

DOI: 10.20103/j.stxb.202309011890

侯磊, 葛佳存, 赵刚, 蒋抒好, 严美书, 肖蓓佳. 藏北高寒草甸土壤线虫群落经度地带性. 生态学报, 2024, 44(23): 10838-10849.

Hou L, Ge J C, Zhao G, Jiang S Y, Yan M S, Xiao B J. A study on the longitudinal zonal distribution pattern of soil nematode communities in alpine meadows of the northern Tibet. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(23): 10838-10849.

藏北高寒草甸土壤线虫群落经度地带性

侯 磊*, 葛佳存, 赵 刚, 蒋抒好, 严美书, 肖蓓佳

西藏农牧学院资源与环境学院, 林芝 860000

摘要: 为了解土壤线虫群落在藏北高原的经度格局, 选取藏北高原高寒草甸为研究区, 采用高通量测序技术检测和分析土壤线虫群落多样性、结构与功能特征随经度由西向东的变化规律, 同时分析可能的环境因子。结果表明, 随着经度由西向东, 土壤有机质及氮、磷、钾等土壤养分含量有增多趋势, 同时土壤重金属含量也逐渐增多。土壤线虫多样性 (sobs, chao) 也有一定的增多趋势。土壤线虫群落结构在采样区域靠近藏北高原中心城市区域 (67 km 范围内) 较为相似, 距离城市较远区域 (67 km 以外) 则差异较大。土壤食物网有机质分解以细菌途径为主, 并且 PPI/MI 和 SI (结构指数) 能较好的预测土壤线虫群落受干扰的状况。这些结果很好的证明了: 藏北高寒草甸由西向东的水热条件变化调控了植物群落, 进而通过植物生产影响土壤有机质及养分等土壤营养资源状况, 而土壤营养资源状况则深刻影响土壤线虫群落多样性。此外, 土壤线虫群落结构与功能除受到土壤营养资源状况的影响外, 还主要受到距离藏北高原中心城市远近的影响, 即人为干扰的强弱改变着土壤线虫群落结构与功能。藏北高原作为全球平均海拔最高的地区, 对环境变化及干扰十分敏感, 无论是气候变化还是人为干扰, 甚至相对较弱的人为干扰, 均能够对土壤线虫群落结构与功能产生影响。

关键词: 土壤线虫; 经度; 高寒草甸; 人为干扰; 青藏高原

A study on the longitudinal zonal distribution pattern of soil nematode communities in alpine meadows of the northern Tibet

HOU Lei*, GE Jiacun, ZHAO Gang, JIANG Shuyu, YAN Meishu, XIAO Beijia

Resources & Environmental College, Tibet Agricultural & Animal Husbandry University, Nyingchi 860000, China

Abstract: In order to elucidate the longitudinal distribution of soil nematode communities across the northern Tibetan Plateau, a study was conducted focusing on the alpine meadow ecosystem of this region. Utilizing high-throughput sequencing technology, we examined and analyzed how the diversity, structure, and functional traits of soil nematode communities vary longitudinally from west to east. Concurrently, potential environmental factors were assessed. The findings indicated that there is a noticeable trend of increasing soil organic matter and nutrient levels, including nitrogen, phosphorus, and potassium. Additionally, the concentration of heavy metals in the soil also shows a gradual increase. The diversity indices of soil nematodes, such as the observed species richness (sobs) and the estimated species richness (chao), exhibit a tendency to rise. The community structure of soil nematodes revealed a higher degree of similarity in areas closer to the central urban regions of the northern Tibetan Plateau (within 67 km), whereas significant differences were observed in regions more distant from the urban centers (beyond 67 km). The soil food web's organic matter decomposition predominantly favors the bacterial pathway, and the index of PPI/MI and structure index (SI) were found to be reliable predictors of the disturbance levels within soil nematode communities. These findings underscore the role of hydrothermal

基金项目: 国家自然科学基金 (32360373); 西藏农牧学院创新人才队伍建设项目 (XZNMXYRCXM-2024-07); 西藏农牧学院青年基金 (NYQNKY2023-05)

收稿日期: 2023-09-01; **采用日期:** 2024-10-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 465133704@qq.com

conditions in the alpine meadows of the northern Tibetan Plateau, which shift from west to east, regulating plant communities and, in turn, influencing the availability of soil nutrients through plant productivity. The status of these soil nutrients profoundly impacts the diversity of soil nematode communities. Moreover, the structure and functionality of these communities are not solely dependent on soil nutrient conditions but are also significantly affected by the proximity to urban centers on the plateau, reflecting the varying degrees of human-induced disturbances. The northern Tibetan Plateau, recognized for its high average altitude, is highly sensitive to environmental changes and disturbances. Both climatic fluctuations and human interventions, even those of a relatively minor nature, can exert a discernible influence on the structure and function of soil nematode communities. The specific impacts and the mechanisms behind these influences warrant further in-depth investigation. This study provides valuable insights into the intricate relationship between soil nematode communities and their environment in the high-altitude ecosystem of the northern Tibetan Plateau. The longitudinal gradient study offers a comprehensive understanding of how biotic and abiotic factors interact to shape these communities. The implications of these findings are crucial for the conservation and management of this sensitive ecosystem, particularly in the face of ongoing climate change and increasing human activities. Future research should focus on the long-term monitoring of these communities and the development of strategies to mitigate the impacts of disturbances on the soil nematode communities, which play a vital role in maintaining the health and resilience of the alpine meadow ecosystem.

Key Words: soil nematode; longitude; alpine meadow; anthropogenic disturbance; the Tibetan Plateau

土壤线虫数量丰富且分布广泛,在陆地生态系统中占据土壤食物网的多个营养级^[1],与土壤微生物、植物等相互影响,在碳氮转化及生态系统健康等方面起到重要作用^[2]。同时,土壤线虫对土壤环境变化及扰动较为敏感^[3],能够对此做出迅速反应,被认为是土壤生态系统重要的生物指示物^[4]。土壤线虫具有多样的取食习性,种类及食性广泛,使其在全球的土壤层中均有发现,其中 38.7% 存在于北方森林和苔原,24.5% 在温带地区,20.5% 在热带和亚热带地区^[5]。在地理分布上,全球尺度分析表明线虫丰富度指数与纬度显著相关,纬度梯度解释了 65.9% 的丰富度指数的可变性^[5]。Wu 等^[6]对我国沿海湿地 20°—40°N 的线虫多样性研究认为线虫丰富度随纬度增加而下降,年均气温范围对线虫群落组成具有显著影响。综合现有文献,学者们主要研究了纬度对土壤线虫分布的影响,线虫如何响应经度变化则尚少讨论。从 van den Hoogen 等^[5]的全球分析数据图观察到,青藏高原土壤线虫地理分布缺乏数据,尚无较大尺度研究,未能总结出其规律性。

青藏高原平均海拔高于 4000 m,面积约 250 万 km²,是世界上海拔最高、面积最广的高原,被称为世界第三极,对全球气候变化十分敏感,在亚洲气候乃至全球气候变化中扮演重要角色,各种生态类型丰富。目前关于青藏高原土壤线虫的研究区域主要集中在高寒草地,围绕气候变化响应、植物群落、草地管理方面做了一些工作^[7—12]。此外,在藏东南森林也进行了一些研究,主要围绕藏东南的主要森林类型进行土壤线虫多样性分析^[13—15]。这些研究均是对某植被类型、某一特定地点或某种环境变化变量及管理措施加以限制条件进行探讨,但未能反映较大尺度上的地理分布规律。我国的各类草地提供了较高的生态系统服务价值^[16],其中青藏高原高寒草地提供的生态系统服务价值占全国草地的 17.68%,而高寒草甸在其中贡献率最大,达到 62.52%^[17]。高寒草甸作为青藏高原生态系统服务价值较高、面积较广的一类生态系统,具有水源涵养、土壤保持、防风固沙等生态功能^[18—20],维持着藏北高原的生态系统稳定。然而,由于该地区平均海拔高,气候敏感且生态环境脆弱,因此极易受到气候变化和人类活动的干扰^[21]。土壤线虫在高寒草甸生态系统中连接着土壤资源、土壤生物及植物,从土壤食物网角度深刻影响整个系统。作为一类敏感的土壤生物,其高寒草甸如何分布,可能受到资源与环境的多方面影响。

为此,本研究选取青藏高原腹地——藏北高原地区的高寒草甸,在高寒草甸分布区内部,按经度从西向东获取土壤样本,利用高通量测序技术分析土壤线虫群落结构、多样性及其功能指标,以期了解土壤线虫群落随经度变化的空间格局,并试图揭示土壤线虫群落对环境的响应机制。研究结果可为藏北高原草地经营管理、

生态系统维持提供数据和参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

青藏高原高寒草甸位于青藏高原腹地,面积 42.1 万 km²,是青藏高原面积最广的草地类型之一,是高寒生态系统的重要组成部分,也是该地区物种最丰富、遗传基因最集中的区域^[22]。高寒草甸区域内的高原面地势较为平坦,为藏北高原湖盆区,主要是低山丘陵和宽谷盆地^[23]。属高原亚寒带半湿润气候,昼夜温差较大,四季不分明,风力强劲,长年平均气温 - 9.2—8.3℃,年降水量 201.50—414.74 mm,6—9 月降水量占全年的 80% 以上,年蒸发量 1458.5—2598.6 mm,日照时数 3000 h 以上,年日照率>65%。该地区地广人稀,主要的中心城市为西藏那曲市,同时在各级公路沿线分布有村、乡、县等人工环境。

1.2 研究方法

于 2022 年 6—7 月,在藏北高原高寒草甸分布范围内,从西到东依次取样,每个取样点分别设置 3 块面积为 400 m²(20 m×20 m)的样地。取样点信息见表 1,整体上由西向东逐渐抵近那曲市市区。采样使用内径 3.5 cm 土钻,在各个样地分别随机取多点等量(一般多于 5 钻)的 0—20 cm 土壤,形成混合样。各个取样点均获取 3 个重复样本,保存在塑封袋后迅速放置于车载取样冰箱中,随后尽可能迅速带回实验室进行处理。将土样中的各种残渣如石块、根系等加以去除获得清洁土样。一部分土样风干磨碎后过 1 mm 土筛用以测定土壤理化指标,另一部分土样冷冻保存在 - 20℃ 的冰箱中,用以进行土壤线虫的高通量测序分析。

表 1 取样点基本情况

Table 1 Basic information on sampling sites

样点名称 Sample	海拔/m Altitude/m	经纬度 Latitude and longitude	到那曲市区的直线距离/km Distance from sample plot to Naqu City
s1	4579	31°24'21.29"N,90°50'40.99"E	117.23
s2	4541	31°23'56.33"N,90°55'26"E	107.87
s3	4675	31°30'37.02"N,91°19'56.45"E	66.89
s4	4537	31°35'10.41"N,91°47'59.25"E	26.40
s5	4479	31°16'26.06"N,92°6'34.62"E	24.14

s1—s5 分别代表藏北高寒草甸由西向东的采样点样本

1.3 土壤理化指标测定

利用烘干法测定土壤含水率;利用酸度计法测定 pH 值;利用电极法测定电导率;利用重铬酸钾法测定有机质含量;利用半微量开氏法测定全氮含量;利用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定全磷含量;利用氢氧化钠熔融法测定全钾含量;利用扩散皿法测定碱解氮含量;利用连续流动分析仪法测定有效磷含量;利用乙酸铵浸提,火焰光度计法测定有效钾含量;利用火焰原子吸收分光光度法测定铅、铜和锌的含量^[24—25]。

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'-GGTGGTGCATGGCCGTCTTAGTT-3')和 18Sr2bR(5'-TACAAAGGGCAGGGACGTAAT-3')引物进行 PCR 扩增^[13]。利用上海美吉生物医药科技有限公司的 Illumina Miseq PE300 平台进行测序分析。

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^[26]。但一些研究表明高通量技术的测序结果与传统鉴定方法有较好的一致性^[27—28]。本文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,在计算线虫功能性指数时将未分类线虫属去除。除了表征线虫物种多样性的指数 sobs(丰富度实际观测值,observed species richness)和 chao(表征物种丰富度,Chao1 estimator)可

以利用测序结果直接获得外,还需计算的指数如下:

(1)成熟度指数(Maturity index, MI , 不包括植物寄生线虫)用来评价土壤系统受到干扰和恢复后功能的变化,低 MI 值表示受干扰较高,高 MI 值表示受干扰较少:

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

(2)植物寄生线虫指数(Plant parasite index, PPI)是以植物寄生性线虫为对象的成熟指数,主要反映初级生产力与土壤肥力:

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

(3)线虫通路比值(Nematode channel ratio, NCR)可以反映土壤有机质分解的主要途径,当 $NCR > 0.5$ 时,土壤有机质分解主要为细菌通道,反之则以真菌通道为主:

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

(4)结构指数(Structure index, SI)用以分析土壤食物网的连通性和食物链的长度,值越高表示相对连通性越高、食物链越长:

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

(5)基础指数(Basal index, BI)用以表征土壤食物网的抵抗力,值越大指相对抵抗力越大:

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

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; Ba 、 Fu 和 Pp 分别表示食细菌性线虫、食真菌性线虫和植物寄生性线虫的数量。在公式(4)(5)中, $e = 3.2Pp_1 + 0.8Fu_2$, $b = 0.8(Pp_2 + Fu_2)$, 下标数字表示各线虫属的 $c-p$ 值, $s = (Ba_n \times W_n) + (Fu_n \times W_n) + (Op_n \times W_n)$, 式中的 $n = 3, 4, 5$; $W_3 = 1.8$, $W_4 = 3.2$, $W_5 = 5.0$ ^[29]。

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环境因子的关系。测序数据对比数据库是 NCBI(NT)。维恩图利用 R 语言(version 3.3.1)工具统计和作图。环境因子、线虫群落多样性及功能指标利用 Excel 2019 进行整理和计算,并利用 SPSS 20.0 进行相关性分析。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 pheatmap 软件包分析土壤线虫群落与环境因子的相关性并作图。利用 Origin 2022 进行回归分析的制图。

2 结果与分析

2.1 不同经度高寒草甸的土壤理化性质

对经度与土壤理化各指标进行线性回归分析,发现除了电导率(EC)和 pH 值以外的其他指标均有随经度由西向东增大的趋势,其中全氮(TN)、全磷(TP)、碱解氮(AN)、有效钾(AK)、铅(Pb)、锌(Zn)、铜(Cu)、土壤有机质(SOM)呈现较好的解释度(R^2 均高于 0.5)(图 1)。

2.2 不同经度高寒草甸土壤线虫多样性

根据属和 OTU 两个分类学水平的维恩图均可以观察到,线虫群落的物种多样性呈现由西向东逐渐增加的态势(图 2)。为了更进一步了解其物种多样性的经度变化规律,我们选取体现物种丰富度的 chao 指数和 sobs 指数来表现线虫多样化程度随经度的变化。如图 3 所示,可以观察到线虫多样性有从西向东逐渐升高的趋势。

线虫多样性可能受到诸多因素的限制。通过相关性分析,结果表明 SOM、TN、TP、AN、AK 及重金属指标 Pb、Zn、Cu 与体现土壤线虫群落多样性的指标有一定的显著正相关性($P < 0.05$),特别是与 sobs(表 2)。说明

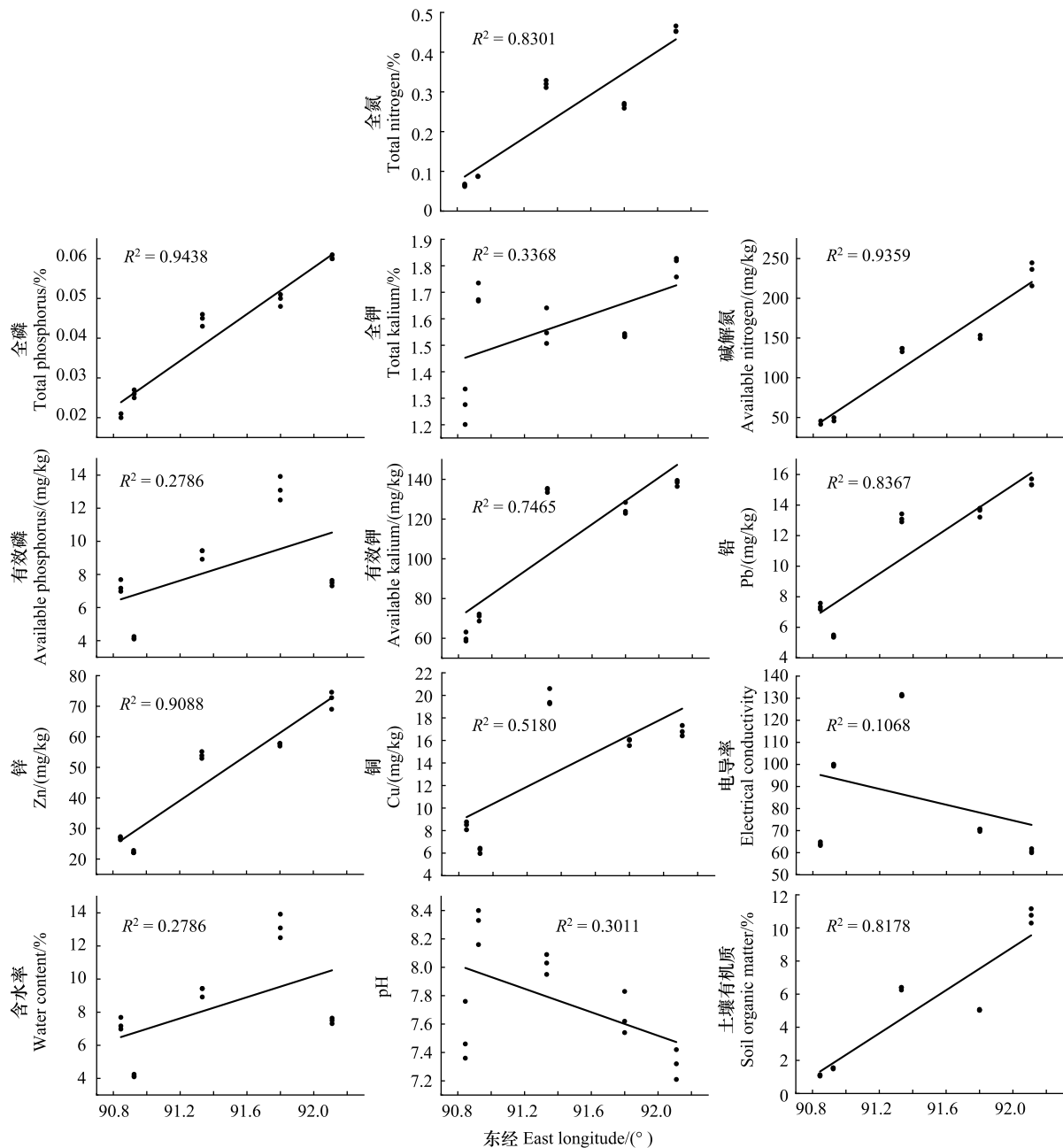


图1 不同经度的土壤理化性质

Fig.1 Soil physicochemical properties at different longitudes

这些指标能在一定程度上可以解释线虫多样性随经度的变化。

2.3 不同经度高寒草甸土壤线虫群落功能

利用 MI 、 PPI 、 NCR 、 BI 和 SI 来分析土壤线虫群落的生态功能。可以明显观察到, MI 值由西向东逐渐减小, 而 PPI 值则逐渐增大。 NCR 没有明显的增大或减少趋势, 但是呈现有中谷效应, 即在高寒草甸取样区域的较为中心的位置出现最低值。但是 NCR 的最低值可以考虑为异常值, 这样则所有值均大于 0.5, 表示在高寒草甸土壤食物网有机质主要以细菌分解途径为主。此外, PPI/MI 值由西向东有升高趋势。 BI 和 SI 有较好的解释度, 其中 BI 由西向东随经度增大而增大, SI 则随之减小 (图 4)。

MI 值与 SOM 、 TN 、 TP 、 TK 、 AN 、 AK 、 Pb 及 Cu 呈显著负相关, 即伴随着这些土壤指标随经度增大而增大,

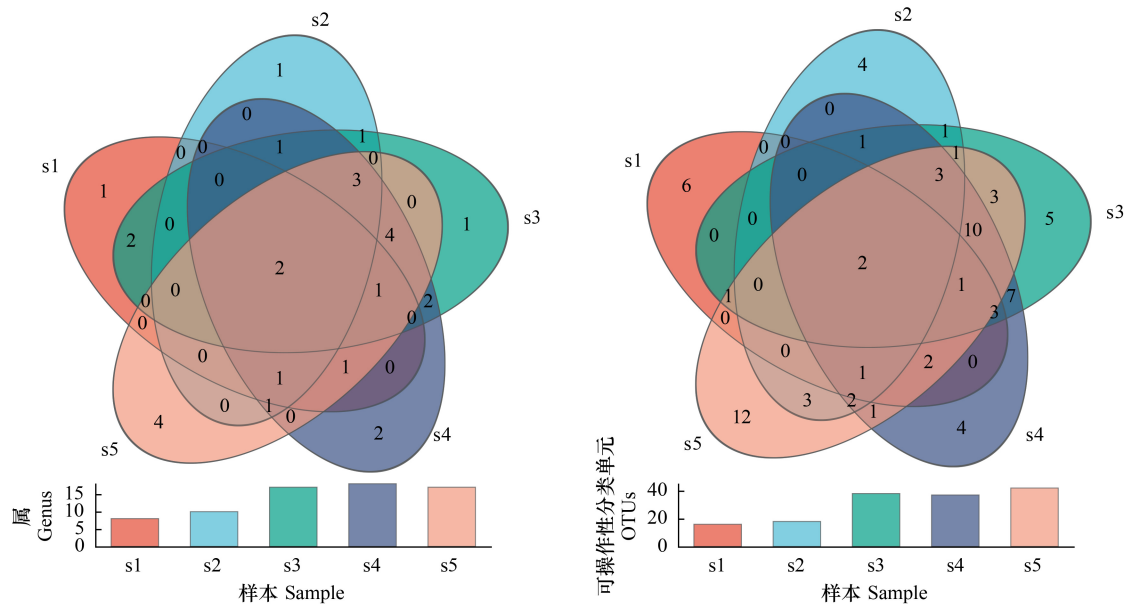


图2 土壤线虫群落不同分类水平的维恩图

Fig.2 The Venn diagram of soil nematodes community

s1—s5 分别代表藏北高寒草甸由西向东的采样点样本

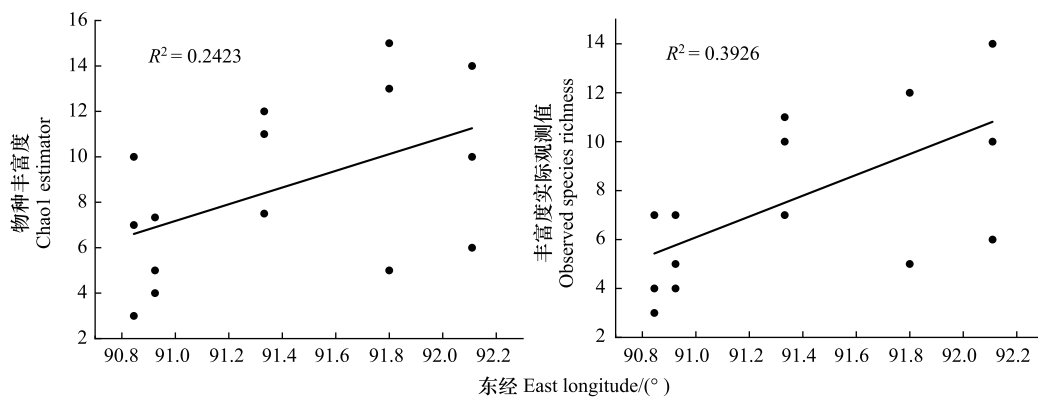


图3 土壤线虫多样性指数随经度的变化

Fig.3 Variation of soil nematode diversity index with longitude

MI 值则逐渐减小。 PPI 值则相反,与 SOM 、 TN 、 TK 、 AN 、 AK 呈显著正相关,即 PPI 伴随这些土壤指标的增大而增大。 PPI/MI 与 SOM 、 TN 、 TP 、 AN 、 AK 及 Zn 和 Cu 显著正相关,即由西向东伴随着这些土壤理化指标值的升高, PPI/MI 值也相应地升高(表2)。 NCR 值由于有异常值的存在,其本身虽然与 Cu 呈显著负相关,但由于其并不呈线性变化,因此这种相关性并没有意义。 SI 与 WC 、 SOM 、 TN 、 TP 、 AN 、 AP 、 AK 及重金属 Pb 、 Zn 、 Cu 均显著负相关, BI 与 pH 值显著负相关,而与 TP 、 AN 、 Pb 、 Zn 呈显著正相关(表2)。

2.4 不同经度高寒草甸土壤线虫群落结构

通过 NMDS 分析(非度量多维尺度分析, Non-metric multidimensional scaling analysis)和相似性分析(Analysis of similarities, ANOSIM)可知,各个取样点经度的线虫群落结构整体上存在一定差异。其中可以明显观察到,西部的 $s1$ 、 $s2$ 和 $s3$ 之间的差异更大一些,而东部的 $s3$ 、 $s4$ 和 $s5$ 之间更为相似(图5)。

表 2 土壤线虫群落指标与土壤理化指标的相关性
Table 2 Correlation between soil nematode community indicators and soil physical and chemical indicators

	pH	电导率 EC	含水率 WC	土壤 有机质 SOM	全氮 TN	全磷 TP	全钾 TK	碱解氮 AN	有效磷 AP	有效钾 AK	铅 Pb	锌 Zn	铜 Cu	距离那曲市远近 D
丰富度实际观测值 sobs	-0.158	0.051	0.374	0.667**	0.621*	0.626*	0.173	0.537*	0.374	0.608*	0.565*	0.561*	0.563*	-0.621*
物种丰富度 chao	-0.095	0.072	0.390	0.521*	0.515*	0.447	-0.007	0.426	0.390	0.467	0.453	0.517*	0.504	-0.470
成熟度指数 MI	-0.013	-0.161	-0.090	-0.880**	-0.845**	-0.581*	-0.656*	-0.570*	-0.090	-0.810**	-0.581*	-0.502	-0.755**	0.605*
植物寄生线虫指数 PPI	0.167	0.232	0.011	0.757**	0.711**	0.513	0.651*	0.552*	0.011	0.713**	0.374	0.308	0.411	-0.567*
PPI/MI	-0.119	0.132	0.452	0.952**	0.952**	0.738*	0.333	0.786*	0.452	1.000**	0.667	0.714*	0.833*	-0.788*
线虫通路比值 NCR	-0.333	-0.421	-0.192	-0.482	-0.532	-0.117	-0.305	-0.235	-0.192	-0.482	-0.206	-0.220	-0.723**	0.171
基础指数 BI	-0.646**	-0.490	0.483	0.410	0.367	0.608*	-0.043	0.602*	0.483	0.435	0.714**	0.701**	0.383	-0.579*
结构指数 SI	0.411	0.160	-0.670**	-0.633*	-0.601*	-0.685**	-0.052	-0.708**	-0.670**	-0.603*	-0.816**	-0.734**	-0.698**	0.680**
距离那曲市远近 D	0.415	0.296	-0.459	-0.884**	-0.885**	-0.984**	-0.622*	-0.981**	-0.459	-0.884**	-0.873**	-0.884**	-0.589*	1.000

带*或**表示相关性显著或极显著, **表示 $P<0.01$, *表示 $P<0.05$; pH: 酸碱度 pondus hydrogenii; EC: 电导率 Electrical conductivity; WC: 含水率 Water content; SOM: 土壤有机质 Soil organic matter; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; TK: 全钾 Total kalium; AN: 碱解氮 Available phosphorus; AP: 有效磷 Available phosphorus; AK: 有效钾 Available kalium; Pb: 铅 Plumbum; Zn: 锌 Zinc; Cu: 铜 Cuprum; D: 距离那曲市远近 Distance; sobs: 丰富度实际观测值; chao: 物种丰富度 Chao1 指数; 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; BI: 基础指数 Basal index; SI: 结构指数 Structure index

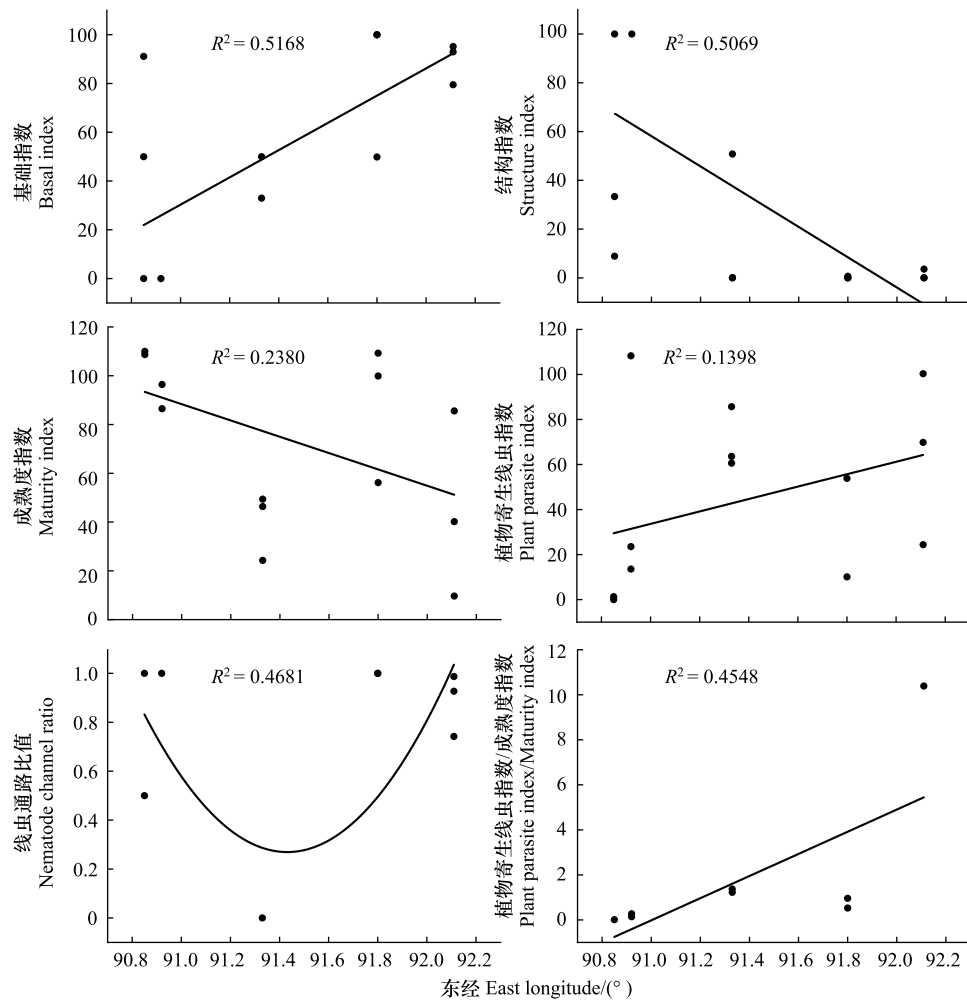


图 4 土壤线虫群落生态功能指标随经度的变化

Fig.4 Changes in ecological function indicators of soil nematode communities with longitude

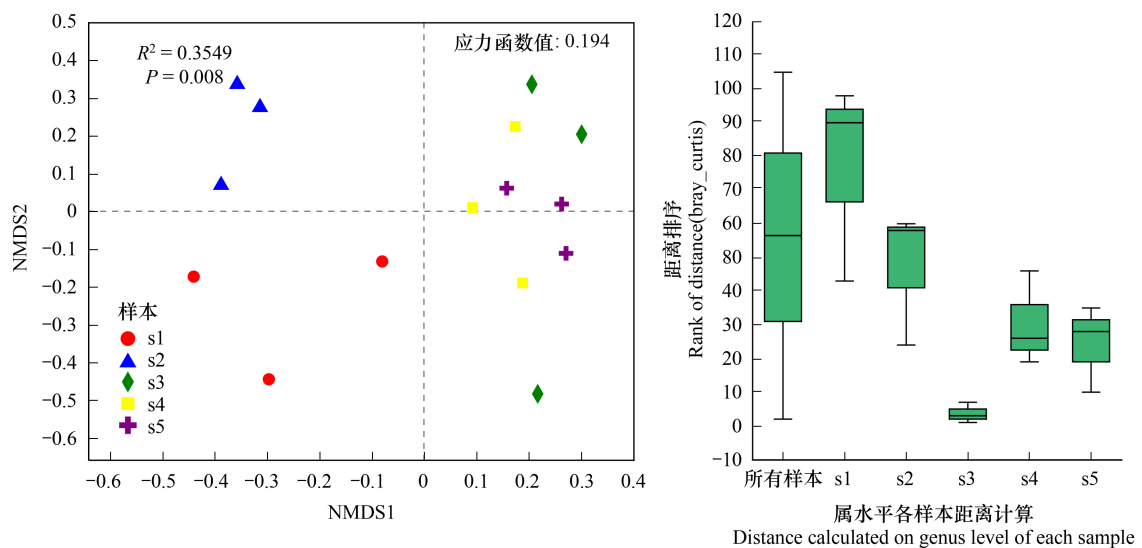


图 5 土壤线虫群落结构的经度差异性

Fig.5 Longitude variability in soil nematode community structure

为了解影响线虫群落结构的主要环境因素,我们采取相关性热图来展现各个环境因子对群落结构的影响。SOM、TN、TP、AK 及重金属 Pb、Cu、Zn 是影响线虫群落结构的主要土壤因子。此外,考虑到取样点受人类干扰的影响,将取样点距离藏北高原中心城市那曲市的直线距离(distance, D)作为人类干扰影响的参考因素,发现距离与线虫群落结构有较强的相关性(图 6)。

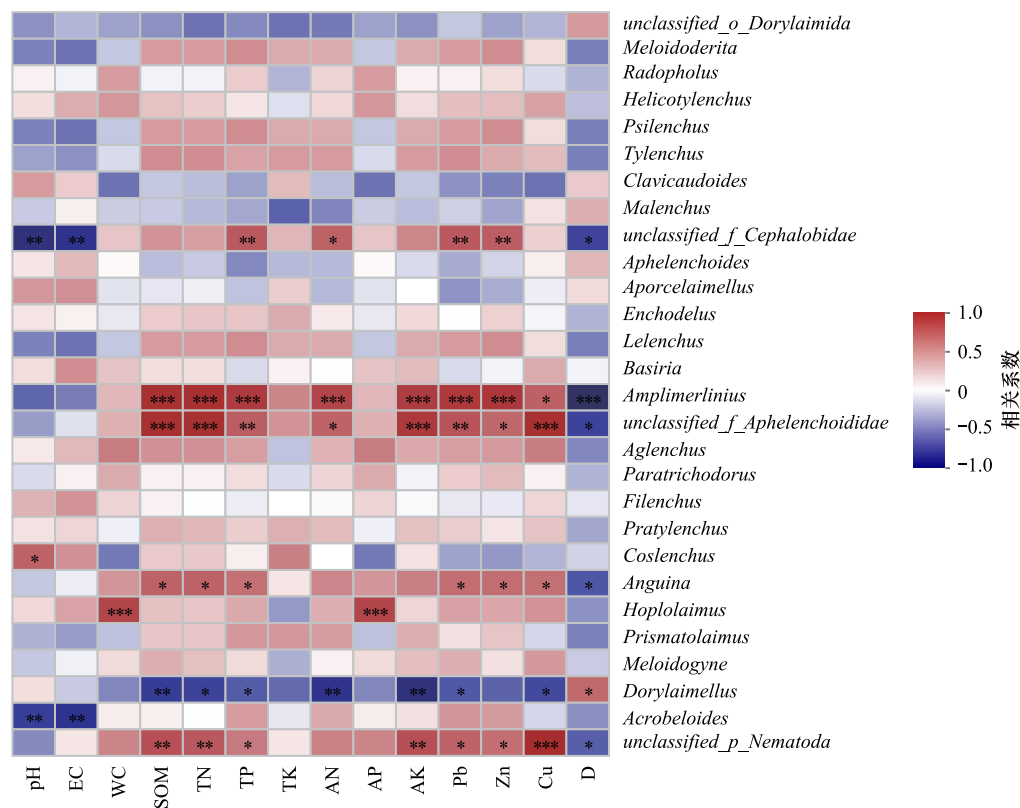


图 6 土壤线虫群落结构与环境因子的相关性热图

Fig.6 Heatmap of correlation between soil nematode community structure and environmental factors

pH:酸碱度 pondus hydrogenii;EC:电导率 Electrical conductivity;WC:含水率 Water content;SOM:土壤有机质 Soil organic matter;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;TK:全钾 Total kalium;AN:碱解氮 Available nitrogen;AP:有效磷 Available phosphorus;AK:有效钾 Available kalium;Pb:铅 Plumbum;Zn: 锌 Zinc;Cu: 铜 Cuprum;D: 距离那曲市的远近 Distance; unclassified_o_Dorylaimida: 未分类矛线目线虫; Meloidoderita: 小拟胞囊属;Radopholus: 穿孔属;Helicotylenchus: 螺旋属; Psilenchus: 裸矛属;Tylenchus: 垫刃属; Clavicaudoides: 无对应中文; Malenchus: 剑尾垫刃属; unclassified_f_Cephalobidae: 未分类头叶科线虫;Aphelenchoides: 滑刃属;Aporcelaimellus: 孔咽属;Enchodelus: 大矛属; Lelenchus: 细纹垫刃属;Basiria: 巴兹尔属;Amplimerlinius: 矮化属; unclassified_f_Aphelenchoididae: 未分类滑刃科线虫;Aglenchus: 野外垫刃属; Paratrichodorus: 拟毛刺属; Filenchus: 丝尾垫刃属; Pratylenchus: 短体属; Coslenchus: 具脊垫刃属; Anguina: 粒属; Hoplolaimus: 组带属; Prismatolaimus: 棱咽属;Meloidogyne: 根结线虫属;Dorylaimellus: 牙咽属;Acrobeloides: 拟丽突属; unclassified_p_Nematoda: 未分类线虫

3 讨论

藏北高寒草甸土壤理化性质随经度由西到东有较为明显的变化,整体表现为土壤有机质、氮磷钾等相关营养资源,以及重金属含量均随之增大。藏北从东到西水热分配减少,影响植被生产力或地上生物量,将深远影响土壤营养及有机质的积累^[30–31]。土壤重金属含量则与降雨导致的大气重金属湿沉降^[31]、距离城市远近^[32]有关(表 2;图 7)。处于生态脆弱带的高寒草甸易受各类人为干扰的影响,比如道路^[33]。而人为活动的干扰程度——距离藏北中心城市那曲市区(色尼区)^[34]由远及近的变化,也是从自然生态系统向城市生态系统过渡的过程。

土壤线虫物种多样性随高寒草甸的经度由西向东有增多趋势,主要受土壤可利用食物资源及营养状况的

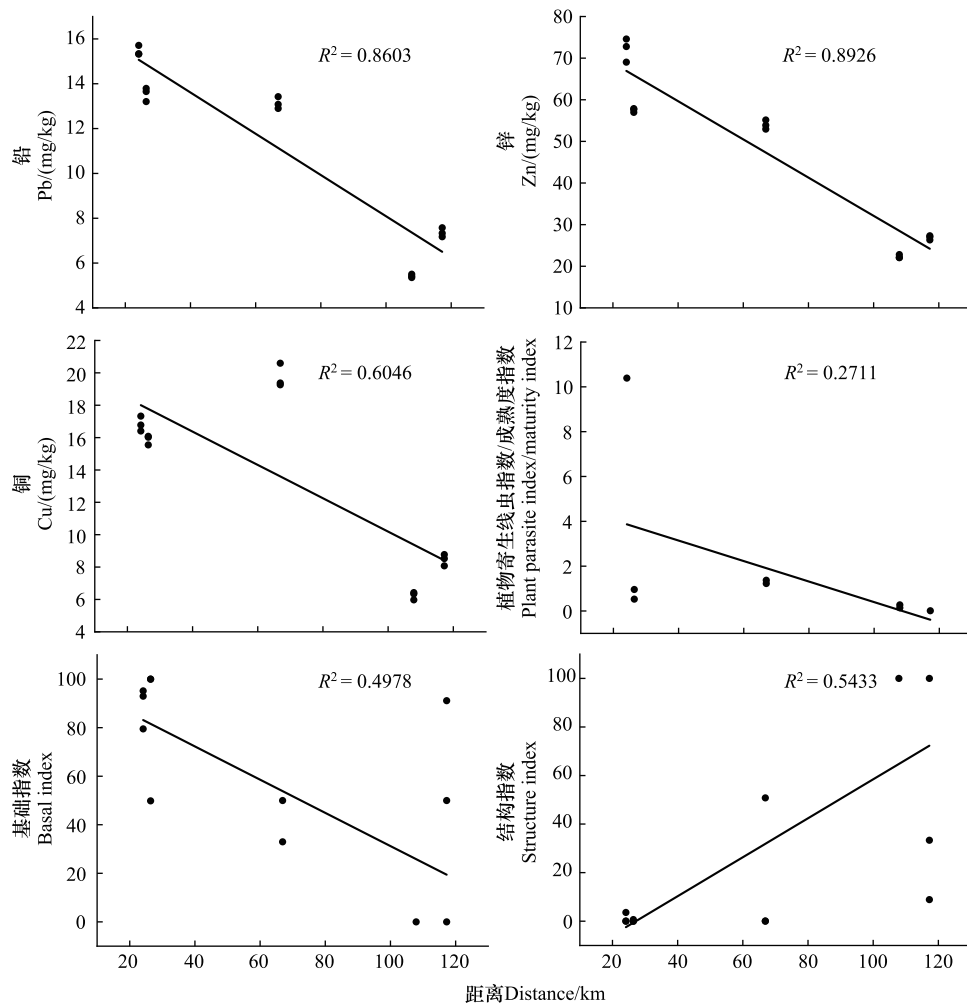


图7 距离与土壤线虫群落功能指标及重金属含量之间的回归分析

Fig.7 Regression analysis between distance and soil nematode community functional indicators and heavy metal content

影响,这会深刻改变草地土壤线虫的生存状态^[35]。可利用资源是土壤线虫多样性趋于增加的最可能核心因素^[36]。本研究的数据表现支持了土壤资源量促进土壤动物多样性的假说^[37—38]。此外,Zhao 等^[39]在高寒草地的研究认为,线虫多样性与土壤有机质、年均降水量有正相关关系,这些指标是较好的线虫多样性预测因子。根据本文数据展现(图1;表2),结合降水量由西向东增加的趋势^[31],能够较好的解释线虫多样性随经度升高而增多的现象。然而,低海拔地区宏观尺度草地线虫多样性随经度升高有比较明显的升高趋势^[40],但在局部可能有其他变化特征^[41]。究其原因,取样精度大小会影响线虫多样性经度格局的判断,同时高寒草甸因其海拔的特殊性也可能存在特异的分布模式。

土壤线虫群落结构在取样区域内的西部差异较大,在东部则趋于相似。从采样点位置分析,西部地区采样点之间比较靠近而东部地区采样点之间距离较远,如果没有其他因素影响,则更可能的结果应该是西部地区的线虫群落结构比较相似而东部地区差异较大。土壤线虫群落结构变化与土壤营养资源条件有较为紧密的关系,说明东部地区较为丰富的土壤资源条件可能改变了土壤线虫群落结构。此外,人为干扰被认为对土壤线虫群落结构有显著影响,例如放牧强度^[42]、交通源重金属^[43]。研究区内由西往东更为强烈的人为干扰也可能是改变研究区东部地区线虫群落结构的原因。

MI 和 PPI 值虽然随经度由西向东分别减少和升高,但回归分析的解释度并不高。MI 和 PPI 一般分别代表土壤环境的稳定性^[44]和受干扰频率^[45]。由西向东土壤养分富集程度越集中,土壤环境越稳定,MI 值应该

越高;PPI 值由西向东也应该升高,主要考虑到距离藏北中心城市那曲市越近,其对土壤环境带来的扰动频率和概率也相应增加。然而这两个指标的表现并不能很好的体现实际状况。PPI/MI 值则很好的表征了自然环境受人为干扰的影响(图 4)。这表明 Bongers 等^[46]提出的这个指标能够比较好的反映藏北高寒草甸土壤线虫所处环境的干扰程度。NCR 值整体上大于 0.5,表明高寒草甸的土壤食物网有机质分解通道为细菌途径,这与薛会英等^[47]以及沙玉宝等^[9]在藏北高寒草甸的研究结果一致。BI 值体现了食物网的抵抗力,代表了食物网的稳固性。较好的生态系统因其比较复杂的食物网结构,其食物网更具抵抗力。由西向东的土壤资源条件趋好,高寒草甸土壤食物网更趋复杂和稳固(图 4)。SI 未能体现因食物网复杂化而应该出现的食物链变长的趋势,可能的原因是由西向东的人为扰动逐渐增强(表 2;图 7),而结构指数高一般意味着土壤受到的扰动较小^[29]。

从藏北高原高寒草甸土壤线虫群落功能指标来看,由西向东的人为干扰是一个最为可能的重要因素。在这一过程中,PPI/MI、SI 是较好的预测土壤线虫群落受干扰状况的指标。此外,土壤线虫群落功能也与土壤资源条件息息相关,BI 与土壤资源条件的关系就极为紧密。同时,外界干扰可能要比土壤资源条件更加影响土壤线虫群落功能,而在藏北高原相对轻微的干扰就导致线虫群落结构与功能的改变,一方面因为高原生态系统本身比较敏感,另一方面土壤线虫是敏感的生物类群^[48]。

4 结论

藏北高寒草甸土壤线虫群落多样性、结构及其功能随经度的变化主要受到水热调控下的土壤营养资源条件(即有机质及氮、磷、钾)和距离城市远近(大气重金属沉降、人类干扰的频率及概率)的驱动。随着经度升高,即在高寒草甸由西向东,土壤有机质、土壤养分及土壤重金属含量均有增多趋势。土壤营养资源条件驱动着土壤线虫群落多样性的增多,同时也影响着线虫群落结构及其功能。与此同时,采样点与藏北中心城市那曲市的距离,即代表着其所产生的人为干扰的强弱,也对线虫群落结构及土壤食物网产生重要影响。这意味着在藏北高原,气候状况及人类干扰均对土壤线虫群落产生影响,特别是随着人为活动在藏北高原的逐渐加强,其能够在多大程度上改变土壤生物群落结构及其功能,继而影响生态系统功能,是接下来需要深入探讨的课题。

参考文献(References):

- [1] 傅声雷, 张卫信, 邵元虎, 时雷雷, 刘占锋. 土壤生态学: 土壤食物网及其生态功能. 北京: 科学出版社, 2019: 25-29.
- [2] 刘萍, 刘红文, 张森, 高燕, 张梦亭, 梁爱珍, 张士秀. 典型黑土区农田土壤线虫群落的纬度分布格局及其驱动机制. 生物多样性, 2022, 30(12): 95-109.
- [3] 王亚南, 乔月静, 范雅琦, 霍瑞轩, 郭来春, 杨珍平. 燕麦与不同作物间作对土壤线虫群落结构及作物产量的影响. 中国生态农业学报(中英文), 2023, 31(4): 505-515.
- [4] Du Preez G, Daneel M, De Goede R, Du Toit M J, Ferris H, Fourie H, Geisen S, Kakouli-Duarte T, Korthals G, Sánchez-Moreno S, Schmidt J H. Nematode-based indices in soil ecology: Application, utility, and future directions. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 169: 108640.
- [5] van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, Ferris H, Traunspurger 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, 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, 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.
- [6] Wu J H, Chen H L, Zhang Y Z. Latitudinal variation in nematode diversity and ecological roles along the Chinese coast. Ecology and Evolution, 2016, 6(22): 8018-8027.
- [7] 周娟. 青藏高原高寒草甸土壤线虫对增温和降雨格局变化的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2020.
- [8] 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.
- [9] 沙玉宝, 干珠扎布, 胡国铮, 王学霞, 严俊, 何世丞, 高清竹. 藏北高寒草甸土壤线虫群落结构和多样性对增氮的响应. 草业学报, 2023, 32(1): 154-164.

- [10] 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.
- [11] 薛会英, 胡锋, 罗大庆. 藏北高寒草甸植物群落对土壤线虫群落的影响. 土壤学报, 2013, 50(3): 507-516.
- [12] 薛会英, 罗大庆, 胡锋, 李辉信, 王景升, 屈兴乐, 王鸿源, 于宝政, 孙巧. 短期围封对西藏北部高寒草甸土壤线虫群落的影响. 生态学报, 2016, 36(19): 6139-6148.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] 谢高地, 张钰铨, 鲁春霞, 郑度, 成升魁. 中国自然草地生态系统服务价值. 自然资源学报, 2001, 16(1): 47-53.
- [17] 谢高地, 鲁春霞, 肖玉, 郑度. 青藏高原高寒草地生态系统服务价值评估. 山地学报, 2003, 21(1): 50-55.
- [18] Liu H F, Hou L L, Kang N N, Nan Z B, Huang J K. A meta-regression analysis of the economic value of grassland ecosystem services in China. Ecological Indicators, 2022, 138: 108793.
- [19] 李建东, 方精云. 中国草原的生态功能研究. 北京: 科学出版社, 2017: 3-7.
- [20] 刘洋洋, 任涵玉, 周荣磊, 巴桑参木决, 张伟, 章钊颖, 温仲明. 中国草地生态系统服务价值估算及其动态分析. 草地学报, 2021, 29(7): 1522-1532.
- [21] 刘慧慧, 胡国铮, 干珠扎布, 冀国旭, 王子欣, 高清竹, 王庆锁, 严俊, 旦久罗布. 高寒草甸植物群落功能多样性对不同生长期干旱的响应机制. 生态学报, 2023, 43(16): 6605-6616.
- [22] 周宸宇, 杨晓渊, 邵新庆, 张中华, 马丽, 秦瑞敏, 余延娣, 苏洪烨, 常涛, 魏晶晶, 胡雪, 拉本, 周华坤. 不同退化程度高寒草甸植物物种多样性与生态系统多功能性关系. 草地学报, 2022, 30(12): 3410-3422.
- [23] 张荣祖, 郑度, 杨勤业. 西藏自然地理. 北京: 科学出版社, 1982: 160-165.
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 39-114.
- [25] 生态环境部, 《土壤环境监测分析方法》编委会. 土壤环境监测分析方法. 北京: 中国环境出版集团, 2019: 99-194.
- [26] 孙翌昕, 李英滨, 李玉辉, 李冰, 杜晓芳, 李琪. 高通量测序技术在线虫多样性研究中的应用. 生物多样性, 2022, 30(12): 196-206.
- [27] 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.
- [28] Gao D D, Moreira-Grez B, Wang K L, Zhang W, Xiao S S, Wang W L, Chen H S, Zhao J. Effects of ecosystem disturbance on nematode communities in calcareous and red soils: Comparison of taxonomic methods. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 155: 108162.
- [29] 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.
- [30] 罗帅伟. 青藏高原高寒草地土壤碳-氮-磷空间分布格局研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2022.
- [31] 朱桂丽, 李杰, 魏学红, 何念鹏. 青藏高寒草地植被生产力与生物多样性的经度格局. 自然资源学报, 2017, 32(2): 210-222.
- [32] 吴新民, 潘根兴. 影响城市土壤重金属污染因子的关联度分析. 土壤学报, 2003, 40(6): 921-928.
- [33] 侯磊, 李文斌. 高寒生态脆弱区新建公路旁土壤重金属潜在生态风险. 安全与环境学报, 2021, 21(4): 1832-1838.
- [34] 张海朋, 樊杰, 何仁伟, 刘汉初. 青藏高原高寒牧区聚落时空演化及驱动机制——以藏北那曲县为例. 地理科学, 2019, 39(10): 1642-1653.
- [35] 吴东辉, 尹文英, 陈鹏. 刈割活动对松嫩草原碱化羊草草地土壤线虫群落的影响. 生物多样性, 2007, 15(2): 180-187.
- [36] Jiang Y J, Sun B, Li H X, Liu M Q, Chen L J, Zhou S. Aggregate-related changes in network patterns of nematodes and ammonia oxidizers in an acidic soil. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 88: 101-109.
- [37] Hooper D U, Bignell D E, Brown V K, Brussard L, Mark Dangerfield J, Wall D H, Wardle D A, Coleman D C, Giller K E, Lavelle P, Van Der Putten W H, De Ruiter P C, Rusek J, Silver W L, Tiedje J M, Wolters V. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks. BioScience, 2000, 50(12): 1049.
- [38] De Deyn G B, Van der Putten W H. Linking aboveground and belowground diversity. Trends in Ecology & Evolution, 2005, 20(11): 625-633.
- [39] Zhao K, Jing X, Sanders N J, Chen L T, Shi Y, Flynn D F B, Wang Y H, Chu H Y, Liang W J, He J S. On the controls of abundance for soil-dwelling organisms on the Tibetan Plateau. Ecosphere, 2017, 8(7): e01901.
- [40] Xiong D, Wei C Z, Jasper Wubs E R, Veen G F, Liang W J, Wang X B, Li Q, Van der 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.
- [41] 陈颖. 中国北方主要草地土壤线虫群落特征及对家畜放牧的响应. 长春: 东北师范大学, 2021.
- [42] 武崎, 吴鹏飞, 王群, 文勇立, 高艳美, 张荣芝, 龙伟. 放牧强度对高寒草地不同类群土壤动物的群落结构和多样性的影响. 中国农业科学, 2016, 49(9): 1826-1834.
- [43] 侯磊, 薛会英. 公路源重金属对青藏高原高寒草甸土壤线虫群落的影响. 生态学报, 2021, 41(9): 3564-3571.
- [44] Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. Oecologia, 1990, 83(1): 14-19.
- [45] 刘艳军. 温室土壤线虫群落结构特征. 哈尔滨: 黑龙江大学出版社, 2010: 126-127.
- [46] Bongers T, van der Meulen H, Korthals G. Inverse relationship between the nematode maturity index and plant parasite index under enriched nutrient conditions. Applied Soil Ecology, 1997, 6(2): 195-199.
- [47] 薛会英, 胡锋, 罗大庆. 藏北高寒草甸植物群落对土壤线虫群落功能结构的影响. 生态学报, 2013, 33(5): 1482-1494.
- [48] Yeates G W, Bongers T. Nematode diversity in agroecosystems. Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes. Amsterdam: Elsevier, 1999: 113-135.