



温室土壤线虫群落 结构特征

WENSHI TURANG XIANCHONG QUNLUO
JIEGOU TEZHENG

刘艳军著



温室土壤线虫群落 结构特征

WENSHI TURANG XIANCHONG QUNLUO
JIEGOU TEZHENG

刘艳军 著



黑龍江大學出版社
HEILONGJIANG UNIVERSITY PRESS

图书在版编目(CIP)数据

温室土壤线虫群落结构特征 / 刘艳军著. -- 哈尔滨：
黑龙江大学出版社, 2010.8
ISBN 978 - 7 - 81129 - 309 - 8
I . ①温… II . ①刘… III . ①温室 - 土壤微生物 - 线
虫 - 群落生态学 - 研究 IV . ①S154.38
中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 131373 号

书 名 温室土壤线虫群落结构特征
著作责任者 刘艳军 著
出版人 李小娟
责任编辑 赵丽华
出版发行 黑龙江大学出版社(哈尔滨市学府路 74 号 150080)
网 址 <http://www.hljupress.com>
电子信箱 hljupress@163.com
电 话 (0451)86608666
经 销 新华书店
印 刷 哈尔滨海天印刷设计有限公司
开 本 880×1230 1/32
印 张 5.125
字 数 120 千
版 次 2010 年 9 月第 1 版 2010 年 9 月第 1 次印刷
书 号 ISBN 978 - 7 - 81129 - 309 - 8
定 价 18.00 元

本书如有印装错误请与本社联系更换。

版权所有 侵权必究

前　　言

土壤线虫是土壤生物中一个庞大的群体，绝大多数的个体均在土壤中生存。线虫与土壤氮素矿化及植物生长等生态过程有密切关系。土壤线虫在土壤食物网中占据多个营养级，在土壤腐食食物网中占中心位置，对于维持土壤生态系统稳定、促进物质循环和能量流动具有重要意义。根据对作物有害与否，土壤线虫可分为自由生活线虫和植物寄生线虫两种类型。植物寄生线虫主要通过取食植物根系，造成植物根系畸形、养分吸收困难甚至腐烂，从而影响作物产量；自由生活线虫通过参与土壤有机质的分解、植物营养的矿化及养分循环过程对植物生长及农田生态系统的生态过程产生直接或间接的有益影响。土壤线虫在土壤中起着物质、能量的储存和中转作用，是土壤生态系统的重要一环。土壤线虫在有机质分解和养分循环中的作用显著，极大地提高了土壤养分的利用效率。

线虫作为土壤中最为丰富的无脊椎动物，不仅具有种的多样性，而且在功能类群上也具有多样性。线虫在土壤食物网中占有重要位置，并在关键的土壤过程中发挥着重要的作用。土壤线虫对土壤环境的变化非常敏感，凡是影响土壤生态环境的因素（如各种土壤耕作、栽培方式，化肥、农药的使用，土壤污染等）都会对土壤线虫产生一定的影响。大量研究表明，线虫与土壤中的植物根际微生物群落和其他动物类群有着千丝万缕的联系，线虫无处不在，某些线虫种类通常是在被污染的或被破坏的土壤中最后死亡的动物；同时，在土壤动物群落中，线虫相对于其他中等动物而

言,有更多的信息存在于它们的分类学特性和取食习性上,线虫所拥有的这些属性使它们成为监测土壤环境变化的指示生物。

温室蔬菜生产是一种人为创造蔬菜适宜生活环境的蔬菜生产方式,它具有在淡季供应优质蔬菜的优点。近年来温室栽培正以迅猛的速度在北方广大城郊地区兴起,在某些地区已成为支柱产业。

温室蔬菜生产具有许多露地栽培无可比拟的优点,如通过人工调节水、肥、气、热条件,充分利用光能进行高效生产,使土地生产力和光能利用率成倍提高。然而,由于温室土壤常处于半封闭状态,气温高,湿度大,水分蒸发量大,缺少雨水淋洗,化肥及有机肥投入量大,土壤利用频度高,与露地土壤环境条件存在明显差别。经过几年的蔬菜栽培后,温室土壤的基本性状会发生明显变化,从而导致土壤化学性质发生明显变化,并进一步影响到蔬菜的生长发育及产量、品质等。研究表明,与露地土壤相比,温室土壤总有机碳、全氮等均表现为增加的趋势,但同时随着蔬菜温室栽培年限的增加,温室土壤盐分表聚现象明显,温室土壤次生盐渍化已成为温室蔬菜生产的主要土壤障碍因子。

对不同土地利用方式及不同土壤耕作方式下土壤线虫群落组成及多样性等方面的研究已较多,而有关温室蔬菜栽培条件下,尤其是高肥条件下温室土壤线虫群落结构组成特点的研究在国内外极少报道。

本书通过对不同种植年限的蔬菜温室土壤线虫群落结构特征及多样性的研究,探讨了蔬菜温室土壤线虫群落的结构组成特征和多样性,以及不同种植年限和不同土壤深度的蔬菜温室土壤线虫群落的变化特点;评估了温室蔬菜栽培对土壤线虫多样性、种群结构的影响及土壤线虫对蔬菜温室土壤的响应;初步阐明了线虫群落在蔬菜温室土壤中的变化趋势,进一步丰富了土壤线虫群落对环境变化响应方面的研究成果,为不同土壤状态下线虫群落变

化动态研究及建立科学、便捷、有效的土壤监控体系提供了基础性的资料。

本书是在我的博士论文基础上修改整理而成的。本书的研究内容从选题、设计,以及本书的最后定稿无不凝聚着导师的心血和智慧,在本书出版之际,衷心地感谢导师闻大中研究员的悉心指导。此外,还要感谢在本研究过程中给予我无私帮助的老师、同学和我的家人。

由于作者水平有限,书中的不足之处在所难免,望读者批评指正。

刘艳军
2010年4月

目 录

1 温室土壤与土壤线虫生态学研究进展	1
1.1 土壤线虫生态学研究进展	1
1.2 温室土壤环境状况研究进展	32
1.3 温室土壤线虫群落结构特征	43
2 研究区域概况及研究方法	44
2.1 研究区域概况	44
2.2 线虫的分离和鉴定	44
2.3 线虫群落分析方法	47
3 温室土壤主要理化性状动态变化	49
3.1 土壤有机质动态变化	49
3.2 土壤全氮动态变化	51
3.3 土壤铵态氮动态变化	53
3.4 土壤硝态氮动态变化	53
3.5 土壤 pH 动态变化	55
3.6 土壤盐分动态变化	56
3.7 土壤金属离子动态变化	57

4 不同使用年限温室土壤线虫群落变化特征	62
4.1 线虫种类变化特征	62
4.2 线虫总数变化趋势	66
4.3 线虫营养类群变化趋势	67
4.4 线虫生态指数变化趋势	72
5 不同使用年限温室土壤线虫群落季节性变化	83
5.1 线虫种类季节性变化趋势	83
5.2 线虫总数季节性变化趋势	92
5.3 线虫营养类群季节性变化趋势	93
5.4 线虫生态指数季节性变化趋势	102
6 温室土壤化学性质与线虫群落组成的关系	120
6.1 线虫群落与土壤化学性质的相关关系	120
6.2 线虫群落与土壤金属元素的相关关系	123
参考文献	128

1 温室土壤与土壤线虫生态学研究进展

1.1 土壤线虫生态学研究进展

1.1.1 土壤线虫生态学研究概况

线虫是土壤中最为丰富的土壤无脊椎动物,它在潮湿的土壤颗粒表面活动并以活细胞为食。在整个动物界,土壤线虫是最广泛和最丰富的类群之一^[1]。线虫存在于已检查的所有土壤标本中,例如在苔藓、地衣、真菌、植物根茎及叶的周围,甚至浸在水中的水生植物上都有线虫的存在。线虫分布于从寒带到热带、从沙漠到沼泽、从山顶到峡谷的广泛地域,大部分生活在植物根际。

土壤线虫作为自然界中仅次于昆虫的第二大类无脊椎动物类群,其对土壤健康的指示作用日益受到重视。美国学者 Neher 指出,线虫群落可以作为土壤健康质量的指示生物,因为它们与氮素循环及土壤生态过程密切相关^[2-3]。Yeates^[4]认为线虫比其他中等土壤动物拥有更多的信息存在于它们的分类和取食作用上,许多特性使它们成为有用的生态指示生物。我国直到最近几年有关土壤无脊椎动物,尤其是土壤线虫群落对土壤健康的研究才受到重视^[5]。

土壤线虫具有丰富的多样性,在一个特定的生态系统中,线虫的种数一般很少低于10种,经常超过100种^[6]。线虫种的多样性不仅存在于一个生态系统中,而且存在于一个土壤样本中。但在一个典型的土壤样本中,往往只有为数不多的种为优势种,大部分线虫种的数量均较低^[7]。有关土壤线虫的多样性,对自然生态系统的研究多于农田生态系统,对植物寄生线虫类群的研究多于其他类群。如美国田纳西州的苗圃中茱萸、红枫树和桃树根际的植物寄生线虫有24个属57个种^[8];澳大利亚南部长有灌木的地块中的线虫数量少于种草或种麦的地块,植物寄生线虫是优势类群^[9];在我国辽宁省千山风景区和棋盘山风景区的自然林地系统中,针属线虫、细小属线虫、半轮属线虫和小环属线虫等均为常见属,具有较好的多样性和丰富度^[10]。

土壤线虫不仅具有种的多样性,而且在功能类群上也具有多样性。所有发育阶段的土壤线虫体形基本与成虫一致,线虫成虫的体长通常在0.3~5 mm。从线虫的头部结构可以看出线虫的形态学多样性,而这种头部结构与其特殊的取食生境密切相关。Yeates等^[4]提出了线虫的8个营养类群:

- ① 取食植物(plant feeding);
- ② 取食真菌(菌丝)(fungal/hyphal feeding);
- ③ 取食细菌(bacterial feeding);
- ④ 基质摄食(substrate ingestion);
- ⑤ 动物捕食(animal predation);
- ⑥ 取食单细胞真核生物(unicellular eucaryote feeding);
- ⑦ 动物寄生物的传播或传染阶段(dispersal or infective stages of animal parasites);
- ⑧ 杂食性(omnivorous)。

通常,大多数土壤生态学者根据线虫的头部形态学特征和取食习性,将土壤线虫分为以下4个营养类群^[4]:

- ① 食细菌线虫 (bacterivores) ;
- ② 食真菌线虫 (fungivores) ;
- ③ 捕食/杂食线虫 (predators/omnivores) ;
- ④ 植物寄生线虫 (plant parasites) 。

线虫在土壤食物网中占有重要位置，并在关键的土壤过程中发挥着重要的作用。线虫与土壤氮素矿化及植物生长等生态过程有密切关系^[11-12]。在所有土壤线虫营养类群中，除了仅占土壤线虫一小部分的植物寄生线虫对植物具有一定的侵染性和危害外，其他绝大多数自由生活线虫通过参与土壤有机质的分解和养分循环，对植物生长及农田生态系统的生态过程产生直接或间接的有益影响。

土壤食微线虫可以通过捕食土壤微生物，排泄铵，固定活体生物体中的氮素间接地促进氮素的矿化作用^[3,11,13]，捕食线虫可以通过取食土壤食微线虫来调节土壤氮素的矿化作用^[14]。皮氏培养皿试验表明，在有食细菌线虫和食真菌线虫存在的情况下，线虫可向环境提供更多的铵态氮^[15]。在田间条件下，食细菌线虫和捕食线虫对常规和集约农业系统中土壤氮素矿化作用的贡献率(直接或间接)可达到 8% ~ 19%。Villenave 等^[16]的研究表明，在参与土壤氮素矿化的土壤有机体中，线虫扮演着重要角色，在一定时期线虫排泄物可贡献 27% 的有效氮。

另外，土壤线虫还可以调节和改变微生物群落的结构和组成，加快微生物的生物量的积累、土壤有机质和养分的周转率，并直接分泌养分供植物和微生物利用^[14,17]。

1.1.2 土壤线虫生物指示作用研究

土壤生态健康或状态的指示生物主要被用来评估土壤生态过程的现状和随时间的变化趋势。作为指示生物，它们应该能够反映生态系统的结构和功能，以及在土壤管理实践过程中土

壤状态的变化,而且必须对所有不同的时空区域、土壤类型及植被种类都具有广泛的适应性,同时它们还必须适合非专业人员对样本的采集,长距离运输及年度低频率的取样次数^[18]。

虽然微生物群落在生态过程中起着关键作用,如养分循环,对重金属、杀虫剂污染等的环境扰动的响应等^[19],但在实际操作上却面临许多挑战。例如,微生物的活性在白天的波动性非常大;要鉴定一个样本中的所有细菌和真菌是一项乏味和不可能的工作,特别是对于自由生活种类的微生物来说,其生物化学特性方面的资料也是不完全和不充分的^[3]。而土壤动物作为指示生物比土壤微生物更具优势。首先,土壤动物在食物链上比土壤微生物高一个或两个级别,它们可以更好地反映与它们的食物资源相关的土壤的物理、化学和生物学特性;其次,它们的生活周期比具有代谢活性的土壤微生物长,其群落在短期内更加稳定,不随土壤养分暂时的变化而波动^[19]。

线虫、弹尾目昆虫和蛆是三个被考虑作为指示生物的中等动物群落,在这三个土壤动物群落中,线虫是被分析得最多的生物,并常被用做指示生物。在土壤动物群落中,因为线虫相对于其他中等动物而言,有更多的信息存在于它们的分类学特性和取食习性上,所以更适合作为指示生物^[20]。土壤线虫一般被划分为至少4种功能和营养类群^[4],它们在腐屑食物网中占有重要位置^[21]。线虫与土壤中的植物根际微生物群落和其他动物类群有着千丝万缕的联系,线虫无处不在,某些线虫种类通常是在被污染的或被破坏的土壤中最后死亡的动物^[22]。线虫所拥有一些属性使它们成为有用的指示生物。

Bongers 和 Ferris^[23]总结了土壤线虫作为良好指示生物的原因:

① 线虫是最简单的无脊椎动物,它们广泛分布在各种环境中,甚至是受污染的极端环境中;

② 在土壤中,线虫生活在土壤毛细管的水膜中,它们的可透性角质表皮可与周围微环境直接接触;

③ 线虫在逆境条件下不能迅速移动,许多种类能在脱水、冰冻和氧气胁迫条件下生存(尽管它们中许多种类是敏感的),线虫群落结构是其生存环境条件的生物指示者;

④ 线虫在土壤食物链中占有关键位置,它们取食土壤有机物,也可被其他生物所取食,它们也影响植物的生长发育;

⑤ 由于线虫的虫体透明,不用解剖就可看清其内部结构,因此它们不用生化手段就可被鉴定;

⑥ 线虫的虫体结构与其功能之间有着明显的相关性,其捕食行为很容易从其口腔和食道的类型上推测出来;

⑦ 线虫对环境干扰和养分富集响应迅速,增加微生物活性可导致线虫群落中食细菌线虫类群比例的变化。

Neher^[2]认为线虫的一些生物学特性确定了它能够作为指示生物。首先,线虫具有可渗透的表皮层,使其能够对一系列污染物质作出响应并与土壤生态系统的可恢复能力相一致^[24];其次,一些线虫具有如隐生等抵抗阶段,使它们能在环境条件不适合它们生长、发育的情况下继续生存,而另外一些线虫种类如矛线科(Dorylaimidae)没有抵抗阶段,它们对环境的变化更加敏感^[25];最后,线虫具有受到高度保护的热休克蛋白,当线虫暴露在热、金属离子、有机毒物等胁迫环境下时,这些蛋白质的表达能力增强^[26],这些蛋白质也许就可以作为土壤生态毒理学方面评估的生物标记物^[27]。

20世纪70年代以来,线虫就一直被用做水域生态系统环境监测的指示生物,例如腐生线虫(*Panagrellus redivivus*)作为测定通过刺激、抑制或致死而影响生物有机体脱皮和大小的毒素浓度的指示生物,可提供快速的生物鉴定,而成本仅为用沙门氏菌生物鉴定的10%。线虫一直被用来测定约400种化学物质

的毒理作用^[28]。同时,人们普遍利用线虫与桡脚类动物的比例来监测水域生态系统的质量状况^[29]。线虫与桡脚类动物在水域系统中普遍存在,但对环境胁迫的敏感性不同,桡脚类动物对环境胁迫和污染比线虫更敏感,当比例较高时表示水域系统受到污染,或有机物质富集^[29]。

20世纪80年代,人们开始利用线虫作为陆地生态系统环境监测的指示生物^[22,30]。最初,人们只是应用简单的丰富度指数、不同营养类群线虫的比率来描述线虫的变化;接下来多样性指数H'和自由生活线虫成熟度指数(MI)被应用到陆地线虫群落^[23];后来,MI的应用扩展到海洋系统^[31]。

1.1.3 土壤线虫生态指数研究

由于土壤线虫是多个分类单元的集合体,而且群落中线虫的数量是比较庞杂的,因此数理统计学在线虫生态学研究中就显得越来越重要。相对于其他生物学而言,线虫生态学引入的数学和统计学的先进技术相对较少。最初的数据统计方法通常是直接列出某一特定区域或特定植物中所能鉴定到的线虫的名录;之后,逐渐引入了频率、密度、显著值和生物量等简单的数据分析方法。随着土壤线虫生态学研究的逐步深入,人们开始引入更多的生态学指数对土壤线虫群落进行分析^[32]。

最早在线虫生态学中应用的生态学指数是多样性指数(H'),随后优势度指数(λ)也被应用到线虫生态学中,用于比较线虫属和类群的优势程度,此后均匀度指数(J')、丰富度指数(SR)、自由生活线虫成熟度指数(MI)和植物寄生线虫成熟度指数(PPI)等比较通用的生态学指数陆续被应用到线虫生态学的研究当中。各种线虫群落生态学指数的计算方法如下:

$$\text{辛普森多样性指数 } SI = 1 / \sum p_i^2$$

香农多样性指数 $H' = \sum p_i (\ln p_i);$

丰富度指数 $SR = (S - 1) / \ln N;$

均匀度指数 $J' = H' / H'_{\max}$, 其中 $H'_{\max} = \ln S;$

优势度指数 $\lambda = \sum p_i^2;$

自由生活线虫成熟度指数 $MI = \sum v(i)f(i);$

植物寄生线虫成熟度指数 $PPI = \sum v(i)f'(i)$

其中, N 为鉴定的线虫个体数目; S 为鉴定分类单元的数目, 某一给定的分类单元可以看做是第 i 个分类单元; p_i 是第 i 个分类单元中个体所占的比例; $v(i)$ 是在生态演替中属于 k -选择和 r -选择科属, 分别赋予 c-p 值; $f(i)$ 是自由生活线虫科/属在线虫种群中所占的比重; $f'(i)$ 是植物寄生线虫科/属在线虫总群中所占的比重。

土壤线虫多样性指数 H' 主要用来描述线虫群落所包含的分类单元的数量, 在反映线虫群落的生境差异、群落的结构类型、演替阶段和稳定程度等方面均有一定的生态学意义。多样性指数高说明土壤线虫的多样性程度高。

均匀度指数(J')是反映线虫群落组成结构特征的一个指标, 在反映群落的稳定性方面有一定的价值, 较为稳定的群落一般其均匀度较高。但该项测定最有意义的是作为群落物种多样性指数的辅助指标, 同时来表征群落的组成结构水平。不同处理间均匀度指数如果差异不显著, 说明不同处理对土壤线虫种群数量的均匀分布没有影响。

丰富度指数(SR)主要用来反映土壤线虫种类的丰富程度, 丰富度指数高说明土壤线虫的种类丰富。

优势度指数(λ)高说明该地区土壤线虫的优势种群比较单一, 不利于土壤线虫群落的稳定性。多样性指数降低、优势度指数增高, 表明该地区土壤线虫群落的多样性和稳定性降低, 使土壤

线虫群落趋向单一化,对土壤线虫的生物多样性产生不良影响。

自由生活线虫成熟度指数(*MI*)和植物寄生线虫成熟度指数(*PPI*)是Bongers^[30]基于增殖型和持续型线虫的比例而提出的。

增殖型(Colonizers,c)指线虫在适宜条件下迅速增加其群体数量,可比作*r*-策略者,其特点是生活周期短、繁殖能力强和对干扰有较高的忍耐能力。

持续型(Persisters,p)即*k*-策略者,有很低的再生率,通常生活周期长,繁殖能力弱和对干扰敏感,一般不是样本中的优势种群。

增殖型(c)和持续型(p)分别是c-p值为1和5的两个极端值。

成熟度指数(*MI*)用来反映生态系统的稳定性及受干扰影响的程度,指数越低系统受干扰的程度越大。*MI*被用来测定土壤系统的生态连续性,是基于土壤线虫的生活史特征及不同种类线虫对土壤胁迫和扰动的敏感性上的差异。因为常规的农业实践,如耕作、栽培及化肥、杀虫剂的应用等会将土壤线虫的生活史演替过程打乱,土壤系统的演替过程可反映这种演替史。*MI*值小表明环境受到了强烈的扰动,而*MI*值大则表明环境受扰动程度较低^[7]。

实践中,取决于土壤扰动水平的*MI*值的变化范围从富养扰动系统的小于2.0到未受扰动系统的4.0左右。在农业实践中,如土壤中有机肥的投入可以刺激微生物的活动并为机会主义的线虫种类提供资源,结果导致*MI*值迅速下降,并在以后的连续生产中逐渐增加。约占土壤线虫种类10%的植物寄生线虫,在*MI*的计算中被忽略不计,因为它们的发生和丰度很大程度上是由它们的种群结构、寄主地位及土壤中植物生长的状况来决定的。较多的植物寄生线虫的数量反映了寄主植物的丰富度。对扰动和污染物比较敏感的植物寄生线虫的种类如毛刺科

(Trichodoridae)在有活力的寄主存在时可以迅速恢复。因此,植物寄生线虫的 *PPI* 被单独计算。*PPI* 倾向于反映环境的丰富度^[23]。

在农业生态系统中,*MI* 用于区别不同的耕作制度。土壤扰动的频率与 *MI* 值呈负相关,而与 *PPI* 值呈正相关。*PPI* 与 *MI* 的负相关性在土壤线虫对铵态氮肥、硝态氮肥及有机肥的施用等的相应方面表现非常明显。在这些方面的研究中,最常见的因子是土壤养分富集。土壤养分富集能够刺激微生物活性和以后的演替,并反映在 *MI* 值最初的下降和以后的逐渐升高。土壤养分富集还能够提高植物体对植物寄生线虫的承载能力,并导致 *PPI* 值处于较高的水平。*PPI*,*MI* 及两个指数的比值是评估农业生态系统状态的有价值的指标。

也有学者运用食细菌线虫数量与食真菌线虫数量之间的比例(*F/B*)、优势度指数的倒数($1/\lambda$)作为生态指数,以此作为生态学指标来评估和比较线虫种群对土壤条件的反应^[7]; Wasilewska^[33]利用食细菌线虫数量与食真菌线虫数量的总和与植物寄生线虫数量的比例[$WI = (FF + BF)/PP$]说明养分分解和氮素矿化途径与初级生产量的关系。

1.1.4 土壤线虫群落时空分布特征

1.1.4.1 土壤线虫群落季节性变化特征

土壤环境状况(如温度、湿度等)随季节的变化而变化,线虫的密度也随着季节的改变而发生着变化。在美国加利福尼亚州的葡萄园内,根结线虫的卵和幼虫的密度在夏季处于低水平,而到了9月下旬幼虫的密度迅速增加,随后逐渐进入越冬状态,幼虫密度又迅速减少^[34]。在一些季节变化明显的地区(如温带和半干旱地区),线虫活性通常在耕作季节较高,而在环境不利的季节甚至不存在,线虫以休眠的方式在冬天或者在干旱季节