



土壤生物多样性研究: 历史、现状与挑战

时雷雷^{①②}, 傅声雷^{①*}

① 中国科学院华南植物园, 退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650;

② 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: sfu@scbg.ac.cn

2013-03-06 收稿, 2013-06-27 接受, 2014-01-16 网络版发表

国家杰出青年科学基金(30925010)和中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-EW-Z-6, KSCX2-EW-Z-6-8)资助

摘要 土壤生态系统是地球上生物多样性最丰富的生境. 土壤生物多样性在维持陆地生态系统碳动态和养分循环方面具有重要的作用, 是目前土壤生态学领域最为重要的热点研究问题. 本文综述了过去 20 年对土壤生物多样性研究经历的过程和取得的成果. 首先, 介绍了土壤生物多样性研究的历史发展过程, 从早期问题的提出与研讨, 到大规模的实验研究, 再到对土壤生物多样性的监测、评价和保护. 其次, 重点介绍了土壤生物多样性研究领域的 4 个核心问题及其进展, 包括土壤生物多样性的维持机制、土壤生物多样性与生态系统功能之间的关系、土壤生物多样性的分布格局及土壤生物多样性与植物多样性之间的关系. 最后指出, 尽管人们对上述土壤生物多样性的问题取得了一些研究成果, 然而, 在土壤生物多样性的研究方法、土壤生物多样性的分布格局及其机制、人类活动和全球变化对土壤生物多样性的影响以及土壤生物多样性在污染治理和生态恢复中的应用等方面还面临着巨大的挑战.

关键词

土壤生物多样性
生态系统功能
地理分布格局
全球变化
生态恢复

过去 20 年, 土壤生态学得到国际生态学界的广泛关注^[1-6], 土壤被认为是陆地生态系统的组织中心^[4,7], 并被 *Science* 期刊认为是最后的学术前沿^[8]. 在此背景下, 土壤生物多样性及其在生态系统中的重要功能成为研究热点^[9]. 对土壤生物多样性的研究和认识, 代表了过去 20 年土壤生态学领域最重要的进步^[6].

土壤生物多样性包括在土壤和凋落物层中生活的生物类群多样性^[4], 以及它们的遗传多样性、功能多样性和土壤-生物自组织系统的多样性^[10,11]. 最近还有学者提出, 土壤中的活性酶也是土壤生物多样性的有机组成部分^[12]. 目前, 科学界已经认识到土壤是地球上生物多样性最丰富的生境之一^[5]. 例如, 在局域尺度上, 1 g 土壤可能含有高达 50000 种细菌^[13,14]; 在堪萨斯大草原, 一小块草地上就发现了

159 种螨类^[15]; 在哥斯达黎加(Costa Rica)的一个低地雨林, 根据 18S rRNA 序列分析推测, 仅在 4 个 40 m × 40 m 样方中, 可能就有 502 种线虫^[16]; 同样根据 18S rRNA 序列分析, 在极地苔原的几个采样点就发现 2010 个 OTUs(operational taxonomic units)存在^[17]. 此外, 在全球尺度上, 土壤生物多样性也远远高于植物和大型动物^[18-20]. 现已描述过的土壤真菌就有 72000 种, 据估计全球总数可能高达 150 万种^[21,22]; 已知的土壤线虫有 25000 种(可能仅占全球所有种类的 6%)^[20]; 已记录的土壤跳虫有 8000 种(约占全球所有种类的 15%)^[20]; 而已知的螨类有 45231 种(可能仅占全球所有种类的 4%左右)^[19]; 对于大型土壤动物, 已描述的蚯蚓有 3500 种(约占全球所有种类的 1/2)^[20], 至于研究较多的蚂蚁和白蚁, 分别有 14000 种和 2700 种, 也仅占全球种类总数的 50%和 70%^[20]; 已

引用格式: 时雷雷, 傅声雷. 土壤生物多样性研究: 历史、现状与挑战. 科学通报, 2014, 59: 493-509

Shi L L, Fu S L. Review of soil biodiversity research: history, current status and future challenges (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 493-509, doi: 10.1360/972013-266

经记载的马陆多达 11000 种,但也仅占全球种类的 15%^[20]. 这些统计数据足以表明,不论在局域还是全球尺度上,土壤中都存在着极其丰富的生物多样性,但是,目前还没有人能够回答土壤中到底存在多少种生物.

如此巨大的土壤生物多样性在生态系统中具有重要功能,尤其在凋落物分解和养分循环方面起着不可替代的作用^[6]. 同时,过去 20 年的一些研究还发现,土壤生物多样性在植物群落维持和演替方面也起着重要的作用^[23,24]. 对于人类社会,土壤生物多样性还能提供重要的生态系统服务功能,比如,调控和驱动养分循环、水分供给、土壤发育、控制土壤侵蚀、控制农业害虫、调节气候和维持初级生产力等^[25-29];据 Pimentel 等人^[25]估算,土壤生物多样性提供的这些生态系统服务功能价值高达 1.5 万亿美元.

从 20 世纪 90 年代初开始,在生物多样性研究浪潮和高新技术的驱动下,土壤生物多样性的研究也取得了许多重要的进展,并逐渐成为土壤生态学领域重要的分支学科^[4-6,30]. 鉴于此,本文系统地总结了过去 20 年土壤生物多样性研究的发展历程,在此基础上,综述了土壤生物多样性研究领域 4 个重要科学问题的研究进展和已取得的成果,最后讨论了土壤生物多样性研究领域所面临的一些巨大挑战.

1 土壤生物多样性研究的历史发展过程

20 世纪 80 年代末~90 年代初,生态学家逐渐认识到,人类活动已经导致物种的快速灭绝,因此,关于生物多样性降低如何影响生态系统功能的研究开始成为学者关注的热点^[31-33]. 1986 年的一次学术会议首次合成了生物多样性(biodiversity)一词,此后生物多样性开始成为学术界研究和讨论的热点问题^[32],尤其是 1992 年《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity)的签署,进一步促使生物多样性成为生态学研究的核心问题. 与此同时,土壤生态学家开始发现土壤中存在极其丰富的生物种类^[34-36],尤其是分子生物学技术的应用,发现 1 g 森林土壤中竟然有高达 10000 种细菌存在,大大改变了人们对土壤生物多样性的认识^[34]. 在 90 年代初生物多样性研究成为学术界热点关注问题的背景下,这些新发现使土壤生态学家很快意识到土壤生物多样性的重要研究意义^[30,37],土壤生物多样性(soil biodiversity)一词也被引入土壤生态学文献^[35]. 因此,从 90 年代初

开始,土壤生物多样性开始逐渐成为土壤生态学领域的核心科学问题,在之后的 20 年间,对土壤生物多样性的深入研究使其成为土壤生态学领域的分支学科之一^[4,6,38].

在过去 20 年间,土壤生物多样性研究基本经历了 3 个主要阶段. 从早期的文献综述和专题讨论发现了人们对土壤生物多样性认识的局限性^[28,30,37],从而激发了土壤生态学家对土壤生物多样性问题的科学研究^[17,18,39,40];尤其是控制实验和分子生物学技术的应用,大大加深了人们对土壤生物多样性及其驱动生态功能的认识^[41,42];而这些研究成果和认识使国际社会和各国政府充分意识到土壤生物多样性在维持生产力和保护环境方面的重要价值. 进入 21 世纪之后,对土壤生物多样性的监测和保护成为研究重点^[43-46]. 在本部分,将沿着这条主线论述过去 20 年土壤生物多样性研究的发展历程,特别强调一些经典的研究项目及其取得的成果.

1.1 问题提出与学术讨论阶段

在 1992 年签署的《生物多样性公约》中,并未专门提到土壤生物多样性^[47],但是却促使土壤生态学家认识到土壤生物多样性的重要意义^[48]. 因此,在接下来的 1993 年,来自世界各地的土壤生态学家齐聚美国密歇根州立大学,举行了第一次国际土壤生物多样性学术讨论会(International Symposium on Soil Biodiversity),与会学者根据自己的以往的研究成果和文献综述,主要讨论了土壤生物多样性与生态系统功能之间可能存在的关系^[49-52]、土壤生物多样性的共存机制^[50]、各种干扰体系对土壤生物多样性的影响以及生物多样性对干扰的指示作用^[51],会议提交的论文被编辑成 *The Significance and Regulation of Soil Biodiversity*^[30]一书,成为土壤生物多样性研究历程中的第一份综合性资料,这次会议也正式拉开了土壤生物多样性研究的帷幕.

仅仅 1 年之后,来自欧美国家的土壤生态学者又一次在英国伦敦自然历史博物馆聚会,讨论对土壤生物多样性认识方面存在的盲点和未来的研究方向与计划. 该次会议提出要用控制实验方法和分子生物学技术等新工具来研究土壤生物多样性与生态系统功能^[37],并直接促成了英国一项大型土壤生物多样性研究项目的开展^[39]. 在此之后,关于土壤生物多样性的研讨会如雨后春笋,并成为一些大型土

壤学会议的主题。例如, 1995 年, 热带土壤生物学研究组织(Tropical Soil Biology and Fertility, TSBF)召开的土壤生物多样性研究学术讨论会^[53,54]; 1996 年 Wolters^[55]在欧盟的资助下, 在德国吉森大学举行的土壤动物多样性与生态系统功能研讨会; 1998 年第 16 次国际土壤学大会也专门设立了土壤生物多样性与生态系统功能的专题学术会议^[47]; 从 1996 年的第 12 次国际土壤动物学大会(International Colloquium on Soil Zoology)到 2008 年的第 15 次大会, 也一直把土壤生物多样性作为讨论的主题^[48,56~58]。进入 21 世纪之后, 关于土壤生物多样性的各种学术会议依然方兴未艾。例如, 2003 年, 英国生态学会举行第 44 次学术会议, 并出版会议论文集 *Biological Diversity and Function in Soils*^[59]; 2004 年, 在台北举行土壤生物多样性与生物地球化学循环之间关系的国际学术会议^[9]等。

在 20 世纪 90 年代后期, 关于土壤生物多样性最重要的讨论会是由国际环境问题科学委员会(Scientific Committee on Problems in the Environment, SCOPE)发起, 由美国土壤生态学家 Diana H. Wall 任主席的土壤与沉积物生物多样性与生态系统功能(Soil and Sediment Biodiversity and Ecosystem Functioning)的研究项目^[60]。在 Diana H. Wall 的主持下, 这个项目共进行了 4 次关于土壤生物多样性的学术讨论会, 分别探讨了土壤生物多样性与生态系统功能及土壤生物多样性的地理分布格局^[28,61~64]、土壤生物多样性与植物多样性之间的关系^[65~68]以及重要生态交错带土壤生物的生态系统功能^[69,70]等。基于这 4 次学术讨论会, SCOPE 的这个研究项目最终出版了一本重要的专著 *Sustaining Biodiversity and Ecosystem Services in Soils and Sediments*^[71], 系统地总结了 21 世纪初期人们对土壤生物多样性研究的认识。

通过这些会议的讨论, 土壤生态学界充分认识到土壤生物多样性研究的重要意义, 同时也发现人们对土壤生物多样性的认识还非常有限, 尤其是土壤生物多样性如何影响生态系统功能、土壤生物多样性的地理分布格局等基础问题仍然还缺乏坚实的实验证据。在此背景下, 从 20 世纪 90 年代末开始, 许多著名土壤生态学家(如 Diana H. Wall 等人领导研究小组)利用分子生物学技术、同位素技术和控制实验等方法来研究关于土壤生物多样性的一些基础问题^[6,37,39,72~74]。

1.2 科学研究与新知识积累阶段

经过 20 世纪 90 年代多次学术会议的讨论与大量综述论文的发表, 土壤生物多样性成为世界各国土壤生态学家关注的热点问题。之后, 利用传统方法和新方法(分子生物学技术^[75])相结合的途径研究土壤生物多样性开始在世界范围内兴起^[39], 研究的主题主要包括土壤生物多样性与生态系统功能的关系^[76,77]、土壤生物多样性与植物多样性之间的关系^[19,78]及土壤生物多样性的地理分布格局^[17,40]。期间, 诸多关于土壤生物多样性的研究项目开始实施。

在土壤生物多样性实验研究方面, 英国自然环境委员会(Natural Environment Research Council, NERC)资助的土壤生物多样性研究项目(Soil Biodiversity Programme)^[39]、美国学者 Diana H. Wall 领导的堪萨斯大草原土壤生物多样性研究项目(Identifying Ecosystem Controls on Soil Biodiversity: A UK-USA Project)^[15,79]和南极洲土壤生物多样性与生态系统功能研究(Soil Biodiversity and Ecosystem Functioning in Victoria Land, Antarctica: An NSF Programme)^[80~82]、美国土壤微生物学家 Noah Fierer 领导的美洲大陆土壤微生物多样性分布格局研究(The Diversity and Biogeography of Soil Bacterial Communities of America: An NSF Programme)^[40]和 Diana H. Wall 组织的全球土壤动物多样性分布格局项目(Global Patterns of Soil Biodiversity Programme: Implications for Ecosystem Function)^[17]比较著名, 这些研究使人们获得了许多关于土壤生物多样性的新认识。此外, 借助各个地区已经建立的植物多样性与生态系统功能研究样地, 许多学者进行了土壤生物多样性与植物多样性之间关系的研究^[78,83~87], 加深了人们对陆地生态系统地上和地下部分生物群落之间关系的认识。

在这些研究项目中, 英国 NERC 资助的土壤生物多样性研究项目值得关注。这个项目在英国苏格兰一个叫做 Sourhope 的草地上进行, 在仅仅 0.01 km² 的草地上投入 600 万英镑, 先后分 2 个阶段开展研究; 共有 27 个研究小组参加, 采用了分子生物学、同位素技术、控制实验等手段对土壤各个生物类群的多样性及其生态系统功能进行了深入的研究^[37,88]。在这 0.01 km² 的草地上共发现细菌 100 种^[89]、原生动物 365 种^[90]、真菌 81 种^[91,92]、线虫 143 种^[93]、跳虫 12 种、螨类 32 种、线蚓 14 种和蚯蚓 5 种^[39], 充分证明

了局域尺度上丰富的土壤生物多样性. 该项目用稳定性同位素技术发现, 光合作用制造的碳(C)可以快速地被转移至土壤生物^[94], 比如 1 h 之内就可以转移至 AM(arbuscular mycorrhiza)菌根真菌^[95], 并且一部分植物固定的 C 快速被土壤生物转化为生物量^[96]. 该项目还构建了模型生态系统 ECOTRON, 并在其中进行了土壤动物多样性对生态系统功能影响的研究^[76], 为后续研究提供了重要的思路、方法和平台^[20,77].

英国 Sourhope 土壤生物多样性研究项目充分发挥了多个团队合作、各种技术并用的优势, 系统地揭示了局域尺度上土壤生物多样性现状及其重要生态系统功能. 而 Diana H. Wall 领导的全球土壤动物多样性分布格局项目, 也充分展现了多学科合作和分子生物学技术在揭示土壤动物多样性在大尺度上分布格局的重要性^[17,18]. 这个项目在全球不同纬度带的 11 个位点取样, 通过比对不同地理位置土壤样品中的 18S rRNA 基因序列多样性, 来揭示土壤动物在全球尺度上的分布格局, 共得到 17516 个 18S rRNA 基因序列, 共有 2259 个 OTUs, 代表 20 个门的土壤动物, 发现不同的地理区域样品中的 OTUs 非常不同, 并且没有全球广布种的存在, 说明在全球尺度上土壤生物多样性存在着明确的地理分布格局; 同时该研究还发现, 土壤动物多样性的纬度分布规律与植物多样性并不相同, 在 4 个植物多样性较高的热点区域, 土壤动物多样性反而更低^[17].

进入 21 世纪, 不同团队借助原有的植物多样性与生态系统功能研究样地, 开展土壤生物多样性与植物多样性之间关系的研究也值得一提. 例如, Viketoft 等人^[78]借助欧洲 BIODDEPTH(Biodiversity and Ecosystem Processes in Terrestrial Herbaceous Ecosystems)的瑞典样地, 研究了植物多样性对土壤线虫多样性和群落组成的影响, 发现植物的功能性状比植物多样性更能影响土壤线虫的多样性.

除了这些大型研究项目, 许多土壤生态学研究小组也开展了土壤生物多样性的研究, 例如, 英国乡野调查项目(Countryside Survey 2000)中对土壤生物多样性的评估(Assessing Soil Biodiversity Across Great Britain)^[97], TSBF 的地下生物多样性研究(Conservation and Sustainable Management of Below-ground Biodiversity: TSBF-UNEP Programme)^[98]、巴西亚马逊雨林土壤生物多样性研究(Soil Biodiversity

in Amazonian)^[99]和中国南方森林生态系统不同管理措施对土壤生物多样性的影响研究^[100,101]等.

这些研究大大丰富了土壤生态学领域对土壤生物多样性的认识, 同时也引起国际社会的高度关注, 促使国际组织如世界粮农组织(Food and Agriculture Organization, FAO)和欧洲委员会(European Commission, EC)开始采取措施对土壤生物多样性进行监测和保护^[44,46,102].

1.3 监测、评价与保护阶段

随着对土壤生物多样性研究的逐渐深入, 学者们发现农业生产以及人类活动引起的环境污染和全球变化严重地威胁着土壤生物多样性^[46,103,104]. 因此, 一些著名的学者, 如 Wall 等人^[43]开始号召对土壤生物多样性进行保护. 同时, 土壤生物多样性的重要生态功能及其面临的威胁也引起许多著名的国际组织和政府的注意. 2002 年, 生物多样性公约缔约方第六次会议上正式提出了对土壤生物多样性进行保护和可持续利用(Conservation and Sustainable Use of Soil Biodiversity). 随后世界粮农组织(FAO)率先倡议对土壤生物多样性进行评价和保护, 特别是在农业生态系统^[105]. 2006 年, 欧洲委员会(EC)也启动了一项关于土壤保护策略的大型项目(Thematic Strategy for Soil Protection), 其中监测、评价和保护土壤生物多样性是重要的研究内容^[44,46,102,104,106].

在土壤生物多样性的监测、评价、保护与立法方面, 欧洲委员会的行动最具有代表性. 在 EC 组织下许多欧洲著名的土壤生态学家如 W. H. van der Putten 和 R. D. Bardgett 积极参与, 共同合作研究土壤退化、土地利用变化、环境污染、全球变化和管理措施等对土壤生物多样性造成的威胁^[46]; 在此基础上找到对这些影响产生强烈反应的指示类群^[106], 然后制定关于土壤生物多样性合理的监测和保护体系^[44]. 在 EC 的主持下, 欧洲各国已经在这方面进行了初步的研究, 同时 EC 下属的环境研究所和联合研究中心在 2010 年分别完成了 *Soil Biodiversity: Functions, Threats and Tools for Policy Makers* 和 *European Atlas of Soil Biodiversity* 两本报告, 系统总结了现阶段人们对土壤生物多样性的认识和威胁土壤生物多样性的外在压力^[46,104].

尽管有上述一些组织的倡议和积极行动, 由于对土壤生物多样性的认识还非常有限, 因此, 关于如何

保护土壤生物多样性主要还停留在理论探讨方面^[45,57], 缺少具体而有效的措施。

但是, 对土壤生物多样性的监测与保护已经引起一些著名国际组织和各国政府的重视。2011 年底, 在联合国几个下属机构的支持下, 来自世界不同国家的 5 位著名土壤生态学家 Diana H. Wall, Wim H. van der Putten, Richard D. Bardgett, Johan Six 和 Luca Montanarella 共同发起了一个全球土壤生物多样性研究的倡议(Global Soil Biodiversity Initiative, <http://www.globalsoilbiodiversity.org/>), 旨在号召各国加强对土壤生物多样性的积极研究与保护, 同时也为一些国际组织提供坚实的土壤生物多样性科学知识和证据。

2 土壤生物多样性研究的核心问题及其重要进展

2.1 土壤生物多样性的共存和维持机制

物种共存和维持机制是群落生态学研究的核心问题, 也是土壤生态学研究的核心问题之一。早在 1975 年, 英国土壤生态学家 Anderson^[107]就提出了土壤生物多样性之谜(the enigma of soil biodiversity): (i) 为什么土壤中有如此多的物种可以共存? (ii) 竞争排斥作用是否也在土壤中发生? 之后, Ghilarov^[108]和 Usher 等人^[109]也对此问题进行了探讨。而对土壤生物多样性维持机制的研究是理解土壤生物多样性与生态系统功能、土壤生物多样性空间分布格局等诸多问题的基础^[110]。随着对土壤生物多样性认识的深入, 这个问题成为土壤生态学过去几年研究的一个热点^[11,111~115]。

关于土壤生物多样性的维持机制, 最早提出的解释是资源的多样性和土壤环境的极端异质性能为土壤生物提供更多样化的微生境而避免竞争, 同时也促使土壤生物的生态位分化^[107,108,116~120]。Anderson^[116]和 Stanton^[117]最早用实验的方法验证了这个假说。实验发现, 螨类的物种多样性与生境的复杂性之间存在正相关关系, 即土壤和凋落物层越复杂, 提供的微生境越多, 导致螨类的多样性越高。对这个假说最有力的证据来自 Hansen^[111], Hansen 和 Coleman^[119]以及最近 Nielsen 等人^[115]的研究。Hansen^[111], Hansen 和 Coleman^[119]通过配置不同凋落物组成的凋落物来研究凋落物的复杂性(代表生境的复杂性)对螨类多

样性的影响, 发现凋落物组成越复杂, 螨类的多样性越高; 最近 Nielsen 等人^[115]通过控制实验发现, 小尺度上的土壤空间异质性能促进中小型土壤动物如甲螨、跳虫和线虫的物种多样性, 为这个假说提供了直接的证据。但是 Nielsen 等人^[115]的研究同时也发现, 土壤空间异质性对土壤微生物和大型土壤动物的多样性并无直接的影响; 同时, Wardle 等人^[121]的研究也发现, 凋落物多样性对土壤大型动物和线虫多样性没有直接的影响。这些研究表明, 小尺度上土壤和凋落物的复杂性对土壤生物不同功能类群物种多样性的影响不同, 至于大尺度上环境异质性如何影响整个土壤生物群落, 还有待进一步研究。

随着对土壤生物多样性研究的深入以及认识到陆地生态系统由密切联系的地上和地下部分组成, Wardle^[110,114]和 Wardle 等人^[113]提出了生物之间的相互作用也是导致土壤生物多样性如此之高的原因之一, 指出处于同一营养级水平的土壤生物之间的竞争作用、不同营养级之间捕食作用和大型土壤无脊椎动物对小型土壤生物的散布作用等都能控制局域尺度上的土壤生物多样性^[110], 但是对于这些假说还缺乏有力的实验证据。

最近一些学者提出, 土壤-生物体系是一个复杂的自组织系统^[10], 在陆地生态系统中具有非常高的多样性^[11], 并且是土壤物理环境和土壤生物之间长期相互作用和进化的结果^[10,11,26]。因此, 一些学者试图从进化生物学的角度来解释土壤生物多样性的起源。例如, 土壤环境高度空间异质性造成土壤生物之间的位置分离(isolation)可能促进物种的分化和形成, 同时对于土壤微生物群落, 经常发生的基因水平转移(horizontal gene transfer)也能促进物种多样性的形成^[11]。但是, 基于进化生物学理论来探索土壤生物多样性的起源与维持还处在萌芽阶段, 而随着分子生物学和基因组学在土壤生态学领域应用的深入^[122], 进化理论可能为土壤生物多样性维持机制的研究打开一扇新的窗户。

2.2 土壤生物多样性与生态系统功能

过去 20 年间, 生态学领域最重要的争论之一就是生物多样性与生态系统功能之间的关系^[33,123~125]。关于生物多样性如何影响生态系统功能(如初级生产、生物地球化学循环等)的研究主要集中在植物多样性方面^[126,127], 并且提出了一系列假说来解释两者

之间的关系,如“铆钉”假说^[128]、冗余种假说^[129]和不确定性假说^[130]。同时,也提出了生物多样性影响生态系统功能的主要内在机制是选择效应和互补效应^[131-133]。在这样的背景下,随着对土壤生物多样性认识的深入,20 世纪 90 年代末和 21 世纪的最初 10 年,探讨土壤生物多样性与生态系统功能之间的关系成为土壤生态学领域研究的主要热点^[9,20,39,59,72,134,135]。

关于土壤生物多样性如何影响生态系统功能,由于土壤生物分类知识和研究技术手段的限制,以及土壤本身的复杂性,早期的研究主要集中在增加某一个体、类群或功能群的物种丰富度,来观察它们对土壤生态系统功能的影响^[20]。由于在局域尺度上存在着非常高的土壤生物多样性,而且同一个功能群的土壤生物具有类似的生态功能,因此,一些学者认为,土壤生物可能存在功能上的冗余,冗余种假说也经常被用来解释土壤生物多样性与生态系统功能之间的关系^[52,136,137]。Wertz 等人^[138]通过剔除实验来构建微生物多样性的梯度,研究发现,在微生物多样性差异极大的处理之间,C 矿化、硝化和反硝化速率并没有显著差异,说明多样性增加并没有影响生态系统功能。另外一些研究发现,土壤生物多样性增高对土壤生态系统功能有一定的影响,但是很快达到饱和^[139-141]。例如,Setälä 和 McLean^[140]关于腐生真菌多样性与有机质分解速率关系的研究。这些研究结果均为“冗余种假说”提供了一些实验证据。

但是,一些研究却发现,土壤生物多样性的改变能够显著影响生态系统功能^[142-144],例如,Griffiths 等人^[143]和 Hol 等人^[144]的研究分别发现,改变土壤微生物多样性会影响硝化速率和植物生产力。这些研究表明,“冗余种假说”并不能很好地解释土壤生物多样性与生态系统功能之间的关系,因此一些学者开始反驳“冗余种假说”^[145],提出,特定物种的功能性状和群落的物种组成才是影响生态系统功能的主要因素,而非单纯的物种丰富度^[20],即 Lawton^[130]的不确定性假说。目前有大量的研究支持这一观点^[77,146-149]。例如,Balser 和 Firestone^[147]的研究发现,不是土壤微生物多样性而是微生物的群落组成影响氮(N)矿化和硝化速率;同样,Postma-Blaauw 等人^[148]关于食细菌线虫的研究也发现,群落的物种组成比物种丰富度更能影响 N 矿化速率;Cragg 和 Bardgett^[146]的微宇宙人工群落构建研究也发现,食

真菌跳虫的群落组成和特定物种的出现比物种丰富度更能影响凋落物的分解速率、微生物的活性和 N 的矿化;对于这个观点,最经典的例子是 Heemsbergen 等人^[77]的微宇宙研究,他们用不同的蚯蚓、马陆和等足目物种,构建了分别有 0, 1, 2, 4 和 8 个物种的群落,研究不同的物种组成对生态系统功能的影响,结果发现,物种之间的功能差异(而非物种丰富度)才是生态系统功能的重要驱动者,尤其是蚯蚓的出现能大大加速凋落物的分解,原因在于它们能把凋落物与土壤混合。

以上所讨论的研究案例表明,物种本身的功能性状比物种丰富度对生态系统功能的影响更大,因此,一些学者开始探讨土壤生物不同功能群的多样性对生态系统功能的影响^[76,150,151]。例如,依托英国的 Sourhope 土壤生物多样性计划,Bradford 等人^[76]在 ECOTRON 中根据个体大小构建了 3 个包含不同功能群的土壤生物群落来研究其对草地生态系统功能的影响,发现土壤生物群落改变对生态系统的净初级生产力并无多大影响,主要原因是不同的土壤生物功能群对生态系统功能的影响不同,导致正负效应相互抵消,因此在整体上对重要的生态系统过程没有显著影响;同样,Wurst 等人^[150]的研究也发现,蚯蚓的出现可以抵消线虫和微生物对植物生长和多样性的负面影响;Ladygina 等人^[151]的研究也发现,不同功能群之间相反的功能作用导致其群落结构改变对生态系统功能的影响并不明显。这些研究表明,土壤生物的功能多样性能维持生态系统的稳定性。

尽管有以上一些重要的研究进展,目前关于土壤生物多样性与生态系统功能之间的关系还存在着诸多争论,并且大部分研究是在人工控制条件下仅仅考虑某一功能类群的物种多样性。因此,人们对土壤生物多样性与生态系统功能的认识还非常有限^[20]:(i) 方法上限制,现在的研究主要采用剔除^[128]和添加^[143]实验、人工建群实验^[76,77]及模型模拟^[39,152-154]来考察多样性与功能性之间的关系,并不能代表自然界的真实情况;(ii) 对不同营养级之间物种多样性的降低如何影响生态系统功能还缺乏研究^[155];(iii) 对于如何量化土壤生物的功能多样性更是存在着严重的知识缺陷^[20]。

2.3 大尺度上土壤生物多样性的分布格局

在生态学领域,生物多样性的全球分布格局是

一个具有悠久历史的基础研究课题^[156],对植物和地上部分大型动物物种多样性的全球分布格局已有很好的认识.其表现为,从高纬度带到低纬度带生物多样性有逐渐升高的趋势,并且在赤道附近的热带雨林具有最高的生物多样性^[157,158].但是,对于土壤生物多样性全球分布格局的了解却非常有限^[120].1997年,SCOPE-SSBEF(Scientific Committee on Problems in the Environment-Soil and Sediment Biodiversity and Ecosystem Functioning)委员会通过广泛的文献查阅,发现此前只有蚯蚓^[50,159]、蚂蚁^[160]、白蚁^[161]和跳虫^[162]4种土壤生物类群具有大尺度地理分布格局的有限信息^[28].甚至有学者认为,大部分土壤生物个体微小、容易扩散,是世界上的广布种(globally cosmopolitan taxa),因此土壤生物多样性不存在大尺度上的分布格局^[114].随着对土壤生物多样性研究的进展和分子生物学技术在土壤生态学研究中的应用,土壤生态学家在20世纪90年代末开始逐渐探索不同土壤生物类群及其生物多样性在大尺度上的分布格局,发现土壤生物多样性在大尺度上也有非常明确的分布格局,并且与陆地生态系统地上部分植物和大型动物的分布格局有非常大的差异^[11,40,120].

对于土壤中个体非常微小的微生物和土壤原生动物,早在20世纪初期Beijerinck的研究就关注过它们的地理分布格局问题,并且指出这些微生物是无处不在的^[163,164].他们的观点是基于微生物个体微小并且数量非常丰富、易于扩散、不受地理障碍的限制^[165,166].在20世纪90年代后期,Finlay等人^[90]研究了英国0.01 km²草地土壤原生动物的物种多样性,竟然发现其占全球已知种类的1/3,这些研究结果促使他推测微型土壤生物是无处不在的,而且这些生物的物种多样性在全球尺度上与局域尺度差别不大^[167],支持了Beijerinck的观点;基于此,Wardle^[114]甚至提出土壤生物多样性不存在一定的地理分布格局的观点.与此同时,一些学者提出了相反的观点,Foissner^[168]对不同地理位置土壤纤毛虫多样性的研究、Cho和Tiedje^[169]对土壤荧光假单胞菌属(fluorescent *Pseudomonas* strains)的研究以及Whitaker等人^[170]对土壤古生菌类群的研究均存在一定的地理分布格局,且在一些地理区域存在许多特有种类.这些研究促使土壤微生物生物地理学(microbial biogeography)和土壤生物多样性的分布格局成为一个研究热点^[171-179].之后,Fierer研

究小组和Wall研究小组都采用分子生物学的方法分别对美洲大陆土壤细菌多样性和全球土壤动物多样性分布格局进行研究^[11,40],结果表明,二者在大尺度上均具有明确的地理分布格局,为土壤生物地理学研究奠定了坚实的基础.

土壤生物多样性在大尺度上的地理分布格局不同于植物和地上生活的大型动物,并非在热带地区具有最高的多样性^[19,120].对不同纬度带蚯蚓物种多样性的研究表明,蚯蚓的物种丰富度在中纬度的温带地区达到最高,而非在低纬度赤道附近的热带雨林^[50,159];土壤线虫^[180]和螨类^[181]多样性的地理分布格局也表现为在温带地区达到物种多样性的最高点.

土壤生物多样性的地理分布格局与土壤因素的关系更为密切,这与地上生物多样性全球地理分布格局的影响因素不同.Fierer和Jackson^[40]的研究发现,不同地理区域土壤微生物多样性受到土壤pH的控制,土壤酸性越强、微生物的多样性越低,而对应的植物多样性反而很高.Wall研究小组用分子生物学的方法对土壤动物多样性全球分布格局的研究甚至发现其与植物多样性呈现相反的关系,而土壤无机氮偏高和土壤pH过低是导致土壤动物多样性较低的主要原因^[11].

现阶段,对土壤生物多样性大尺度地理分布格局的研究主要针对某一种土壤生物类群,随着研究的深入,一些学者试图综合这些信息提出关于土壤生物群落全球分布格局更一般的规律^[182,183].Fierer等人^[182]的总结发现,大尺度上土壤生物群落特别是土壤微生物群落结构可以通过土壤pH和土壤C:N来预测.但是对土壤生物多样性全球分布格局的研究还处在初期阶段,对其认识还非常不全面^[183],究竟有哪些机制导致土壤生物多样性与地上生物多样性全球分布格局的差异也不清楚.而这些机制的阐明将有利于更好地理解陆地生态系统植物多样性与土壤生物多样性之间的关系^[19].

2.4 植物多样性与土壤生物多样性的关系

从20世纪90年代初开始,生态学家开始关注陆地生态系统地上部分和地下部分之间的相互耦合与反馈作用及其对生态系统功能的影响^[114,184,185].随着对土壤生物多样性认识的深入,探讨不同空间尺度上植物多样性与土壤生物多样性之间的关系就成为一个重要的研究主题^[11,19,67].1998年,SCOPE-SSBEF

委员会第二次工作会议上,首次提出并探讨植物与土壤生物多样性之间可能存在的关系及其机制^[65-67,186].由于可供参考的资料有限,当时的讨论主要是基于理论上的可能性,提出可能存在的正、负相关关系及其驱动机制.植物多样性可能通过提供资源(凋落物和根系分泌物)的多样化和增加环境异质性来提高土壤生物多样性,也可能由于其与土壤生物之间存在拮抗作用而降低土壤生物多样性^[67].之后,学者们利用各种实验平台或通过设计新的控制实验对这个主题进行了初步的研究^[19],但是不同研究的结果存在很大的差异^[185].

在区域和全球尺度上,对植物多样性的分布格局已经有深刻的认识^[157,158],因此有学者希望能够通过研究土壤生物多样性的地理分布格局,来揭示大尺度上植物多样性与土壤生物多样性之间的关系^[11,19,187].Vanbergen 等人^[187]在区域尺度上的研究发现,植物多样性与土壤动物多样性之间存在着正相关关系,且主要是环境异质性在起作用.而最近 Wall 研究小组对全球尺度上土壤动物多样性分布格局的研究却发现,植物多样性与土壤生物多样性之间存在着负相关关系,在全球的 4 个植物多样性热点区域,土壤动物多样性反而非常低,并且土壤动物多样性主要是受土壤化学性质影响^[11].这些研究结果表明,在区域和全球尺度上,植物多样性与土壤生物多样性之间的关系并不明朗;Wardle^[110,114]认为,维持植物多样性与土壤生物多样性的内在机制不同可能是导致植物多样性与土壤生物多样性之间关系不确定的一个主要原因.

在局域尺度上,植物多样性如何影响土壤生物多样性是过去 10 年的研究热点^[78,83,85-87,110,185,188,189],但是研究结果却存在着很大的争论^[110,189,190].有的研究发现,植物多样性能促进土壤生物多样性,例如,Stephan 等人^[83]对瑞士草地生态系统的研究发现,随着植物物种丰富度的增加,土壤微生物多样性也随之增加;De Deyn 等人^[87]在荷兰草地生态系统的研究也发现,植物物种丰富度越高,土壤线虫多样性也越高;St. John 等人^[15]在美国堪萨斯大草原的研究发现,植物多样性增加,土壤螨类的多样性也随之增加;Balvanera 等人^[190]通过元分析(meta-analysis)发现,植物多样性能对土壤分解者多样性产生正面的影响.但是,也有一些研究发现,植物多样性与土壤生物多样性之间并没有密切的联系,反而是植物群落的物

种组成和植物本身的功能性状对土壤生物群落产生影响^[78,185,188,191,192].例如,Wardle 等人^[191]在温室中建立不同植物丰富度的人工群落,发现是植物群落的物种组成而非物种多样性在影响土壤微生物和线虫的多样性;Viketoft 等人^[78]在瑞典一个人工构建的模型草地生态系统上发现,群落中具有特定功能性状的植物而非植物多样性对土壤线虫群落产生强烈的影响.导致这些差异的原因有很多^[78]:(i) 研究者采用不同的方法比如野外的剔除实验^[188]、温室或野外的人工建群实验^[78,87,191]和野外观察^[15]来进行研究,导致结论存在差异;(ii) 这些研究大部分只关注物种丰富度,而没有系统考虑物种之间的功能差异,而植物功能性状及其多样性具有更重要的生态功能^[193];(iii) 这些研究中采用的某些植物可能对土壤生物不同类群产生不同的影响,而研究者往往只关注某一类群而非土壤中所有的生物类群^[78].尽管存在着诸多争议,有证据表明植物多样性能够通过如下一些可能的机制来增加土壤生物多样性^[110]:(i) 较高的植物多样性能够产生更多种类的资源(凋落物和根系分泌物),而资源多样性能够维持较高的土壤生物多样性^[111,194];(ii) 植物多样性越高,对应土壤的生境异质性越复杂,而生境异质性能促进土壤生物多样性^[116,195,196];(iii) 植物多样性越高,能促进生态系统的生产力,从而进入土壤生态系统的资源也越多.有研究表明,资源越丰富,土壤生物多样性可能越高^[114,189,197].

土壤生物也可以显著影响植物群落的构建,这是过去 20 年中生态学领域最重要的发现之一^[5,6].Grime 等人^[198]、Van der Putten 等人^[199]和 Bever^[184]最早系统地揭示了土壤生物在植物群落演替和多样性维持方面的重要作用,分别指出,菌根真菌能促进非优势植物的生长、病原微生物能抑制优势植物本身的生长,从而促进植物多样性和演替过程.随后,关于土壤生物多样性如何影响植物多样性的研究开始出现^[23,24,76,185,200-202].然而,这些研究主要集中在菌根真菌多样性对植物多样性的影响^[202].Van der Heijden 等人^[200]通过微宇宙控制实验发现,菌根真菌多样性能促进植物多样性,主要是因为不同菌根真菌之间的功能互补可以促进不同植物更有效地利用不同的土壤磷源^[203];但是,菌根真菌多样性并非总是促进植物多样性^[204-206].Hartnett 和 Wilson^[204]在草地上利用灭真菌剂杀灭菌根真菌,结果发现,这些处

理促进了植物多样性, 主要是因为这片草地上的优势植物都具有菌根, 杀灭菌根真菌降低了这些优势植物的竞争能力, 从而促进非优势植物的生长。其他土壤微生物, 特别是土壤病原微生物在植物多样性维持方面的研究也得到重视^[207,208], 但并未得到深入的研究。关于土壤动物多样性对植物多样性影响的研究较少^[24,76], 主要集中在土壤动物群落对植物生长和初级生产力方面^[209-211]。两个典型的研究揭示了土壤动物多样性对植物多样性的可能影响: (i) 来自英国的 Sourhope 土壤生物多样性项目, Bradford 等人^[76]在生态箱(ECOTRON)中构建 3 个物种组成和多样性不同的土壤动物群落, 分别是只有小型土壤动物线虫和原生动物、具有小型动物和中型土壤动物和具有小型、中型和大型土壤动物的组合, 研究其对植物群落组成和其他生态系统功能的影响, 结果发现, 随着土壤动物多样性的增加, 植物群落结构发生明显的改变, 即在具有大型土壤动物的处理中, 非禾本科草本植物和豆科植物明显下降; (ii) 来自荷兰生态研究所的生物群落演替项目(Changing Land Usage, Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Development), De Deyn 等人^[24]构建了一组不同演替阶段的草地植物群落, 分别加入不同演替阶段的土壤动物群落, 发现土壤动物群落能抑制演替初期的优势植物, 但却促进演替后期的植物, 从而促进植物群落的演替和植物多样性。

综上所述, 植物多样性和土壤生物多样性之间具有一定的关系, 但是对这种关系还没有一致的认识^[185]。这可能与研究者采用的手段、关注的生物类群及环境条件的不同有关。在不同的空间尺度上, 土壤生物多样性与植物多样性到底存在什么样的关系及其内在的机制是什么, 还有待于进一步的深入研究。

3 土壤生物多样性研究面临的挑战

过去 20 年, 对土壤生物多样性的研究取得了很重要的进展^[6]。分子生物学技术的应用使人们对土壤生物多样性认识发生了革命性的转变, 科学界已经普遍接受了土壤是地球上具有最高生物多样性的生境这一观点^[11-14,16,34]。一些野外和室内的控制实验让人们认识到土壤生物多样性对生态系统功能(比如凋落物分解、养分循环等)的重要调控作用^[9]。最近几年, 利用宏基因组学及其相关的技术研究大尺度上

土壤生物多样性的分布格局也取得了一些初步的结论, 认识到土壤生物多样性存在明确的地理分布格局, 并且与植物多样性的地理分布格局存在很大的不同^[11,40]。更为重要的是, 土壤生物多样性的重要意义也引起了各国政府的注意, 对土壤生物多样性的监测、评价和保护以及相应的立法也开始成为重要的研究内容^[46]。

但是, 关于土壤生物多样性本身的很多基础科学问题仍然不清楚。从某种意义上说, 对土壤生物多样性的研究还处于初期阶段。例如, 土壤中到底存在多少种生物等基本问题尚无法明确回答, 表明现阶段还缺少有效的手段来揭示土壤生物多样性。因此, 对土壤生物多样性的研究还面临着巨大的挑战, 尤其如下的一些问题迫切需要在未来进行深入的研究:

(i) 土壤生物多样性的研究方法问题。这是土壤生物多样性研究面临的一个巨大挑战。由于土壤本身的复杂性, 再加上土壤生物个体的微小, 传统的破坏性随机取样具有很大的偶然性; 同时对土壤生物的提取效率很低, 造成对土壤生物多样性估计远远低于真实的水平^[212]。分子生物学的应用大大促进了对土壤生物多样性的认识, 但是目前仅仅停留在通过宏基因组学来描述样品中的生物遗传多样性^[41]。

(ii) 土壤生物多样性的地理分布格局及其形成机制问题。这个问题是当前研究的热点, 同时也是一个挑战。最近几年对这个问题已经取得了一些初步的认识^[11,76], 但是大尺度上土壤生物多样性地理分布格局的规律依旧不明确, 而形成这些格局的内在机制也不十分明了。如何更有效地利用分子生物学技术, 同时结合空间统计学方法来发现土壤生物多样性的分布规律^[112], 来更有效地研究和评价土壤生物多样性是人们面临的一个巨大挑战。

(iii) 人类活动和全球变化对土壤生物多样性的影响。人类活动和全球变化及其对生态系统的影响是目前研究的热点问题^[213]。土地利用变化、气温升高、N 沉降、生物入侵等全球变化将如何影响土壤生物多样性, 如何通过人工控制实验有效模拟全球变化各个因子对土壤生物的影响, 这些问题都值得认真思考和设计严格的科学实验进行研究。

(iv) 土壤生物多样性的监测、评价与保护。土壤生物物种多样性丰富、功能多样性高, 而土壤本身的异质性复杂, 因此如何对土壤生物多样性进行检测、评价和保护面临的问题很多。在国家层面上建立

土壤生物多样性的监测网络和评价体系,同时制定合理的土壤生物多样性保护策略也是目前和未来的重要研究内容.

(V) 土壤生物多样性在环境污染治理和生态恢复中的应用. 土壤微生物对许多环境污染物质具有分解作用和解毒效应,而土壤动物通过取食或者化

学作用影响着土壤微生物群落,因此如何利用土壤生物群落之间的互作关系或者土壤食物网的整体作用来治理环境污染是未来一个重要的研究内容. 一些研究发现,土壤生物能够促进演替的发生,基于这些结果,如何利用土壤生物多样性来促进生态系统的恢复过程也是未来重要的研究方向.

参考文献

- 1 Killham K. Soil Ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 1994
- 2 Paul E A, Clark F E. Soil Microbiology and Biochemistry. San Diego: Academic Press, 1996
- 3 Lavelle P, Spain A V. Soil Ecology. Berlin: Springer, 2001
- 4 Coleman D C, Crossley Jr D A, Hendrix P F. Fundamentals of Soil Ecology. 2nd ed. San Diego: Academic Press, 2004
- 5 Bardgett R D. The Biology of Soils: A Community and Ecosystem Approach. Oxford: Oxford University Press, 2005
- 6 Wall D H, Bardgett R D, Behan-Pelletier V, et al. Soil Ecology and Ecosystem Services. Oxford: Oxford University Press, 2012
- 7 Odum E P, Barrett G W. Fundamentals of Ecology. St. Paul: Thomson Brooks/Cole, 2005
- 8 Sugden A, Stone R, Ash C. Ecology in the underworld. Science, 2004, 304: 1613
- 9 Coleman D C, Whitman W B. Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil system. Pedobiologia, 2005, 49: 479–497
- 10 Young I M, Crawford J W. Interactions and self-organization in the soil-microbe complex. Science, 2004, 304: 1634–1637
- 11 Crawford J W, Harris J A, Ritz K, et al. Towards an evolutionary ecology of life in soil. Trends Ecol Evol, 2005, 20: 81–87
- 12 Caldwell B A. Enzyme activities as a component of soil biodiversity: A review. Pedobiologia, 2005, 49: 637–644
- 13 Curtis T P, Sloan W T, Scannell J W. Estimating prokaryotic diversity and its limits. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 99: 10494–10499
- 14 Torsvik V, Øvreås L, Thingstad T F. Prokaryotic diversity: Magnitude, dynamics, and controlling factors. Science, 2002, 296: 1064–1066
- 15 St John M G, Wall D H, Behan-Pelletier V M. Does plant species co-occurrence influence soil mite diversity? Ecology, 2006, 87: 625–633
- 16 Powers T O, Neher D A, Mullin P, et al. Tropical nematode diversity: Vertical stratification of nematode communities in a Costa Rican humid lowland rainforest. Mol Ecol, 2009, 18: 985–996
- 17 Wu T, Ayres E, Li G, et al. Molecular profiling of soil animal diversity in natural ecosystems: Incongruence of molecular and morphological results. Soil Biol Biochem, 2009, 41: 849–857
- 18 Wu T, Ayres E, Bardgett R D, et al. Molecular study of worldwide distribution and diversity of soil animals. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108: 17720–17725
- 19 De Deyn G B, Van der Putten W H. Linking aboveground and belowground diversity. Trends Ecol Evol, 2005, 20: 625–633
- 20 Wurst S, De Deyn G B, Orwin K. Soil biodiversity and functions. In: Wall D H, Bardgett R D, Behan-Pelletier V, et al, eds. Soil Ecology and Ecosystem Services. Oxford: Oxford University Press, 2012. 28–44
- 21 Hawksworth D L. The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, significance and conservation. Mycol Res, 1991, 95: 641–655
- 22 Hawksworth D L. The magnitude of fungal diversity: The 1.5 millions species estimate revisited. Mycol Res, 2001, 105: 1422–1432
- 23 Bever J D. Soil community feedback and the coexistence of competitors: Conceptual frameworks and empirical tests. New Phytol, 2003, 157: 465–473
- 24 De Deyn G B, Raaijmakers C E, Zoomer H R, et al. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. Nature, 2003, 422: 711–713
- 25 Pimentel D, Wilson C, McCullum C, et al. Economic and environmental benefits of biodiversity. BioScience, 1997, 47: 747–757
- 26 Lavelle P, Decaëns T, Aubert M, et al. Soil invertebrates and ecosystem services. Eur J Soil Biol, 2006, 42: S3–S15
- 27 Barrios E. Soil biota, ecosystem services and land productivity. Ecol Econ, 2007, 64: 269–285
- 28 Brussaard L, Behan-Pelletier V M, Bignell D E, et al. Biodiversity and ecosystem functioning in soil. Ambio, 1997, 26: 563–570
- 29 Brussaard L. Ecosystem services provided by the soil biota. In: Wall D H, Bardgett R D, Behan-Pelletier V, et al, eds. Soil Ecology and Ecosystem Services. Oxford: Oxford University Press, 2012. 45–57
- 30 Collins H P, Robertson G P, Klug M J. The Significance and Regulation of Soil Biodiversity. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, 1995

- 31 Wilson E O. Biodiversity. Washington, DC: National Academy Press, 1988
- 32 Wilson E O. The Diversity of Life. New York: Springer, 1992
- 33 Schulze E D, Mooney H A. Biodiversity and Ecosystem Function. New York: Springer, 1993
- 34 Torsvik V, Goksøyr J, Daae F L. High diversity in DNA of soil bacteria. *Appl Environ Microbiol*, 1990, 56: 782–787
- 35 Potter C S, Meyer R E. The role of soil biodiversity in sustainable dryland farming systems. *Adv Soil Sci*, 1990, 13: 241–251
- 36 Hawksworth D L. The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates. Wallingford: CABI Publishing, 1991
- 37 Freckman D W. Life in the Soil: Soil Biodiversity—Its Importance to Ecosystem Processes. Fort Collins: Colorado State University, Natural Resource Ecology Laboratory, 1994
- 38 Wall D H, Fitter A H, Paul E A. Developing new perspectives from advancing in soil biodiversity research. In: Bardgett R D, Usher M B, Hopkins D W, eds. *Biological Diversity and Function in Soils*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 3–27
- 39 Fitter A H, Gilligan C A, Hollingworth K, et al. Biodiversity and ecosystem function in soil. *Funct Ecol*, 2005, 19: 369–377
- 40 Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 626–631
- 41 Daniel R. The metagenomics of soil. *Nat Rev Microbiol*, 2005, 3: 470–478
- 42 Rougerie R, Decaens T, Deharveng L, et al. DNA barcodes for soil animal taxonomy. *Pesqui Agropecu Bras*, 2009, 44: 789–801
- 43 Wall D H, Snelgrove P V R, Covich A. Conservation priorities for soil and sediment invertebrates. In: Soule M E, Orians GH, eds. *Conservation Biology: Research Priorities for the Next Decade*. Washington: Island Press, 2001. 99–123
- 44 Gardi C, Montanarella L, Arrouays D, et al. Soil biodiversity monitoring in Europe: Ongoing activities and changes. *Eur J Soil Sci*, 2009, 60: 807–819
- 45 Parker S S. Buried treasure: Soil biodiversity and conservation. *Biodivers Conserv*, 2010, 19: 3743–3756
- 46 Turbé A, De Toni A, Benito P, et al. Soil Biodiversity: Functions, Threats and Tools for Policy Makers. Bio Intelligence Service, IRD, and NIOO, Report for European Commission (DG Environment), 2010
- 47 Andrén O, Balandreau J. Biodiversity and soil functioning—from black box to can of worms? *Appl Soil Ecol*, 1999, 13: 105–108
- 48 Hågvær S. The relevance of the Rio-convention on biodiversity to conserving the biodiversity of soils. *Appl Soil Ecol*, 1998, 9: 1–7
- 49 Beare M H, Crossley Jr D A, Coleman D C, et al. A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. In: Collins H P, Robertson G P, Klug M J, eds. *The Significance and Regulation of Soil Biodiversity*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1995. 5–22
- 50 Lavelle P, Lattaud D T, Barois I. Mutualism and biodiversity in soils. In: Collins H P, Robertson G P, Klug M J, eds. *The Significance and Regulation of Soil Biodiversity*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1995. 23–33
- 51 Wardle D A, Yeates G W, Watson R N, et al. The detritus food-web and the diversity of soil fauna as indicators of disturbance regimes in agro-ecosystems. In: Collins H P, Robertson G P, Klug M J, eds. *The Significance and Regulation of Soil Biodiversity*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1995. 35–43
- 52 Andrén O, Bengtsson J, Clarholm M. Biodiversity and species redundancy among litter decomposers. In: Collins H P, Robertson G P, Klug M J, eds. *The Significance and Regulation of Soil Biodiversity*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1995. 141–151
- 53 Swift M. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics. *Appl Soil Ecol*, 1997, 6: 1–2
- 54 Giller K E, Beare M H, Lavelle P, et al. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem. *Appl Soil Ecol*, 1997, 6: 3–16
- 55 Wolters V. Functional aspects of animal diversity in soils: Introduction and overview. *Appl Soil Ecol*, 1998, 10: 185–190
- 56 Eijsackers H. A future for soil ecology? Connecting the system levels: Moving from genomes to ecosystems: Opening lecture to the XIII ICSZ “Biodiversity of soil organisms and ecosystem functioning”. *Eur J Soil Biol*, 2001, 37: 213–220
- 57 Decaens T, Jiménez J J, Gioia C, et al. The values of soil animals for conservation biology. *Eur J Soil Biol*, 2006, 42: S23–S38
- 58 Brown G G, Sautter K D. Biodiversity, conservation and sustainable management of soil animals: The XV international colloquium on soil zoology and XII international colloquium on Apterygota. *Pesqui Agropecu Bras*, 2009, 44: i–ix
- 59 Bardgett R D, Usher M B, Hopkins D W. *Biological Diversity and Function in Soils*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005
- 60 Freckman D W. Soil and sediment biodiversity and ecosystem function: A DIVERSITAS new program element. *Biol Int*, 1996, 33: 35–36
- 61 Freckman D W, Blackburn T H, Brussaard L, et al. Biodiversity and ecosystem functioning of soils and sediments. *Ambio*, 1997, 26: 556–562
- 62 Wall D H, Moore J C. Underground interaction: Soil biodiversity, mutualism, and ecosystem processes. *BioScience*, 1999, 49: 109–117
- 63 Behan-Pelletier V, Newton G. Computers in Biology: Linking soil biodiversity and ecosystem function—The taxonomic dilemma. *BioScience*, 1999, 49: 149–153
- 64 Groffman P M, Bohlen P J. Soil and sediment biodiversity: Cross-system comparisons and large-scale effects. *BioScience*, 1999, 49: 139–148
- 65 Wardle D A. Biodiversity, ecosystems and interactions that transcend the interface. *Trends Ecol Evol*, 1999, 14: 125–127

- 66 Adams G A, Wall D H. Biodiversity above and below the surface of soils and sediments: Linkages and implications for global change. *BioScience*, 2000, 50: 1043–1048
- 67 Hooper D U, Bignell D E, Brown V K, et al. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: Patterns, mechanisms, and feedbacks. *Bioscience*, 2000, 50: 1049–1061
- 68 Wolters V, Silver W, Bignell D E, et al. Effects of global changes on above- and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: Implications for ecosystem functioning. *BioScience*, 2000, 50: 1089–1098
- 69 Wall D H, Palmer M A, Snelgrove P V R. Biodiversity in critical transition zones between terrestrial, freshwater, and marine soils and sediments: Processes, linkages, and management implications. *Ecosystems*, 2001, 4: 418–420
- 70 Bardgett R D, Anderson J M, Behan-Pelletier V, et al. The influence of soil biodiversity on hydrological pathways and the transfer of materials between terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems*, 2001, 4: 421–429
- 71 Wall D A. *Sustaining Biodiversity and Ecosystem Services in Soils and Sediments*. Washington: Island Press, 2004
- 72 Wall D H, Virginia R A. The world beneath our feet: Soil biodiversity and ecosystem functioning. In: Raven P H, Williams T, eds. *Nature and Human Society: The Quest for a Sustainable World: Proceedings of the 1997 Forum on Biodiversity*. Washington, DC: National Academies Press, 2000. 225–241
- 73 Fu S L, Zou X M, Coleman D C. Highlights and perspectives of soil biology and ecology research in China. *Soil Biol Biochem*, 2009, 41: 868–876
- 74 傅声雷. 土壤生物多样性的研究概况与发展趋势. *生物多样性*, 2007, 15: 109–115
- 75 Torsvik V, Daae F L, Sandaa R A, et al. Novel techniques for analysing microbial diversity in natural and perturbed environments. *J Biotech*, 1998, 64: 53–62
- 76 Bradford M A, Jones T H, Bardgett R D, et al. Impacts of soil faunal community composition on model grassland ecosystems. *Science*, 2002, 298: 615–618
- 77 Heemsbergen D A, Berg M P, Loreau M, et al. Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, 2004, 306: 1019–1020
- 78 Viketoft M, Bengtsson J, Sohlenius B, et al. Long-term effects of plant diversity and composition on soil nematode communities in model grassland. *Ecology*, 2009, 90: 90–99
- 79 Porazinska D L, Bardgett R D, Blaauw M B, et al. Relationships at the aboveground-belowground interface: Plants, soil biota, and soil processes. *Ecol Monogr*, 2003, 73: 377–395
- 80 Barrett J E, Virginia R A, Wall D H, et al. Co-variation in soil biodiversity and biogeochemistry in northern and southern Victoria Land, Antarctica. *Antarct Sci*, 2006, 18: 535–548
- 81 Wall D H, Adams B J, Barrett J E, et al. A synthesis of soil biodiversity and ecosystem functioning in Victoria Land, Antarctica. *Soil Biol Biochem*, 2006, 38: 3001–3002
- 82 Wall D H. Global change tipping points: Above- and below-ground biotic interactions in a low diversity ecosystem. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 2007, 362: 2291–2306
- 83 Stephan A, Meyer A H, Schmid B. Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. *J Ecol*, 2000, 88: 988–998
- 84 Zak D R, Holmes W E, White D C, et al. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links? *Ecology*, 2003, 84: 2042–2050
- 85 Korthals G W, Smilauer P, van Dijk C, et al. Linking above- and below-ground biodiversity: Abundance and trophic complexity in soil as a response to experimental plant communities on abandoned arable land. *Funct Ecol*, 2001, 15: 506–514
- 86 Kowalchuk G A, Buma D S, de Boer W, et al. Effects of aboveground plant species composition and diversity on the diversity of soil-borne microorganisms. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2002, 81: 509–520
- 87 De Deyn G B, Raaijmakers C E, Van Ruijven J, et al. Plant species identity and diversity effects on different trophic levels of nematodes in the soil food web. *Oikos*, 2004, 106: 576–586
- 88 Usher M B, Davidson D A. Soil biodiversity in an upland grassland—Introduction. *Appl Soil Ecol*, 2006, 33: 99–100
- 89 McCaig A E, Glover L A, Prosser J I. Numerical analysis of grassland bacterial community structure under different land management regimens by using 16S ribosomal DNA sequence data and denaturing gradient gel electrophoresis banding patterns. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67: 4554–4559
- 90 Finlay B J, Esteban G F, Clarke K J, et al. Biodiversity of terrestrial protozoa appears homogenous across local and regional spatial scales. *Protist*, 2001, 154: 355–366
- 91 Vandenkoornhuyse P, Husband R, Daniell T J, et al. Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Mol Ecol*, 2002, 11: 1555–1564

- 92 Vandenkoornhuysen P, Ridgway K P, Watson I J, et al. Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. *Mol Ecol*, 2006, 12: 3085–3095
- 93 Floyd R, Abebe E, Peper A, et al. Molecular barcodes for soil nematode identification. *Mol Ecol*, 2002, 11: 839–850
- 94 Ostle N, Ineson P, Benham D, et al. Carbon assimilation and turnover in grassland vegetation using an *in situ* ^{13}C pulse labelling system. *Rapid Commun Mass Spectrom*, 2000, 14: 1345–1350
- 95 Johnson D, Leake J R, Ostle N, et al. *In situ* ^{13}C pulse-labelling of upland grassland demonstrates a rapid pathway of carbon flux from arbuscular mycorrhizal mycelia to the soil. *New Phytol*, 2002, 153: 327–334
- 96 Staddon P L, Ramsey C B, Ostle N, et al. Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ^{14}C . *Science*, 2003, 300: 1138–1140
- 97 Black H I J, Parekh N R, Chaplow J S, et al. Assessing soil biodiversity across Great Britain: National trends in the occurrence of heterotrophic bacteria and invertebrates in soil. *J Environ Manage*, 2003, 67: 255–266
- 98 Giller K E, Bignell D, Lavelle P, et al. Soil biodiversity in rapidly changing tropical landscape: Scaling down and scaling up. In: Bardgett R D, Usher M B, Hopkins D W, eds. *Biological Diversity and Function in Soils*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 295–318
- 99 Moreira F M S, Siqueira J O, Brussaard L. *Soil Biodiversity in Amazonian and Other Brazilian Ecosystems*. Wallingford: CABI Publishing, 2006
- 100 Sun Y X, Wu J P, Shao Y H, et al. Responses of soil microbial communities to prescribed burning in two paired vegetation sites in southern China. *Ecol Res*, 2011, 26: 669–677
- 101 Zhao J, Wang X L, Shao Y H, et al. Effects of vegetation removal on soil properties and decomposer organisms. *Soil Biol Biochem*, 2011, 43: 954–960
- 102 Montanarella L. Towards protecting soil biodiversity in Europe: The EU thematic strategy for soil protection. *Biodiversity*, 2008, 9: 75–77
- 103 Eisenhauer N, Cesarz S, Koller R, et al. Global change belowground: Impacts of elevated CO_2 , nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. *Glob Change Biol*, 2012, 18: 435–447
- 104 Jeffery S, Gardi C, Jones A, et al. *European Atlas of Soil Biodiversity*. Luxembourg: European Commission, 2010
- 105 Bunning S, Jiménez J J. Indicators and Assessment of Soil Biodiversity/Soil Ecosystem Functioning for Farmers and Governments. Paper Presented at the OECD Expert Meeting on Indicators of Soil Erosion and Soil Biodiversity 25–28 March 2003, Rome, 2003
- 106 Bispo A, Cluzeau D, Creamer R, et al. Indicators for monitoring soil biodiversity. *Integr Environ Assess Manag*, 2009, 5: 717–719
- 107 Anderson J M. The enigma of soil animal diversity. In: Vanek J, ed. *Progress in Soil Zoology*. Prague: Academia, 1975. 51–58
- 108 Ghilarov M S. Why so many species and so many individuals can exist in the soil. *Ecol Bull*, 1977, 25: 593–597
- 109 Usher M B, Davis P, Harris J, et al. A profusion of species? Approaches towards understanding the dynamics of the populations of microarthropods in decomposer communities. In: Anderson R M, Turner B D, Taylor L R, eds. *Population Dynamics*. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1979. 359–384
- 110 Wardle D A. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecol Lett*, 2006, 9: 870–886
- 111 Hansen R A. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology*, 2000, 81: 1120–1132
- 112 Ettema C H, Wardle D A. Spatial soil ecology. *Trends Ecol Evol*, 2002, 17: 177–183
- 113 Wardle D A, Giller K E, Barker G M. The regulation and functional significance of soil biodiversity in agroecosystems. In: Wood D, Lenne J M, eds. *Agrobiodiversity: Characterization, Utilization and Management*. Wallingford: CAB International, 1999. 87–121
- 114 Wardle D A. *Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components*. New York: Princeton University Press, 2002
- 115 Nielsen U N, Osler G H R, Campbell C D, et al. The enigma of soil animal species diversity revisited: The role of small-scale heterogeneity. *PLoS One*, 2010, 5: e11567
- 116 Anderson J M. Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats. *Oecologia*, 1978, 32: 341–348
- 117 Stanton N L. Patterns of species diversity in temperate and tropical litter mites. *Ecology*, 1979, 62: 295–304
- 118 Giller P S. The diversity of soil communities, the ‘poor man’s tropical rainforest’. *Biodivers Conserv*, 1996, 5: 135–168
- 119 Hansen R A, Coleman D C. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (Acari: Oribatida) in litterbags. *Appl Soil Ecol*, 1998, 9: 17–23
- 120 Bardgett R D, Yeates G W, Anderson J M. Patterns and determinants of soil biological diversity. In: Bardgett R D, Usher M B, Hopkins D W, eds. *Biological Diversity and Function in Soils*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 100–118
- 121 Wardle D A, Yeates G W, Barker G M, et al. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biol Biochem*, 2006, 38: 1052–1062

- 122 Van Straalen N M, Rolofs D. *An Introduction to Ecological Genomics*. Oxford: Oxford University Press, 2006
- 123 Kinzig A P, Tilman D, Pacala S. *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. New York: Princeton University Press, 2002
- 124 Loreau M, Naeem S, Inchausti P. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford: Oxford University Press, 2002
- 125 Naeem S, Bunker D E, Hector A, et al. *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Oxford: Oxford University Press, 2009
- 126 Loreau M, Naeem S, Inchausti P, et al. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294: 804–808
- 127 Hooper D U, Chapin III F S, Ewel J J, et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol Monogr*, 2005, 75: 3–35
- 128 Ehrlich P R, Ehrlich A H. *Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species*. New York: Random House, 1981
- 129 Walker B H. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv Biol*, 1992, 6: 18–23
- 130 Lawton J H. What do species do in ecosystem? *Oikos*, 1994, 69: 367–374
- 131 Wardle D A. Is “sampling effect” a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos*, 1999, 87: 403–407
- 132 Fox J M. Interpreting the ‘selection effect’ of biodiversity on ecosystem function. *Ecol Lett*, 2005, 8: 846–856
- 133 Cardinale B J, Wright J P, Cadotte M W, et al. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementary. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 18123–18128
- 134 Jones T H, Bradford M A. Assessing the functional implications of soil biodiversity in ecosystems. *Ecol Res*, 2001, 16: 845–858
- 135 Coleman D C. From peds to paradoxes: Linkages between soil biota and their influence on ecological processes. *Soil Biol Biochem*, 2008, 40: 271–289
- 136 Andrén O, Brussaard L, Clarholm M. Soil organism influence on ecosystem-level processes-bypassing the ecological hierarchy? *Appl Soil Ecol*, 1999, 11: 177–188
- 137 Setälä H, Berg M P, Jones T H. Trophic structure and functional redundancy in soil communities. In: Bardgett R D, Usher M B, Hopkins D W, eds. *Biological Diversity and Function in Soils*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 236–249
- 138 Wertz S, Degrange V, Prosser J I, et al. Maintenance of soil functioning following erosion of microbial diversity. *Environ Microbiol*, 2006, 8: 2162–2169
- 139 Liiri M, Setälä H, Haimi J, et al. Relationship between soil microarthropod species diversity and plant growth does not change when the system is disturbed. *Oikos*, 2002, 96: 137–149
- 140 Setälä H, Mclean M A. Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia*, 2004, 139: 98–107
- 141 Bell T, Newman J A, Silverman B W, et al. The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature*, 2005, 436: 1157–1160
- 142 Griffiths B S, Ritz K, Bardgett R D, et al. Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: An examination of the biodiversity-ecosystem function relationship. *Oikos*, 2000, 90: 279–294
- 143 Griffith B S, Ritz K, Wheatley R, et al. An examination of the biodiversity-ecosystem function relationship in arable soil communities. *Soil Biol Biochem*, 2001, 33: 1713–1722
- 144 Hol W H G, de Boer W, Termorshuizen A J, et al. Reduction of rare soil microbes modifies plant-herbivore interactions. *Ecol Lett*, 2010, 13: 291–301
- 145 Wolters V. Biodiversity of soil animals and its function. *Eur J Soil Biol*, 2002, 37: 221–227
- 146 Cragg R G, Bardgett R D. How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. *Soil Biol Biochem*, 2001, 33: 2073–2081
- 147 Balser T C, Firestone M K. Linking microbial community composition and soil processes in a California annual grassland and mixed-conifer forest. *Biogeochemistry*, 2005, 73: 395–415
- 148 Postma-Blaauw M B, De Vries F T, de Goede R G M, et al. Within-trophic group interactions of bacterivorous nematode species and their effects on the bacterial community and nitrogen mineralization. *Oecologia*, 2005, 142: 428–439
- 149 Schuurman G. Decomposition rates and termite assemblage composition in semiarid African. *Ecology*, 2005, 86: 1236–1249
- 150 Wurst S, Allema B, Duyts H, et al. Earthworms counterbalance the negative effects of microorganisms on plant diversity and enhance the tolerance of grasses to nematodes. *Oikos*, 2008, 117: 711–718
- 151 Ladygina N, Henry F, Kant M R, et al. Additive and interactive effects of functional dissimilar soil organisms on a grassland plant community. *Soil Biol Biochem*, 2010, 42: 2266–2275

- 152 Hunt H W, Wall D H. Modelling the effects of the loss of soil biodiversity on ecosystem function. *Glob Change Biol*, 2002, 8: 33–50
- 153 Orwin K H, Kirschbaum M U F, St John M G, et al. Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: A model-based assessment. *Ecol Lett*, 2011, 14: 493–502
- 154 Moore J C, de Ruiter P C, Hunt H W. Influence of productivity on the stability of real and model ecosystems. *Science*, 1993, 261: 906–908
- 155 Duffy J E, Cardinale B J, France K E, et al. The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. *Ecol Lett*, 2007, 10: 522–538
- 156 Hawkins B A. Ecology's oldest pattern? *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 470
- 157 Huston M A. *Biological Diversity*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994
- 158 Willig M R, Kaufman D M, Stevens R D. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale and synthesis. *Annu Rev Ecol Evol*, 2003, 34: 273–309
- 159 Reynolds J. Earthworms of the world. *Glob Biodivers*, 1994, 4: 11–16
- 160 Holldobler B, Wilson E O. *The Ants*. Berlin: Springer, 1990
- 161 Eggleton P, Williams P H, Gaston K J. Explaining global termite diversity: Productivity or history. *Biodivers Conserv*, 1994, 3: 318–330
- 162 Christiansen K, Bellinger P. The biogeography of collembola. *Bull Entomol Pologne*, 1995, 64: 279–294
- 163 O'Malley M. The nineteenth century roots of 'everything is everywhere'. *Nat Rev Microbiol*, 2007, 5: 647–651
- 164 De Wit R, Bouvier T. 'Everything is everywhere, but, the environment selects'; what did Baas Becking and Beijerinck really say? *Environ Microbiol*, 2006, 8: 755–758
- 165 Roberts M S, Cohen F M. Recombination and migration rates in natural populations of *Bacillus subtilis* and *Bacillus mojavensis*. *Evolution*, 1995, 49: 1081–1094
- 166 Finlay B J, Clarke K J. Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature*, 1999, 400: 828
- 167 Finlay B J. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 2002, 296: 1061–1063
- 168 Foissner W. Protist diversity: Estimates of the near-imponderable. *Protist*, 1999, 150: 363–368
- 169 Cho J C, Tiedje J M. Biogeography and degree of endemicity of fluorescent *Pseudomonas* strains in soil. *Appl Environ Microbiol*, 2000, 66: 5448–5456
- 170 Whitaker R J, Grogan D W, Taylor J W. Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic archaea. *Science*, 2003, 301: 976–978
- 171 Green J L, Holmes A J, Westoby M, et al. Spatial scaling of microbial eukaryote diversity. *Nature*, 2004, 432: 747–750
- 172 Green J L, Bohannan B J M. Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21: 501–507
- 173 Green J L, Bohannan B J M, Whitaker R J. Microbial biogeography: From taxonomy to traits. *Science*, 2008, 320: 1039–1041
- 174 Horner-Devine M C, Carney K M, Bohannan B J M. An ecological perspective on bacterial biodiversity. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2004, 271: 113–122
- 175 Horner-Devine M C, Lage M, Hughes J B, et al. A taxa-area relationship for bacteria. *Nature*, 2004, 432: 750–753
- 176 Martiny J B H, Bohannan B J M, Brown J H, et al. Microbial biogeography: Putting microorganisms on the map. *Nat Rev Microbiol*, 2006, 4: 102–112
- 177 Ramette A, Tiedje J M. Biogeography: An emerging cornerstone for understanding prokaryotic diversity, ecology and evolution. *Microb Ecol*, 2007, 53: 197–207
- 178 Ranjard L, Dequiedt S, Jolivet C. Biogeography of soil microbial communities: A review and a description of the ongoing French national initiative. *Agron Sustain Dev*, 2010, 30: 359–365
- 179 Robeson M S, King A J, Freeman K R, et al. Soil rotifer communities are extremely diverse globally but spatially autocorrelated locally. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 4406–4410
- 180 Boag B, Yeates G W. Soil nematode biodiversity in terrestrial ecosystems. *Biodivers Conserv*, 1998, 7: 617–630
- 181 Maraun M, Schatz H, Scheu S. Awesome or ordinary? Global diversity patterns of oribatid mites. *Ecography*, 2007, 30: 209–216
- 182 Fierer N, Strickland M S, Liptzin D, et al. Global patterns in belowground communities. *Ecol Lett*, 2009, 12: 1–12
- 183 Decaëns T. Macroecological patterns in soil communities. *Glob Ecol Biogeogr*, 2010, 19: 287–302
- 184 Bever J D. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology*, 1994, 75: 1965–1977
- 185 Bardgett R D, Wardle D A. *Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford: Oxford University Press, 2010
- 186 Adams G A, Wall D H, Covich A P. Linkages between below-surface and above-surface biodiversity. *Bull Ecol Soc Am*, 1999, 80: 200–204
- 187 Vanbergen A J, Watt A D, Mitchell R, et al. Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia*, 2007, 153: 713–725

- 188 Wardle D A, Barker K I, Yeates G W, et al. Plant removals in perennial grassland: Vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity and ecosystem properties. *Ecol Monogr*, 1999, 71: 587–614
- 189 Wardle D A. How plant communities influence decomposer communities. In: Bardgett R D, Usher M B, Hopkins D W, eds. *Biological Diversity and Function in Soils*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 119–138
- 190 Balvanera P, Pfisterer A B, Buchman N, et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol Lett*, 2006, 9: 1146–1156
- 191 Wardle D A, Yeates G W, Williamson W, et al. The response of a three trophic level soil food web to the identity and diversity of plant species and functional groups. *Oikos*, 2003, 102: 45–56
- 192 Carney K M, Matson P A, Bohannan B J M. Diversity and composition of tropical soil nitrifiers across a plant diversity gradient and among land-use type. *Ecol Lett*, 2004, 7: 684–694
- 193 Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecol Lett*, 2006, 9: 741–758
- 194 Orwin K H, Wardle D A, Greenfield L G. Ecological consequences of carbon substrate diversity and identity. *Ecology*, 2006, 87: 580–593
- 195 Barker G M, Mayhill P C. Patterns of diversity and habitat relationships in terrestrial mollusc communities of the Pukemaru Ecological District, northeastern New Zealand. *J Biogeogr*, 1999, 26: 215–238
- 196 Dickie I A, Xu B, Koide R T. Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae as shown by T-RFLP analysis. *New Phytol*, 2002, 156: 527–535
- 197 Degens B, Schipper L A, Sparling G P, et al. Decreases in organic C reserves in soils can reduce the catabolic diversity of soil microbial communities. *Soil Biol Biochem*, 2000, 32: 189–196
- 198 Grime J P, Mackey J M L, Hillier S H, et al. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature*, 1987, 328: 420–422
- 199 Van der Putten W H, Mass P H T, Van Gulik W J M, et al. Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature*, 1993, 362: 53–56
- 200 Van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396: 69–72
- 201 Van der Heijden M G A, Streitwoif-Engel R, Riedl R, et al. The mycorrhizal contribution to plant productivity, plant nutrition and soil structure in experimental grassland. *New Phytol*, 2006, 172: 739–752
- 202 Van der Heijden M G A, Bardgett R D, van Straalen N M. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystem. *Ecol Lett*, 2008, 11: 296–310
- 203 Maherali H, Klironomos J N. Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science*, 2007, 316: 1746–1748
- 204 Hartnett D C, Wilson W T. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tall grass prairie. *Ecology*, 1999, 80: 1187–1195
- 205 Jonsson L M, Nilsson M C, Wardle D A, et al. Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. *Oikos*, 2001, 93: 353–364
- 206 Vogelsang K M, Reynolds H L, Bever J D. Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tall-grass prairie system. *New Phytol*, 2006, 172: 554–562
- 207 Packer A, Clay K. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, 2000, 404: 278–281
- 208 Mordecai E A. Pathogen impacts on plant communities: Unifying theory, concepts, and empirical work. *Ecol Monogr*, 2011, 81: 429–441
- 209 Ingham R E, Trofymov J A, Ingham E R, et al. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: Effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol Monogr*, 1985, 55: 119–140
- 210 Laakso J, Setälä H. Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs. *Oikos*, 1999, 87: 57–64
- 211 Cole L, Buckland S M, Shaw P J A, et al. The abundance, richness and functional role of soil meso- and microfauna in temperate grassland—a case study. *Appl Soil Ecol*, 2006, 33: 186–198
- 212 André H M, Ducarme X, Lebrun P. Soil biodiversity: Myth, reality or conning? *Oikos*, 2002, 96: 3–24
- 213 Cole L, Buckland S M, Bardgett R D. Influence of disturbance and nitrogen addition on plant and soil animal diversity in grassland. *Soil Biol Biochem*, 2008, 40: 505–514

Review of soil biodiversity research: history, current status and future challenges

SHI LeiLei^{1,2} & FU ShengLei¹

¹ Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

² University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Soil harbors the greatest biodiversity on the planet, and soil biodiversity plays a significant role in maintaining carbon dynamics and nutrient cycling in terrestrial ecosystems. Currently, soil biodiversity is one of the most important issues in soil ecology. In this review, we summarize the developments and achievements in soil biodiversity research over the last two decades. First, we introduce three critical developmental stages in soil biodiversity research, namely forums and symposiums, experimental testing, and monitoring and conservation practices. Then, we discuss four important soil biodiversity topics that have attracted extensive attention, and that epitomize important progress in soil biodiversity research. These topics include the mechanisms explaining The enigma of soil biodiversity, the relationships between soil biodiversity and ecosystem functioning, the biogeography of soil biodiversity, and the links between soil biodiversity and plant diversity. Finally, we discuss the challenges for future research on soil biodiversity, including the practical implementation of new methodologies, analyses of geographical distributions of soil biota, the impacts of human disturbance and global change on soil biodiversity, and the roles of soil organisms in ecological restoration.

soil biodiversity, ecosystem functioning, geographical distribution, global change, ecological restoration

doi: 10.1360/972013-266