

西双版纳热带雨林凋落叶分解过程 II. 微生物与线虫的群落动态

张瑞清^{1,2}, 孙振钧^{1,*}, 王 冲¹, 葛 源¹, 乔玉辉¹, 庞军柱¹, 袁堂玉²

(1. 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094; 2. 山东省烟台市农业科学研究院, 烟台 265500)

摘要 通过野外试验与室内模拟相结合,对西双版纳热带雨林生态系统混合凋落叶分解过程中微生物和线虫种群动态变化进行了系统研究。野外试验采用网袋法(即 1 mm 和 100 μm 网眼网袋,分别限制大型土壤动物和螨类的进入),室内试验采用灭菌-接种法,以观测不同生物组成条件下线虫和微生物对凋落叶的分解作用。结果表明,伴随分解进程,微生物基本呼吸速率不断下降且与分解进程正相关。利用底物诱导呼吸法测定微生物生物量以及细菌、真菌生物量的变化表明,微生物在凋落叶分解过程中的演替遵循一定的路线。当土壤动物参与分解时,由于捕食压力的存在,微生物一般按照“双峰”型路线变化,并存在明显的生物演替现象,在这个过程中微生物对 C 的利用效率也不断提高;当不存在这种捕食压力时,微生物表现为“单峰-递减”式发展模式,生物量由强到弱变化,微生物对 C 的利用效率持续下降。土壤动物在凋落叶分解过程中表现为“单峰”型变化动态,与微生物“双峰”动态形成互补,捕食者与被捕食者之间是一种“捕食-激发”作用下的种群消长关系,这种关系的强烈程度与捕食压力有关。“双峰”发展路线在一定程度上加速了凋落叶的分解进程。

关键词 西双版纳;热带雨林;混合凋落叶;微生物;线虫;群落动态;生物演替

文章编号:1000-0933(2007)02-0640-10 中图分类号:Q142,Q938,Q948 文献标识码:A

Eco-process of leaf litter decomposition in Xishuangbanna tropical rainforest, Southwest China II. Population dynamics of soil microbiota and nematodes

ZHANG Rui-Qing^{1,2}, SUN Zhen-Jun^{1,*}, WANG Chong¹, GE Yuan¹, QIAO Yu-Hui¹, PANG Jun-Zhu¹, YUAN Tang-Yu²

1 College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China

2 Yantai Academy of Agricultural Sciences, Yantai 265500, China

Acta Ecologica Sinica 2007, 27(2): 640-649.

Abstract: Population dynamics of soil microbiota and nematodes during decomposition process of mixed leaf litters were investigated based on field study in Xishuangbanna tropic rainforest and simulated investigation indoors. We designed litterbags with coarse mesh size of 1 mm and fine mesh size of 100 μm to restrict access by most soil macrofauna and mites, respectively, to estimate the effects of different soil fauna components on litter decomposition. In the indoors experiment, sterilization and inoculation were adopted to investigate the different effects of nematodes and microbiota on leaf litters. The results showed that microbial basal respiration declined during decomposition and positively correlated with the decay rate.

基金项目 国家科技部“973”重大基础研究前期研究专项资助项目(2002CCA00800);北京市生态重点学科资助项目(XK10019440)

收稿日期 2005-12-24;修订日期 2006-05-27

作者简介 张瑞清(1977~),女,山东郓城人,博士生,主要从事土壤生物学和生态过程研究。E-mail:zrqnancy@sohu.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail:sun108@cau.edu.cn

致谢:中国科学院西双版纳热带植物园唐建维研究员提供试验场地及工作条件,西双版纳勐腊气象站提供相关气象资料,在此一并致谢。

Foundation item This work was financially supported by “973” the Key Fundamental Project of Ministry of Science and Technology, China (Grant No. 2002CCA00800) and Beijing Key Project for Ecology Research (Grant No. XK10019440)

Received date 2005-12-24; **Accepted date** 2006-05-27

Biography ZHANG Rui-Qing, Ph. D. candidate, mainly engaged in soil biology and ecological process. E-mail:zrqnancy@sohu.com

The dynamics of microbial biomass and bacterial and fungal biomass measured from substrate-induced respiration (SIR) kept to some succession route during litter decay. Commonly, the dynamic of microbial community followed "double peak" route and presented distinct succession trend with gradually improvement of the carbon utilization of microbe, when prey stress of soil fauna that participated in the decay process existed. Otherwise, microbial community conformed to "single peak-decacy" dynamic model, microbial biomass decreased sequentially and the carbon utilization of microbe declined as well as no prey stress occurring. On contrary to microbial "double peak" dynamic model, the development of soil fauna accorded to "single peak" pattern. The prey and predator had some ebb and flow connection between under "prey-excitation" effect which related to the intensification of prey stress. "Double peak" dynamic model of microbe accelerated the decay process in some extent.

Key Words: Xishuangbanna; tropic rainforest; mixed leaf litter; microbiote; nematode; population dynamic; biological succession

分解者是生态系统中凋落叶分解不可缺少和替代的重要组成,分解者主要是营腐生生活的细菌、放线菌和真菌等微生物,某些土壤动物也有一定的直接分解能力,或通过取食微生物、激发微生物活性而对有机物质分解起到间接的促进作用^[1]。研究表明,土壤动物的出现使可利用养分含量增加,刺激了微生物的活性,从而促进了凋落叶的分解^[2,3],但也有研究认为土壤动物可能抑制微生物的生命活动^[4]。土壤动物和微生物之间的相互作用仍然不是很清楚。

在森林生态系统中,落叶的分解是在土壤动物形成的食物网中进行的^[5],在这个网中,微生物直接分解凋落物,而中、小型土壤动物则通过取食微生物和土壤动物间的捕食作用等食物链关系,在促进微生物和土壤动物活动的同时,加速了解过程。

在西双版纳热带原始林生态系统中,蜱螨类是干生土壤动物中的突出优势类,占干生土壤动物总量的50%以上,其次为弹尾目、等翅目和膜翅目,合计不到总量的30%^[6];而在湿生小型土壤动物中,线虫是最重要的优势类群^[7]。与其它土壤动物相比,线虫不但数量多、生命周期短,且与微生物^[8-10]和其它土壤动物^[11,12]之间的关系极为密切,线虫按食性或营养结构一般分为4大类^[13],食细菌性线虫、食真菌性线虫、植食性线虫和捕食性线虫,线虫是土壤生态系统中唯一通过取食凋落叶或微生物而直接或间接地调控凋落叶分解进程和养分释放的小型土壤动物^[14,15]。

本研究采用网袋法结合室内模拟试验研究西双版纳热带森林生态系统凋落叶(混合凋落叶)分解过程中线虫种群动态变化,以及不同捕食压力作用下微生物(细菌、真菌)生物量和活性的变化,探讨凋落叶分解过程中不同土壤生物类群之间的调控机制、生物种群演替变化与分解过程之间的关系,为进一步了解凋落叶分解生态过程的生物学机理提供理论数据。

1 研究地区概况

研究样地设在中国科学院热带生态站(云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇 21°56' N, 101°16' E)附近。据中国科学院热带气象站多年观测资料,该地区年降水量 1 600 mm 左右,年平均气温 21.4 ~ 22.6 °C, 温度年变化小。因受热带季风气候影响,形成明显的干雨季,雨季(5 ~ 10 月份)约占年降水量的 83%, 干季(11 ~ 4 月份)仅占 17% 左右^[16]。土壤是由白垩系砂岩发育而成的砖红壤,土层厚度一般在 80 cm 以上,地表有 2 ~ 3 cm 厚的枯枝落叶层。土层深厚、疏松多孔。土壤渗透性较好,雨季土壤含水量较高,具有良好的水分状况。土壤上层有机质含量高,具有较高的自然肥力。试验年度(2004 年 4 月 ~ 2005 年 3 月)研究地区月平均气温和降雨量以及土壤基本理化性质(14 个随机取样点)见表 1、表 2。

样地位于自然保护区内,海拔 600 m。保护区内分布着约 1 300 种植物,番龙眼(*Pometia tomentosa*)、千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)、云南肉豆蔻(*Myristica yunnanensis*)、滇南风吹楠(*Horsfieldia tetratelpala*)、光叶天料木(*Homalium laoticum*)、金刀木(*Barringtonia macrostachya*)等是优势树种,群落高 48 m,有较明显的结构和

层次,林龄 200 年。此外还有数目繁多的灌木和草本植物,藤本及腐生植物较丰富,板根及茎花现象显著。

表 1 试验年度(2004 年 4 月~2005 年 3 月)研究地区月平均气温和降雨量

Table 1 Average monthly temperature and amount of monthly precipitation at sampling time (2004-04 ~ 2005-03) in study site

项目 Item	2004									2005		
	4 月 Apr.	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 Aug.	9 月 Sept.	10 月 Oct.	11 月 Nov.	12 月 Dec.	1 月 Jan.	2 月 Feb.	3 月 Mar.
气温 Temperature (°C)	21.5	23.6	24.7	25.5	25.2	25.4	24.2	22.3	19.8	15.0	16.8	19.3
降雨量 Precipitation (mm)	263.0	779.0	223.9	79.9	169.0	204.6	160.1	56.8	45.8	0.0	1.5	0.0

表 2 研究样地土壤基本理化性质

Table 2 Physico-chemical properties of the top soil (0~2.5 cm) in experiment fields in Xishuangbanna

有机质 Organic matter (g·kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen (g·kg ⁻¹)	碳氮比 C/N-ratio	pH	容重 Density (×10 ⁹ mg·m ⁻³)
48.3 ± 0.85	2.3 ± 0.04	12.3 ± 1.23	4.75 ± 0.22	1.02 ± 0.10

平均值 ± 标准差 Mean values ± SE (n = 14)

2 材料与方法

2.1 野外试验

野外试验采用地表自然平放凋落物网袋法。于 2004 年 3 月(最大落叶期)在样地周围收集一定数量和组成(其中番龙眼叶占总量的 45%)的新鲜凋落叶,室内自然风干,剪成 2 cm × 5 cm 大小,过 5 mm 筛除杂、混匀(混合凋落叶基本理化性质见表 3)后分装入已编号的 2 种不同规格的网袋,网眼分别为 1 mm 和 100 μm,大小均为 20 cm × 20 cm,每袋装风干样 20 g(折干物质 19.1 g)4 次重复。

由于线虫体宽一般在 3~100 μm 之间,而螨类多数在 100 μm~2 mm 之间^[7],因此 100 μm 网眼的网袋线虫可以自由进出,但限制了螨类的进入,而 1 mm 网眼的网袋允许大多数螨类的进出(本试验不考虑蚯蚓对凋落叶的分解作用,因此在采样过程中发现有蚯蚓进入的样品被剔除)。

2004 年 4 月 27 日模拟自然状态,将分解网袋沿林地(阴面)等高线(海拔 650 m)及其上下 5 m 处摆设,平放于林地地被物层(事先用平底铲将原有的凋落物移走),使网袋与表土层充分接触,网袋之间相距 5 m 左右,整个布样线长约 100 m。分别于 5 月 27 日、7 月 17 日、9 月 12 日、11 月 6 日、2005 年 1 月 9 日和 3 月 13 日从布样小区随机取样,收集的网袋样品带回实验室,立即调查和测定。整个试验期为 310 d。

表 3 试验用材料(混合凋落叶)基本理化性质

Table 3 Basic properties of materials (mixed leaf litters) used in study

全碳 C (%)	全氮 N (%)	碳氮比 C/N-ratio	灰分 Ash (%)	纤维素 Cellulose (%)	木质素 Lignin (%)
49.1 ± 0.22	1.11 ± 0.01	44.3 ± 0.16	7.41 ± 0.02	41.29 ± 0.06	28.26 ± 0.04

平均值 ± 标准差 Mean values ± SE (n = 3)

2.2 室内模拟试验

室内模拟试验采用西双版纳热带季节雨林(地点同野外试验)林地表层 0~2.5 cm 土壤,选取植被均匀的 10 块样地(1 m × 1 m),将表层凋落物刮走后取表层 0~2.5 cm 新鲜土壤,挑拣出植物根系,过 1.0 mm 筛除去大的砂粒和杂物,处理后的土壤有机质 4.26%,全氮 0.21%,C/N 12.0, pH 4.71。分解材料同野外试验,剪成 0.5 cm × 1 cm 长度,自然风干,过 2 mm 筛除杂、混合均匀,分装于 10 cm × 10 cm 的网袋(100 μm 网眼,经灭菌)中,每袋装 6 g(折干物质为 5.81 g)。

试验设 2 个处理:①灭菌土壤接种微生物 + 混合凋落叶(M);②灭菌土壤接种微生物 + 线虫 + 混合凋落叶(MN)。

分解材料和培养土灭菌及接种方法^[8]:土壤和分解材料经 80°C 烘干 48 h, -80°C 冷冻 24 h 以杀死干、湿

生土壤动物及各种休眠体和孢囊等。灭菌土壤通过喷施菌悬液 (25 g 鲜土于 0.5 L 灭菌蒸馏水中搅拌, 依次过 38 μm 和 10 μm 网筛, 除去各类土壤动物及其卵和孢囊类) 接种微生物, 直到土壤含水量达到 70%, 充分混匀后分装于 50 cm \times 50 cm \times 7 cm 塑料培养盆内, 每盆装土 5 cm 厚, 于人工气候箱内 (调节相对湿度 70%, 温度 24 ± 0.5 $^{\circ}\text{C}$, 每天光照强度 1000 lx 12 h) 预培养 30 d。

用湿漏斗法从剩余新鲜土壤中分离线虫, 镜检 (10 \times 4 倍) 剔除其它土壤动物 (弹尾目 *Collembola*、轮虫 *Rotifer*、线蚓 *Enchytraeid*、少数螨类 *Mite* 等) 用于接种。接种量为每 100 g 干土接种线虫总量约 300 条, 其中食细菌线虫 200 条, 食真菌线虫 15 条, 植食性线虫 80 条, 捕食性线虫 5 条。

将网袋均匀平放于培养盆处理好的土壤中层, 上层土厚 2 cm, 稍稍压实, 每盆放 25 袋样品, 共 6 盆 150 袋 (每处理 3 盆, 为 3 次重复)。之后, 封上塑料布 (上有 4 个 2 cm \times 2 cm 的通气网口, 网口由 0.2 μm 的微孔滤膜制成, 防止其它杂菌进入), 于人工气候箱内 (调节相对湿度 70%, 温度 22 ± 0.5 $^{\circ}\text{C}$, 每天光照强度 1000 lx 12 h) 培养, 定期取样测定, 每次取样后定量补充水分。

试验设 6 次取样, 取样时间依次为 20、40、60、80、110、140 d, 3 次重复 (每处理每次取 6 袋样品, 每盆取 2 袋并混合作为一个重复)。试验期为 140 d。

2.3 微生物基本呼吸和底物诱导呼吸

微生物基本呼吸 (basal respiration, 简称 BAR) 是测定微生物活性 (activity) 的最基本方法, 底物诱导呼吸法 (substrate-induced respiration, 简称 SIR) 是测定微生物生物量 (biomass) 的一种简单而快速的方法。SIR 方法还能够较精确地测定细菌 (Bacterial SIR, 简称 BR) 和真菌的呼吸量 (Fungal SIR, 简称 FR), 间接反映出某一过程中细菌和真菌生物量变化, 方法是分别添加链霉素 (原核细胞的抑制剂) 和放线菌酮 (真核细胞的抑制剂) 来选择性地抑制细菌和真菌的呼吸^[9], 因此可以分别测定细菌和真菌的呼吸量, 从而进一步确定两者的生物量。

本研究根据 Cheng 等^[20]设计的简易流动呼吸装置 (图 1) 分别测定微生物 BAR、SIR、BR、FR。该呼吸装置的基本原理是: 通过气泵将空气压入 CO_2 碱液 ($1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaOH}$) 过滤瓶, 之后排出的无 CO_2 气体进入具阀分流管, 再进入培养瓶, 从这里将微生物呼吸出的 CO_2 载入最后的碱液吸收瓶 ($0.04 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaOH}$), 将 CO_2 “捕获”, 再用稀酸 ($0.04 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ HCl}$) 回滴测定 CO_2 释放量。

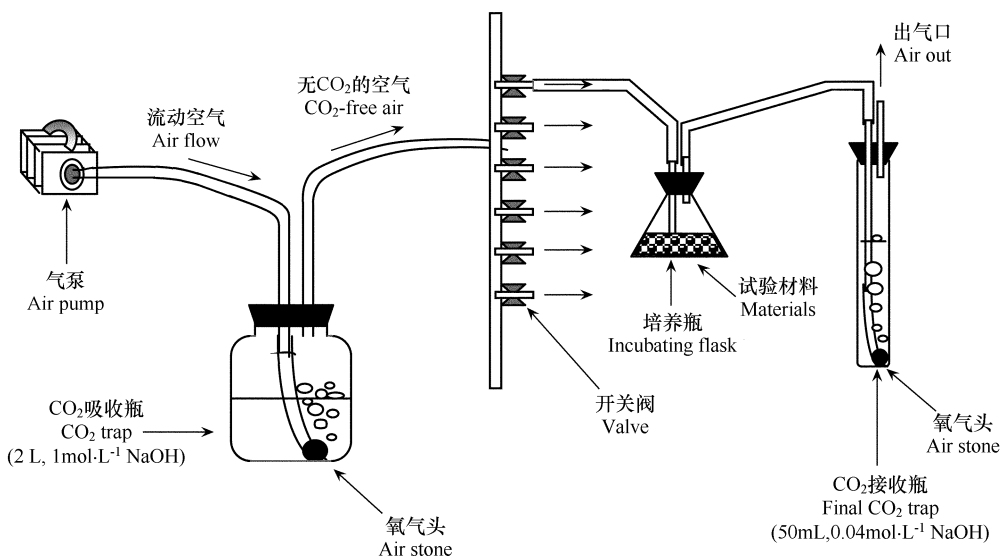


图 1 流动呼吸装置 (CAFS)——简易 CO_2 测量仪 (Cheng & Coleman, 1989)

Fig. 1 Simple CO_2 -measuring apparatus with a CAFS

具体测定方法为: 称取 1.00 g 干物质当量的待测凋落叶样品于培养瓶内, 分别加入 (1) 2.5 ml 蒸馏水、

(2) 2.5 ml 蒸馏水、(3) 2.5 ml 链霉素 ($3.2 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$)、(4) 2.5 ml 放线菌酮 ($16 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$) 于样品表面,充分混匀后于 4°C 预培养 12 h。之后置于室温下,在第一个培养瓶中加入 2.5 ml 蒸馏水用于测定微生物基本呼吸,其余 3 个培养瓶中分别加入 2.5 ml 葡萄糖溶液 ($16 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$),充分混匀(分别用于测定 SIR、细菌 SIR 和真菌 SIR)。室温下放置 30 min 后接到 CAFS 装置上,打开气泵, (22.5 ± 0.5) $^\circ\text{C}$ 下准确反应 2 h (同时设置 2 个对照)后,取下吸收瓶,用 $0.04 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 HCl 测定,计算 CO_2 释放量 ($\mu\text{gC}\cdot\text{g}^{-1}$ 干物质 $\cdot\text{h}^{-1}$)。

2.4 土壤动物的分离及分类

线虫的分离将多种分离方法相结合,采用淘洗—过筛—离心法。称取一定量的样品浸没于适量水中,轻轻搅动,使样品充分分散,然后将样品转移到另一个容器中,再倒入适量水继续冲洗,重复洗涤 4 次。将全部洗涤液依次倒入 1 mm、0.25 mm、26 μm 筛子。然后将 26 μm 筛子内的混杂物(含大量线虫)全部洗入离心管(100 ml)中,称重平衡, $1000 \text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$ 离心 4~5 min 倾去上清液,加入 $454 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 的蔗糖溶液, $1000 \text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$ 离心 15 s。重复 2 次。收集上清液(线虫)于 20 μm 网筛内,加水冲洗数次,再用少量水将线虫转移到试管内,静置 24~48 h (夏季时间短,春、秋、冬季时间长)。将上清液用长吸管吸走,试管底部为线虫。将试管置入 60°C 热水中保持 15 min 将线虫杀死,然后加入等量 5% 甲醛溶液固定,定容至 4 ml。一周以后更换一次甲醛溶液,可较长时间保存。线虫分类检索参见《中国土壤动物检索图鉴》^[21]。

螨类的分离采用 Tullgren 干漏斗法。称取 10 g 凋落叶鲜样,置于内有网状托盘的漏斗中,下面放置一小烧杯(接收分离出的螨类),30 W 白炽灯烘烤 24 h。之后用 75% 酒精将分离出的螨类杀死并保存,一周后镜检记数。

3 结果

3.1 凋落叶分解过程中微生物演替动态

3.1.1 微生物基本呼吸动态

图 2 是野外试验和室内模拟试验不同分解时期微生物呼吸速率变化动态。

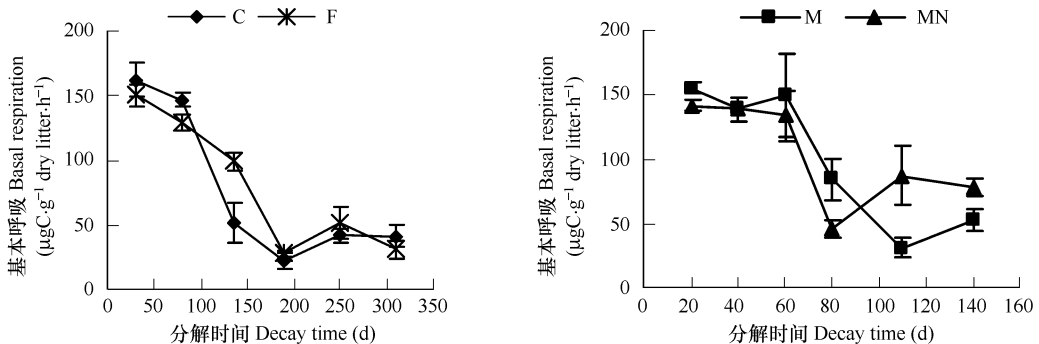


图 2 野外和室内模拟试验不同处理微生物基本呼吸速率 (BAR) 变化

Fig. 2 Dynamic of basal respiration (BAR) for leaf litters during decomposition in field ($n=4$) and simulated study ($n=3$)

C: 大网眼网袋 coarse mesh; F: 小网眼网袋 fine mesh; M: 接种微生物 Inoculate microbiota; MN: 接种微生物 + 线虫 Inoculate microbiota and nematodes, 下同 the same below

伴随分解进程,微生物基本呼吸 (BAR) 呈下降的趋势。野外试验大网眼 C 处理凋落叶分解 80 d 以后 BAR 急剧下降,显著低于小网眼 F 处理 ($p < 0.05$),此后 BAR 变化较缓慢,F 处理 BAR 135 d 以后也急剧下降。C、F 处理都在 190 d 出现呼吸低谷,此后略有回升;室内试验中分解前期不同处理 BAR 均未表现出差异,且 60 d 以后 BAR 急剧下降,接种线虫 MN 处理分解 80 d 出现呼吸低谷,未接种线虫 M 处理分解 110 d 也达到低谷。分解后期不同处理 BAR 都有所回升,但 MN 处理后期 BAR 显著高于 M 处理 ($p < 0.01$)。

无论室内实验还是野外实验,不同处理微生物基本呼吸速率与分解速率之间都存在显著的正相关性,野外 C、F 处理两者的相关系数分别为 0.63 和 0.80,室内 MN、M 处理两者的相关系数分别为 0.67 和 0.71。

3.1.2 微生物诱导呼吸动态

如图 3 所示,分解初期,大网眼 C 处理 SIR 迅速增加 80 d 达到值,小网眼 F 处理 0~135 d 内 SIR 变化相对缓慢,此后 C、F 处理 SIR 迅速下降,190 d 出现 SIR 低谷。此后两处理 SIR 都大幅度回升,F 处理 SIR 至分解最后又有所下降。整体上,野外试验不同处理微生物诱导呼吸总量 (SIR) 都出现“双峰”或近似“双峰”型动态变化。

室内模拟试验中,两种处理 SIR 都在最初分解阶段 (MN 处理在 0~40 d、M 处理在 0~60 d) 急剧上升,随后大幅度下降。接种线虫 MN 处理 SIR 下降至 80 d 以后又开始大幅度上升,而未接种线虫 M 处理 SIR 持续下降到分解后期才略有回升。整体上,MN 处理 SIR 也表现为“双峰”型变化趋势,而 M 处理 SIR 基本上按照“单峰-递减”式路线发展。

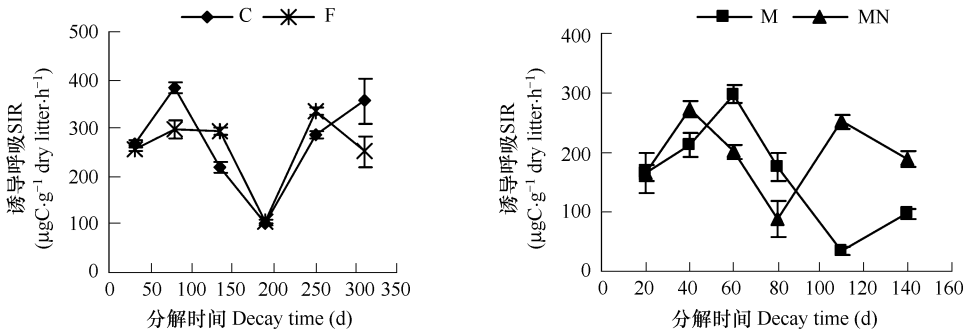


图 3 不同处理微生物诱导呼吸总量 (SIR) 变化

Fig. 3 Total Substrate-Induced Respiration (SIR) for leaf litters during decomposition in field ($n = 4$) and simulated study ($n = 3$)

3.1.3 真菌和细菌的演替动态

SIR 方法更重要的一点是能够较精确地反映细菌和真菌的活性,从而能够深入了解微生物种群内部的演替动态。

如图 4 所示分解前期 (0~135 d) C、F 处理真菌诱导呼吸 (FR) 与 SIR 呈一致性变化,FR 先升后降,且一直处于较高水平,此后迅速下降到最低值 (190 d),而后变化缓慢,整体上呈“单峰-递减”式变化。与 FR 相比,细菌诱导呼吸 (BR) 呈几近相反的变化趋势,即分解前期 BR 一直处于较低水平,190 d 也出现 BR 低谷,而后迅速上升到与前期 FR 相当的水平。

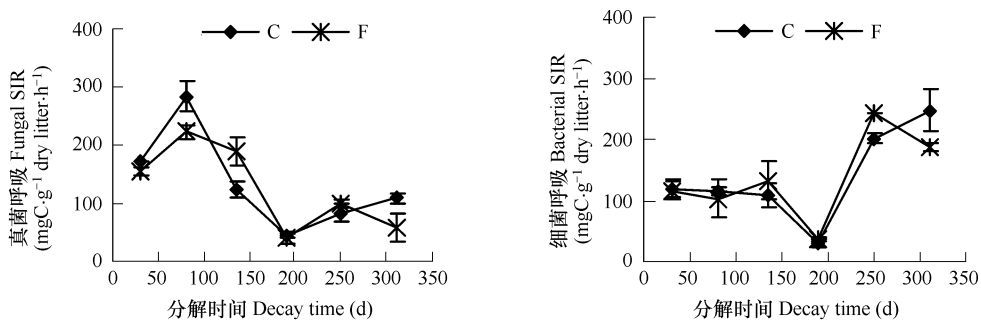


图 4 野外试验不同处理真菌和细菌诱导呼吸速率 (FR/BR) 变化

Fig. 4 Fungal and Bacterial SIR (FR/BR) for leaf litters during decomposition in field study

Values are mean \pm SE ($n = 4$)

室内模拟试验不同处理间 FR 和 BR 变化 (图 5) 与野外试验不同。MN 处理和 M 处理 FR 始终处于较低水平,MN 处理 FR 分解前期缓慢增加,中期以后下降,后期又大幅度回升;M 处理 FR 分解初期较高,以后持续下降。与 FR 相比,BR 变化波动强烈,两个处理 BR 都与 SIR 变化动态 (图 3) 一致,是影响微生物生物总量

的决定因素。

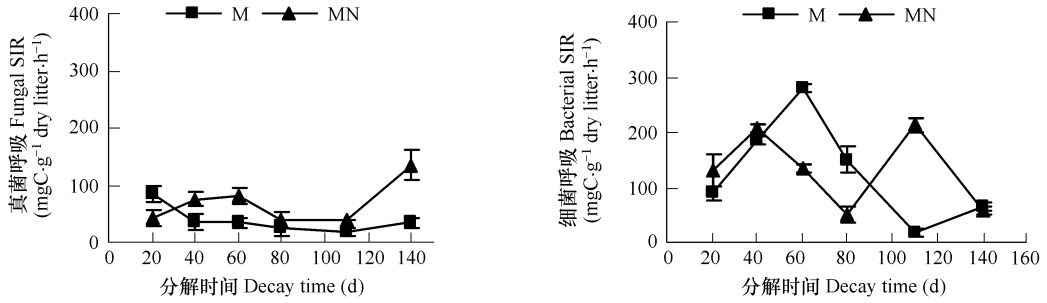


图5 室内试验不同处理真菌和细菌诱导呼吸速率 (FR/BR)变化

Fig. 5 Fungal and Bacterial SIR (FR/BR) for leaf litters during decomposition in simulated study

Values are mean \pm SE ($n = 3$)

3.1.4 微生物量 C 及 CO₂呼吸商

底物诱导呼吸法测定微生物总呼吸 (SIR) 是反映微生物生物量 C (C_{mic}) 的一种间接方法,二者之间的关系为 $C_{mic} [\mu\text{gC} \cdot \text{g}^{-1} \text{干物质}] = 40.04\text{SIR} - \text{rate} [\mu\text{lCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{干物质} \cdot \text{h}^{-1}] + 0.37$ [22]。微生物 CO₂呼吸商 (microbial metabolic quotient $q\text{CO}_2$) 指单位微生物生物量的基本呼吸强度 $q\text{CO}_2$ 表征的是微生物对 C 的利用效率 $q\text{CO}_2$ 越低表示微生物对 C 的利用率越高,呼吸消耗的 C 越少, C 主要用于微生物自身的生长和繁殖。

图6 是不同处理 $q\text{CO}_2$ 动态变化。野外试验不同处理 $q\text{CO}_2$ 整体上都呈下降趋势,说明在整个分解过程中微生物对 C 的利用效率是上升的。不同处理间 $q\text{CO}_2$ 的差异主要表现在分解前期和中期阶段, C 处理 $q\text{CO}_2$ 低于 F 处理,说明捕食压力越大越有利于提高微生物对 C 的利用效率。

室内试验中接种线虫的 MN 处理 $q\text{CO}_2$ 在整个分解过程中也是逐渐下降的,而未接种线虫 M 处理 $q\text{CO}_2$ 在分解前期急剧下降,但分解中后期以后又急剧上升,说明在没有外界(线虫捕食)压力的情况下微生物对 C 的利用效率不可避免地会降低,而线虫参与(捕食压力)下,微生物对 C 的利用效率不断升高。

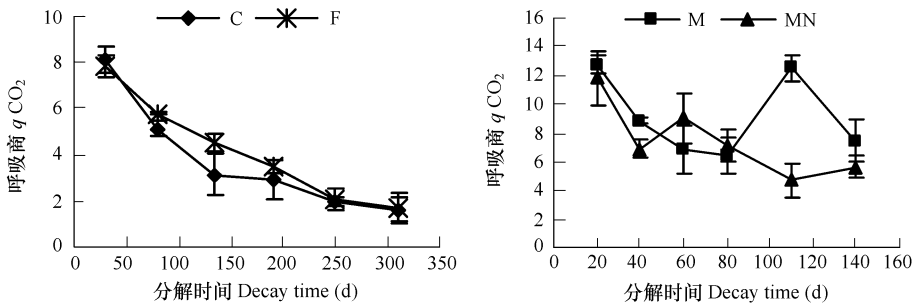


图6 不同处理 $q\text{CO}_2$ 动态变化

Fig. 6 Microbial metabolic quotient ($q\text{CO}_2$) for leaf litter during decomposition in field ($n = 4$) and simulated ($n = 3$)

3.2 凋落叶分解过程中土壤动物种群动态

3.2.1 线虫种群动态

如图7所示,野外试验不同处理线虫总量以及不同食性线虫都表现为“单峰”型动态变化,即分解前期迅速上升而后期迅速下降,峰值一般都出现在分解中期(190 d)。

从线虫总量来看,分解中期(190 d)大网眼 C 处理线虫总量显著 ($p < 0.01$) 低于小网眼 F 处理,但其它取样时期差异不显著。

从线虫种类来看,不同食性的线虫 C、F 处理动态基本一致,但 F 处理 4 种食性线虫的数量高峰均高于 C 处理,其中食真菌线虫总量和植食性线虫总量 F 处理显著高于 C 处理,食细菌性线虫和捕食性线虫 F、C 处理

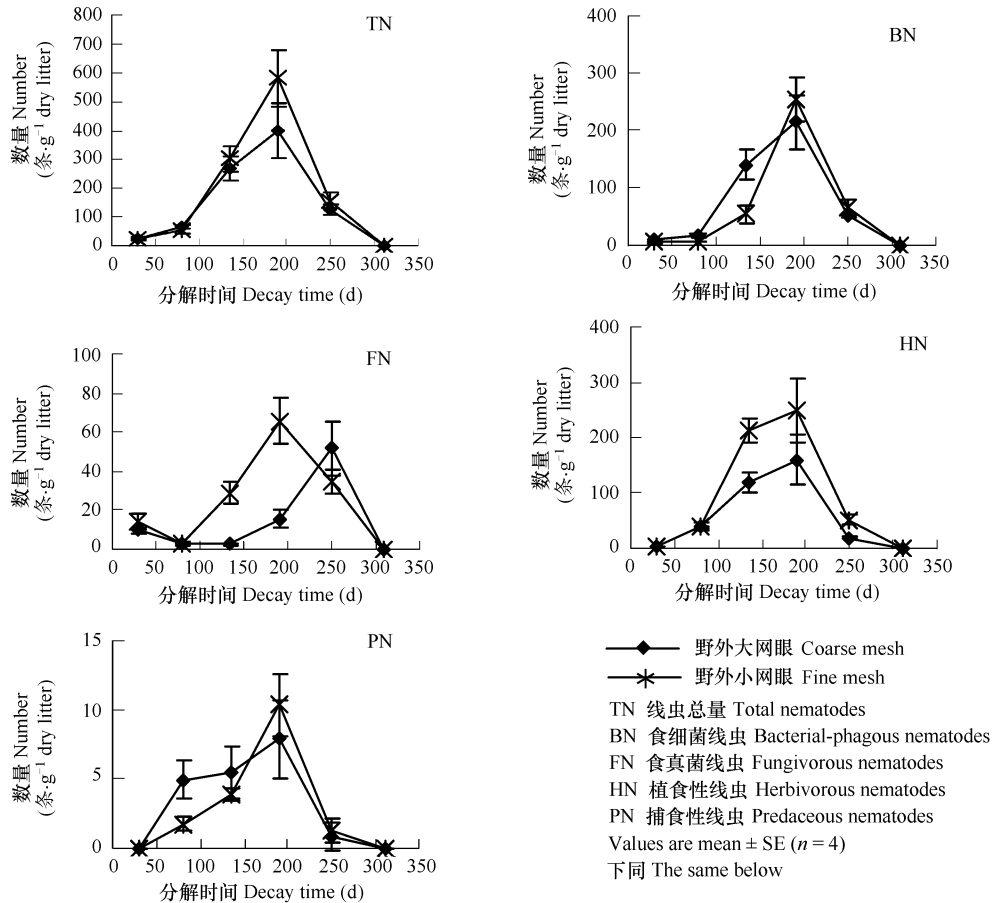


图7 野外试验不同处理线虫种类变化动态

Fig. 7 Changes of different nematodes in leaf litters during decomposition in field study

间差异不显著。

在不同种类线虫中,食细菌线虫和植食性线虫数量最多,始终占线虫总量的80%以上,是线虫中的主要食性类群,而食真菌性线虫和捕食性线虫数量很小,分别占线虫总量的10%和2%左右。尽管捕食性线虫数量很少,但是却是其它类线虫的天敌,因此也在一定程度上对线虫种群数量起到调节作用。

在室内模拟试验中,尽管接种了植食性和捕食性线虫(接种密度分别为100 g干土80条和5条),但在整个试验结束没有发现捕食性线虫,植食性线虫只在最后两次取样(110 d和140 d)时才出现,但数量很少,平均只有0.3和1.8条·g⁻¹ dry litter。线虫种类主要是食细菌性线虫和食真菌性线虫,且以食细菌性线虫为主(图8)。凋落叶中的食真菌性线虫和食细菌性线虫分别在分解20 d和40 d达到数量高峰,此后均持续下降。

4 讨论

底物诱导呼吸(SIR)、真菌诱导呼吸(FR)以及细菌诱导呼吸(BR)的变化间接反映了微生物、真菌和细菌生物量的动态变化。首先野外试验分解中期出现的SIR/FR/BR低谷,可能是捕食作用造成的,捕食者(线虫)“单峰”型变化与微生物(SIR)“双峰”动态正相反。分解中期(190 d)线虫数量达到最大值,强烈的捕食作用导致微生物数量大大减少。而大网眼C处理分解前

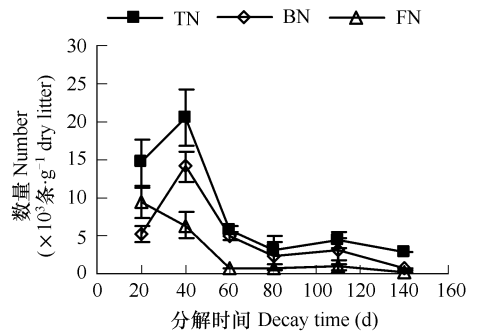


图8 室内试验线虫种类变化动态

Fig. 8 Changes of different nematodes in leaf litters during decomposition in simulated study
Values are mean ± SE (n = 3)

期 SIR/FR 的急剧下降与另一类捕食者——食真菌性螨的捕食有关,因为这段时间那食真菌性螨急剧增加,且达到数量高峰。同时由于 C 处理食真菌性螨的存在,使得 C 处理食真菌性线虫没有象 F 处理那样在分解中期(190 d)达到数量高峰,而是延迟到 250 d 才达到一定数量,之前食真菌性线虫数量始终处于很低的水平(图 7)。

由于大网眼 C 处理和小网眼 F 处理分别表示土壤动物对微生物捕食压力的大小,当微生物受到的捕食压力较小时(F 处理,只允许线虫出入),微生物量变化幅度也较小,而一旦微生物受到强烈捕食作用(C 处理)的影响,其生物量也将出现更幅度的起伏变化。因此 SIR/FR/BR 动态一方面可以解释分解过程中捕食压力的大小,或者说食物链的复杂程度(微生物种群数量变化幅度越大,说明捕食压力越大,食物链越复杂);另一方面由于微生物自身具有强烈的反馈机制,一旦这种捕食压力减小甚至消失(分解中期以后),微生物又开始大量繁殖或者通过种群演替(真菌-细菌演替)来适应新的环境,从而使种群维持一定数量,新的微生物将在凋落叶的进一步分解过程中发挥作用。这种由于捕食作用造成的微生物量波动变化被称之为“捕食-激发”作用,是捕食者(线虫及其它土壤动物)与其食物源(微生物)之间长期适应形成的食物链关系,是一种特定的种群消长关系。当微生物受到(强烈)捕食压力时,总生物量将下降到极限值,此后由于食物源(微生物)缺乏,捕食者数量减少,微生物量又大幅度回升,此后的情况可能使,由于微生物量的增加,可以支持更多捕食者的生存需要,捕食者数量将再次增加,又对微生物造成捕食压力,如此反复,捕食者和被捕食者之间“波动式”交替发展,是一个互动式的发展过程。

这种“捕食-激发”作用在室内模拟试验中得到了进一步证明。接种线虫 MN 处理 SIR/FR/BR 都较未接种线虫 M 处理波动的频次高,而前者与相应捕食者数量变化直接相关,例如 M 处理 BR 60 d 时达到最大值(图 5),而 MN 处理 40 d 以后即开始下降,而 40 d 食细菌性线虫数量达到高峰(图 8)。

在没有捕食压力作用下(M 处理),分解凋落叶的微生物(真菌和细菌)生物量均表现为由强到弱的变化,没有明显的生物演替。

由此可见,由于捕食作用的存在,微生物一般遵循“双峰”型路线发展演替,根据本研究不同处理凋落叶分解动态^[23]，“双峰”发展路线在一定程度上加速了有机物质的分解进程。

5 结论

(1) 伴随分解进程,微生物基本呼吸强度不断下降且与分解进程正相关。

(2) 微生物在凋落叶分解过程中的演替遵循一定的路线。当土壤动物参与分解时,由于捕食压力的存在,微生物一般按照“双峰”型路线变化,并存在明显的生物演替现象,微生物对 C 的利用效率也不断提高;当不存在这种捕食压力时,微生物表现为“单峰-递减”式发展模式,生物量由强到弱变化,微生物对 C 的利用效率持续下降。

(3) 土壤动物在凋落叶分解过程中表现为“单峰”型变化动态,与微生物量“双峰”动态形成互补,捕食者与被捕食者之间是一种“捕食-激发”作用下的种群消长关系,这种关系的强烈程度与捕食压力有关。

(4) 捕食压力下微生物的“双峰”发展路线在一定程度上加速了凋落叶的分解进程。

References :

- [1] Anderson J M. Interactions between invertebrates and micro-organisms : noise or necessity for soil processes ? In : Anderson J M. ed. Ecology of Microbial Communities. England , Cambridge : Cambridge University Press , 1987. 125 - 145.
- [2] McGonigle T P. The significance of grazing on fungi in nutrient cycling. Canada Journal of Botany , 1995 , 73 : 1370 - 1376.
- [3] Alpei J , Bonkowski M , Scheu S. Protozoa , nematoda and lumbricidae in the rhizosphere of *Hordelymus europaeus* (Poaceae) - faunal interactions , response of micro-organisms and effects on plant-growth. Oecologia , 1996 , 106 : 111 - 126.
- [4] Groffmann P M. Carbon additions increase nitrogen availability in northern hardwood forest soils. Biology and Fertility of Soils , 1999 , 29 : 430 - 433.
- [5] Ke X , Zhao L J , Yin W Y. Succession in communities of soil animals during leaf litter decomposition in *Cyclobalanopsis glauca* forest. Zoological Research , 1999 , 20 (3) : 207 - 213.

- [6] Yang X D, She Y P. The character of composition and distribution on soil fauna under tropical forests of Xishuangbanna in rainy season. *Journal of Northeast Forestry University*, 1998, 26 (6) : 65 — 70.
- [7] Deng X B, Zou S Q, Fu X H, *et al.* The impacts of landuse practices on the communities of soil fauna in the Xishuangbanna rainforest, Yunnan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23 (1) : 130 — 138.
- [8] Ingham R E, Trofymow J A, Ingham E R, *et al.* Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers : effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecology Monograph*, 1985, 55 : 119 — 140.
- [9] Freckman D W. Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1988, 24 : 127 — 195.
- [10] Ferris H, Venette R C, Lau S S. Population energetics of bacterial-feeding nematodes : carbon and nitrogen budgets. *Soil Biology and Biochemistry*, 1997, 29 : 1183 — 1194.
- [11] Yeates G W, Wardle D A. Nematodes as predators and prey : relationships to biological control and soil processes. *Pedobiologia*, 1996, 40 : 43 — 50.
- [12] Laakso J, Setälä H. Population- and ecosystem-level effects of predation on microbial-feeding nematodes. *Oecologia*, 1999, 120 : 279 — 286.
- [13] 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 : 101 — 313.
- [14] Coleman D C, Anderson R V, Cole C V. Roles of protozoa and nematodes in nutrient cycling. In : Todd R L. ed. *Microbial-plant Interactions*, Madison, Wisconsin : American Society for Agronomy Publication, 1984, 47 : 17 — 28.
- [15] Freckman D W, Ettema C H. Assessing nematode communities in agroecosystems of varying human intervention. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1993, 45 : 239 — 261.
- [16] Sha L Q, Meng Y, Feng Z L, *et al.* Nitrification and net N mineralization rate of soils under different tropical forests in Xishuangbanna, Southwest China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24 (2) : 152 — 156.
- [17] Coleman D C, Blair J M, Elliott E T, *et al.* Soil Invertebrates. In : Robertson G P, Coleman D C, Bledsoe C S, *et al.* eds. *Standard Soil Methods for Long-term Ecological Research*. Oxford : New York Oxford University, 1999. 349 — 377.
- [18] Setälä H, Haimi J, Huhta V A. microcosm study on the respiration and weight loss in birch litter and raw humus as influenced by soil fauna. *Biology and Fertility of Soils*, 1988, 5, 282 — 287.
- [19] Anderson J P E, Domsch K H. Measurement of bacterial and fungal contributions to respiration of selected agricultural and forest soils. *Canadian Journal of Microbiology*, 1975, 21 : 314 — 322.
- [20] Cheng W, Coleman D C. A simple method for measuring CO₂ in a continuous air-flow system : modifications to the substrate-induced respiration technique. *Soil Biology and Biochemistry*, 1989, 21 : 385 — 388.
- [21] Yin W Y. *Pictorial Keys to Soil Animals of China*. Beijing : Science Press, 1998.
- [22] Anderson J P E, Domsch K H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1978, 10 : 215 — 221.
- [23] Zhang R Q, Sun Z J, Wang C, *et al.* Eco-process of leaf litter decomposition in tropical rainforest in Xishuangbanna, SW China I. Decomposition dynamic of mixed leaf litters. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30 (5) : 780 — 790.

参考文献 :

- [5] 柯欣 赵立军 尹文英. 青冈林土壤动物群落结构在落叶分解过程中的演替变化. *动物学研究*, 1999, 20 (3) : 207 ~ 213.
- [6] 杨效东 余宇平. 西双版纳热带森林雨季土壤动物群落组成与分布特征. *东北林业大学学报*, 1998, 26 (6) : 65 ~ 70.
- [7] 邓晓保 邹寿青 付先惠, 等. 西双版纳热带雨林不同土地利用方式对土壤动物个体数量的影响. *生态学报*, 2003, 23 (1) : 130 ~ 138.
- [16] 沙丽清 孟盈 冯志立, 等. 西双版纳不同热带森林土壤氮矿化和硝化作用研究. *植物生态学报*, 2000, 24 (2) : 152 ~ 156.
- [21] 尹文英. *中国土壤动物检索图鉴*. 北京 : 科学出版社, 1998.
- [23] 张瑞清 孙振韵 王冲, 等. 西双版纳热带雨林凋落叶分解的生态过程 I. 凋落叶分解动态. *植物生态学报*, 2006, 30 (5) : 780 ~ 790.