominated community in a desert steppe. *Plants*: Basel, Switzerland, 2020, 9(11): 1463.
- [10] Yang T X, Chen J D, Zhong X Y, Yang X C, Wang G, Yao Y, Sternberg M, Sun W. Divergent responses of plant biomass and its allocation to the altered precipitation regimes among different degraded grasslands in China. *Plant and Soil*, 2022, 473(1): 149-166.
- [11] Ankrom K E, Franco A L C, Fonte S J, Gherardi L A, de Tomasel C M, Wepking C, Guan P T, Cui S Y, Sala O E, Wall D H. Ecological maturity and stability of nematode communities in response to precipitation manipulations in grasslands. *Applied Soil Ecology*, 2022, 170: 104263.
- [12] van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, Ferris H, Trautspurger 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, da Cunha Castro J M, Dam M, Djigal D, Escuer M, Griffiths B S, Gutiérrez C, Hobbie K, Kalinkina D, Kardol P, Kergunteuil A, Korthals G, Krashevska 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, Duong Nguyen T A, Nielsen U N, Okada H, Rius J E P, Pan K W, Peneva V, Pellissier L, da Silva J C P, 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, Waeyenbergh 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.
- [13] 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.
- [14] Ferris H. Contribution of nematodes to the structure and function of the soil food web. *Journal of Nematology*, 2010, 42(1): 63-67.
- [15] Jiang Y J, Qian H Y, Wang X Y, Chen L J, Liu M Q, Li H X, Sun B. Nematodes and microbial community affect the sizes and turnover rates of organic carbon pools in soil aggregates. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 119: 22-31.
- [16] Liu T, Mao P, Shi L L, Wang Z Y, Wang X L, He X X, Tao L B, Liu Z F, Zhou L X, Shao Y H, Fu S L. Contrasting effects of nitrogen deposition and increased precipitation on soil nematode communities in a temperate forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 148: 107869.
- [17] Yeates G W. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, 37(4): 199-210.
- [18] Blankinship J C, Niklaus P A, Hungate B A. A meta-analysis of responses of soil biota to global change. *Oecologia*, 2011, 165(3): 553-565.
- [19] Yan D M, Yan D H, Song X S, Yu Z L, Peng D, Ting X, Weng B S. Community structure of soil nematodes under different drought conditions. *Geoderma*, 2018, 325: 110-116.
- [20] Landesman W J, Treonis A M, Dighton J. Effects of a one-year rainfall manipulation on soil nematode abundances and community composition. *Pedobiologia*, 2011, 54(2): 87-91.
- [21] Song M, Li X M, Jing S S, Lei L J, Wang J L, Wan S Q. Responses of soil nematodes to water and nitrogen additions in an old-field grassland. *Applied Soil Ecology*, 2016, 102: 53-60.
- [22] Guo X H, Endler A, Poll C, Marhan S, Ruess L. Independent effects of warming and altered precipitation pattern on nematode community structure in an arable field. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 316: 107467.
- [23] Zhang X, Xing Y J, Yan G Y, Han S J, Wang Q G. Effects of precipitation change on fine root morphology and dynamics at a global scale: a meta-analysis. *Canadian Journal of Soil Science*, 2019, 99(1): 1-11.
- [24] Si G C, Lei T Z, Xia Y Q, Yuan Y L, Zhang G X. Microbial nonlinear response to a precipitation gradient in the northeastern Tibetan Plateau. *Geomicrobiology Journal*, 2016, 33(2): 85-97.
- [25] Wang C, Zhang W W, Li X N, Hou Y H, Wu J Y. A global meta-analysis of the effects of plant diversity on biomass partitioning in grasslands. *Environmental Research Letters*, 2021, 16(6): 064083.
- [26] Sun F, Pan K W, Li Z L, Wang S Z, Tariq A, Olatunji O A, Sun X M, Zhang L, Shi W Y, Wu X G. Soybean supplementation increases the resilience of microbial and nematode communities in soil to extreme rainfall in an agroforestry system. *Science of the Total Environment*, 2018, 626: 776-784.
- [27] 宋敏. 土壤线虫群落对气候及碳输入途径变化的响应[D]. 开封: 河南大学, 2016.
- [28] Chen J D, Yao Y, Wang G, Zhong X Y, Yang T X, Sun W. Decreased precipitation frequency altered abundance, but not community structure, of soil nematodes in degraded grasslands. *Ecological Indicators*, 2021, 131: 108184.
- [29] Wang H L, Liu G C, Huang B B, Wang X C, Xing Y J, Wang Q G. Long-term nitrogen addition and precipitation reduction decrease soil

- nematode community diversity in a temperate forest. *Applied Soil Ecology*, 2021, 162: 103895.
- [30] 张君红, 王健宇, 孟泽昕, 何佳, 董政宏, 刘凯茜, 陈文青. 土壤微生物多样性通过共现网络复杂性表征高寒草甸生态系统多功能性. *生态学报*, 2022, 42(7): 2542-2558.
- [31] 马丽, 徐满厚, 翟大彤, 贾燕燕. 高寒草甸植被-土壤系统对气候变暖响应的研究进展. *生态学杂志*, 2017, 36(6): 1708-1717.
- [32] 刘艳方, 王文颖, 索南吉, 周华坤, 毛旭锋, 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.
- [33] 张薇, 付昀, 李季芳, 孟霞, 杨君. 基于凯氏定氮法与杜马斯燃烧法测定土壤全氮的比较研究. *中国农学通报*, 2015, 31(35): 172-175.
- [34] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [35] 殷秀琴, 王海霞, 周道玮. 松嫩草原区不同农业生态系统土壤动物群落特征. *生态学报*, 2003, 23(6): 1071-1078.
- [36] Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 1990, 83(1): 14-19.
- [37] 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.
- [38] 魏雪, 李雨, 吴鹏飞. 青藏高原不同牧草人工草地对土壤线虫群落的影响. *生态学报*, 2022, 42(3): 1071-1087.
- [39] 王宇彤, 牛克昌. 青藏高原高寒草甸土壤环境对线虫功能多样性的影响. *生物多样性*, 2020, 28(6): 707-717.
- [40] Stevnbak K, Maraldo K, Georgieva S, Bjørnlund L, Beier C, Schmidt I K, Christensen S. Suppression of soil decomposers and promotion of long-lived, root herbivorous nematodes by climate change. *European Journal of Soil Biology*, 2012, 52: 1-7.
- [41] 宋敏. 增加降水及施氮对弃耕草地土壤线虫和小型节肢动物的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(3): 631-639.
- [42] Xiong D, Wei C Z, Jasper Wubs E R, Veen G F, Liang W J, Wang X B, Li Q, Putten W H, Han X G. Nonlinear responses of soil nematode community composition to increasing aridity. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(1): 117-126.
- [43] 杨德春, 胡雷, 宋小艳, 王长庭. 降雨变化对高寒草甸不同植物功能群凋落物质量及其分解的影响. *植物生态学报*, 2021, 45(12): 1314-1328.
- [44] 杜忠毓, 安慧, 王波, 文志林, 张雅柔, 吴秀芝, 李巧玲. 养分添加和降水变化对荒漠草原植物群落物种多样性和生物量的影响. *草地学报*, 2020, 28(4): 1100-1110.
- [45] Wang J, Bao J T, Su J Q, Li X R, Chen G X, Ma X F. Impact of inorganic nitrogen additions on microbes in biological soil crusts. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 88: 303-313.
- [46] Kou L, Jiang L, Fu X L, Dai X Q, Wang H M, Li S G. Nitrogen deposition increases root production and turnover but slows root decomposition in *Pinus elliotii* plantations. *The New Phytologist*, 2018, 218(4): 1450-1461.
- [47] Zhang W, Qiao W J, Gao D X, Dai Y Y, Deng J, Yang G H, Han X H, Ren G X. Relationship between soil nutrient properties and biological activities along a restoration chronosequence of *Pinus tabulaeformis* plantation forests in the Ziwuling Mountains, China. *CATENA*, 2018, 161: 85-95.
- [48] 胡子瑛, 周俊菊, 张利利, 魏伟, 曹建军. 中国北方气候干湿变化及干旱演变特征. *生态学报*, 2018, 38(6): 1908-1919.
- [49] Kardol P, Reynolds W N, Norby R J, Classen A T. Climate change effects on soil microarthropod abundance and community structure. *Applied Soil Ecology*, 2011, 47(1): 37-44.
- [50] Roeland C, Ciska V G F, Henk D, Maïke A, Tanja S, Olga K, Nico E, Stefan S, Gerd G, De Deyn Gerlinde B, van der Putten Wim H. Possible mechanisms underlying abundance and diversity responses of nematode communities to plant diversity. *Ecosphere*, 2017, 8(5): e01719.
- [51] 王志鹏, 张宪洲, 何永涛, 石培礼, 俎佳星, 牛犇, 李猛. 降水变化对藏北高寒草原化草甸降水利用效率及地上生产力的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(6): 1822-1828.
- [52] 唐国, 胡雷, 宋小艳, 李香真, 王长庭. 高寒草甸植物群落不同根序根系特征对降雨量变化的响应. *生态学报*, 2022, 42(15): 6250-6264.
- [53] Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Khachane A N, Campbell C D, Thomas N, Freitag T E, Abu Al-Soud W, Sørensen S, Bardgett R D, Singh B K. It is elemental: soil nutrient stoichiometry drives bacterial diversity. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(3): 1176-1188.
- [54] Li J J, Yang C, Zhou H K, Shao X Q. Responses of plant diversity and soil microorganism diversity to water and nitrogen additions in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 22: e01003.
- [55] Chen Y C, Ma S Q, Jiang H M, Hu Y, Lu X Y. Influences of litter diversity and soil moisture on soil microbial communities in decomposing mixed litter of alpine steppe species. *Geoderma*, 2020, 377: 114577.
- [56] Sylvain Z A, Wall D H, Cherwin K L, Peters D P C, Reichmann L G, Sala O E. Soil animal responses to moisture availability are largely scale, not ecosystem dependent: insight from a cross-site study. *Global Change Biology*, 2014, 20(8): 2631-2643.
- [57] Ruan W B, Sang Y, Chen Q, Zhu X, Lin S, Gao Y B. The response of soil nematode community to nitrogen, water, and grazing history in the Inner Mongolian steppe, China. *Ecosystems*, 2012, 15(7): 1121-1133.
- [58] Bongers T, Bongers M. Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 1998, 10(3): 239-251.
- [59] Wesemael W M L, Moens M. Vertical distribution of the plant-parasitic nematode, *Meloidogyne chitwoodi*, under field crops. *European Journal of Plant Pathology*, 2008, 120(3): 249-257.