

氮沉降对土壤线虫影响的研究进展

逢佳欣, 孙元, 王庆贵*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨
Email: *qgwang1970@163.com

收稿日期: 2021年3月25日; 录用日期: 2021年4月29日; 发布日期: 2021年5月7日

摘要

人类活动引起的氮素富集, 极大地改变了土壤群落的组成和功能。线虫是数量和种类最丰富的土壤生物之一, 在土壤食物网中起着重要作用。因此, 线虫被认为是富集条件下土壤生态系统功能变化的有用指标。在全球气候变化研究中, 氮沉降的生态效应越来越重要。我国目前氮排放严重, 导致大气氮在陆地生态系统中沉积, 影响温室气体平衡和生物多样性。未来几十年, 中国的氮沉降预计将继续增加。特别是在森林生态系统中, 人类活动引起的大气氮沉降的增加, 对森林生态系统的结构和功能产生不同的影响, 甚至导致森林退化。森林生态系统中的大气氮沉降会影响土壤氮素的淋滤或保持能力和有效性, 降低土壤pH值, 并通过影响土壤pH值、铵态氮含量和植物群落组成影响土壤线虫群落。本文综述了近年来土壤线虫的研究成果和土壤线虫对氮沉降的响应, 讨论了土壤线虫的结构和功能以及对氮沉降的不同响应机制。

关键词

氮沉降, 土壤线虫, 铵态氮, pH, 植物群落组成

Research Progress on the Effects of Nitrogen Deposition on Soil Nematodes

Jiaxin Pang, Yuan Sun, Qinggui Wang*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang
Email: *qgwang1970@163.com

Received: Mar. 25th, 2021; accepted: Apr. 29th, 2021; published: May 7th, 2021

Abstract

Nitrogen enrichment caused by human activities has greatly changed the composition and func-

*通讯作者。

tion of soil communities. Nematodes are one of the most abundant and diverse soil organisms and play an important role in soil food webs. Therefore, nematodes are considered to be a useful indicator of changes in soil ecosystem function under enrichment conditions. The ecological effect of nitrogen deposition is becoming more and more important in the study of global climate change. The serious nitrogen emission in China leads to the deposition of atmospheric nitrogen in terrestrial ecosystems, which affects the balance of greenhouse gases and biodiversity. China's nitrogen deposition is expected to continue to increase in the coming decades. Especially in forest ecosystems, the increase of atmospheric nitrogen deposition caused by human activities has different effects on the structure and function of forest ecosystems, and even leads to forest degradation. Atmospheric nitrogen deposition in forest ecosystems can affect the leaching and retention capacity and availability of soil nitrogen, reduce soil pH, and affect soil nematode community by affecting soil pH, ammonium nitrogen content and plant community composition. In this paper, the research achievements of soil nematodes in recent years and their responses to nitrogen deposition are reviewed, and the structure and function of soil nematodes as well as their different response mechanisms to nitrogen deposition are discussed.

Keywords

Nitrogen Deposition, Soil Nematode, Ammonium, Nitrogen, pH, Plant Community Compositio

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

由于氮沉降和施肥等人为活动造成氮(N)的广泛富集,极大地改变了生态系统的过程、结构和功能[1]。虽然低水平的氮添加通常会促进生态系统功能,但相关研究表明,氮饱和会诱导森林枯死、土壤酸化和抑制土壤生物[2]。因此,深入了解氮素富集与土壤生态系统功能关系具有重要意义。全球范围内的人类活动将改变生态系统的特性,最终影响生态系统的功能和结构。自工业革命开始以来,由于农业化肥的过度使用,氮在不同生态系统中的沉降越来越严重。陆地生态系统主要由地上部分和地下部分组成,土壤食物网作为地下部分的核心之一,在维持物质分解方面起着关键作用[3] [4]。相关的研究表明,这些全球变化因素,如氮沉降可以作为干扰影响地下食物网的功能土壤线虫是地下食物网中数量最多、分布最广的土壤动物群落[5] [6]。土壤线虫群落对外界干扰敏感,常被用作评价地下土壤食物网结构的良好指标[7],土壤线虫通过取食活动促进氮矿化,调节细菌和真菌生物量比例[8]。研究氮沉降和降水减少等全球变化驱动因素对土壤群落的影响,有助于进一步理解土壤食物网对全球变化的响应机制。然而,由于地下结构的复杂性,氮沉降或降水减少对土壤线虫的影响仍然有限。

先前的研究已经证实了添加 N 后对线虫的抑制作用[9]。总的来说,氮添加降低了线虫的总丰度和多样性,但不同营养类群的响应不同。施氮后导致的土壤酸化被认为是抑制土壤线虫丰度的重要因素之一[10]。在其他研究中,没有 NH_4^+ -N 浓度与根系食草动物和真菌动物呈负相关[11],说明 N 添加对土壤线虫有直接影响。重要的是,土壤线虫类群数不仅受到土壤理化性质变化的影响,并且还受到植物群落变化的间接影响[12]。世界各地都观察到 N 添加后植物群落组成改变和广泛的物种损失[13] [14]。线虫是异养生物,它们最终依赖于自养生物(如高等植物)来获取资源(如根系分泌物和凋落物输入) [15]。植物物种多样性和组成可能是通过组成植物物种资源质量的互补性来影响土壤线虫组成的[16]。由于氮添加对土壤

生物区系的直接影响与改变植物群落组成介导的间接影响之间存在复杂的相互作用，因此我们理解氮沉降如何影响土壤线虫的丰富度和组成具有一定挑战性[17]。

2. 土壤线虫的基本概括

2.1. 土壤线虫的概述

线虫是最重要的土壤生物类群之一，土壤线虫分布广泛、数量丰富、种类繁多，无论是在分类上还是在功能上[18]，在土壤食物网中占据着重要的营养地位，根据线虫食性来区分，可把线虫分为食细菌性线虫、食真菌线虫、植物寄生线虫、杂食性线虫及捕食性线虫这五种类型。线虫群落组成的变化被广泛认为是环境条件变化的标志[19]。此外，土壤线虫的作用可达 40% 的营养矿化通过取食微生物种群。因此，了解土壤线虫对氮素富集的反应及其机制将有助于阐明土壤食物网中潜在的梯级效应。线虫日益成为土壤环境变化的指标[20] [21]。土壤线虫通过加速微生物(细菌和真菌)中铵的释放，在陆地 N 循环中起着至关重要的作用。以细菌和真菌为食的寄生线虫在土壤中提供 27% 的氮[22]。已有研究记录了线虫群落组成和多样性对氮素添加的反应[23]。

2.2. 土壤线虫作用

1) 有机质分解与养分循环：土壤线虫在土壤有机质分解、养分转化和能量传递中起着关键作用，是土壤生态系统的重要组成部分。食细菌性线虫通过多种途径影响有机物的分解，包括微生物和调节比例将有机物转化为无机物，土壤微生物、腐生细菌和植物病原菌的携带和传递，影响微生物群落的组成、植物共生生物的分布和功能。土壤线虫等土壤动物对土壤碳氮动态有重要影响。线虫排泄物对土壤可溶性氮的贡献率高达 19% [24]。一是线虫的含氮量低于它们所消耗的细菌。其次，线虫的生长效率低于细菌，因此线虫所吃细菌中的大部分氮被线虫排泄到土壤中。综上所述，土壤线虫主要通过影响微生物活性来影响土壤有机质的分解。

2) 线虫作为指示生物：线虫作为指示生物的作用通常要比其他土壤动物作为指示生物的作用更大一些，主要是因为其具有以下特征：土壤线虫广泛存在，数量较多。土壤线虫是土壤生物中的优势类群，每平方米的土壤中含有数百万条线虫，并且无论在良好的土壤中还是被污染的土壤中都存在线虫。线虫按照其食性和头部形态可分为四类，分别为细菌食性线虫、食真菌线虫、植物寄生线虫和杂食捕食性线虫。由于线虫的虫体无色透明，所以其内部结构观察起来方便清晰，在实验中易于识别和鉴定。线虫生活在土壤的毛细管水中，其自身移动速度比较缓慢，并且其可渗透的表皮使其对土壤中的污染物反应迅速。线虫的产生周期比较短暂，通常为几天或几个月完成生长，并能够在较短的时间内对周围土壤环境变化作出相对的反应。因此，线虫越来越多地被用作土壤指示生物。特别是用于评价土壤生物效应、土壤健康水平和生态系统演替及其干扰程度。

3. 施氮改变土壤群落对土壤线虫产生间接影响

3.1. 施氮改变土壤铵态氮含量对土壤线虫的间接影响

已证明铵对各种各样的生物体都有毒性。然而，铵态氮的毒性并不能很好地解释微生物食性线虫和杂食性食性线虫对氮添加的反应。这些截然不同的反应可能是由于它们不同的进食习惯。植物可以直接从土壤中吸收铵，并将其积累在根、茎和叶中[25]。草食性线虫通过刺穿植物细胞寄生植物根部，摄入富含氮的液体可能引起铵中毒[26]。相反，其他线虫营养类群以微生物或其他微型动物为食，在这种情况下，铵可能已经转化为无毒化合物。

3.2. 施氮改变土壤 pH 对土壤线虫的间接影响

长期较高浓度的氮沉降会造成土壤酸化[27],土壤 pH 值的变化对土壤线虫分布和生长有重要的影响。大部分的土壤线虫适合生活在弱酸性和中性条件的土壤环境下,因此土壤 pH 值的变化会影响土壤线虫的种群密度[28]。另一方面,氮素的添加导致土壤中铵盐浓度的提升,并且所产生的铵毒性对线虫种群,特别是根食性线虫具有强烈的抑制作用[29]。土壤线虫接触这些铵有毒物质会导致土壤线虫活性变弱,减慢其生长速度,减少其数量,降低其繁殖能力,甚至导致其死亡[30]。氮沉降导致土壤中 NH_4^+ 和 NO_3^- 的含量增加,促进土壤溶液的硝化作用,使土壤溶液释放出大量的 H^+ ,导致土壤 pH 值降低。长期氮沉降会导致土壤出现酸化,氮的添加显著降低了土壤 pH,而土壤线虫类群一般需要偏向碱性的生存环境,氮肥的增加直接导致了土壤的酸化,进而引发土壤中阳基离子的流失以及可交换酸性离子如 Al^{3+} 以及 H^+ 含量的上升,最终导致土壤线虫类群可利用性的阳基离子的减少,进而导致土壤酸化逐渐增加,不适易土壤线虫生存[31]。

3.3. 施氮改变植物群落组成对土壤线虫的间接影响

相比 Bardgett 等在短期盆栽试验表明,土壤生物的丰度和活动都受到限制的植物物种特征比 N 的直接影响,我们并没有发现证据,间接影响 N 添加对土壤线虫群落的植物群落组成的变化[32]。自底向上影响植物群落的土壤动物一直记录,将植物固定碳,这通常是土壤生物群的有限资源[33]。然而,高水平氮添加导致的氮饱和会严重恶化土壤性质(如酸化),这可能会超过植物对土壤生物区系和土壤过程的影响。因此,考虑到我们实验中高水平的氮添加,土壤性质可能比植物群落组成的变化在调节土壤线虫群落方面更重要。同样,以往的微观研究表明,氮富集对凋落物分解和生态系统功能的直接影响强于通过植物群落变化产生的间接影响。但值得注意的是,氮诱导的植物群落组成变化可能比氮添加的直接作用需要更长的时间才能对土壤生态系统产生影响。因此,需要更长期的研究来进一步评估氮添加的直接和间接影响的相对重要性。

线虫学发展至今已有相当长的历史,第二次世界大战后线虫学发展迅速,取得令人瞩目的成就。土壤线虫是土壤小型动物中主要的功能类群,防治土壤线虫可以采用农业防治、物理防治、化学防治、生物防治、微生物源及植物源农药防治等方法,土壤线虫对农田有指示作用,土壤的污染也受到了人们的关注,怎样利用土壤线虫这个指示生物来评价农田受污染的程度以及土壤线虫在其他生态系统中的研究将会越来越受关注。

参考文献

- [1] Trebs, I., Lara, L., Zeri, L., Gatti, L.V., Artaxo, P., Dlugi, R., *et al.* (2006) Dry and Wet Deposition of Inorganic Nitrogen Compounds to a Tropical Pasture Site (Rondônia, Brazil). *Chemical Physics*, **6**, 447-469. <https://doi.org/10.5194/acp-6-447-2006>
- [2] Xu, W., Luo, X.S., Pan, Y.P., Zhang, L., Tang, A.H., Shen, J.L., *et al.* (2015) Quantifying Atmospheric Nitrogen Deposition through a Nationwide Monitoring Network across China. *Atmospheric Chemistry and Physics*, **15**, 12345-12360. <https://doi.org/10.5194/acp-15-12345-2015>
- [3] Takeda, H. and Abe, T. (2001) Templates of Food-Habitat Resources for the Organization of Soil Animals in Temperate and Tropical Forests. *Ecological Research*, **16**, 961-973. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00450.x>
- [4] Elser, J., Bracken, M., Cleland, E., Gruner, D., Harpole, W., Hillebrand, H., *et al.* (2007) Global Analysis of Nitrogen and Phosphorus Limitation of Primary Producers in Freshwater, Marine and Terrestrial Ecosystems. *Ecology Letters*, **10**, 1135-1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
- [5] Elliott, E.M., Kendall, C., Boyer, E.W., Burns, D.A., Lear, G.G. and Golden, H.E. (2015) Dual Nitrate Isotopes in Dry Deposition: Utility for Partitioning NO_x Source Contributions to Landscape Nitrogen Deposition. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, **114**, 425-453. <https://doi.org/10.1029/2008JG000889>
- [6] Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J.R., *et al.* (2008) Transformation of

- the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science*, **320**, 889-892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- [7] Liu, X., *et al.* (2013) Enhanced Nitrogen Deposition over China. *Nature*, **494**, 459-462. <https://doi.org/10.1038/nature11917>
- [8] Kanakidou, M., Myriokefalitakis, S., Daskalakis, N., Fanourgakis, G. and Mihalopoulos, N. (2016) Past, Present and Future Atmospheric Nitrogen Deposition. *Journal of Atmospheric Sciences*, **73**, 2039-2047. <https://doi.org/10.1175/JAS-D-15-0278.1>
- [9] Bar-On, Y.M., Phillips, R. and Milo, R. (2018) The Biomass Distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **115**, 6506-6511. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711842115>
- [10] Waring, R.H. and Schlesinger, W.H. (1985) Forest Ecosystems. *Concepts and Management*, **75**, 284. <https://doi.org/10.2307/2260557>
- [11] Smith, M.-L., Ollinger, S.V., Martin, M.E., Aber, J.D., Hallett, R.A. and Goodale, C. (2002) Direct Estimation of Aboveground Forest Productivity through Hyperspectral Remote Sensing of Canopy Nitrogen. *Ecological Applications*, **12**, 1286-1302. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[1286:DEOAFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[1286:DEOAFP]2.0.CO;2)
- [12] Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Heikki, S.L., Putten, W.H. and Van Der Wall, D.H. (2004) Ecological Linkages between Aboveground and Belowground Biota. *Science*, **304**, 1629-1633. <https://doi.org/10.1126/science.1094875>
- [13] Yeates, G.W. (2003) Nematodes as Soil Indicators: Functional and Biodiversity Aspects. *Biology and Fertility of Soils*, **37**, 199-210. <https://doi.org/10.1007/s00374-003-0586-5>
- [14] Ferris, H. and Bongers, T. (2006) Nematode Indicators of Organic Enrichment. *Journal of Nematology*, **38**, 3.
- [15] Zhu, Y., Wang, H., Zhou, W. and Ma, J. (2011) Recent Changes in the Summer Precipitation Pattern in East China and the Background Circulation. *Climate Dynamics*, **36**, 1463-1473. <https://doi.org/10.1007/s00382-010-0852-9>
- [16] Fu, G., Shen, Z.-X. and Zhang, X.-Z. (2018) Increased Precipitation Has Stronger Effects on Plant Production of an Alpine Meadow than Does Experimental Warming in the Northern Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, **249**, 11-21. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.017>
- [17] Cavagnaro, T.R. (2016) Soil Moisture Legacy Effects: Impacts on Soil Nutrients, Plants and Mycorrhizal Responsiveness. *Soil Biology and Biochemistry*, **95**, 173-179. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.12.016>
- [18] Clark, J.S., Iverson, L., Woodall, C.W., Allen, C.D., Bell, D.M., Bragg, D.C., *et al.* (2016) The Impacts of Increasing Drought on Forest Dynamics, Structure, and Biodiversity in the United States. *Global Change Biology*, **22**, 2329-2352. <https://doi.org/10.1111/gcb.13160>
- [19] Griffiths, B. and Caul, S. (1993) Migration of Bacterial-Feeding Nematodes, But Not Protozoa, to Decomposing Grass Residues. *Biology and Fertility of Soils*, **15**, 201-207. <https://doi.org/10.1007/BF00361612>
- [20] Landesman, W.J., Treonis, A.M. and Dighton, J. (2011) Effects of a One-Year Rainfall Manipulation on Soil Nematode Abundances and Community Composition. *Pedobiologia*, **54**, 87-91. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2010.10.002>
- [21] Lindberg, N., Engtsson, J.B. and Persson, T. (2002) Effects of Experimental Irrigation and Drought on the Composition and Diversity of Soil Fauna in a Coniferous Stand. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 924-936. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00769.x>
- [22] Yang, H., Li, Y., Wu, M., Zhang, Z., Li, L. and Wan, S. (2011) Plant Community Responses to Nitrogen Addition and Increased Precipitation: The Importance of Water Availability and Species Traits. *Global Change Biology*, **17**, 2936-2944. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02423.x>
- [23] 鲁显楷, 莫江明, 张炜, 毛庆功, 刘荣臻, 王聪, 王森浩, 郑棉海, Mori Taiki, 毛晋花, 张勇群, 王玉芳, 黄娟. 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(5): 500-522.
- [24] 刘佳婷, 廖迎春, 谢越, 施星星. 氮沉降对土壤养分影响研究综述[J]. 中国水土保持, 2019(9): 63-65.
- [25] Liu, X., Duan, L., Mo, J., Du, E., Shen, J., Lu, X., *et al.* (2011) Nitrogen Deposition and Its Ecological Impact in China: An Overview. *Environmental Pollution*, **159**, 2251-2264. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.08.002>
- [26] Yu, G., Jia, Y., He, N., Zhu, J., Chen, Z., Wang, Q., *et al.* (2019) Stabilization of Atmospheric Nitrogen Deposition in China over the Past Decade. *Nature Geoscience*, **12**, 424. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0352-4>
- [27] 邵元虎, 张卫信, 刘胜杰. 土壤动物多样性及其生态功能[J]. 生态学报, 2015, 35(20): 6614-6625.
- [28] 朱永恒, 赵春雨, 王宗英. 我国土壤动物群落生态学研究综述[J]. 生态学杂志, 2005, 24(12): 1477-1481.
- [29] Bardgett, R.D. and Wardle, D.A. (2013) Aboveground-Belowground Linkages. Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change. *Eos Transactions American Geophysical Union*, **92**, 222. <https://doi.org/10.1029/2011EO260011>

- [30] Wardle, D.A. and Yeates, G.W. (1993) The Dual Importance of Competition and Predation as Regulatory Forces in Terrestrial Ecosystems: Evidence from Decomposer Food-Webs. *Oecologia*, **93**, 303-306. <https://doi.org/10.1007/BF00317685>
- [31] Wei, C., Zheng, H., Li, Q., Lü, X., Yu, Q., Zhang, H., *et al.* (2012) Nitrogen addition Regulates Soil Nematode Community Composition through Ammonium Suppression. *PLoS ONE*, **7**, e43384. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043384>
- [32] Lindberg, N. and Bengtsson, J.J.O. (2006) Recovery of Forest Soil Fauna Diversity and Composition after Repeated Summer Droughts. *Oikos*, **114**, 494-506. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14396.x>
- [33] Seddon, A.W., Macias-Fauria, M., Long, P.R., Benz, D. and Willis, K.J. (2016) Sensitivity of Global Terrestrial Ecosystems to Climate Variability. *Nature*, **5319**, 229-232. <https://doi.org/10.1038/nature16986>