DOI: 10.20103/j.stxb.202304210825

寇钊阳,李春越,肖凤娇,常顺,王益,党廷辉.氮磷添加对黄土旱塬农田土壤线虫群落及能量结构的影响.生态学报,2024,44(5):1962-1971. Kou Z Y, Li C Y, Xiao F J, Chang S, Wang Y, Dang T H.Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil nematode communities and energy structure in Loess Plateau farmland.Acta Ecologica Sinica,2024,44(5):1962-1971.

氮磷添加对黄土旱塬农田土壤线虫群落及能量结构的 影响

寇钊阳1,李春越1,*,肖凤娇1,常 顺1,王 益2,党廷辉3

1 陕西师范大学地理科学与旅游学院, 西安 710119

2 中国科学院地球环境研究所,西安 710061

3.西北农林科技大学水土保持研究所,杨凌 712100

摘要:为探究氮磷添加对黄土旱塬农田土壤线虫群落结构和微食物网中能量流动的影响,以中国科学院长武农业生态实验站长 期施用氮磷肥农田土壤作为研究对象,选取 6 个处理,分别为:不施肥(CK),氮添加(N₁₂、N₂₄),磷添加(P₁₂、P₂₄),氮磷添加 (N₁₂P₁₂),测定土壤理化性质,采用浅盘法分离线虫,分析线虫营养类群结构和生活史征,并计算线虫生态学指数,代谢足迹和 食物网内部能量流动数值。结果表明:不同处理土壤的植物寄生线虫(Pp)比例显著高于其他类群(50.7%—66.4%),生活史为 低营养级 r 策略者(cp2)的线虫类群比例也显著高于其他类群(68.1%—84.0%)。P₁₂处理的线虫丰度最高,为1147条/100g干 土,其次是 P₂₄处理,为1100条/100g干土。与 CK 相比,两种磷添加处理显著增加了香农多样性指数(H),提升了食真菌和捕 食杂食线虫的代谢足迹,微食物网中拥有更高的能量通量,其余处理对线虫丰度和代谢足迹没有产生影响。与 N₂₄处理相比, N₁₂处理显著增加了线虫群落的 H,均匀度指数(J)和丰富度指数(SR)。N₁₂P₁₂处理增加了高营养级 k 策略者(cp4-5)的线虫数 量,显著提高了结构指数(SI)。冗余分析表明,土壤中全磷和速效磷含量是影响线虫丰度和代谢足迹的主要环境因子。综上所 述,适量氮添加提升了土壤线虫群落多样性和结构稳定性,过量氮添加会抵消这种积极影响。磷添加对线虫群落和代谢足迹产 生积极影响并提高了土壤微食物网的能量通量,氮磷添加则为土壤线虫创造了适宜的生存环境。这一结果为黄土区农田土壤 的施肥措施提供了科学依据。

关键词:农田生态系统;线虫;代谢足迹;生态指数;能量流动

Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil nematode communities and energy structure in Loess Plateau farmland

KOU Zhaoyang¹, LI Chunyue^{1,*}, XIAO Fengjiao¹, CHANG Shun¹, WANG Yi², DANG Tinghui³

1 School of Geography and Tourism, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China

2 Institute of Earth Environment, Chinese Academy of Sciences, Xi'an 710061, China

3 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Agricultural and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: To investigate the effects of nitrogen (N) and phosphorus (P) additions on the soil nematode community structure and energy flow within the micro food web in dryland farmland ecosystems of Loess Plateau, this study focused on the long-term application of N and P fertilizers at Changwu Agricultural Ecology Experimental Station of the Chinese Academy of Sciences. Six treatments were selected, including no fertilizer application (CK), N addition (N_{12} , N_{24}), P addition (P_{12} , P_{24}), and NP addition ($N_{12}P_{12}$). Soil physicochemical properties were measured, nematodes were isolated

基金项目:陕西省科技重点项目(2022NY-074);国家自然科学基金项目(41501255);西安市科技农业攻关项目(21NYYF0033);中央高校基本科 研业务费项目(SYJS202224)

收稿日期:2023-04-21; 网络出版日期:2023-10-10

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: chunyue_li@ snnu.edu.cn

http://www.ecologica.cn

utilizing the shallow disc method, subsequent analysis encompassed the evaluation of nematode trophic taxa structure and life history traits. Additionally, the computation of nematode ecological indices, metabolic footprints, and internal energy flow within the food web were calculated. The results demonstrated that the proportion of plant parasitic nematodes (Pp) was significantly higher in different treated soils than other taxa (50.7%-66.4%). Furthermore, the proportion of nematode taxa with a life history of cp2 was also significantly higher than the other taxa (68.1%-84.0%). The highest nematode abundance was recorded in P12 treatment with 1147 ind./100 g of dry soil followed by P24 treatment with 1100 ind./100 g of dry soil. Compared to the CK treatment, two P addition treatments significantly increased the Shannon diversity index (H), enhancing the metabolic footprints of fungivorous and predatory-omnivorous nematodes. This resulted in a higher energy flux within the micro-food web, indicating an increased energy flow. The remaining treatments did not exhibit any significant effects on nematode abundance and metabolic footprints. In comparison with the N24 treatment, the N_{12} treatment showed a significant increase in the H of the nematode community, as well as the evenness index (J) and richness index (SR). Furthermore, the $N_{12}P_{12}$ treatment led to an increase in the number of nematodes in the cp4-5 category and significantly improved the structural index (SI). The redundancy analysis revealed that the total phosphorus and available phosphorus contents in the soil were the primary environmental factors influencing the abundance and metabolic footprints of nematodes. In summary, the moderate N addition enhances soil nematode community diversity and structural stability, while excessive N addition counteracts these beneficial effects. P addition positively influences both nematode communities and metabolic footprints, leading to an increase in energy flux within the soil micro food web. The NP addition creates a suitable habitat for soil nematodes. These findings provide a scientific basis for fertilizer management practices in agricultural soils of loess regions.

Key Words: farmland ecosystem; nematodes; metabolic footprints; ecological indices; energy flow

土壤线虫由形态和功能多样化的群体组成^[1],其种类与数量非常丰富,在地下食物网中占据多个生态 位,是陆地生态系统中主要的功能性种群之一^[2],在维持土壤生态系统稳定及促进物质循环和能量流动等方 面发挥着重要作用^[3-4]。线虫生态指数提供了线虫群落结构多样性和功能属性的分析,从而为土壤生态系统 的健康和功能提供了有价值的信息^[5-6],而代谢足迹则通过量化土壤线虫的碳分配模式,使学者对线虫的能 量利用、生长和呼吸过程的了解更加深入^[4,7]。这些指标的运用使我们能够全面掌握线虫在土壤生态系统中 的作用,为土壤生态系统的研究和管理提供了有力支持。

以前的研究已经强调了土壤线虫对养分添加的敏感反应^[8-9]。一项 meta 分析^[10]探究了氮富集对陆地 生态系统土壤线虫群落的影响,研究表明低氮添加增强了线虫的多样性,而高氮添加则降低了线虫的多样性。 另一项研究指出^[11],与施氮肥相比,土壤线虫丰度对磷肥的响应并不明显,由于土壤养分的增加改变了有机 质的分解途径,使其更偏向于食细菌线虫的分解,从而减少了稀有物种线虫的数量。此外,在对中国东北部地 区进行的长期施肥农田实验中发现^[12],土壤中食细菌和真菌线虫随着土壤有机碳和全氮含量的增加而增加, 进而影响其代谢足迹,值得注意的是,这种环境变化对线虫代谢足迹的影响大于其丰度,这些研究结果表明了 土壤线虫对养分添加表现出不同的反应。

土壤微食物网内的能量流动代表了能量从初级生产者(植物和微生物)向更高营养级(捕食者和分解者) 的转移^[13],了解能量流的动态对于评估土壤生态系统的功能和稳定性至关重要。营养物质的添加可以通过 改变线虫营养群的丰度和组成来调节微食物网中的能量流动途径^[14]。然而,先前的研究中土壤微食物网能 量结构对农业经营的响应在很大程度上仍然未知^[10,15]。因此,本研究以黄土区长期氮磷添加的农田土壤为 研究对象,通过提取土壤中的线虫,计算线虫各营养群间的代谢足迹和能量通量,并与土壤理化性质进行相关 性分析,旨在提升我们对土壤生态系统动态的理解,以实现农业管理的可持续性。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究实验土壤取自黄土高原中南部的中国科学院长武生态试验站(35°12′N,107°40′E),该试验站海拔 1200 m,气候属于暖温带半湿润大陆性季风气候,年均降水量 584.1 mm,无霜期 171 d,年均气温 9.1℃,属于 典型的旱作农业区。该地区土壤类型为黑垆土,冬小麦是主要的农作物。1984 年布设试验时耕层土壤有机 质含量 6.50 g/kg,全氮含量 0.80 g/kg,pH 为 8.10。

1.2 试验设计

长期定位施肥试验开始于 1984 年,每个试验小区面积为 4 m×8 m,中间设置 1 m 的缓冲带。设 6 种施肥 处理,分别为:不施肥(CK);施 N_{12} 肥,氮肥量 60 g m⁻² a⁻¹;施 N_{24} 肥,氮肥量 120 g m⁻² a⁻¹;施 P_{12} 肥,氮肥量 60 g m⁻² a⁻¹;施 N_{24} 肥,氮肥量 120 g m⁻² a⁻¹;施 P_{12} 肥,磷肥量 60 g m⁻² a⁻¹;施 P_{24} 肥,磷肥量 120 g m⁻² a⁻¹;施 $N_{12}P_{12}$ 肥,氮肥和磷肥量均为 60 g m⁻² a⁻¹。氮肥为尿素,含氮量 46.4%;磷肥为过磷酸钙,含 P_2O_5 46.0%。所有肥料在播种(2019 年 9 月 10 日)前一次性撒入地表,然后翻耕 入土。

样品采集时间为 2020 年 6 月,选择五点采样法进行一次性采样,使用 1 m 取土钻采集 0—20 cm 处耕层 土壤。将所采集土壤样品做好密封标记工作后,及时带回实验室进行处理。剔除土壤中动物残体、碎小石子、 植物枯枝、杂草及其他杂质。土壤过 2 mm 筛后,取出约 1/3 土壤进行风干处理,用于测定土壤全量指标;剩 余新鲜土样在 4 ℃冰箱保存,进行无机氮,速效磷和线虫的测定。

1.3 土壤理化性质的测定

土壤理化性质测定参考《土壤农化分析》^[16]。含水率(SMC)采用烘干法测定;pH采用 PHS-3C 型酸度计进行测定;全碳(TC)采用元素分析仪(Vario TOC, Elementar, Hanau,德国)测定;全磷(TP)采用浓硫酸-高氯酸消煮钼锑抗比色法测定;速效磷(AP)采用碳酸氢钠浸提钼锑抗比色法测定;全氮(TN)采用凯氏定氮仪测定;硝态氮(NO₃⁻-N)和铵态氮(NH₄⁺-N)采用硫酸钾溶液浸提-流动分析仪(Autoanalyzer 3, Bran-Luebbe,德国)测定,土壤理化性质测定结果见表1。

Table 1 Physicochemical properties of soil with different nitrogen and phosphorus additions													
处理 Treatments	рН	含水率 SMC/%	全氮 TN/ (g/kg)	全磷 TP/ (g/kg)	全碳 TC/ (g/kg)	速效磷 AP/ (mg/kg)	铵态氮 NH ₄ +N/ (mg/kg)	硝态氮 NO3-N/ (mg/kg)					
СК	8.22±0.03a	$19.95{\pm}0.14\mathrm{b}$	0.85±0.02a	$0.73{\pm}0.00{\rm d}$	17.49±0.28a	$7.37{\pm}0.46\mathrm{d}$	0.29±0.04a	$11.13{\pm}0.08{\rm d}$					
N ₁₂	8.20±0.06a	$16.78 \pm 0.21e$	$0.72{\pm}0.06{\rm b}$	$0.67 \pm 0.01 \mathrm{e}$	16.85±0.43a	$2.53 \pm 0.15 e$	0.32±0.04a	$13.50 \pm 0.29 \mathrm{b}$					
N ₂₄	$7.92{\pm}0.02{\rm b}$	$18.03{\pm}0.04{\rm d}$	0.90±0.05a	$0.69 \pm 0.02 e$	$16.00 \pm 0.49 \mathrm{b}$	$4.30 \pm 0.70 e$	0.23±0.04a	25.11±0.18a					
P ₁₂	8.15±0.09a	$18.97{\pm}0.12{\rm c}$	0.85±0.02a	$1.06 \pm 0.01 \mathrm{b}$	17.04±0.28a	$42.80{\pm}0.69{\rm b}$	0.22±0.01a	$11.13{\pm}0.11\mathrm{d}$					
P ₂₄	8.23±0.05a	$15.66 \pm 0.07 f$	$0.76 \pm 0.01 \mathrm{b}$	1.32±0.02a	$16.17{\pm}0.04{\rm b}$	66.77±2.55a	0.38±0.18a	$10.88{\pm}0.04{\rm d}$					
$N_{12}P_{12}$	8.22±0.05a	20.59±0.06a	$0.75{\pm}0.05{\rm b}$	$0.96 \pm 0.04 \mathrm{c}$	16.96±0.28a	$23.27{\pm}1.89{\rm c}$	0.33±0.10a	$11.46 \pm 0.12c$					

表 1 不同氮磷添加土壤理化性质

CK:不施肥 No fertilization;N:氮肥 Nitrogen fertilizer;P:磷肥 Phosphorus fertilizer;下标 12, 24:施肥量分别为60 和 120 g m⁻² a⁻¹ The amount of fertilizer was 60 and 120 g m⁻² a⁻¹;SMC:含水率 Soil moisture content;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;TC:全碳 Total carbon;AP:速 效磷 Available phosphorus;NH⁴₄-N:铵态氮 Ammonium nitrogen;NO³₃-N:硝态氮 Nitrate nitrogen;同列不同字母表示不同处理间差异显著(P<0.05)

1.4 土壤线虫的分离与鉴定

取 50 g 新鲜土样,采用贝尔曼浅盘法^[17] 对土壤线虫进行分离提取并放置于解剖镜下计数,最终折算成 100 g 干土中土壤线虫的数量。参照《中国土壤动物检索图鉴》^[18]和 Bongers^[19]的分类图鉴对土壤线虫鉴定 到属。根据线虫的形态学特征将其划分为4个营养类群^[20]:食细菌类线虫(Ba),食真菌类线虫(Fu),捕食/ 杂食类线虫(Op)和植物寄生类线虫(Pp),同时按照生活史策略把线虫划分成r 策略者向 k 策略者过渡的

5个类群,记录相应的 cp 值^[3]。

1.5 线虫生态指数计算

Shannon 多样性指数^[21]: $H = -\sum P_i \times \ln(P_i)$;均匀度指数: $J = H/\ln(S)$;丰富度指数: $SR = (S - 1) \ln N$;线虫通路比值: NCR = B/(B + F)。公式中 P_i 为第i个分类单元中个体所占比例,S 为鉴定分类单元的数量,N 为鉴定线虫的个体数量,B 为食细菌线虫数量,F 为食真菌线虫数量^[22]。成熟度指数: $MI = \sum v_i f_i$;植物寄生线虫成熟度指数: PPI = $\sum v_i f_i$ 。其中 v_i 为自由生活线虫按照生活史策略赋予的值(cp), f_i 和 f_i 分别为自由生活线虫和植食性线虫的科或属在总线虫中所占的比例^[3, 23]。

富集指数: $EI = 100 \times [e/(e + b)]$,用于评估食物网对可利用资源的响应。结构指数: $SI = 100 \times [s/(s + b)]$,指示在干扰(胁迫)或生态恢复过程中土壤食物网结构的变化。式中 e 代表食物网中的富集成分, b 代表基础成分, s 代表结构成分^[24]。

1.6 土壤线虫代谢足迹和能量结构

1.6.1 线虫代谢足迹的计算:

利用 http://plpnemweb.ucdavis.edu/nemaplex/Ecology/nematode_weights.htm 的公开数据计算线虫新鲜生 物量(W,µg/100 g 干土)和代谢足迹(NMF,µg/100 g)^[4]。线虫的干重为鲜重的 20%,体内生物量碳的比例 为干重的 52%。计算公式如下:

NMF =
$$\sum \{ N_t [0.1(W_t / m_t) + 0.273(W^{0.75})] \}$$

式中,N,是指第 t 个属的个体数量,W,和 m,分别指第 t 个属的个体生物量和 cp 值。

1.6.2 线虫群落的能量通量计算:

线虫的能量通量(*F*, μg C 100 g⁻¹干土 d⁻¹)是生产和呼吸成分的总和^[25]。根据文献^[26],假设土壤线虫的生命周期持续时间(以天为单位)可以近似为 cp 值的 12 倍,使用 0.058 作为系数来估算每天的碳呼吸量(以 μg 为单位)。计算公式如下:

 $F = \sum \{ N_t [0.1(W_t / m_t / 12) + 0.273 \times 0.058(W^{0.75})] \}$

式中,N,是指第 t 个属的个体数量,W,和 m,分别指第 t 个属的个体生物量和 cp 值。

1.6.3 能量流通数值的计算:

假设食细菌,食真菌和植食性线虫从资源中获取能量,杂食/捕食线虫从其他营养类群的取食偏好建立五节点食物网^[14]。首先计算了杂食捕食类线虫的能量通量(*F_o*)。因为这种能量代谢的计算不涉及更高营养水平的能量损失,而是专门用于评估线虫的能量需求。随后,计算了不同营养类群节点间的能量流动数值(*F_i*)。计算公式如下:

$$F_i = \frac{F + D_{io} \times F_o}{e_i}$$

式中,F代表根据生产和呼吸计算的能量通量,D_{ia}代表捕食杂食线虫对第 i 类营养类群的捕食偏好(根据丰度比例分配),F_a代表捕食杂食线虫的能量通量,两者之积是指向更高营养级的能量损失。e 代表营养级间的同 化效率,植食性线虫同化效率为 0.25,食细菌线虫为 0.60,食真菌线虫为 0.38,捕食杂食线虫为 0.5^[27-28]。

1.7 统计分析

数据采用 3 次平行样本测定的平均值±标准误差表示,利用 SPSS 25.0 进行统计分析,对不同处理进行单因素方差分析和最小差异性显著(LSD),显著水平为 0.05,使用 Origin 2017 绘图。采用 Canoco 5 软件,以线 虫丰度,生态指数和各营养类群代谢足迹为响应变量,以土壤理化因子为解释变量进行冗余分析。

2 结果与分析

1966

2.1 土壤线虫丰度及群落结构

不同氮磷添加处理平均每 100 g 干土可分离出线 虫数量如图 1 所示。与 CK 相比,长期磷添加显著增加 了线虫丰度,其中 P₁₂处理最高,为 1147 条/100 g 干土, 其次是 P₂₄处理,为 1100 条/100 g 干土,其余处理对线 虫丰度影响不显著。

土壤线虫营养类群结构在不同氮磷添加下存在差 异(图 2),其中土壤植物寄生线虫(Pp)比例显著高于 其他类群(50.7%—66.4%)。与 CK 相比,氮磷添加提 升了食真菌线虫(Fu)的比例,增幅为 $P_{24}(13.7\%) >$ $P_{12}(11.0\%) > N_{12}(9.5\%) > N_{12}P_{12}(2.9\%) > N_{24}(1.9\%)$ 。 N_{12} 处理土壤食细菌线虫(Ba)占比最高(28.2%),其余 施肥处理降低了土壤食细菌线虫比例, $N_{12}P_{12}$ 处理杂 食/捕食类线虫(Op)占比最高(7.6%)。

由图 3 可知,在 CK 处理中未分离出 cp5 类群线

虫,而 cp2 的线虫类群在所有处理中占比最高(68.1%—84.0%)。不同氮磷添加处理后, cp1 的线虫类群占比减少,增加了 cp5 的线虫比例。





Ba:食细菌类线虫 Bacterivores;Fu:食真菌类线虫 Fungivores;Pp: 植物寄生类线虫 Plant parasites;Op:杂食/捕食类线虫 Omnivorespredators





CK:不施肥 No fertilization; N: 氮肥 Nitrogen fertilizer; P:磷肥 Phosphorus fertilizer; 下标 12, 24:施肥量分别为 60 和 120 g m⁻² a⁻¹ The amount of fertilizer was 60 and 120 g m⁻² a⁻¹;不同小写字母 表示不同处理间具有显著差异(P<0.05)





cp:殖民者-居住者 Colonizer-persister; cp1-5:表示土壤线虫从殖民 者到居住者类型过渡

2.2 土壤线虫群落的生态指数

土壤线虫作为生态环境受干扰程度的敏感性指标生物,利用不同生态指数可以反映出土壤食物网情况和 生态环境质量。如表2所示,N₁₂、P₁₂和P₂₄处理土壤线虫物种多样性指数(H)和均匀度指数(J)显著高于其 他处理,表明这三种处理土壤线虫种类丰富且群落结构更为稳定。线虫通路比值(NCR)属于间接评价土壤 有机物分解途径的指标,与CK相比,氮磷添加显著提升了NCR指数,表明土壤有机质的分解以细菌为主导。 所有处理的土壤富集指数(EI)都小于 50,但结构指数(SI)大于 50,表明土壤养分状况较差但受干扰程度较小,食物网处于结构化的状态,其中 N₁₂P₁₂处理显著提升了土壤 SI 指数。

			0	• •			
	不同氮磷添加 Different nitrogen and phosphorus additions						
Ecological indices	СК	N ₁₂	N ₂₄	P ₁₂	P ₂₄	N ₁₂ P ₁₂	
	$0.77 \pm 0.03 \mathrm{b}$	1.17±0.09a	$0.79 \pm 0.01 \mathrm{b}$	1.08±0.07a	1.13±0.01a	0.72±0.02b	
均匀度指数 Evenness index	$0.21 \pm 0.01 \mathrm{b}$	0.32±0.02a	$0.22 \pm 0.00 \mathrm{b}$	0.29±0.02a	0.31±0.00a	$0.20 \pm 0.00 \mathrm{b}$	
丰富度指数 Richness index	$7.33 \pm 0.06 \mathrm{ab}$	7.53 ± 0.04 a	$7.14 \pm 0.05 \mathrm{b}$	$6.17 \pm 0.20c$	$6.01 \pm 0.03 c$	7.24±0.01ab	
植物寄生线虫成熟度指数 Plant parasites index	1.79±0.04a	$1.35 \pm 0.03 \mathrm{b}$	1.88±0.17a	1.70±0.13ab	1.70±0.17ab	2.11±0.14a	
成熟度指数 Maturity index	$2.60 \pm 0.06a$	2.83±0.07a	2.63±0.26a	2.72±0.27a	2.92±0.36a	2.56±0.17a	
线路通路比值 Nematode channel ratio	$0.51{\pm}0.00{\rm c}$	0.71±0.03a	$0.65 \pm 0.00 \mathrm{b}$	$0.64 \pm 0.07 \mathrm{b}$	$0.62 \pm 0.01 \mathrm{b}$	$0.65{\pm}0.03{\rm b}$	
富集指数 Enrichment index	28.28±2.63ab	33.06±0.91a	$18.11{\pm}1.20\mathrm{b}$	32.28±3.67a	34.49±1.76a	$24.90{\pm}04.33{\rm ab}$	
结构指数 Structure index	$55.04{\pm}5.04{\rm b}$	$50.72 \pm 4.86c$	$55.81{\pm}5.37\mathrm{b}$	$56.00{\pm}4.90{\rm b}$	$50.08 \pm 3.81 \mathrm{c}$	66.10±3.86a	

表 2 不同氮磷添加土壤线虫生态指数	
--------------------	--

Table 2 Ecological indices of soil nematodes with different nitrogen and phosphorus additions

同列不同字母表示不同处理间差异显著(P< 0.05)

2.3 不同营养类群的碳代谢足迹

线虫代谢足迹能够提供关于土壤食物网碳和能流的大小等信息。由图 4 可知,与 CK 相比,两种磷添加 处理显著提升了食真菌线虫和捕食杂食线虫的代谢足迹,其中 P₁₂处理显著提升了食细菌线虫的代谢足迹,其 余处理对各营养类群的代谢足迹没有产生影响。



Fig.4 Metabolic footprints of nematodes from various nutrient taxa in soils with different nitrogen and phosphorus additions 不同小写字母表示同一营养类群在不同处理间具有显著差异(*P*< 0.05)

2.4 土壤理化性质与线虫群落的相关性

以线虫丰度,生态指数和不同营养类群的代谢足迹为响应变量,以土壤理化性质为解释变量进行冗余分析(图 5),结果表明,两轴共解释了土壤线虫群落结构的 61.85%。土壤中速效磷(AP)是解释度最高的环境 因子(P<0.01),解释度为 48.10%,其次为 pH(3.3%),全磷(TP,3.2%),含水率(SMC,2.7%)和全碳(TC, 2.1%)。线虫丰度和代谢足迹与 AP、TP 呈正相关。土壤 SMC 和 TC 含量与 SI、PPI 呈正相关关系,与 H、MI、 EI 呈负相关关系。



图 5 土壤理化性质与线虫群落结构的冗余分析

Fig.5 Redundancy analysis of soil physicochemical properties and nematode community structure

SMC:含水率 Soil moisture content;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;TC:全碳 Total carbon;AP:速效磷 Available phosphorus; NO₃-N:硝态氮 Nitrate nitrogen;H:Shannon 多样性指数 Shannon diversity index;PPI:植物寄生线虫成熟度指数 Plant parasites index;MI:成熟 度指数 Maturity index;EI:富集指数 Enrichment index;SI:结构指数 Structure index;蓝色箭头表示线虫丰度,生态指数和各营养类群的代谢足 迹,红色箭头表示土壤理化因子

2.5 线虫群落的能量结构

通过能量流动通道分析(图6),不同氮磷添加处理线虫群落内部的能量流动途径呈现一定的差异性。磷添加(P₁₂和P₂₄)处理的细菌通道、植物通道、真菌通道和捕食通道显著高于其他处理,各营养类群的生物量也 有相同的变化趋势。与 CK 相比,N₁₂、N₂₄和 N₁₂P₁₂处理降低了捕食通道和植物通道,提升了真菌通道,增加了 杂食/捕食类群的生物量,但降低了植食性线虫的生物量。

3 讨论

氮磷添加对土壤线虫群落结构产生不同效应。本研究发现,磷添加处理显著提高了线虫丰度和多样性, 增加了食真菌线虫的比例,这与此前的研究结果相同^[15,29]。原因是由于该地区生态系统受到严格的磷限 制^[30],磷的输入显著提升了土壤中速效磷含量,为土壤生物提供足够的营养物质,增加了线虫数量和活性^[5]。 农田生态系统相互作用网络中的另一个影响关系是施肥对地上和地下植物系统的影响,以及与土壤动物的联 系^[31]。磷肥通常会增加该地区农作物的产量^[30],从而增加了根茬及根分泌物的投入,因此增加了微生物碳 源,促进了细菌真菌等微生物的生长^[29],为食菌线虫提供更多的食物来源^[15]。土壤理化性质也是影响土壤 线虫丰度的重要驱动因素,以往许多研究发现长期氮添加对土壤线虫群落产生负面影响^[1,15,32],土壤酸化会 直接抑制植物和地下土壤动物群落的生长,而 NH⁴₄则对植物寄生线虫有毒害作用^[1]。然而氮诱导土壤酸化 的影响取决于多种因素,包括施肥强度、土壤缓冲能力和土地利用历史,以及细菌和真菌群落对施肥的潜在土 壤特异性反应^[33]。因此,与以往研究不同的是,本研究中影响线虫丰度的主要环境因子为 TP 和 AP,这也导



图 6 不同氮磷添加线虫群落内部能量结构变化

致了长期氮添加对土壤线虫丰度影响不显著。此外,气候因子也可以调节氮对线虫多样性和丰度的影响。例如,氮添加降低了寒冷地区线虫丰度,但增加了温暖地区的丰度,对线虫多样性的影响在干燥环境中是负面的,但在潮湿环境中是积极的^[10]。

与磷添加不同的是,两种氮添加处理(N₁₂和 N₂₄)对线虫群落结构产生不同效应。一项关于施氮肥强度 对青藏高原草地土壤的研究发现^[31],线虫群落丰度和物种丰富度与施氮量呈驼峰关系,峰值为 60 g m⁻² a⁻¹, 这与本实验结果相同,线虫的 H、J 和 MI 指数在 N₁₂处理下显著增加。对于氮转化和利用的动物群,因为与其 他土壤生物竞争氮有效性,导致线虫群落的稳定性降低^[34]。氮的输入为土壤生物提供了充足的氮,线虫群落 变得稳定且多样性逐渐增加,氮过量时,氮的可用性反而增加了 NH⁴₄和 Al³⁺的毒性^[5]。因此,N₂₄处理对土壤 线虫 H、J 和 SR 指数没有影响,这可能是因为氮肥在该水平上的正负效应之间的权衡^[13],表明相对高施氮强 度下的土壤条件对土壤线虫群落来说并不理想。

氮和磷是限制大多数生态系统生产力的最常见因素,在农业实践和实验研究中,氮肥和磷肥通常一起使用^[5]。先前关于氮磷添加对土壤线虫群落的影响的研究显示了相互矛盾的结果。例如,长期施氮磷肥降低了农田土壤线虫数量和多样性^[22],却对草原线虫营养类群没有影响^[15]。本研究氮磷添加(N₁₂P₁₂)对线虫丰度没有产生显著影响,但 cp4 和 cp5 的线虫类群相对丰度表现出联合效应大于单施氮肥或磷肥的趋势。cp4-5类群为 k 策略者,一般来说,r 策略者在不稳定环境中占主导地位,而 k 策略者在适宜的生活环境中可以长时间稳定存在^[3]。因此 N₁₂P₁₂处理增强了生态系统的稳定性,为线虫的生存创造了更适宜的环境,同时较高的 *SI* 指数和较低的 *EI* 指数则表明该处理下食物网处于结构化状态^[35]。

线虫代谢足迹是反映线虫代谢过程中用于生物量增长和呼吸的碳量,也表征线虫对的生态系统功能和服

务程度的贡献^[4]。长期磷添加处理显著增强了食真菌和杂食捕食类线虫的代谢足迹,而土壤中 TP 和 AP 含量也是影响代谢足迹的主要因素。这表明了随着生产系统外源养分的输入,使得被捕食者生产和代谢活动增强的同时充分满足了捕食者的需求和维持了系统的代谢平衡^[7]。土壤食物网内的资源和能量流动在很大程度上取决于土壤生物之间的摄食相互关系^[14,36]。本研究表明,食细菌线虫到杂食捕食营养类群的能流数值比食真菌类线虫高,因为与食真菌线虫相比,食细菌线虫的食物资源相对容易获取,而且由于真菌产物具有化学抗分解性,使得微生物衍生的有机物在真菌分解通道中的降解可能较慢^[37]。N₁₂,N₂₄和 N₁₂P₁₂处理显著降低了食细菌和植物寄生线虫生物量,但提高了捕食杂食线虫生物量。这是由于植物寄生线虫在食物网中作为被捕食者存在,此外植物寄生线虫可以直接或间接诱导植物来源的碳释放到土壤中^[37],为更高营养级线虫提供充足的食物资源。

4 结论

不同氮磷添加处理对黄土旱塬农田土壤线虫群落结构和能量流动特征产生不同影响。

(1)与不施肥相比,磷添加处理为线虫的生长提供丰富的资源,提升了线虫丰度和多样性指数(H),增强 了食真菌和捕食杂食线虫的代谢足迹,食物网内拥有更高的能量通量。

(2) N₁₂处理显著增加了 H、均匀度指数(J) 和食真菌线虫能量通道, 而 N₂₄处理却没有影响, 表明高施肥量并不一定会产生积极的效果。

(3)土壤中 TP 和 AP 含量是影响线虫丰度和代谢足迹的主要环境因子。

因此,在黄土旱塬农田中,建议添加磷肥,控制氮肥施用量,并注意维持适当的土壤磷含量,从而支持线虫 群落的健康发展。这些建议旨在优化土壤线虫群落结构,促进土壤生态系统的健康和稳定性,从而为农田管 理提供科学依据。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] 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.
- [3] Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. Oecologia, 1990, 83 (1): 14-19.
- [4] Ferris H. Form and function: metabolic footprints of nematodes in the soil food web. European Journal of Soil Biology, 2010, 46(2): 97-104.
- [5] Zhao J, Wang F M, Li J, Zou B, Wang X L, Li Z A, Fu S L. Effects of experimental nitrogen and/or phosphorus additions on soil nematode communities in a secondary tropical forest. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 75: 1-10.
- [6] 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.
- [7] 程云云,孙涛,王清奎,梁文举,张晓珂.模拟氮沉降对温带森林土壤线虫群落组成和代谢足迹的影响.生态学报,2018,38(2): 475-484.
- [8] 李乌日吉木斯,高欣梅,张连奎,木其勒,特格希巴雅尔, Bayarmaa Gun-Aajav. 不同施氮量对大豆田土壤线虫群落的影响. 现代农业科技, 2022(21): 144-148, 157.
- [9] 吴少彬,张萍,余伯均,喻佳欣,雷应雪,陈开惠,杨礼通.模拟氮沉降对土壤线虫群落的影响.四川农业科技,2022(9):86-88.
- [10] Xing W, Lu X M, Niu S L, Chen D M, Wang J S, Liu Y, Wang B X, Zhang S, Li Z L, Yao X J, Yu Q, Tian D S. Global patterns and drivers of soil nematodes in response to nitrogen enrichment. CATENA, 2022, 213: 106235.
- [11] 齐莎,赵小蓉,郑海霞,林启美.内蒙古典型草原连续5年施用氮磷肥土壤生物多样性的变化. 生态学报, 2010, 30(20): 5518-5526.
- [12] Pan F, Han X, McLaughlin N B, Li C, Zhao D, Zhan L, Xu Y. Effect of long-term fertilization on free-living nematode community structure in Mollisols. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2015, 15(1): 129-141.
- [13] Zhao J, Zhang W, Wang K L, Song T Q, Du H. Responses of the soil nematode community to management of hybrid napiergrass: the trade-off between positive and negative effects. Applied Soil Ecology, 2014, 75: 134-144.
- [14] Wan B B, Hu Z K, Liu T, Yang Q, Li D M, Zhang C Z, Chen X Y, Hu F, Kardol P, Griffiths B S, Liu M Q. Organic amendments increase the

flow uniformity of energy across nematode food webs. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 170: 108695.

- [15] 张志委, 胡艳宇, 魏海伟, 侯双利, 殷江霞, 吕晓涛. 氮磷输入对过度放牧退化草原土壤线虫群落的影响. 应用生态学报, 2019, 30 (11): 3903-3910.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [17] 毛小芳,李辉信,陈小云,胡锋.土壤线虫三种分离方法效率比较.生态学杂志,2004,23(3):149-151.
- [18] 尹文英. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998.
- [19] Bongers T. The nematodes of the Netherlands. Utrecht: Foundation Publisher of Royal Dutch Natural History Society, 1988.
- [20] Yeates G W, Bongers T, De Goede R G M, 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.
- [21] Shannon C E. The mathematical theory of communication. 1963. M D Computing: Computers in Medical Practice, 1997, 14(4): 306-317.
- [22] 杨盼盼,黄菁华,张欣玥,陈静,赵世伟.长期施肥对渭北旱塬麦田土壤线虫群落特征的影响.干旱地区农业研究,2022,40(5): 242-251.
- [23] Yeates G W. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. Biology and Fertility of Soils, 2003, 37(4): 199-210.
- [24] 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.
- [25] Bhusal D R, Tsiafouli M A, Sgardelis S P. Temperature-based bioclimatic parameters can predict nematode metabolic footprints. Oecologia, 2015, 179(1): 187-199.
- [26] Liao X H, Fu S L, Zhao J. Altered energy dynamics of multitrophic groups modify the patterns of soil CO₂ emissions in planted forest. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 178: 108953.
- [27] Jochum M, Barnes A D, Ott D, Lang B, Klarner B, Farajallah A, Scheu S, Brose U. Decreasing stoichiometric resource quality drives compensatory feeding across trophic levels in tropical litter invertebrate communities. The American Naturalist, 2017, 190(1): 131-143.
- [28] Buchan D, Gebremikael M T, Ameloot N, Sleutel S, De Neve S. The effect of free-living nematodes on nitrogen mineralisation in undisturbed and disturbed soil cores. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 60: 142-155.
- [29] Chen X Y, Daniell T J, Neilson R, O'Flaherty V, Griffiths B S. Microbial and microfaunal communities in phosphorus limited, grazed grassland change composition but maintain homeostatic nutrient stoichiometry. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 75: 94-101.
- [30] 高小峰,闫本帅,吴春晓,王国梁.长期施肥对黄土丘陵坡地农田土壤质量和谷子产量的影响.干旱地区农业研究,2021,39(5):76-83.
- [31] Hu J, Chen G R, Hassan W M, Lan J B, Si W T, Wang W, Li G X, Du G Z. The impact of fertilization intensity on soil nematode communities in a Tibetan Plateau grassland ecosystem. Applied Soil Ecology, 2022, 170: 104258.
- [32] Liang S W, Kou X C, Li Y B, Lü X T, Wang J K, Li Q. Soil nematode community composition and stability under different nitrogen additions in a semiarid grassland. Global Ecology and Conservation, 2020, 22: e00965.
- [33] Ma X M, Zhou Z, Chen J, Xu H, Ma S H, Dippold M A, Kuzyakov Y. Long-term nitrogen and phosphorus fertilization reveals that phosphorus limitation shapes the microbial community composition and functions in tropical montane forest soil. Science of the Total Environment, 2023, 854: 158709.
- [34] Wei C Z, Zheng H F, Li Q, Lü X T, Yu Q, Zhang H Y, Chen Q S, He N P, Kardol P, Liang W J, Han X G. Nitrogen addition regulates soil nematode community composition through ammonium suppression. PLoS One, 2012, 7(8): e43384.
- [35] 李钰飞,李吉进,许俊香,刘本生,乔玉辉,孙钦平.铜、锌污染梯度对自然林地和农田土壤线虫群落的影响.土壤学报,2020,57(6): 1492-1503.
- [36] Barnes A D, Jochum M, Mumme S, Haneda N F, Farajallah A, Widarto T H, Brose U. Consequences of tropical land use for multitrophic biodiversity and ecosystem functioning. Nature Communications, 2014, 5: 5351.
- [37] Zhang Z Y, Zhang X K, Xu M G, Zhang S Q, Huang S M, Liang W J. Responses of soil micro-food web to long-term fertilization in a wheat-maize rotation system. Applied Soil Ecology, 2016, 98: 56-64.