

DOI: 10.20103/j.stxb.202403120509

张颖,肖波,王彦峰,曹允淞.黄土高原生物结皮覆盖对土壤线虫垂直分布格局的影响.生态学报,2024,44(19):8447-8458.

Zhang Y, Xiao B, Wang Y F, Cao Y S. Effects of biocrust cover on the vertical distribution pattern of soil nematodes on the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8447-8458.

黄土高原生物结皮覆盖对土壤线虫垂直分布格局的影响

张颖¹,肖波^{1,2,3,*},王彦峰^{2,3},曹允淞^{2,3}

1 中国农业大学土地科学与技术学院农业农业农村部华北耕地保育重点实验室,北京 100193

2 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,杨凌 712100

3 中国科学院大学,北京 100049

摘要:线虫在土壤食物网中占多个营养级,是土壤生态过程的重要指示生物,对维持生态系统结构与功能具有重要作用。生物结皮作为“荒漠工程师”对干旱生态系统的生物多样性具有积极影响,但其对土壤线虫群落的影响与机制尚不明确。分别采集藓结皮和藻结皮覆盖下不同深度(0—14 cm,每 2 cm 一层)的土壤以及无结皮土壤,采用 Baermann 湿漏斗法提取土壤线虫并鉴定计数,对比分析了生物结皮类型和土层深度对土壤线虫属的丰富度、丰度和多样性的影响及其途径。结果表明:(1)无结皮土壤中线虫以头叶属(*Cephalobus*)、细齿属(*Leptonchus*)和微矛属(*Microdorylaimus*)为优势属,而生物结皮覆盖土壤中线虫以无咽属(*Alaimus*)、细齿属(*Leptonchus*)、鹿角纯属(*Cervidellus*)和微矛属(*Microdorylaimus*)为优势属;(2)与无结皮相比,藻结皮使土壤线虫的属的丰富度、丰度和 Shannon 指数分别提高了 35.2%、89.2% 和 4.5%,而藓结皮分别提高了 44.4%、83.0% 和 24.8%;(3)两类生物结皮覆盖土壤剖面中线虫丰度均呈单峰分布,其中 6—8 cm 土层丰度最高,是深土层的 3.2—11.7 倍;而 Shannon 指数随土壤深度的增加而增加,表土层是深土层的 1.5—1.7 倍;(4)土壤温度、速效磷和有机质含量是影响线虫属的丰富度的主要因素,有机质、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量是影响线虫丰度的主要因素,而土壤温度、含水量和速效磷含量是影响线虫多样性的主要因素。生物结皮可通过提升土壤含水率和养分含量、降低土壤温度等途径显著提升土壤线虫的丰度和多样性,并通过影响土壤理化性质的垂直分布继而间接调控土壤线虫群落的垂直分布格局,这对于理解生物结皮维持和提升干旱生态系统的生物多样性与生态系统多功能性具有重要帮助。

关键词:藓结皮;藻结皮;土壤动物;生物多样性;生态系统多功能性;干旱生态系统

Effects of biocrust cover on the vertical distribution pattern of soil nematodes on the Loess Plateau

ZHANG Ying¹, XIAO Bo^{1,2,3,*}, WANG Yanfeng^{2,3}, CAO Yousong^{2,3}

1 College of Land Science and Technology, Key Laboratory of Arable Land Conservation in North China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, China Agricultural University, Beijing 100193, China

2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Nematodes occupy multiple trophic levels in the soil food web, which serve as important indicators of soil ecological processes and play an important role in maintaining ecosystem structure and function. As desert engineers, biocrusts have a positive impact on the biodiversity of the arid ecosystems. However, the mechanism of their impacts on soil

基金项目:国家自然科学基金面上项目(42077010);中国科学院“西部之光”人才培养引进计划(2019)

收稿日期:2024-03-12; **网络出版日期:**2024-07-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiaobo@cau.edu.cn

nematode communities has remained unanswered. We collected the sample from different soil layers (0—14 cm soil layer, every 2 cm layer) under the cyanobacteria- and moss biocrusts as well as uncrusted soil. In the laboratory, soil nematodes were extracted using Baermann funnel method and then they were counted and identified. We comparatively analyzed the effects of biocrusts types and soil depth on the richness, abundance and diversity of soil nematodes. The results showed that: (1) The *Cephalobus*, *Leptonchus* and *Microdorylaimus* were the dominant nematodes in uncrusted soils, while the *Alaimus*, *Leptonchus*, *Cervidellus* and *Microdorylaimus* were the dominant nematodes in biocrust-covered soils. (2) As compared with uncrusted soils, cyanobacterial biocrusts increased the generic richness, abundance and Shannon index of soil nematodes by 35.2%, 89.2% and 4.5%, respectively, while moss biocrusts increased them by 44.4%, 83.0% and 24.8%, respectively. (3) The nematode abundance in the soil profiles covered by two types of biocrusts exhibited a unimodal distribution, with the highest nematode abundance found in the 6—8 cm soil layer, which was 3.2—11.7 times higher than the deeper soil layer. The Shannon's index increased as the soil depth deepened, with the highest index being 1.5—1.7 times higher than the deeper soil layer. (4) Soil temperature, available phosphorus content, and organic matter content were the primary factors influencing the generic richness of soil nematodes. Additionally, organic matter content, NH_4^+ -N and NO_3^- -N content were the main factors affecting nematode abundance, while soil temperature, soil water content and available phosphorus content were the primary factors influencing nematode diversity. In conclusion, biocrusts significantly increase the abundance and diversity of soil nematodes by enhancing soil water and nutrient content as well as by decreasing soil temperature, which further indirectly regulate the vertical distribution characteristics of soil nematode communities by influencing the vertical distribution of soil physicochemical properties. It contributes to the understanding of the maintenance and enhancement of biodiversity and ecosystem multifunctionality in arid ecosystems by biocrusts.

Key Words: moss biocrusts; Cyanobacterial biocrusts; soil animals; biological diversity; ecosystem multifunctionality; arid ecosystems

生物结皮是干旱和半干旱气候区常见的地表覆盖物,它是由隐花植物(藻类、地衣、苔藓)、土壤微生物(细菌、真菌和古生菌)以及其他微小生命体通过菌丝体、假根和多聚糖等分泌物与土壤表层颗粒胶结形成的复合体,其覆盖度最高可达 60%—70%^[1-3]。生物结皮是具有多重生态环境功能的旱地“活皮肤”^[4],全面调控着土壤生物群落演替所需的生物和非生物条件^[5],其影响下的土壤食物网也更为复杂^[6-7]。例如,生物结皮通过分泌胞外多糖和苔藓假根锚定增加了表层土壤的稳定性^[8];同时,生物结皮的生物特性会降低土壤水分入渗性能^[9]、提高表层土壤含水率^[10]、缓冲土壤温度变化^[11];此外,生物结皮通过捕获降尘、提高养分矿化速率、激发土壤酶活性等途径提升了土壤碳、氮、磷等养分的生物有效性^[12]。因此,生物结皮为土壤生物提供了天然庇护所和养分库,对提高干旱和半干旱生态系统的生物多样性具有重要意义。已有研究表明,生物结皮能显著提升土壤细菌和真菌群落丰度并改变微生物群落结构^[13],同时还为维管束植物的生长发育提供了适宜条件^[14]。然而,相比于微生物和植物,目前有关生物结皮对土壤动物影响的研究仍相对较少,生物结皮覆盖土壤的动物群落特征及其影响因子尚不明确。而揭示这一问题有助于全面了解生物结皮对生物多样性的影响,继而进一步认识生物结皮在干旱和半干旱生态系统中的作用和功能。

土壤线虫是土壤动物中最为丰富的类群之一,约占土壤动物总丰度的 23%,分布于各类土壤中,其多样性与多种生态系统功能密切相关,如信息传递、有机物分解和养分循环等^[15-16]。土壤线虫广泛分布于土壤食物链和食物网的多个营养级中,根据其食性,可分为食细菌类、食真菌类、植物寄生类以及捕食或杂食类线虫^[17-18]。由于土壤线虫体表角质层具备半透膜特性可直接接触土壤溶质,并且其生活史相对较短,因此土壤线虫对土壤环境变化十分敏感^[19]。同时,土壤线虫与土壤的碳、氮、磷、钾等养分的循环过程密切相关,被视作土壤环境质量评价的关键生物因子^[20]。在干旱生态系统中,土壤线虫扮演着更为重要的生态角色,其对干旱区的生态恢复情况具有重要的指示作用。生物结皮作为旱区生态系统中重要的生物组成部分,全面调控土

壤中的生物因子。因此,土壤线虫可作为研究生物结皮与土壤动物互馈关系及其机制的模式物种^[21],土壤线虫的群落结构可用于指示生物结皮主导下的土壤生物多样性^[22-23],对于揭示生物多样性与干旱生态系统结构与功能之间的关系具有重要意义。部分研究发现,土壤线虫群落的多样性与生物结皮的发育程度相关。例如,Darby 等^[24]和刘艳梅等^[25]的研究表明,随着生物结皮发育的年限增加,土壤线虫群落的多样性显著提升。Zhi 等^[26]的研究表明土壤线虫群落的发展与结皮的发展是平行且因生物结皮类型而存在差异。Yang 等^[27]的研究发现随着生物结皮演替和覆盖面积增大土壤抗干扰能力增强,土壤线虫的丰度和丰富度显著提升。Xiao 等^[28]的研究表明,苔藓结皮的植物属性对土壤多功能性具有积极影响进而提升了土壤线虫的丰度和多样性。总体上,尽管目前已有研究关注到生物结皮对土壤线虫群落的积极作用,但生物结皮覆盖对土壤线虫群落垂直分布的影响因素尚不清楚,因此生物结皮对土壤线虫群落的影响及其机制仍有待更多研究予以揭示。

基于此,为探究黄土高原生物结皮对土壤线虫的影响程度和作用途径,本研究以黄土高原风沙土上的藻、藓结皮为研究对象,以无结皮为对照,通过 Baermann 湿漏斗法调查了生物结皮和无结皮覆盖下的土壤线虫群落差异及其垂直分布特征。同时测定了土壤物理和化学属性,并结合结构方程模型剖析了生物结皮对土壤线虫在垂直分布上的影响程度和作用途径。研究结果可为进一步揭示干旱气候区生物多样性和生态系统多功能性提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于晋陕蒙三省的交界处,地处陕西省神木市的六道沟小流域(38°46'—38°51'N,110°21'—110°23'E),是黄土高原和毛乌素沙漠向典型干旱草原的过渡地带,又属于流水作用与风力作用的水蚀风蚀交错带,该流域海拔为 1094—1274 m,面积为 6.89 km²。研究区在气候上属于典型的温带半干旱大陆气候,是典型的黄土高原水蚀风蚀脆弱生态区;其年平均气温和夏季月平均气温分别为 8.4 °C 和 23.7 °C,年降雨量为 454 mm 左右且多集中于 6—9 月。风沙土是六道沟小流域的主要土壤类型之一,占流域面积的 13.5%。近几十年来,退耕还林(草)工程实施后,大量灌草植被的自然恢复使风沙土表面逐步稳定,缓解了严峻的水土流失态势。植被恢复过程中,生物结皮逐渐成为该地区普遍发育的地表覆盖物,最高可覆盖 70%—80%的裸露地表;流域内的主要生物结皮类型为藻结皮和藓结皮,优势藻种为色球藻属(*Chroococcus*)、念珠藻属(*Nostoc*)和微鞘藻属(*Microcoleus*)等,优势藓种为土生对齿藓(*Didymodon vinealis* Bird.)、丛生真藓(*Bryum argenteum* Hedw.)和双色真藓(*Bryum bicolor* Hedw.)等。

1.2 采样方法

设风沙土上无结皮、藻结皮和藓结皮 3 种处理,每种处理间隔大于 20 m,针对每种处理各随机选取 5 个具有代表性的、面积为 1 m×1 m 的样地。所选样地区域内结皮覆盖广泛且均位于远离乔木冠层(5 m)覆盖的开阔平坦地带以避免微生境差异的影响,所选样地均为多年封山禁牧区,无人畜活动扰动,样地详情见表 1。采样于 2023 年 7 月 12—15 日的 9:00—11:00 进行,每个样地随机选择 4 个样点,采集 0—2、2—4、4—6、6—8、8—10、10—12、12—14 cm 土层土壤样品;将同一样地中 4 个样点的同层次样品混合作为 1 个样品,实验共采集 105 个样品(即 3 种处理×5 个样地×7 个土层)。样品采集后于自封袋中保存。所有土壤样品分为两份,一份用于土壤线虫提取,另一份用于土壤养分测定。

1.3 土壤线虫的分离与鉴定

土壤线虫提取用 Baermann 湿漏斗法^[29]完成。室温条件下,称取 50 g 土壤样品于漏斗中用蒸馏水提取 48 h。20 mL 提取液置于 50 mL 烧杯中并注入 10 mL 4%的福尔马林缓冲液对土壤线虫进行灭活与保存。提取液静止 24 h 后于倒装显微镜下进行线虫的统计,最后转换为 100 g 土壤的线虫数量。参考《中国土壤动物检索图鉴》^[30]和《中国亚热带土壤动物》^[31],根据土壤线虫的形态学特征,将土壤线虫鉴定到属水平。土壤线

虫的丰度是指土壤线虫的数量。土壤线虫属的丰富度是指土壤线虫的属数。由公式(1)计算土壤线虫多样性 Shannon 指数(H')。由公式(2)计算土壤线虫结构指数(Structure index, SI),用于指示土壤食物网的结构。由公式(3)计算自由生活线虫成熟度指数(Maturity index, MI)和植物寄生线虫指数(Plant parasite index, PPI),自由生活线虫成熟度指数 MI 越低和植物寄生线虫指数 PPI 值越高表明土壤成熟度低,土壤受干扰程度较大。由公式(4)计算土壤线虫通道比值(Nematode channel ratio, NCR), NCR 大于 0.5 表明土壤食物网以食细菌通道为主。

表 1 生物结皮和无结皮土壤的基本理化性质

Table 1 Characteristics and soil properties of biocrusts and bare soil

测定指标 Measurement	无结皮 Bare soil	藻结皮 Cyano crusts	藓结皮 Moss crusts
结皮盖度 Biocrust coverage/%	—	90.1±5.83	91.1±4.55
结皮厚度 Biocrust thickness/mm	—	6.41±0.74	11.65±0.96
体积密度 Bulk density/(g/cm ³)	1.63±0.05	1.55±0.03	1.29±0.02
黏粒含量(<2 μm) Percentage of clay (<2 μm)/%	0.77±0.10	2.14±0.07	5.29±0.07
粉粒含量(2—20 μm) Percentage of silt (2—20 μm)/%	3.48±0.70	9.47±0.40	16.55±0.75
砂砾含量(20—2000 μm) Percentage of sand (20—2000 μm)/%	95.75±0.67	88.39±0.28	78.16±0.45
土壤水分含量 Soil water content/(cm ³ /cm ³)	0.03±0.01	0.04±0.01	0.05±0.01
土壤温度 Soil temperature/°C	41.77±0.38	37.96±0.24	38.10±0.22
有机质含量 Organic matter content/(g/kg)	0.03±0.01	3.21±0.08	3.97±0.08
NH ₄ ⁺ -N 含量 NH ₄ ⁺ -N content/(mg/kg)	0.52±0.1	0.63±0.08	0.90±0.09
NO ₃ ⁻ -N 含量 NO ₃ ⁻ -N content/(mg/kg)	0.35±0.05	0.37±0.04	1.06±0.17
速效磷含量 Available phosphorus content/(mg/kg)	0.20±0.02	0.23±0.02	0.33±0.02

$$H' = - \sum p_i \ln p_i \quad (1)$$

式中: p_i 为土壤线虫属 i 占全部个体的比例^[32]。

$$SI = 100 [a / (a + b)] \quad (2)$$

式中: a 主要指 $c-p$ 值为 2 的食细菌和食真菌线虫; b 主要指 $c-p$ 值为 3—5 的食细菌、食真菌、植物寄生性和捕食/杂食性线虫^[33]。

$$MI(PPI) = \sum v_i f_i \quad (3)$$

式中: v_i 为根据自由生活线虫(植物寄生线虫)在生态演替中的不同生活策略分别赋予的 $c-p$ 值, f_i 为第 i 种线虫的个体数占群落总个体数的比例^[34]。

$$NCR = BF / (FP + BF) \quad (4)$$

式中: BF 为食细菌性线虫的多度, FP 为食真菌性线虫的多度^[35]。

1.4 土壤理化性质测定

样品采集过程中,用土壤水分温度传感器(5TM,美国 METER 公司)搭配手持式读表(ProCheck,美国 METER 公司)测定每层土壤的体积含水率和温度;测定期间天气晴好,测定时间为上午 9:00—11:00。土壤养分测定在实验室内完成;其中,硝态氮用紫外分光光度法^[36],铵态氮用浸提—靛蓝比色法测^[37],速效磷用碳酸氢钠浸提—钼锑抗比色法测定^[38],有机质用重铬酸钾容量法测定^[39]。

1.5 数据处理

使用 R 语言的 Vegan 包计算土壤线虫的多样性指数;分析藻结皮、藓结皮和无结皮覆盖的土壤线虫群落结构差异用 OriginPro 2022 中的 PCA 应用程序;不同类型生物结皮和土壤深度对土壤属性的差异用 IBM SPSS 26.0 中的 LSD 多重比较进行分析,不同类型生物结皮对土壤线虫的属的丰富度、丰度和多样性指数的差异通过单因素方差进行对比;采用 Microsoft Excel 进行灰色关联度分析筛选对土壤线虫属的丰富度、丰度和多样性影响的主要土壤因素,再采用 Amos Graphics 构建结构方程模型检验生物结皮类型、土壤深度和主要土壤因素对土壤线虫的属的丰富度、丰度和多样性的影响途径和作用方式;用 OriginPro 2022 进行图表绘制。

2 结果与分析

2.1 生物结皮对土壤线虫群落的影响

生物结皮显著提升了土壤线虫的丰度和多样性(图 1)。与无结皮相比,藻结皮覆盖土壤中线虫的属的丰

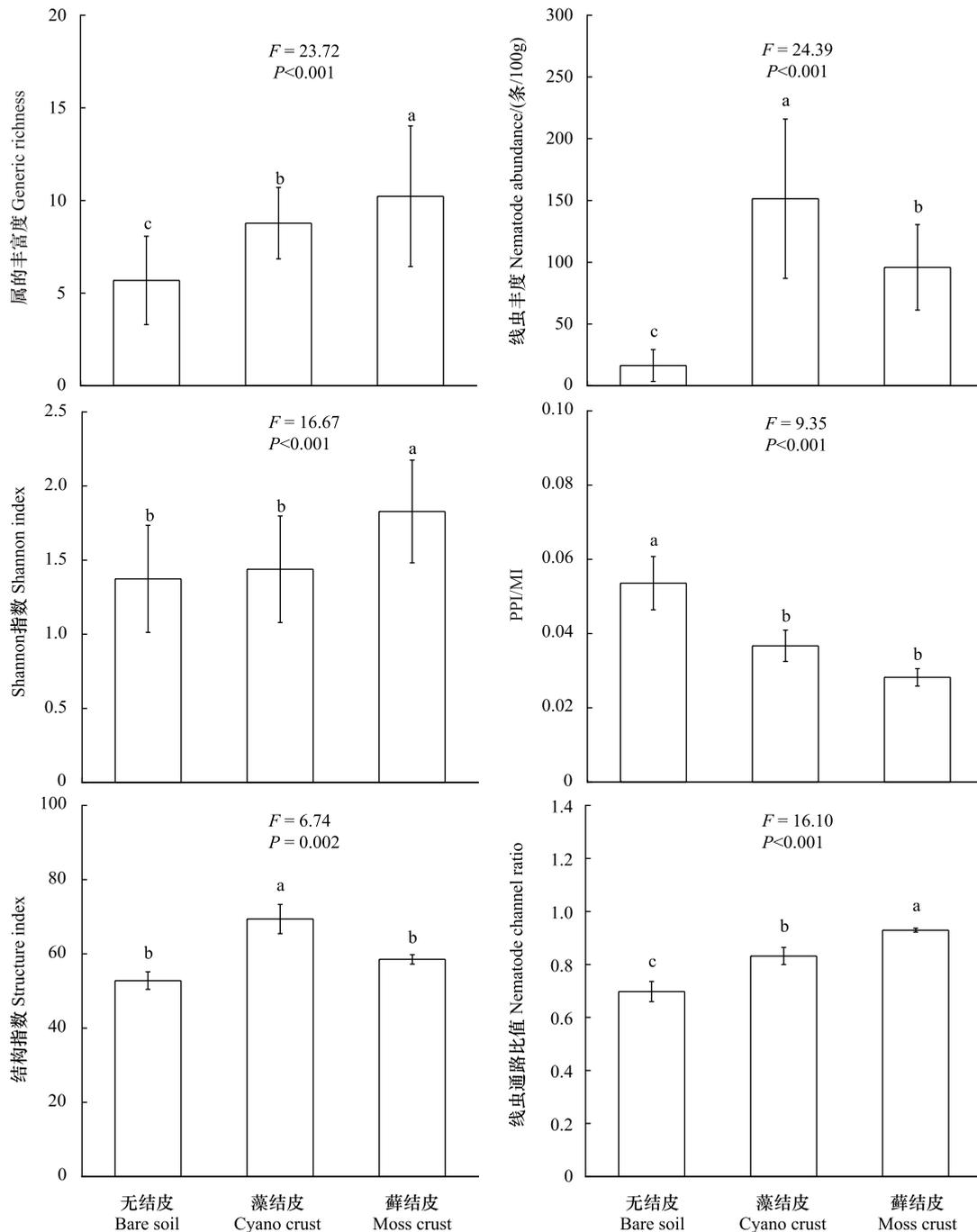


图 1 生物结皮与无结皮覆盖下土壤线虫的属的丰富度、丰度、Shannon 指数、植物寄生线虫指数与自由生活线虫成熟度指数比值、结构指数、线虫通道比值

Fig.1 The generic richness, abundance, Shannon index, PPI/MI, structure index and channel ratio of soil nematode from biocrusts and bare soil

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$); PPI/MI 植物寄生线虫指数与自由生活线虫成熟度比值, 值越大表示土壤成熟度越低, 受干扰程度越大

富度、丰度和 Shannon 指数分别增加了 35.2%、89.2% 和 4.5%，藓结皮则分别增加了 44.4%、83.0% 和 24.8%。同时，不同类型生物结皮对土壤线虫丰度和多样性也有明显影响，即藻结皮覆盖下土壤中线虫的丰度比藓结皮增加了 36.7%，而藓结皮覆盖土壤中线虫属的丰富度和 Shannon 指数比藻结皮分别增加了 14.3% 和 21.3%。此外，生物结皮还显著影响了土壤线虫的群落结构(图 1)。与无结皮相比，藻结皮覆盖土壤中植物寄生线虫指数(PPI)与自由生活线虫成熟度指数(MI)的比值降低了 47.4%，藓结皮降低了 31.5%，其中藓结皮比藻结皮降低了 23.2%。藻结皮覆盖土壤中线虫结构指数比无结皮增加了 31.5%，藓结皮比无结皮增加了 10.9%，藻结皮比藓结皮增加了 18.6%(图 1)。生物结皮覆盖土壤中线虫通道比值大于 0.5 且高于无结皮。

生物结皮和无结皮覆盖土壤中共有土壤线虫 30 个属，其中食细菌线虫 11 属，食真菌线虫 2 属，植物寄生类线虫 6 属，捕食或杂食线虫 11 属。不同类型生物结皮土壤中的优势线虫属存在差异(表 2)，其中无结皮覆盖土壤中的优势线虫属为细齿属(*Leptonchus*)、微矛属(*Microdorylaimus*)和头叶属(*Cephalobus*)；藻结皮为鹿角纯属(*Cervidellus*)、无咽属(*Alaimus*)和细齿属(*Leptonchus*)。藓结皮为无咽属(*Alaimus*)、鹿角纯属(*Cervidellus*)和微矛属(*Microdorylaimus*)。主成分分析结果显示，藻结皮与无结皮覆盖土壤中线虫群落结构的总方差为 33.6%，第一主成分占 22.1%。藓结皮与无结皮覆盖土壤中线虫群落结构的总方差为 36.1%，第一主成分占 26.4%(图 2)。

表 2 生物结皮和无结皮覆盖下土壤线虫的种类

Table 2 Species of soil nematode from biocrusts and bare soil

属 Genus	营养类型 Trophic group	c-p 值 c-p value	生物结皮类型 Biocrusts type/%		
			裸土 Bare soil	藻结皮 Cyano crusts	藓结皮 Moss crusts
无咽属 <i>Alaimus</i>	BC	4	3.7	61	35
鹿角纯属 <i>Cervidellus</i>	BC	2	9.1	10.5	22.5
丽突属 <i>Acrobeles</i>	BC	2	3.9	2.2	8.9
头叶属 <i>Cephalobus</i>	BC	2	33.6	2.8	2.3
角头属 <i>Tylocephalus</i>	BC	2	3	2.9	3.3
威尔斯属 <i>Wilsonema</i>	BC	2	1.9	0.3	0.8
盆咽属 <i>Panagrolaimus</i>	BC	1	—	0.2	0.1
真头叶属 <i>Eucephalobus</i>	BC	2	—	0.1	—
双胃线虫属 <i>Diplogaster</i>	BC	1	—	0.1	—
板唇属 <i>Chioplacus</i>	BC	4	—	—	0.1
绕线属 <i>Plectus</i>	BC	2	—	0.3	0.3
细齿属 <i>Leptonchus</i>	FP	4	13.5	11.3	5.6
瘤咽属 <i>Tylencholaimellus</i>	FP	4	0.5	0.1	0.2
珍珠线虫属 <i>Nacobbus</i>	PP	3	2.6	0.3	1.2
剑属 <i>Xiphinema</i>	PP	5	—	0.9	0.1
短体属 <i>Pratylenchus</i>	PP	3	0.7	—	0.1
真滑刃属 <i>Aphelenchus</i>	PP	2	—	—	0.1
长针属 <i>Longidorus</i>	PP	5	3.2	1.0	0.8
垫刃属 <i>Tylenchu</i>	PP	2	—	0.2	0.1
小穿咽属 <i>Nygolaimellus</i>	Ca	4	1.4	0.1	5.3
狭咽属 <i>Discolaimus</i>	Ca	5	0.7	0.1	0.7
独壁齿属 <i>Campydora</i>	Ca	4	0.5	0.3	0.3
扁腔属 <i>Sectonema</i>	Ca	5	0.4	—	—
拟矛线属 <i>Dorylaimida</i>	Ca	4	—	—	0.1
微矛属 <i>Microdorylaimus</i>	OM	4	14.0	3.7	9.6
狭咽属 <i>Discolaimium</i>	OM	5	7.4	1.5	2.3
真矛线属 <i>Eudoerlaimus</i>	OM	4	—	—	0.1
拱唇属 <i>Labronema</i>	OM	4	—	—	0.1
桑尼属 <i>Thornia</i>	OM	4	—	—	0.1
拟桑尼属 <i>Thorneella</i>	OM	4	—	—	0.1

BC: 食细菌线虫 Bacterivores; FP: 食真菌线虫 Fungivores; PP: 植食性线虫 Plant-predators; Ca 捕食线虫 predators; OM: 杂食性线虫 Omnivores; 表中数字为此线虫属占所在线虫群落的百分比; c-p 值表明土壤线虫对环境扰动的敏感程度, 数值越大对环境变化越明显

2.2 生物结皮覆盖对土壤线虫的垂直分布特征的影响

由图 3 可知,生物结皮显著改变了土壤线虫丰度的垂直分布。即无结皮覆盖土壤中线虫丰度随土壤深度增加而增加,呈明显的正相关关系 ($r = 0.890, P < 0.001$),而藻结皮和藓结皮覆盖土壤中线虫丰度则随土壤深度增加而先升高后降低。同时,生物结皮类型也对土壤线虫丰度的垂直分布产生影响,即藻结皮覆盖土壤中线虫丰度在垂直分布上的峰值明显高于藓结皮。此外,生物结皮的发育也显著影响了土壤线虫 Shannon 指数的垂直分布。无结皮覆盖土壤中线虫 Shannon 指数与土壤深度呈正相关关系 ($r = 0.940, P < 0.001$),藻结皮呈正相关关系 ($r = 0.923, P < 0.001$),藓结皮也呈正相关关系 ($r = 0.960, P < 0.001$),即土壤线虫 Shannon 指数随土壤深度的增加而增加。生物结皮和无结皮虽然有相似的垂直递增特征,但生物结皮的递增幅度明显大于无结皮,且生物结皮在各土层上的土壤线虫 Shannon 指数均高于无结皮。以上结果表明生物结皮的发育影响土壤线虫的丰度和多样性的垂直分布。

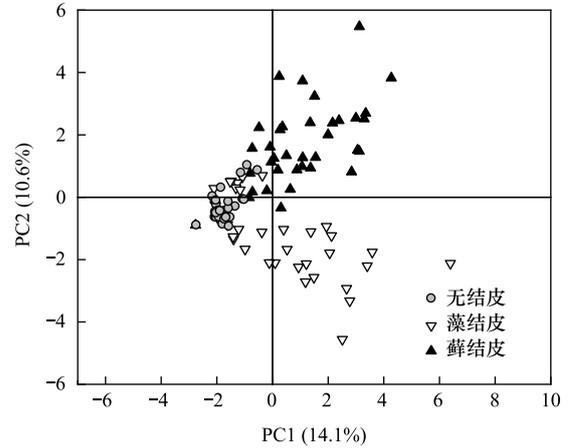


图 2 生物结皮与无结皮覆盖下土壤线虫群落结构的主成分 PCA 分析

Fig.2 PCA analysis results of soil nematode community from the plots of biocrusts and bare soil

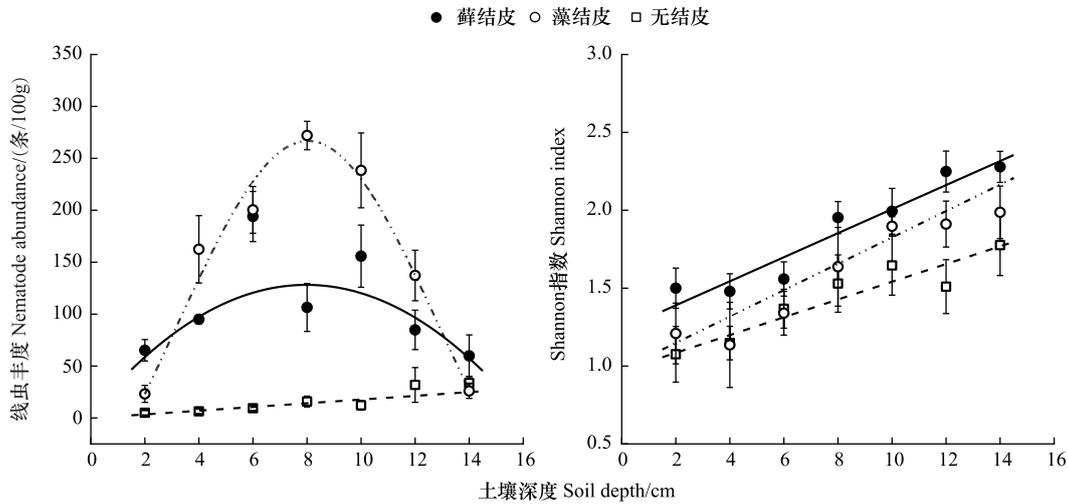


图 3 生物结皮与无结皮覆盖的 0—14 cm 土层的土壤线虫丰度和 Shannon 指数

Fig.3 Soil nematode abundance and Shannon index in the 0—14 cm soil layer of biocrusts and bare soil

2.3 土壤理化性质对土壤线虫群落的影响

双因素方差分析结果表明,结皮类型和土壤深度对土壤物理和土壤化学属性均具有极显著影响 ($P < 0.001$),同时结皮类型和土壤深度的交互分析结果表明,结皮类型和土壤深度对土壤物理和土壤化学属性具有极显著性影响 ($P < 0.001$),即两者对土壤属性存在交叉效应(表 3)。结皮类型对土壤有机质含量的影响最大,土壤深度对土壤温度的影响最大,结皮类型和土壤深度的交互作用对土壤 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 含量影响最大。因此,结皮类型和土壤深度共同作用,改变土壤的物理性质和化学性质。

灰色关联度分析结果表明(表 4),土壤温度、速效磷含量和有机质含量是影响土壤线虫属的丰富度的主要土壤因素,关联系数分别为 2.272、2.074 和 1.978;有机质含量、 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 含量和 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 含量是影响土壤线虫丰度的主要土壤因素,关联系数分别为 2.209、2.113 和 2.106;而速效磷含量、土壤水分含量和土壤温度是影响

土壤线虫多样性的主要土壤因素,关联系数分别为 2.289、2.255 和 2.235。根据灰色关联度分析结果,构建生物结皮类型、土壤深度和主要土壤因素对土壤线虫群落影响的结构方程模型(图 4)。生物结皮类型对土壤线虫的属的丰富度、丰度和多样性均呈现显著的直接负效应, P 值分别为-0.67、-0.46 和-0.50。土壤深度仅对土壤线虫的多样性有直接的正效应, P 值为 0.81。影响土壤线虫属的丰富度的主要因素中,速效磷含量和土壤有机质含量对土壤属的丰富度有显著的正效应,土壤温度对土壤属的丰富度有显著的负效应;影响土壤线虫丰度的主要土壤因素中,仅土壤有机质呈现显著的正效应;影响土壤线虫多样性的主要土壤因素中,速效磷含量有显著的正影响,土壤有机质则有显著的负影响。

表 3 结皮类型和土壤深度对土壤性质的影响分析

Table 3 Analysis of the influence of biocrusts type and soil depth on soil properties

土壤属性 Soil properties	结皮类型 Biocrusts type		土壤深度 Soil depth		结皮类型×土壤深度 Biocrusts type × Soil depth	
	F	P	F	P	F	P
土壤水分含量 Soil water content/(cm^3/cm^3)	79.43	< 0.001	23.60	< 0.001	7.08	< 0.001
土壤温度 Soil temperature/ $^{\circ}\text{C}$	2145.60	< 0.001	579.62	< 0.001	32.51	< 0.001
有机质含量 Organic matter content/(g/kg)	5064.09	< 0.001	19.50	< 0.001	26.61	< 0.001
NH_4^+ -N 含量 NH_4^+ -N content/(mg/kg)	59.45	< 0.001	178.05	< 0.001	19.18	< 0.001
NO_3^- -N 含量 NO_3^- -N content/(mg/kg)	212.20	< 0.001	111.10	< 0.001	63.47	< 0.001
速效磷含量 Available phosphorus content/(mg/kg)	43.51	< 0.001	16.69	< 0.001	10.43	< 0.001

表 4 土壤线虫属的丰富度、丰度和多样性与土壤属性的关联度分析

Table 4 Correlation coefficients between the generic richness or abundance or diversity of soil nematode and related soil properties

土壤属性 Soil properties	属的丰富度 Generic richness	丰度 Abundance	多样性 Diversity
土壤水分含量 Soil water content/(cm^3/cm^3)	1.908	1.922	2.255
土壤温度 Soil temperature/ $^{\circ}\text{C}$	2.272	1.588	2.235
有机质含量 Organic matter content/(g/kg)	1.978	2.209	2.020
NH_4^+ -N 含量 NH_4^+ -N content/(mg/kg)	1.549	2.106	1.543
NO_3^- -N 含量 NO_3^- -N content/(mg/kg)	1.445	2.113	1.448
速效磷含量 Available phosphorus content/(mg/kg)	2.074	1.759	2.289

3 讨论

3.1 生物结皮覆盖对土壤线虫的影响机制

本研究表明,生物结皮显著提升了土壤线虫的丰度和多样性,即藻结皮覆盖土壤中线虫属的丰富度、丰度和 Shannon 指数分别比无结皮增加了 35.2%、89.2% 和 4.5%,而藓结皮分别增加了 44.4%、83.0% 和 24.8%,这与 Darby 等^[24]的研究结果一致。在灰色关联度分析中,土壤温度和土壤水分是影响土壤线虫属的丰富度和 Shannon 指数的主要土壤因素,土壤养分是影响土壤线虫丰度的主要土壤因素。生物结皮显著提升土壤线虫属的丰富度、丰度和 Shannon 指数的可能原因是:(1)生物结皮的形成与发育能显著提高土壤细砂粒含量、降低粗砂粒含量,从而改善土壤的持水特性^[40-41],在很大程度上减少了土壤水分的流失,为土壤线虫提供了重要水源;(2)生物结皮通过菌丝体和分泌胞外多糖等物质具有更多的电荷吸附位点,促进了土壤养分的吸附和固持效应^[42];同时,这些有机胶结物质可被土壤微生物进一步分解、转化为土壤腐殖质,从而增加土壤养分的积累,为土壤线虫提供了食物来源;(3)生物结皮覆盖形成微小孔隙和微环境使土壤的孔隙度提高、孔隙结构趋于复杂,因此养分随水分在土壤中的迁移路径也趋于复杂^[43],从而延长了养分在土壤中的贮存时间,更有利于土壤线虫对养分的吸收和利用;(4)生物结皮形成过程中微生物和根系的黏结作用使得土壤中的土壤有机胶体、水稳性团聚体增多,从而改善了土壤质地并使土壤结构更为稳定^[1];同时生物结皮的形成为土壤

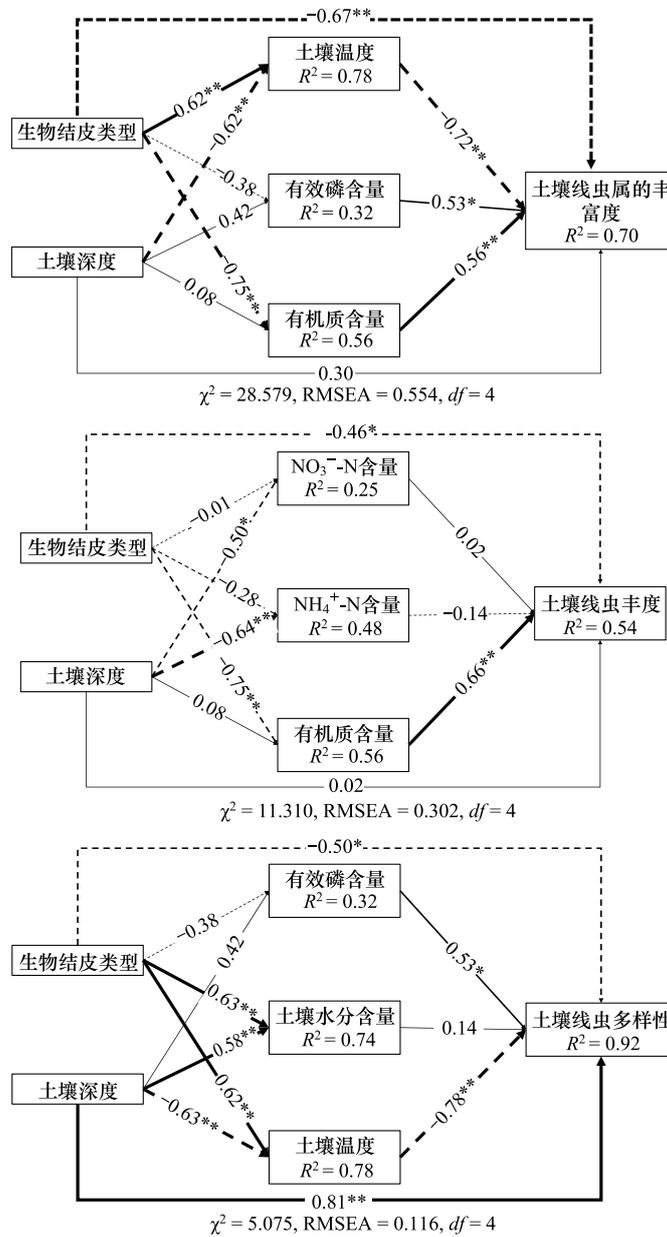


图 4 生物结皮类型、土壤深度和主要土壤影响因子对土壤线虫属的丰富度、丰度和多样性的结构方程模型

Fig.4 Structural equation modeling of soil nematode generic richness, abundance and diversity by biocrusts type, soil depth and major soil influences

* 和 ** 分别表示相关系数在 0.05, 0.01 水平显著; 虚线代表负效应, 实线代表正效应

增加了一层保护屏障, 较低的土壤热特性, 使其对土壤温度起到“缓冲作用”^[44], 为土壤线虫提供了更为稳定的栖息环境。

3.2 土壤线虫群落对不同生物结皮覆盖的响应及其机制

不同类型生物结皮对土壤线虫的丰度和多样性的影响存在差异, 即藓结皮覆盖土壤中线虫属的丰富度和多样性高于藻结皮, 而藓结皮覆盖土壤中线虫的丰度则低于藻结皮。藓结皮覆盖土壤中线虫属的丰富度和多样性高于藻结皮的可能原因是, 藓结皮是生物结皮发育的高级阶段, 其中的微生物活性更高, 能将更多的有机物质分解为矿质养分^[45-46], 从而为土壤线虫提供了更为丰富的食物源。同时, 藓结皮的优势藓种呈密集的丛状、垫状或毯状结构, 这些结构使其能够黏结更多的土壤, 形成致密的网状结构, 有助于降低土壤温度、增加土

壤湿度并改善土壤质地^[2],为土壤线虫提供了更适宜的生存环境。此外,藻结皮覆盖土壤中线虫的丰度高于藓结皮的可能原因是,藻结皮优势物种蓝藻是一种单细胞细菌,为食细菌土壤线虫提供了更为丰富的细菌食物源,因为食细菌线虫是土壤线虫群落结构中的大类,食细菌土壤线虫因此呈爆发式增长,从而使土壤线虫丰度大幅度提升。藻结皮覆盖下土壤线虫多样性比藓结皮低,杂食或捕食类土壤线虫占比小,减少了食细菌线虫因被捕食而降低其丰度的途径。在刘艳梅等^[25]的研究结果中,藓结皮覆盖下土壤线虫的丰度高于藻结皮,与本研究存在差异的原因可能为土壤线虫具有地域性,不同的实验样地存在着生物结皮发育程度、土壤理化性质等的差异。

在本研究中,土壤线虫的群落结构也因生物结皮类型而异,藻结皮覆盖土壤中线虫的结构指数和 PPI/MI 分别比藓结皮增加了 18.6% 和 23.2%,藻结皮覆盖土壤中食细菌线虫的占比相比于藓结皮增加了 7.8%,则藓结皮增加了土壤中其它食性线虫在土壤生态系统中所占比例。其原因可能是:相比于食细菌线虫,杂食或捕食类土壤线虫是一类以植物残渣和其他线虫为食的土壤线虫,对环境条件和食物来源要求更为严格^[47],而藓结皮相对藻结皮结构更为复杂,土壤生态系统更为成熟,受外界干扰程度低,所提供的生存和繁殖环境更为稳定。一方面,藓结皮发育过程中所提供的微生物、藻类、有机物质和土壤微生物量更为丰富,影响矿物质分解程度更大;同时,藓结皮具有更高的碳流通能力也使得土壤线虫的群落结构更为复杂和多样^[48];因此,藓结皮为土壤线虫提供了更为复杂的食物来源和更为稳定的生存环境。

3.3 生物结皮覆盖土壤中线虫群落的垂直分布特征及其驱动机制

研究表明,生物结皮覆盖土壤中线虫的丰度显著受土壤深度的影响,同时与无结皮覆盖土壤存在显著差异。具体而言,无结皮覆盖土壤中线虫丰度与土壤深度成显著正相关关系,即线虫丰度随土壤深度增加而增加,而生物结皮覆盖土壤中线虫丰度随土壤深度的增加先升高后降低。另外,土壤深度还显著影响土壤线虫的多样性,土壤线虫的多样性随土壤深度而增加;与无结皮相比,生物结皮覆盖使相同土壤深度的线虫多样性进一步提升。导致上述垂直分布特征的可能原因为:(1)风沙土是黄土高原具有代表性的土壤类型之一,凋落物等物质在土壤表层的聚集使得土壤表层有机质和养分含量较高,受降雨和灌溉的影响,较浅的土层会具有较高的土壤水分含量,但是因风沙土的土壤质地较为疏松,具有更高的渗透性和排水能力,导致水分、有机质和养分向下渗透到更深的土层,土壤线虫对水分和养分的需求较高,土壤线虫需迁移至更深的土层以获取足够的水分和养分以保持自身的生存;(2)黄土高原的夏季具有很高的地表温度,土壤线虫主要以土壤中的微生物为食物,高温使较浅的土壤表层微生物量减少,土壤线虫需向下迁移以寻找更多的食物;同时,土壤线虫不能保持恒定的体温,而较深的土壤深度通常具有相对稳定的土壤温度,土壤线虫作为土壤动物中具有很强游动性的代表之一,土壤线虫向深层土壤游动以避免外界环境带来的干旱、高温、有害物质等不利影响乃至可能造成得死亡;而生物结皮的生长繁殖改善了风沙土的土壤质地、缓冲了土壤温度、增加了土壤水分含量和养分含量,使土壤线虫在相同土层获得更低的土壤温度、更高的土壤水分、更多的土壤有机质含量和微生物量,且更适宜的栖息环境延长了土壤线虫的活动时间,但因生物结皮对土壤环境的影响范围有限,使土壤线虫丰度随土壤深度先升高后降低。因此,夏季较高的温度会促进土壤线虫迁移至更为舒适的土壤深度,而生物结皮通过影响土壤质地、水分含量、环境温度、有机质含量等因素影响着土壤线虫迁移的范围和深度。

4 结论

生物结皮发育显著增加土壤线虫的属的丰富度、丰度和多样性,增加范围分别为 35.2%—44.4%、83.0%—89.2% 和 4.5%—24.8%。生物结皮和土壤深度影响土壤线虫在土层中的属的丰富度、丰度、多样性,生物结皮类型对其影响程度不同。揭示了生物结皮覆盖土壤深度对线虫群落结构的影响程度和作用途径,研究结果有助于进一步认识土壤线虫群落的垂直分布特征及其与土壤环境之间的互馈机制,对于全面评价黄土高原生物结皮主导下的土壤生物多样性和生态系统多功能性具有重要参考价值。

参考文献(References):

- [1] Whitton B. Biological soil crust: structure, function, and management. *Biological Conservation*, 2002, 108(1): 129-130.
- [2] West N E. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*. Amsterdam: Elsevier, 1990: 179-223.
- [3] 王彦峰, 肖波, 汪万福, 余星兴, 张雪. 黄土高原蓝藻和藓类生物结皮对草本植物多样性及生物量的影响. *生态学报*, 2023, 43(16): 6570-6580.
- [4] Bowker M A, Reed S C, Maestre F T, Eldridge D J. Biocrusts: The living skin of the earth. *Plant and Soil*, 2018, 429(1-2): 1-7.
- [5] Aslam S N, Dumbrell A J, Sabir J S, Mutwakil M H Z, Baeshen M M N, Abo-Aba S E M, Clark D R, Yates S A, Baeshen N A, Underwood G J C, McGenity T J. Soil compartment is a major determinant of the impact of simulated rainfall on desert microbiota. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(12): 5048-5062.
- [6] Manuel D, Lourdes M, Fernando T M, Antonio G. Biocrusts control the nitrogen dynamics and microbial functional diversity of semi-arid soils in response to nutrient additions. *Plant and Soil*, 2013, 372(1-2): 643-654.
- [7] 胡忠旭, 赵允格, 王一贺. 黄土丘陵区不同类型生物结皮下土壤微生物的分布特征. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2017, 45(6): 105-114.
- [8] 龚健, 张丙昌, 索菲娅. 生物结皮中优势蓝藻胞外多糖对几种荒漠草本植物种子萌发的影响. *中国沙漠*, 2015, 35(3): 639-644.
- [9] Li S L, Bowker M A, Xiao B. Impacts of moss-dominated biocrusts on rainwater infiltration, vertical water flow, and surface soil evaporation in drylands. *Journal of Hydrology*, 2022, 612: 128176.
- [10] Sun F H, Xiao B, Kidron G J. Towards the influences of three types of biocrusts on soil water in drylands: Insights from horizontal infiltration and soil water retention. *Geoderma*, 2022, 428: 116136.
- [11] Xiao B, Wang H F, Fan J, Fischer T, Veste M. Biological soil crusts decrease soil temperature in summer and increase soil temperature in winter in semiarid environment. *Ecological Engineering*, 2013, 58: 52-56.
- [12] 赵哈林, 郭轶瑞, 周瑞莲, 左小安. 降尘、凋落物和生物接种对沙地土壤结皮形成的影响. *土壤学报*, 2011, 48(4): 693-700.
- [13] 刘玉冰, 王增如, 高天鹏. 温带荒漠生物土壤结皮微生物群落结构与功能演替研究综述. *微生物学通报*, 2020, 47(9): 2974-2983.
- [14] Delgado-Baquerizo M., Maestre F T, Eldridge D J, Bowker M A, Jeffries T C, Singh B K. Biocrust-forming mosses mitigate the impact of aridity on soil microbial communities in drylands: observational evidence from three continents. *The New Phytologist*, 2018, 220(3): 824-835.
- [15] 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, 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, 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, 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: 194-198.
- [16] Neher A D. Ecology of plant and free-living nematodes in natural and agricultural soil. *annual review of phytopathology*, 2010, 48(1): 371-394.
- [17] 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.
- [18] 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.
- [19] Zhao J, Neher D A, Fu S L, Li Z A, Wang K L. Non-target effects of herbicides on soil nematode assemblages. *Pest Management Science*, 2013, 69(6): 679-684.
- [20] 胡正锬. 全球变化对典型高原土壤微食物网结构及功能的影响机制[D]. 南京: 南京农业大学, 2021.
- [21] 邵元虎, 傅声雷. 试论土壤线虫多样性在生态系统中的作用. *生物多样性*, 2007, (2): 116-123.
- [22] 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.
- [23] Li G, Liu T, Whalen J K, Wei Z. Nematodes: an overlooked tiny engineer of plant health. *Trends in Plant Science*, 2024, 29(1): 52-63.
- [24] Darby B J, Neher D A, Belnap J. Soil nematode communities are ecologically more mature beneath late- than early-successional stage biological soil crusts. *Applied Soil Ecology*, 2007, 35(1): 203-212.
- [25] 刘艳梅, 李新荣, 赵昕, 张鹏, 回嵘. 生物土壤结皮对荒漠土壤线虫群落的影响. *生态学报*, 2013, 33(9): 2816-2824.

- [26] Zhi D J, Ding X X, Nan W B, Li H Y. Nematodes as an indicator of biological crust development in the tengger desert, China. *Arid Land Research and Management*, 2009, 23(3): 223-236.
- [27] Yang H Y, Liu C Z, Liu Y M, Xing Z S. Impact of human trampling on biological soil crusts determined by soil microbial biomass, enzyme activities and nematode communities in a desert ecosystem. *European Journal of Soil Biology*, 2018, 87: 61-71.
- [28] Xiao L M, Zhang W, Hu P L, Zhao J, Wang K L. Effect of moss removal on soil multifunctionality during vegetation restoration in subtropical ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 2024, 194: 105170.
- [29] Martin J P. Nematology-fundamentals and recent advances with emphasis on plant parasitic and soil forms. *Soil Science Society of America Journal*, 1961, 25(4): 184.
- [30] 尹文英. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998.
- [31] 尹文英. 中国亚热带土壤动物. 北京: 科学出版社, 1992.
- [32] Shannon C E. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 1948, 27(3): 379-423.
- [33] 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.
- [34] Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 1990, 83(1): 14-19.
- [35] Verschoor B C, De Goede R G M, Verschoor B. The nematode extraction efficiency of the Oostenbrink elutriator-cottonwool filter method with special reference to nematode body size and life strategy. *Nematology*, 2000, 2(3): 325-342.
- [36] 易小琳, 李酉开, 韩琅丰. 紫外分光光度法测定土壤硝态氮. *土壤通报*, 1983, (6): 35-40.
- [37] 赵洁, 王莉. 分光光度法快速测定硝、铵态氮的可行性研究. *现代农业科技*, 2011, (6): 42, 45.
- [38] 程乐明, 陈良, 刘建雷, 刘松峰, 柳听海. 碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定土壤有效磷的注意事项. *现代农业科技*, 2009, (3): 205.
- [39] 牛永琦, 陈兰生. 土壤有机质测定方法的进展. *干旱环境监测*, 1998, (2): 97-100, 128.
- [40] Gao L Q, Bowker M A, Xu M X, Sun H, Tuo D F, Zhao Y G. Biological soil crusts decrease erodibility by modifying inherent soil properties on the Loess Plateau, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 105: 49-58.
- [41] 何芳兰, 郭春秀, 吴昊, 刘左军, 徐文, 金红喜. 民勤绿洲边缘沙丘生物土壤结皮发育对浅层土壤质地、养分含量及微生物数量的影响. *生态学报*, 2017, 37(18): 6064-6073.
- [42] 王芳芳, 肖波, 李胜龙, 孙福海. 黄土高原生物结皮对土壤养分的表层聚集与吸附固持效应. *植物营养与肥料学报*, 2021, 27(9): 1592-1602.
- [43] 王芳芳, 肖波, 孙福海, 李胜龙. 黄土高原生物结皮覆盖对风沙土和黄绵土溶质运移的影响. *应用生态学报*, 2020, 31(10): 3404-3412.
- [44] Xiao B, Ma S, Hu K L. Moss biocrusts regulate surface soil thermal properties and generate buffering effects on soil temperature dynamics in dryland ecosystem. *Geoderma*, 2019, 351: 9-24.
- [45] 邱东, 张静, 吴楠, 陶冶. 微生境对耐旱石生毛尖紫萼藓水分保持与散失特性的影响. *植物研究*, 2021, 41(2): 180-190.
- [46] 张雅丽, 张丙昌, 赵康, 李凯凯, 刘燕晋. 毛乌素沙地不同类型生物结皮细菌群落差异及其驱动因子. *生物多样性*, 2023, 31(8): 83-93.
- [47] Cesarz S, Reich P B, Scheu S, Ruess L, Schaefer M, Eisenhauer N. Nematode functional guilds, not trophic groups, reflect shifts in soil food webs and processes in response to interacting global change factors. *Pedobiologia-Journal of Soil Ecology*, 2015, 58(1): 23-32.
- [48] 李永刚, 张元明. 干旱荒漠区不同藓结皮斑块碳通量对降雨量变化的响应. *生态学报*, 2023, 43(4): 1584-1595.