

DOI: 10.11766/trxb201512190508

# 放牧管理对青藏高原东缘高寒草甸土壤线虫的影响\*

胡 靖 何 贵 勇 尹 鑫 李 兰 平 陈 晗 闫 俊 杜 国 祯<sup>†</sup>

(兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000)

**摘要** 不同强度、季节的放牧是草地生态系统中主要的放牧管理措施, 在生物多样性维持以及生态过程发挥中起着重要的作用, 然而, 关于青藏高原东缘高寒草甸地区放牧对土壤线虫群落的研究甚少。本文调查了放牧(轻度、中度和重度)对植物群落、土壤理化性质和线虫群落的影响。结果表明: 植物群落、土壤理化性质和线虫群落受到放牧、时间以及放牧和时间共同作用的影响; 食细菌线虫、植物凋落物生物量、根生物量、土壤含水量、土壤有机碳含量在轻度放牧草地内最高( $p < 0.05$ ) ; 杂类草生物量在中度放牧草地内最高; 杂食线虫数量在重度放牧地内最低( $p < 0.05$ )。植物群落和土壤特性与土壤线虫群落有明显的相关关系( $p < 0.05$ )。结构方程模型显示食草动物主要通过植物群落影响植食和食细菌线虫, 进一步的研究应针对植物群落多样性以及个体特征对线虫群落的影响。

**关键词** 放牧管理; 植物群落; 土壤理化性质; 线虫群落

**中图分类号** Q143      **文献标识码** A

青藏高原高寒草甸生态系统在保持植物、动物群落多样性方面发挥着重要的作用<sup>[1]</sup>。不同强度、季节的食草动物放牧是草地生态系统主要的放牧管理措施, 在生物多样性和生态过程中发挥着重要的作用<sup>[2-3]</sup>。在该地区, 植物群落特征<sup>[4]</sup>和土壤理化性质<sup>[5]</sup>的研究已经开展, 但是有关土壤线虫多样性的研究鲜有报道。

土壤线虫指示生态系统结构和功能的潜力已经逐渐被生态学家认可<sup>[3]</sup>。线虫在多个土壤食物网营养层级中扮演着重要的作用, 参与凋落物的分解、养分循环以及演替等生态过程<sup>[6]</sup>。国内外有关放牧对线虫群落数量影响的研究结果并不一致, 放牧有可能增加、降低或者对群落数量的影响较弱<sup>[7-8]</sup>, 因而该地区亟需更多的研究以明确放牧对线虫群落的影响。

放牧改变了高寒草甸植物群落特征<sup>[4]</sup>和土壤过程<sup>[5, 9]</sup>。食草动物通过植物群落和土壤性质的

变化对土壤线虫群落发挥作用。植物群落特征的变化可以改变进入到土壤食物网中营养资源的质量和数量; 土壤性质的改变将影响土壤生物的生境以及营养供应<sup>[10-11]</sup>。以往的研究侧重于讨论这两者单独对线虫群落的作用, 很少有结合植物群落、土壤特征系统探讨食草动物对线虫群落影响的研究。线虫群落包含了不同的营养类群, 它们在土壤食物网中发挥着不同的作用<sup>[12]</sup>。但是, 不同营养类群对放牧的响应机制尚不清楚, 植物群落和土壤理化性质对营养类群的相对作用大小需要进一步深入探讨。

在青藏高原高寒草地内, 我们调查了长期不同放牧方式下植物群落、土壤理化性质和土壤线虫群落的改变, 并通过结构方程模型(structural equation modeling, SEM)来探讨放牧对土壤线虫群落作用路径, 以解决两个科学问题: 1) 放牧管理如何影响土壤线虫群落数量; 2) 食草动物对不同线虫营养类群的作用路径。

\* 国家自然科学基金项目(40930533)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 40930533)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: guozdu@lzu.edu.cn

作者简介: 胡 靖(1986—), 男, 河北省秦皇岛人, 博士研究生, 主要从事土壤动物生态学。E-mail: 9986hujing@163.com

收稿日期: 2015-12-19; 收到修改稿日期: 2016-06-14; 优先数字出版日期(www.cnki.net): 2016-09-06

## 1 材料与方法

### 1.1 试验区概况

试验地位于兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站玛曲分站, 属青藏高原东部, 甘南州玛曲地区( $35^{\circ}58'N$ ,  $101^{\circ}53'E$ , 海拔 $3\ 500\ m$ ), 该区域紫外线辐射强烈, 冬季持续期较长, 夏季短而寒冷, 一年中霜期 $270\ d$ , 日照 $2\ 580\ h$ 。年均气温为 $1.2^{\circ}C$ (1月气温 $-10^{\circ}C$ ; 7月气温 $11.7^{\circ}C$ ), 年均降水量 $620\ mm$ 。植被为青藏高原高寒草甸植物群落, 以莎草科、禾本科以及其他一些杂类草为主<sup>[4]</sup>。

### 1.2 试验设计及采样区域

试验地牧场被同一牧民饲养的相同牲畜按照相同放牧管理方式已经持续 $15\ a$ 。土壤和植物取样在3块牧场内进行, 包括轻度放牧、中度放牧和重度放牧区, 代表了不同的放牧时间和放牧管理强度(图1)。于1999年在牧场中心设置了围栏, 围栏草地内, 草场坡度、植被以及土壤特征较为一致。

地上植被生物量经常作为衡量放牧强度的方

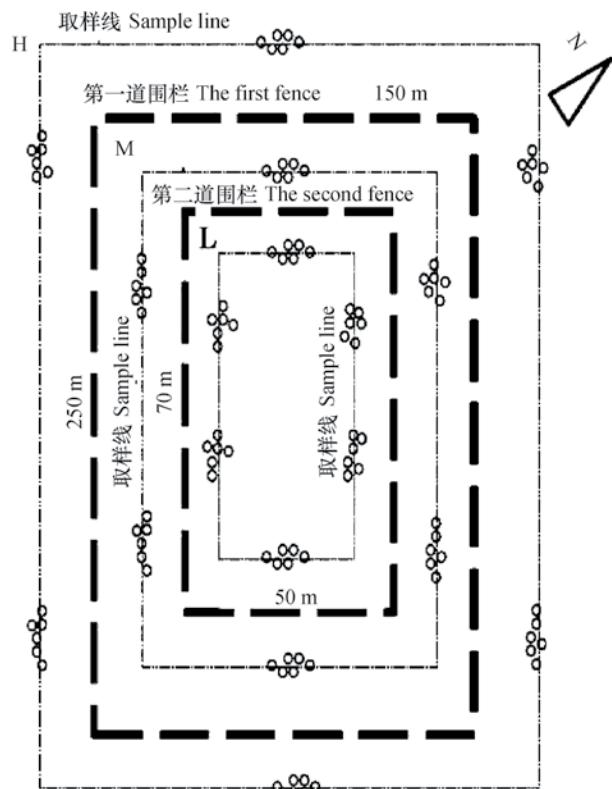


图1 不同放牧管理措施草地内土壤取样示意图

Fig. 1 Schematic for soil sampling in grasslands in different grazing degree

法<sup>[4]</sup>, 不同放牧强度下, 植被群落的种类明显不同, 植被生物量( $g\ m^{-2}$ )在不同放牧强度的草场内具差异性( $F=39.468$ ,  $p < 0.001$ )。不同放牧管理措施草场特征如下:

**轻度放牧:** 面积大约 $2\ hm^2$ (图1中第二道围栏内), 牲畜头数大约2头牛, 冬季放牧。牲畜仅取食植物已死亡部分, 生长过程中的植物未受影响。植物群落以禾本科为优势种。优势种有披碱草(*Elymus dahuricus*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)和线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)等。地上生物量为 $656.5 \pm 49.1\ g\ m^{-2}$ (干草质量)。

**中度放牧:** 面积大约 $9\ hm^2$ (图1中第一道围栏与第二道围栏中间区域), 牲畜头数大约10头牛, 每年4月至10月放牧。放牧强度高于轻度放牧草场, 低于重度放牧草场。优势种有异针茅(*Stipa aliena*)、禾叶嵩草(*Kobresia graminifolia*)以及草玉梅(*Anemone rivularis*)。地上生物量为 $383.9 \pm 17.7\ g\ m^{-2}$ 。

**重度放牧:** 面积大约 $13\ hm^2$ (第一道围栏外围), 牲畜头数大约20头牛, 自1999年开始, 牲畜在该样地内常年自由放养。植物生物量非常低, 呈明显的退化状况。在一些区域, 草地受到高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)以及旱獭(*Marmota himalayana*)的破坏。优势种植物有鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)以及披碱草(*Elymus dahuricus*)。地上生物量为 $205.4 \pm 11.4\ g\ m^{-2}$ 。

### 1.3 样品采集与分析

在每个放牧处理草地内, 设立了取样线, 沿取样线选择6个取样地点, 短边上2个, 长边上4个(图1)。植物群落调查在2012年5月、7月、9月进行。用 $50\ cm \times 50\ cm$ 样方框, 随机取样, 记录样方框内所有植物个体数, 然后分别按照禾草、莎草、杂类草齐地面剪取, 带回实验室置于烘箱,  $80^{\circ}C$ 、24 h烘干至恒重, 测量植物群落生物量。

土壤线虫、理化性质测量样品的采集与植物群落调查同步, 在每个取样地点内, 用土钻(直径38 mm; 长15 cm)采集 $0\sim15\ cm$ 土样6个, 混合为一个样品, 用于土壤线虫群落调查和理化性质测定。土壤含水量的测定采用重量分析法( $105^{\circ}C$ 烘24 h), 土壤有机碳测定采用重铬酸钾氧化法; 速效氮和有效磷利用注射流动分析仪(Skalar, Breda, Netherlands)测定。

#### 1.4 线虫分离和鉴定

用于线虫分离和鉴定的土壤样品在4℃冰箱中存放1~2 d后，量取50ml土壤利用改进的贝曼漏斗分离法分离48h。当分离出的线虫数量少于或等于150条时，鉴定所有的线虫种类；当数量多于150条时，鉴定前150条，然后统计所有线虫数量，按比例划分线虫种类。本文根据线虫的头部形态学特征和取食生境将土壤线虫鉴定到属水平<sup>[13-14]</sup>。根据Yeates等<sup>[11]</sup>的划分原则，将土壤线虫划分为5个营养类群：植食（Plant feeders）、食真菌（Fungivores）、食细菌（Bacterivores）、捕食（Predators）和杂食（Omnivores）。此外，Bongers<sup>[15]</sup>给每种线虫赋予cp（Colonizers-Persisters）值，根据土壤线虫生活史对策不同，cp值变化范围在1~5之间。

#### 1.5 数据分析

放牧管理措施对土壤理化特征、植物和线虫群落的影响用单因素方差分析法和重复测量方差分析

进行判断。所有数据分析过程在SPSS 19.0（SPSS Inc., Chicago, IL, USA）分析软件上完成。数据进行对数（ $\ln(x + 1)$ ）转换以确保正态分布和方差齐性检验。曼特尔检测（Mantel tests）用来验证线虫群落组成矩阵与植物群落组成矩阵或者线虫群落组成矩阵与土壤理化性质变量矩阵之间的相互关系。曼特尔检测（Mantel tests）过程是在R软件包‘ade4’中‘mantel.rtest’功能中进行的。

运用结构方程模型（structural equation modeling, SEM）分析食草动物对线虫类群的影响路径<sup>[16]</sup>，本文采用最大似然估计 $\chi^2$ 适合度（Maximum likelihood  $\chi^2$  goodness-of-fit test）和Joreskog's适合度（Joreskog's goodness-of-fit test, GIF）来反映模型的适合度（在这些模型检验中，较大的p值表明方程模型的拟合程度越高）。在进行SEM分析之前，利用主成分分析法（PCA）对土壤理化特性，植物群落组成特性进

表1 不同时间下不同放牧管理措施草地内土壤理化性质

Table 1 Soil physicochemical properties of grasslands relative to grazing degree and sampling time

月份 Month	放牧管理措施 Grazing degree	土壤含水量 Soil moisture (%)	有机碳 Organic carbon ( g kg <sup>-1</sup> )	速效氮 Readily available nitrogen ( mg kg <sup>-1</sup> )	有效磷 Available phosphorus ( mg kg <sup>-1</sup> )
5月 May	轻度放牧 Light grazing	166.0 ± 0.1	157.6 ± 13.2	38.0 ± 6.4	1.2 ± 0.2
	中度放牧 Moderate grazing	162.0 ± 0.4	149.7 ± 27.6	46.3 ± 8.5	1.1 ± 0.2
	重度放牧 Heavy grazing	75.0 ± 0.1	87.5 ± 8.4	56.5 ± 6.2	1.8 ± 0.4
7月 July	轻度放牧 Light grazing	157.0 ± 0.1	157.1 ± 12.1	40.8 ± 8.4	2.2 ± 0.5
	中度放牧 Moderate grazing	131.0 ± 0.3	137.0 ± 20.1	28.9 ± 4.3	2.0 ± 0.2
	重度放牧 Heavy grazing	75.0 ± 0.0	88.6 ± 4.8	21.9 ± 2.9	2.3 ± 0.1
9月 Sep.	轻度放牧 Light grazing	185.0 ± 0.2	177.2 ± 8.3	39.7 ± 2.6	0.7 ± 0.1
	中度放牧 Moderate grazing	176.0 ± 0.3	167.6 ± 22.4	34.5 ± 6.0	1.4 ± 0.4
	重度放牧 Heavy grazing	97.0 ± 0.2	110.7 ± 17.5	30.2 ± 1.7	1.5 ± 0.1

注：平均值 ± 标准误差 Note: Means ± S.E

行降维处理。第一主成分 (PC1) 用于SEM分析。土壤因子的第一主成分解释了67%的变量, 植物因子的第一主成分解释了63%的变量。SEM分析在AMOS17.0上进行。

## 2 结 果

### 2.1 放牧对植物群落和土壤性质的影响

植物群落、土壤理化性质受到放牧、取样时间以及放牧和取样时间相互作用的影响(表1、表2、图2)。整个调查期间, 禾本科植物生物量在轻度放牧草地内最高; 杂类草生物量在中度放牧草地内最高; 根生物量、凋落物生物量、土壤含水量、土壤有机碳含量在轻度放牧草地内最高, 在重度放牧草地内最低; 轻度放牧草地内, 9月土壤有效磷含

量最低, 7月速效氮含量最高。

### 2.2 放牧对线虫群落的影响

调查共发现42个线虫属(表3)。植食线虫、食真菌线虫、食细菌线虫分别在轻度、中度、重度放牧地内出现了6、7、17个属; 捕食线虫在轻度、中度和重度放牧地内分别出现了4、2和3个属; 杂食线虫在轻度和重度放牧地分别出现了5个属, 在中度放牧地内分别出现了6个属。Ba3类群中的*Prismatolaimus*、Ba2类群中的*Plectus*和Pf2类群中的*Tylenchus*分别是轻度、中度和重度放牧地内的优势属。

土壤线虫群落以及营养类群数量受到放牧、取样时间以及放牧和取样时间相互作用的影响(表4)。食细菌线虫是该地区线虫群落的优势营养类群。在整个调查期间内, 植食线虫数量在重度放牧地内最高, 食细菌线虫数量在轻度放牧地内最高;

表2 不同时间下不同放牧管理措施草地内植物群落生物量和土壤理化性质的重复测量方差分析

**Table 2** Repeated measurements and ANOVA for effects of grazing on biomass of plant communities and soil physicochemical properties relative to degree of grazing and time of sampling

项目 Items	指标 Index	土壤理化性质				植物群落生物量					
		Soil physicochemical properties				Biomass of plant community					
		土壤含水量 Soil moisture	有机碳 Organic carbon	速效氮 Readily available nitrogen	有效磷 Available phosphorus	禾本科 Gramineae	莎草科 Cyperaceae	杂类草 Ruderal grass	根 Root	凋落物 Litter	
放牧 Grazed	Df	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
取样时间 Sample time	F	31.647	12.925	0.480	1.583	811.787	207.532	28.612	137.013	8.816	
	p	<0.01	0.001	0.628	0.238	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.003	
放牧× 取样时间 Grazed × Sample time	Df	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
	F	1.434	1.979	5.598	9.563	323.977	427.220	44.338	21.503	122.214	
	p	0.254	0.156	0.009	0.001	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	
	Df	4	4	4	4	4	4	4	4	4	
	F	0.130	0.062	2.453	1.157	348.015	52.234	14.433	10.781	17.083	
	p	0.970	0.992	0.067	0.349	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	

杂食线虫数量在重度放牧地内最低(图3)。

### 2.3 土壤线虫群落与植物和土壤的关系

线虫群落矩阵与植物群落和土壤特性矩阵关系的曼特尔检测表明: 植物群落特征(包括禾本科、莎草科、杂类草、地下根和凋落物生物量)和土壤理化性质(包括土壤含水量、有效磷、速效氮和有

机碳含量)的矩阵变量均与土壤线虫群落(包括植食、食真菌、食细菌、捕食和杂食线虫数量)的矩阵变量有明显的相关关系( $p < 0.05$ )。植物群落矩阵变量曼特尔检测 $r$ 值得分( $r=0.221$ )较土壤理化性质矩阵高( $r=0.165$ ), 表明植物群落与土壤线虫群落的相关性更高。

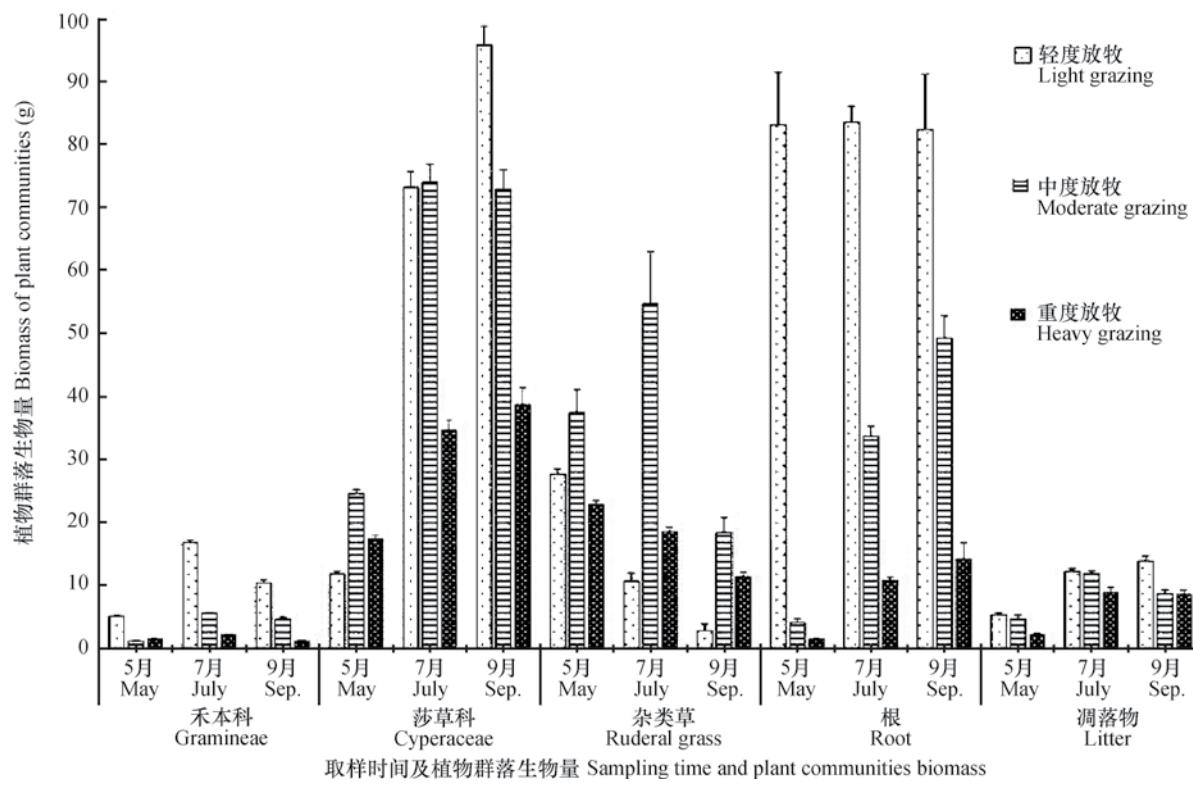


图2 不同放牧管理措施在不同取样时间下植物群落特征

Fig. 2 Characteristics of plant communities of grasslands different in grazing degree and sampling time

表3 线虫群落组成属百分比在不同管理措施草地内变化情况（全部取样平均值）

Table 3 Change in composition (%) of nematodes communities in grasslands different in grazing degree (mean of all the samples)

属 Genus	营养类群 Trophic group <sup>1)</sup>	轻度放牧 Light grazing	中度放牧 Moderate grazing	重度放牧 Heavy grazing
<i>Tylenchus</i>	Pf2	3.6 <sup>2)</sup>	6.8	15.6
<i>Helicotylenchus</i>	Pf3	1.8	3.9	4.8
<i>Hirschmanniella</i>	Pf3	3.1	0.1	0.1
<i>Rotylenchus</i>	Pf3	0.1	0.2	0.8
<i>Tylenchorhynchus</i>	Pf3	3.8	0.7	3.1
<i>Axonchium</i>	Pf5	0.7	0.5	0.7
<i>Aphelenchoides</i>	Fu2	0.7	2.5	3.3
<i>Aphelenchus</i>	Fu2	0.2	0.5	0.7
<i>Ditylenchus</i>	Fu2	0.8	1.2	1.1
<i>Filenchus</i>	Fu2	3.0	4.5	4.7
<i>Dorylaimoides</i>	Fu4	1.0	1.8	3.2
<i>Leptonchus</i>	Fu4	0.3	0.9	0.7
<i>Caenorhabditis</i>	Ba1	— <sup>3)</sup>	0.2	0.1
<i>Diploscapter</i>	Ba1	0.1	—	—
<i>Mesorhabditis</i>	Ba1	0.4	1.3	0.2

续表

属 Genus	营养类群 Trophic group <sup>1)</sup>	轻度放牧 Light grazing	中度放牧 Moderate grazing	重度放牧 Heavy grazing
<i>Protorhabditis</i>	Ba1	1.7	2.5	2.2
<i>Acrobaeles</i>	Ba2	—	0.3	—
<i>Acrobelloides</i>	Ba2	0.3	6.3	11.6
<i>Anaplectus</i>	Ba2	10.8	6.4	2.1
<i>Cephalobus</i>	Ba2	1.1	9.7	8.4
<i>Chiloplacus</i>	Ba2	0.1	0.2	0.3
<i>Chiloplectus</i>	Ba2	0.2	—	0.3
<i>Monhystera</i>	Ba2	10.8	1.2	1.1
<i>Plectus</i>	Ba2	8.3	11.2	6.1
<i>Tylocephalus</i>	Ba2	0.4	3.1	1.6
<i>Bastiania</i>	Ba3	0.1	0.1	0.4
<i>Cylindrolaimus</i>	Ba3	2.6	0.2	1.2
<i>Prismatolaimus</i>	Ba3	13.3	7.6	7.3
<i>Rhabdolaimus</i>	Ba3	1.3	0.4	0.5
<i>Teratocephalus</i>	Ba3	8.1	7.3	4.2
<i>Alaimus</i>	Ba4	0.6	2.5	1.0
<i>Tripyla</i>	Pr3	0.3	—	—
<i>Coomansus</i>	Pr4	1.4	0.6	—
<i>Iotonchus</i>	Pr4	0.5	0.4	0.6
<i>Aquatides</i>	Pr5	—	—	0.3
<i>Nygolaimus</i>	Pr5	0.3	—	0.1
<i>Allodorylaimus</i>	Om4	2.0	3.7	4.4
<i>Enchodelus</i>	Om4	6.1	1.0	2.1
<i>Epidorylaimus</i>	Om4	3.2	3.8	2.7
<i>Labronema</i>	Om4	0.3	1.3	1.3
<i>Mesodorylaimus</i>	Om4	6.4	4.6	1.1
<i>Aporcelaimus</i>	Om5	—	0.5	—

1) 线虫群落的营养类群分类依据线虫栖息环境以及生活史对策, 根据Bongers和Bongers [ 11 ] 及Ferris等 [ 17 ] 将线虫群落分为: Pf: 植食线虫、Fu: 食真菌线虫、Ba: 食细菌线虫、Pr: 捕食线虫、Om: 杂食线虫; c-p值划分依据文献 [ 15 ] 。下同 2) 该线虫种类在线虫群落中所占的比例(取样平均值)。3) 该线虫种类在线虫群落中所占的比例少于0.1%或者在样品中没有发现该种类 Note: 1) Trophic groups of soil nematodes characterized by feeding habits and life history characters. Pf stands for phytophagans; Fu for fungivores; Ba for bacterivores; Pr, predators; and Om for omnivores<sup>[11, 17]</sup>; numbers following the functional groups indicate the cp values<sup>[15]</sup>. The same below. 2) Proportion of each genus is the mean of three sampling times (May, July and September). 3) ‘—’ represents situations where this genus of nematode genus is less than 0.1% in the total population of nematodes, or not found

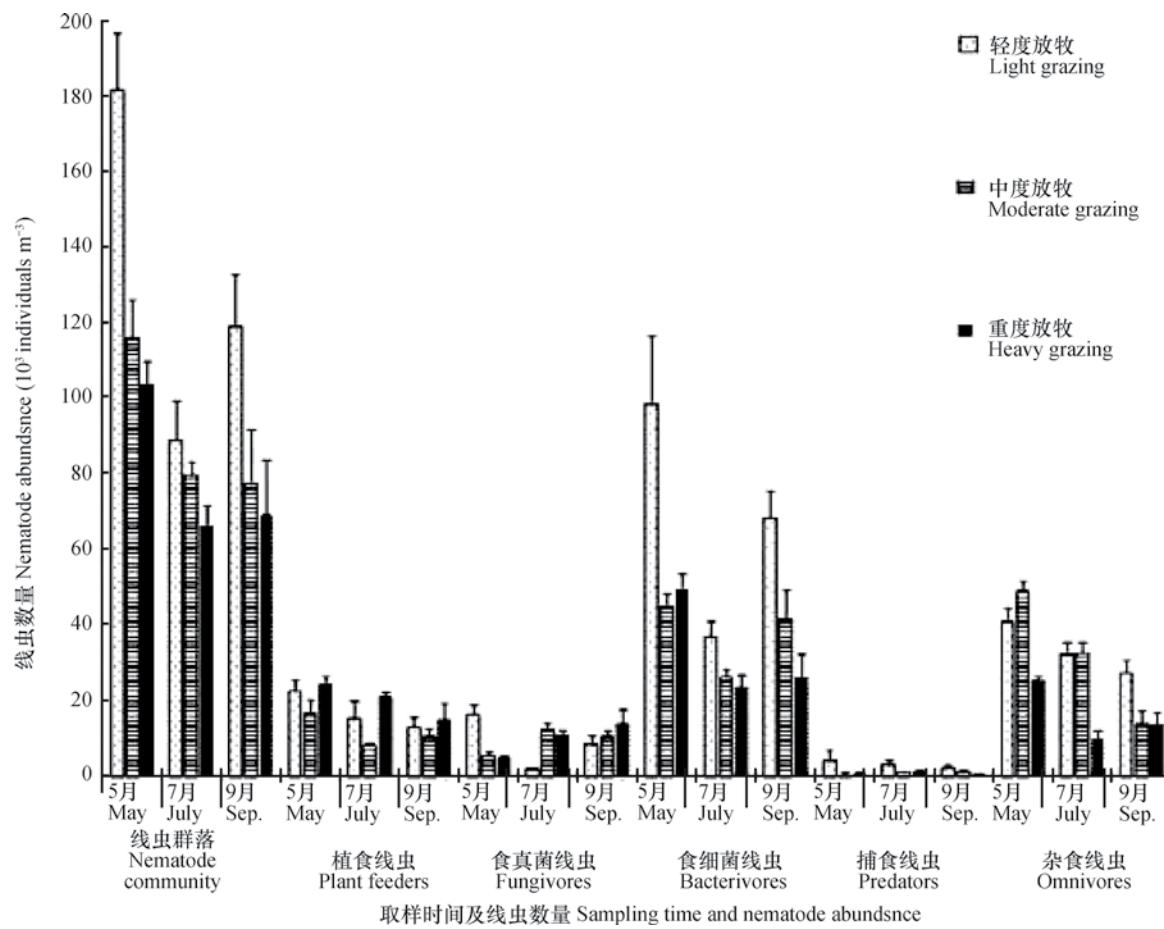


图3 不同放牧管理措施在不同取样时间下的线虫群落以及营养类群数量

Fig. 3 Populations of nematode communities and trophic groups in grasslands different in grazing degree and sampling time

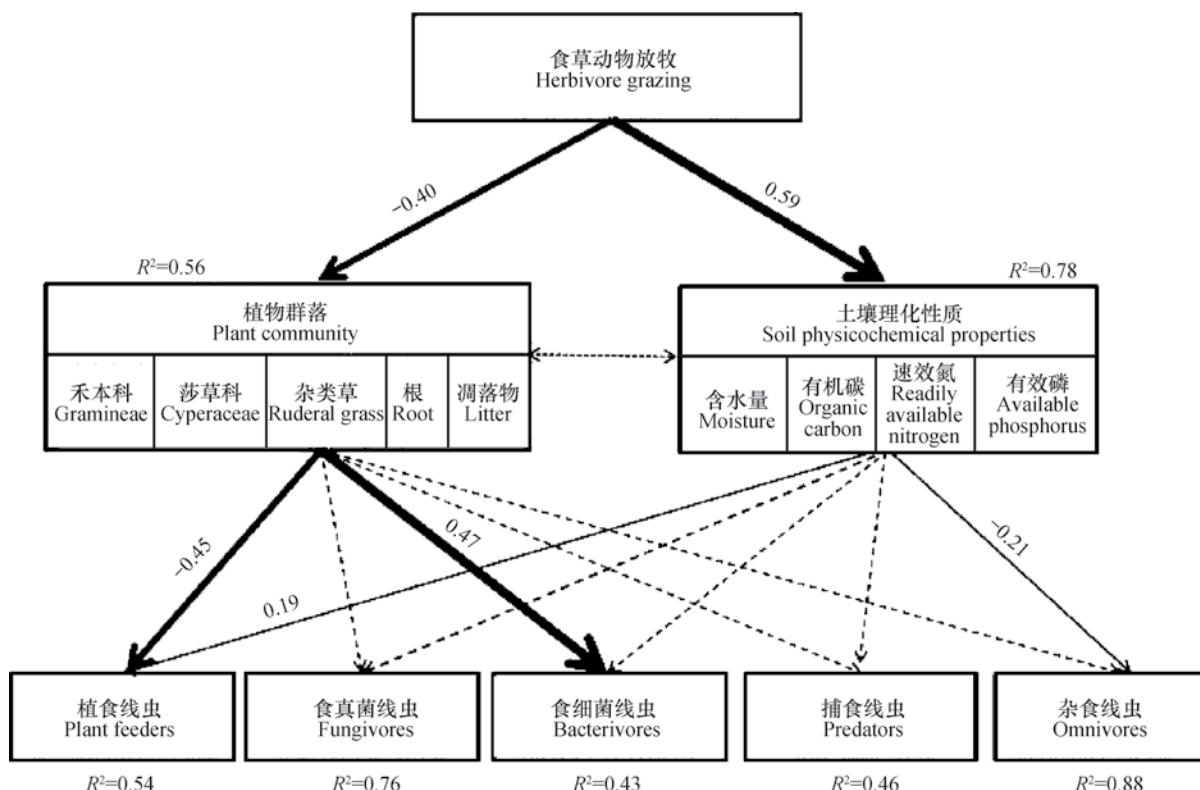
表4 放牧管理措施、取样时间影响线虫群落和营养类群的重复测量方差分析结果

**Table 4** Effects of grazing and timing of sampling on nematode communities and trophic groups evaluated via repeated measurement and ANOVA

项目 Items	统计指标 Statistical indices	线虫群落以及营养类群					
		Nematode communities and trophic groups					
		线虫群落 Nematode community	植食线虫 Plant feeders	食真菌线虫 Fungivores	食细菌线虫 Bacterivores	捕食线虫 Predators	杂食线虫 Omnivores
放牧 Grazed	Df	2	2	2	2	2	2
取样时间 Sample time	F	21.640	6.699	0.251	19.490	8.662	42.215
	p	< 0.01	0.008	0.781	0.008	0.003	< 0.01
放牧 × 取样时间 Grazed × Sample time	Df	4	4	4	4	4	4
放牧 × 取样时间 Grazed × Sample time	F	1.882	0.466	10.378	2.397	0.305	5.332
	p	0.139	0.760	< 0.01	0.072	0.873	0.002

SEM分析结果得到了试验变量之间的关系以及作用强度大小(最大似然估计检验:  $\chi^2=0.89$ ,  $p=0.11$ ; Joreskog's适合度检验 $p=0.14$ ) (图4)。模型分别解释了植物和土壤变量56%和78%的方差变异量; 并解释了植食、食真菌、食细菌、捕食和杂食线虫营养类群54%、76%、43%、46%和88%的方差变异量。放牧强烈地改变了

植物群落( $\lambda=-0.40$ ,  $p<0.001$ )和土壤理化性质( $\lambda=0.59$ ,  $p<0.001$ )。放牧通过植物群落对植食和食细菌线虫的影响作用较其他类群强烈( $\lambda=-0.45$ ,  $p<0.001$ ;  $\lambda=0.47$ ,  $p<0.001$ )。此外, 土壤理化性质对植食和杂食线虫也有明显的影响作用( $\lambda=0.19$ ,  $p=0.03$ ;  $\lambda=-0.21$ ,  $p=0.01$ ), 但作用强度较小。



注: 长方框内表示进入模型运算的变量。植物群落变量包括: 禾本科、莎草科、杂类草、根以及凋落物生物量。土壤理化性质变量包括土壤含水量、有效磷、速效氮和有机碳含量。线虫群落变量包括: 植食线虫、食真菌线虫、食细菌线虫、捕食线虫和杂食线虫数量。植物群落特征变量、土壤理化性质变量选取主成分分析(PCA)的第一主成分得分代表。图中线条的粗细以及虚实线代表了影响作用路径的强弱和显著性, 数字表示了作用大小。 $R^2$ 值代表了每一个变量被解释的方差比例 Note: The data in rectangles are variables put into the models for computation. The variables of plant communities include biomasses of gramineous, cyperaceous, ruderal and root plants and litters. Variables of soil properties includes soil contents of moisture, readily available phosphorus, readily available nitrogen and soil organic carbon. Variables of soil nematode communities components include phytophagans, fungivores, bacterivores, predators and omnivores. Characteristic variables of plant communities and soil properties are defined to be the primary principle component of principal component analysis (PCA) after dimension reduction. Lines different in boldness, solid or dashed, stands for strength or significance of the pathway of the effect. The numbers above the arrows indicate path coefficients.  $R^2$  values represent the proportion of each variable explained variance

图4 结构方程模型(SEM)关于放牧对线虫群落影响作用途径的分析结果

Fig. 4 Analysis of pathways of the effects of grazing on soil nematode communities with the structural equation modeling (SEM) method

### 3 讨 论

本研究发现, 放牧改变了植物功能群组成, 轻度放牧下禾草的竞争优势明显。杂类草在该地区对

放牧措施的响应符合“中度干扰假说”理论<sup>[18]</sup>, 这可能是由于在中度放牧草地内, 牲畜在冬季主要取食了较为适口的禾本科类植物, 影响了禾草的发育繁殖, 而使杂类草有机会在禁牧期间处于竞争

的优势地位。我们的研究结果证实了之前的研究观点：放牧强度的增加对根生物量产生了消极作用<sup>[19]</sup>，同时降低了凋落物生物量、土壤含水量以及土壤有机碳含量<sup>[5]</sup>。

放牧作用明显影响了植食、食细菌、捕食和杂食线虫的数量。线虫群落数量在轻度放牧地内最高，与Zolda<sup>[7]</sup>在奥地利东部草地的研究结果类似。该地区优势营养类群食细菌线虫数量对放牧的响应影响着线虫群落总量的变化趋势。同时，线虫数量受到放牧、取样时间的共同作用。土壤特性和植物群落结构在线虫繁殖、发育过程中发挥着重要的作用<sup>[8]</sup>，在天然草地内，线虫生长所需的大部分营养物质是通过植物根部分泌物和进入到地下生态系统中的植物凋落物以及牲畜排泄物、尸体等获取，而放牧管理措施的不同将导致这些营养物质的时间变化，因此，土壤理化性质和植物群落的时间变化是线虫数量随取样时间波动的主要因素。

轻度放牧草地内食细菌线虫数量明显上升，轻度放牧或者禁牧将有利于食细菌线虫数量的增长<sup>[7, 20]</sup>。SEM表明：食细菌线虫数量的变化主要是因为放牧改变了植物群落特征。在轻度放牧地内，大量的禾本科植物、植物根以及凋落物为地下食物网提供了充足的营养物质，满足了地下食物链各营养级上的物质供应。食细菌线虫虽然不能直接从植物本身获取食物资源，但是这些营养物质以及植物的次级代谢产物能增加地下食物链上的初级生产者（细菌等）的数量<sup>[2]</sup>，从而间接地促进了处于高营养级上生物的繁殖和发育<sup>[21]</sup>，同时说明，长期轻度的放牧强度使地下生态系统主要依赖细菌分解通道进行物质和能量流通。虽然土壤理化性质对土壤线虫群落的作用没有植物群落的强烈，但是较高的土壤含水量以及土壤有机碳含量都将为食细菌线虫提供良好的生境以及营养资源，这也有利于食细菌线虫的繁殖。

植食类线虫数量在重度放牧地内最高，这与在科罗拉多州北部的禾草草地内以及新西兰牧场内的研究结果类似<sup>[20, 22]</sup>。放牧对植食类线虫的影响主要是通过改变的植物群落组成为发挥作用的（图4）。植食类线虫作为寄主寄生型类群，植物群落的改变是造成其数量变化的主要原因，这种影响可能是通过植物根系的变化引起的<sup>[23]</sup>。我们没有测量放牧对根分泌物的影响，但是以往的研究证实放牧将刺激根分泌物<sup>[24]</sup>，此外，植物功能类群以及

种类的改变将通过根部特征进而引起植食类线虫生境的改变，间接地影响植食类线虫的组成和数量<sup>[24-25]</sup>。

在放牧的草地内，牲畜的排泄物是非常好的有机肥料，将有助于地下生态系统中的细菌分解过程，而缺少这些有机肥料以及牲畜干扰的禁牧草地内物质循环和能量流动则倾向于真菌分解途径<sup>[20]</sup>。而我们的研究结果认为重度放牧地内细菌分解途径受到了抑制（牲畜的排泄物未受到人为收集或移动），这说明，重度放牧向草地内添加了有机肥料，但是长期的牲畜啃食和践踏使土壤结构受到破坏，细菌分解过程相关的有机物生存生境受到了影响。捕食类和杂食类线虫一般以食微线虫或者植食类线虫为食物来源<sup>[10]</sup>，但是它们的数量变化趋势并没有趋向于食细菌线虫等，这可能是由于取食过程中时滞的作用<sup>[26]</sup>，也有可能是由于这些高营养级上的捕食者不只依赖食微线虫，同时也会获取其他土壤有机物，比如螨类以及在土壤中发育的昆虫幼虫等；杂食类线虫对环境干扰的响应非常敏感，其数量在重度放牧地内数量最低，说明长期的重度放牧干扰破坏了适宜的生境，其数量无法在短期内恢复。

## 4 结 论

长期放牧管理措施、取样时间以及两者共同作用明显地改变了植物群落、土壤理化性质和土壤线虫群落数量。食细菌线虫数量在轻度放牧地内最高，杂食线虫数量在重度放牧地内最低。放牧通过植物群落对植食和食细菌线虫的影响作用较其他类群强烈，土壤理化性质对植食和杂食线虫也有明显的影响作用，但作用强度较小。

## 参 考 文 献

- [1] 杜国祯, 李自珍, 惠苍. 甘南高寒草地资源保护及优化利用模式. 兰州大学学报(自然科学版), 2001, 37(5): 82—87  
Du G Z, Li Z Z, Hui C. Protection of alpine meadow resources in Gannan and the research of its optimal utility pattern (In Chinese). Journal of Lanzhou University (Natural Sciences), 2001, 37(5): 82—87
- [2] Bardgett R D, Wardle D A. Aboveground–belowground linkages: Biotic interactions, ecosystem processes,  
http://pedologica. issas. ac. cn

- and global change. Oxford: Oxford University Press, 2010
- [ 3 ] Bardgett R D, Wardle D A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 2003, 84 ( 9 ) : 2258—2268
- [ 4 ] Ma M J, Zhou X H, Du G Z. Effects of disturbance intensity on seasonal dynamics of alpine meadow soil seed banks on the Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 2013, 369 ( 1/2 ) : 283—295
- [ 5 ] SunD S, Wesche K, Chen D D, et al. Grazing depresses soil carbon storage through changing plant biomass and composition in a Tibetan alpine meadow. *Plant, Soil and Environment*, 2011, 57 ( 6 ) : 271—278
- [ 6 ] de Deyn G B, Raaijmakers C E, Zoomer H R, et al. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature*, 2003, 422 ( 6933 ) : 711—713
- [ 7 ] Zolda P. Nematode communities of grazed and ungrazed semi-natural steppe grasslands in Eastern Austria. *Pedobiologia*, 2006, 50 ( 1 ) : 11—22
- [ 8 ] Hu J, Wu J H, Ma M J, et al. Nematode communities response to long-term grazing disturbance on Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 2015, 69: 24—32
- [ 9 ] Shi X M, Li X G, Li C T, et al. Grazing exclusion decreases soil organic C storage at an alpine grassland of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecological Engineering*, 2013, 57 ( 3 ) : 183—187
- [ 10 ] Yeates G W. Nematodes as soil indicators: Functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, 37 ( 4 ) : 199—210
- [ 11 ] Yeates G W, Bongers T, de Goede R G M, et al. Feeding habits in soil nematode families and genera—An outline for soil ecologists. *Journal of Nematology*, 1993, 25 ( 3 ) : 315—331
- [ 12 ] Bongers T, Bongers M. Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 1998, 10 ( 3 ) : 239—251
- [ 13 ] Goodey T. Soil and freshwater nematodes. Cambridge: Cambridge University Press, 1963
- [ 14 ] Jairajpuri M S, Ahmad W. Dorylaimida: Free-living, predaceous and plant-parasitic nematodes. *Fundamental and Applied Nematology*, 1992, 3: 286—287
- [ 15 ] Bongers T. The maturity index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 1990, 83 ( 1 ) : 14—19
- [ 16 ] 王西石, 储诚进. 结构方程模型及其在生态学中的应用. *植物生态学报*, 2011, 35 ( 3 ) : 337—344
- [ 17 ] Wang Y S, Chu C J. A brief introduction of structural equation model and its application in ecology ( In Chinese ). *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35 ( 3 ) : 337—344
- [ 18 ] 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
- [ 19 ] Huston M. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 1979, 113 ( 1 ) : 81—101
- [ 20 ] 胡中民, 樊江, 钟华平, 等.中国草地地下生物量研究进展. *生态学杂志*, 2005, 24 ( 9 ) : 1095—1101
- [ 21 ] Hu Z M, Fan J, Zhong H P, et al. Progress on grassland underground biomass researchs in China ( In Chinese ). *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24 ( 9 ) : 1095—1101
- [ 22 ] Veen G, Olff F, Duyts H, et al. Vertebrate herbivores influence soil nematodes by modifying plant communities. *Ecology*, 2010, 91 ( 3 ) : 828—835
- [ 23 ] Bardgett R D, Leemans D K, Cook R, et al. Seasonality of the soil biota of grazed and ungrazed hill grasslands. *Soil Biology & Biochemistry*, 1997, 29 ( 8 ) : 1285—1294
- [ 24 ] Schon N L, Mackay A D, Yeates G W, et al. Separating the effects of defoliation and dairy cow treading pressure on the abundance and diversity of soil invertebrates in pastures. *Applied Soil Ecology*, 2010, 46 ( 2 ) : 209—221
- [ 25 ] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304 ( 5677 ) : 1629—1633
- [ 26 ] Ingham R E, Detling J K. Effects of defoliation and nematode consumption on growth and leaf gas exchange in *Bouteloua curtipendula*. *Oikos*, 1986, 46 ( 1 ) : 23—28
- [ 27 ] Smolik J D, Dodd L. Effect of water and nitrogen, and grazing on nematodes in a shortgrass prairie. *Journal of Range Management*, 1983, 36 ( 6 ) : 744—748
- [ 28 ] Yeates G W, Bongers T. Nematode diversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1999, 74 ( 1 ) : 113—135

## Effect of Grazing on Soil Nematode in Alpine Meadow on East Edge of the Tibetan Plateau and Its Mechanism

HU Jing HE Guiyong YIN Xin LI Lanping CHEN Han YAN Jun DU Guozhen<sup>†</sup>

(Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

**Abstract** 【Objective】The Tibetan Plateau has a unique function in physical environment and ecosystem because of its unique geographical features. Grazing is the main practice of management of grassland ecosystems and plays a crucial role in maintaining biodiversity and ecological processes. So volumes of researches have been reported on plant communities and soil physicochemical properties of the grasslands in the Tibetan Plateau, however, little has been done on the impacts of grazing on diversity of soil nematodes in this alpine regions, although soil nematodes play an important role in process of the ecosystem. The unique properties of the alpine grassland mean that grazing may have impacts distinct from what the other terrestrial ecosystems have on soil nematode communities. It is, therefore, critical to do more researches on impacts of grazing on population and biodiversity of the soil nematode communities in this region and how grazing affects soil nematode communities, through altering plant communities or soil physicochemical properties.

【Method】In this study effects of grazing on soil nematode communities, plant communities and soil physicochemical properties, relative to degree of grazing (light, Moderate and heavy) were explored. Effects of timing of sampling and grazing management and their joint effects on these indices were analyzed via repeated measurements and ANOVA. Changes in biomass of the nematode communities and the plant communities and soil physicochemical properties were observed and the data gathered were analyzed to explore relative importance of alternative pathways of the effect of grazing on nematode communities with the structural equation modeling (SEM) method. 【Result】The effects of grazing on nematode communities, plant communities and soil physicochemical properties were related to degree of grazing, time of sampling and their interactions. Population of bacterivores nematodes, biomass of plant roots, biomass of plant litter, soil moisture content and soil organic carbon content were all the highest in grasslands lightly grazed ( $p < 0.05$ ) ; biomass of ruderal weeds was the highest in grasslands moderately grazed; and population of omnivorous nematodes was the lowest in grasslands heavily grazed ( $p < 0.05$ ). Soil nematode communities was significantly related to plant communities and soil physicochemical characteristics ( $p < 0.05$ ). SEM analysis shows that grazing affects plant feeders and bacterivores nematodes by changing plant communities.

【Conclusion】This study reveals that grazing can change soil nematode communities, biomass of plant communities and soil physicochemical properties. All the findings in this study suggest that changes in nematode communities are mainly caused by changes in plant communities. This study is the first effort that has been done by the authors on effects of long-term grazing on soil fauna in alpine meadows of the Tibetan Plateau and its mechanism. This study may have laid down a foundation for future researches on ecological processes of above-ground and underground ecosystems. It is suggested that in future studies, emphasis should be laid on effects of plant community diversity and individual plant properties on soil nematode communities.

**Key words** Grazing management; Plant communities; Soil physicochemical properties; Nematode communities

(责任编辑: 卢萍)