

全球变化对土壤动物多样性的影响^{*}

吴廷娟^{**}

(河南大学生命科学学院, 河南开封 475004)

摘要 陆地生态系统由地上和地下两部分组成,二者相互作用共同影响生态系统过程和功能.土壤动物在生物地球化学循环方面起着重要作用.随着人们对土壤动物在生态系统过程中重要性的认识,越来越多的研究表明全球变化对土壤动物多样性产生深刻影响.土地利用方式的改变、温度增加和降雨格局的改变能直接影响土壤动物多样性.CO₂浓度和氮沉降的增加主要通过影响植物群落结构、组成和化学成分对土壤动物多样性产生间接影响.不同环境因子之间又能相互作用共同影响土壤动物多样性.了解全球变化背景下不同驱动因子及其交互作用对土壤动物多样性的影响,有助于更好地预测未来土壤动物多样性及相关生态学过程的变化.

关键词 全球变化 土壤动物 多样性 生态过程

文章编号 1001-9332(2013)02-0581-08 **中图分类号** Q958.11 **文献标识码** A

Effects of global change on soil fauna diversity: A review. WU Ting-juan (College of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, Henan, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(2): 581–588.

Abstract: Terrestrial ecosystem consists of aboveground and belowground components, whose interaction affects the ecosystem processes and functions. Soil fauna plays an important role in biogeochemical cycles. With the recognizing of the significance of soil fauna in ecosystem processes, increasing evidences demonstrated that global change has profound effects on soil fauna diversity. The alternation of land use type, the increasing temperature, and the changes in precipitation pattern can directly affect soil fauna diversity, while the increase of atmospheric CO₂ concentration and nitrogen deposition can indirectly affect the soil fauna diversity by altering plant community composition, diversity, and nutrient contents. The interactions of different environmental factors can co-affect the soil fauna diversity. To understand the effects of different driving factors on soil fauna diversity under the background of climate change would facilitate us better predicting how the soil fauna diversity and related ecological processes changed in the future.

Key words: global change; soil fauna; biodiversity; ecological process.

由人类活动造成的全球变化如土地利用方式的改变、气候变暖、降雨格局的改变、大气层温室气体浓度升高和大气氮沉降的增加均对陆地生态系统生物多样性和生态系统功能产生深刻影响.陆地生态系统可分为地上和地下两部分,二者相互作用,共同影响生态系统的群落结构和过程^[1].一方面,作为初级生产者的植物能够为土壤动物提供重要的食物来源,植物群落组成的变化能够通过改变土壤动物食物来源的质量和数量,影响土壤动物的群落组成

和多样性^[2].另一方面,土壤动物的活动和取食不仅能直接参与植物死亡组织的分解、改善土壤质地结构和理化性质、提高土壤肥力,还能对凋落物进行破碎、刺激微生物活性,从而间接促进有机物质的释放,提供植物生长所需的养分,调节地上植物的生长和群落组成.土壤动物对维持陆地生态系统的生物地球化学循环和生态功能起着关键作用^[1].土壤动物种类和数量极其丰富,土壤动物多样性超过地上植物和动物的多样性^[3-6].且土壤动物食物网关系复杂,不同物种间具有紧密的联系^[7].由于不同动物种类处于食物网的不同位置,在不同生态系统过程中所起作用也不同,加上物种间的紧密联系,一个

^{*} 河南省博士后基金项目(2011017)资助.

^{**} 通讯作者. E-mail: wutj2011@163.com

2012-03-22 收稿,2012-10-22 接受.

关键种的丧失或群落组成的改变将会对生态系统的功能和稳定性产生难以预测和超乎想象的影响^[5,8]. 因此,了解全球变化对土壤动物多样性的影响,有助于了解全球变化背景下整个生态系统过程和功能的改变.

目前,关于全球变化对陆地生态系统影响的研究主要集中在地上部分,而关于地下生态系统对全球变化响应的研究相对较少. 已有的控制和模型模拟试验结果表明,土壤动物对环境变化非常敏感,环境因子的轻微波动都能对土壤动物多样性和生态系统功能产生深刻影响^[9]. 随着土壤动物在全球生物地球化学循环过程中的重要性得到关注和认识,人们逐渐意识到在研究全球变化对生态系统影响时只有同时考虑地上、地下两个部分及它们之间的相互关系,才能更好地理解人类活动影响下全球变化给陆地生态系统所带来的综合影响. 本文归纳整理了全球变化不同驱动因子对土壤动物多样性影响的相关研究结果,旨在加深全球变化对土壤动物多样性影响的认识,强调土壤动物在生态系统过程中的重要性,为生物多样性保护和土壤的可持续利用研究提供指导.

1 土地使用方式改变对土壤动物多样性的影响

土地利用方式的改变是造成土壤生物多样性降低的主要原因. 土地利用方式的改变不仅直接破坏土壤动物的栖息环境(单一化和破碎化),还能通过改变地上植被的群落结构和组成、以及土壤动物的食物来源,间接影响土壤动物多样性. 如在退林还田过程中,由于植被发生变化,导致大型土壤动物^[10]、螨类^[11]、小型节肢动物^[12]和线虫^[6]的多样性均显著降低. 土壤动物对土地利用方式改变的响应也是高度可变的,依赖于一系列的其他因子,如一个物种生活史的长短、繁殖速率、扩散能力、对新环境的适应能力和食物来源都会影响其对环境变化的响应程度和方向^[13-14]. 如在城市化过程中线虫数量减少^[15-16],但蚂蚁和小型节肢动物的数量和物种丰富性并没有发生明显变化^[17]. 在欧洲当大部分弃耕地被还田^[18],以及荷兰大量肥沃草地经过 20 年无肥管理^[14]之后,由于不同动物种类的响应不同,土壤动物群落结构和多样性都发生明显改变.

放牧是草地管理的一种重要方式,牲畜的取食和踩踏不仅能减少向地下输入的凋落物数量,还能改变土壤的理化性状,影响土壤动物多样性. 研究表明,放牧能通过改变根系分泌物的分泌模式和碳的

分配而影响根系取食者和其他土壤动物的多样性. 如在北美大草原开展的一项研究发现,放牧草地的线虫数量明显高于不放牧草地^[19]. 随后的室内研究结果进一步证明,线虫数量的增加是由于落叶导致向根部分配的碳增加,从而导致根系分泌物增加而有利于线虫的取食^[20]. 此外,放牧能降低土壤孔隙和表层凋落物的数量,修饰土壤环境和改变栖息于凋落物层动物的数量、多样性和空间分布^[21]. 例如在澳大利亚草地,增加放牧强度能够显著减少表层土壤中跳虫的数量^[22]. 不放牧(围封)由于降低草地土壤微生物的数量,减少植物凋落物的输入和根系生物量的变化也能影响土壤动物的数量和多样性^[23-24]. 如由于围封土壤微生物数量的减少,土壤线虫尤其是食细菌线虫的数量显著低于放牧草地的数量^[23]. 由于不同动物种类的食性、生活空间的差异和放牧强度的不同,放牧对不同地区土壤动物多样性的影响不同. 因此,应该提倡科学的草地管理模式,采取适度放牧的经营方式,来维持草地土壤动物的多样性.

不同的农田栽培管理措施同样影响农田土壤动物多样性. 在保护地和有机农田中,由于植被多样性和土壤有机质含量较高,蚯蚓和线虫^[25]、小型节肢动物^[26-27]、线虫^[26,28]的数量高于传统农田. 在巴拿马的农田中,种植覆盖作物后,由于土壤输入物质的数量和质量发生改变,导致土壤线虫的群落结构和数量发生变化^[29]. 在当今大面积单一品种栽培的农业生产系统中,在地上植物生物量增加的同时,食物来源的单一化并不利于维持较高的土壤动物多样性. Bardgett 和 Cook^[21]综述了农业管理措施对农业草地土壤动物多样性的影响,认为高投入、密集型的农业管理措施会降低土壤动物多样性,而低投入的农业系统有利于维持较高的土壤动物多样性和增加农田的自我调节能力. 少数关键土壤动物数量的减少,可导致植物对地上和地下病虫害感染的敏感性增加^[30],从而增加农业生产风险. 农业引种、农药和除草剂的施用虽然能够带来显著的经济效益,但人为改变当地的生物群落组成会给土壤动物多样性带来不利影响. 农药的大量施用,虽然能够降低土壤中植食者的数量,但也显著减少跳虫的数量和多样性. 施药造成跳虫数量的下降,并不利于营养循环和植物养分的吸收,导致不施药处理的植物生物量反而大于施药处理^[31]. 研究表明,施肥能够修饰农药对土壤中非靶标生物的影响^[32]. 不同的耕作方式也能影响土壤动物多样性,如免耕垄作田的土壤动物数

量显著高于常规平作田^[33]. 因此, 在农业操作过程中不仅要考虑短期经济效益, 还应考虑长期的农业生态平衡、保护农田生物多样性、确保农业生产的稳定性和持续性.

2 大气 CO₂ 浓度升高对土壤动物多样性的影响

目前的研究结果表明, 大气 CO₂ 浓度增加主要通过影响植物群落结构和多样性而对土壤动物多样性产生间接影响^[34]. 一方面, 增加 CO₂ 浓度能够通过促进地上植物的生长, 来改变凋落物的质量和数量^[35-37]、根系的周转速率和生长、植物向地下分配的碳或根际沉淀^[38-40], 改变凋落物和根系分泌物的化学组成, 特别是 C : N 增加^[41-42], 这些均间接影响土壤动物多样性. 另一方面, 增加 CO₂ 浓度还能通过降低气孔导度、增加土壤湿度^[43-46], 从而对土壤动物产生有利影响^[47]. 大气 CO₂ 浓度增加通过影响植物的物种组成、多样性以及根分泌物的化学成分而影响土壤动物多样性, 进而影响生态系统的 C 和 N 循环过程.

土壤动物对 CO₂ 浓度增加的响应并不依赖于动物种类、生态系统类型和大气 CO₂ 浓度的增幅, 而依赖于动物个体大小和所处的营养级别. 如小型土壤动物对 CO₂ 浓度增加表现为积极响应, 但中型土壤动物对 CO₂ 浓度增加表现为消极响应, 而且这种响应随着处理时间的增加而减弱^[48]. 在大气 CO₂ 浓度增加的条件下, 食碎屑者土壤动物数量增加, 而处于高营养级别的土壤动物数量没有变化^[49]. 大气 CO₂ 浓度增加对植食性线虫没有影响但降低捕食性线虫数量^[50]. 在一个放牧草地进行大气 CO₂ 富集试验的结果表明, 大气 CO₂ 浓度增加能显著增加表层土壤中线虫数量^[51]. 此外, 大气 CO₂ 浓度增加还可通过影响地上和地下生物间的联系而对整个生态系统功能产生影响^[52-53].

3 氮沉降对土壤动物多样性的影响

化学燃料和农田化肥的大量施用, 使大气氮沉降显著增加^[54-55]. 目前氮沉降已成为人类面临的一个重要的全球变化因子. 氮沉降导致陆地生态系统氮可获得性发生变化, 从而影响土壤理化性质、植物生长、植食者的取食速率和种群发生动态以及植物对植食者取食的响应^[56]. 氮沉降带来的这些变化能够直接或间接影响土壤动物多样性. 迄今关于氮沉降对土壤动物多样性影响的研究报道较少, 只有少数通过氮素添加模拟大气氮沉降来观察氮沉降对土

壤动物影响的小规模控制试验.

与大气 CO₂ 浓度增加一样, 氮沉降对土壤动物的影响也主要是通过植物来调节. 氮沉降能够促进植物生长、增加植物产量和氮含量^[36-37]、降低根系分泌物的数量和微生物数量^[57], 进而影响土壤动物的食物质量和数量. 同时, 氮沉降导致植物群落组成和结构发生变化, 并通过食物链来改变土壤动物群落的组成和营养级结构^[58-60].

氮沉降对不同生态系统的土壤动物多样性产生不同影响, 有积极的^[61-63] 和消极的^[64-66]. 著名的 NITREX 试验, 利用人工模拟研究氮沉降对生物区系的影响, 发现由于氮素的大量输入, 而不同动物对氮素的嗜好性不同导致种间竞争增强, 从而改变了土壤动物群落组成, 使群落趋向简单化, 多样性降低^[67]. 向草地施用 N 肥后, 土壤小型节肢动物的数量和物种多样性降低, 群落结构发生变化^[14]. 向有机农田中添加氮肥, 可使总的跳虫数量增加 65%^[68]. 不同动物种类对氮素添加的响应也不同. 氮素添加条件下跳虫数量增加 1 倍, 而马陆的密度减少 46%^[69]. 有研究发现, 氮素添加由于导致植物产量增加, 从而引起长期施氮样地土壤线虫、跳虫、螨类和线蚓类的多样性增加^[62]. 我国在鼎湖山也开展了长期模拟氮沉降对 3 个典型热带森林土壤动物影响的研究, 结果表明, 不同林型中的土壤动物对氮沉降的响应依赖于当地土壤中氮的状态^[70-71].

氮沉降也能通过改变地上植食性动物的取食对土壤动物多样性产生影响. 如氮沉降导致植物叶片氮含量增加, 从而促进地上食草动物的取食^[72], 减少植物向地下的输入^[58, 73-74]. 植物组织化学特性的变化也可能影响昆虫爆发的频率和程度, 从而反过来影响植物群落组成^[75]. 在高的氮素输入条件下, 植物物种丰富性降低, 进而减少植食性动物食物资源的多样性, 降低寡食性昆虫的爆发机会. 氮沉降促进植物生长, 有利于广食性昆虫的取食和爆发^[58, 76].

土壤动物不仅取食凋落物, 还取食根系和根系分泌物. 氮沉降还能通过改变根际沉淀来影响土壤动物多样性. 氮沉降下根际沉淀数量和质量的變化导致捕食性线虫和小型植食性节肢动物的数量和物种丰富度降低, 但取食真菌的线虫和一些螨类的数量增加, 因此导致土壤动物的群落结构和多样性发生改变^[77]. Ruess 等^[78] 和 Högberg 等^[65] 的研究结果也表明, 氮素添加改变了碳的分配模式, 降低了微生物生物量, 更有利于食真菌线虫的存在, 从而改变土

壤动物的群落结构. 氮素添加更有利于少数机会主义者的竞争和存在, 从而降低土壤动物多样性^[78-80], 并降低土壤有机物质的降解速率^[81].

土壤动物的物种多样性和空间分布与土壤理化特性紧密相关^[5]. 氮沉降过程中酸性物质不仅能直接危害土壤动物, 还能改变土壤理化性质, 如土壤发生酸化^[82], 从而影响土壤动物的栖息环境. 土壤 pH 值是影响土壤动物分布的主要限制因素, 大多数土壤动物喜欢在微酸性和中性土壤中生存. 因此, 氮沉降导致的土壤酸化可能影响土壤动物的空间分布和多样性. 有研究表明, 在一定程度上, 土壤 pH 值和 C : N 能够用来解释和预测土壤动物的全球分布模式和群落结构^[83].

4 温度升高对土壤动物多样性的影响

温度是调节陆地生态系统生物地球化学过程的重要环境因子. C、N 循环的主要过程, 如植物光合作用、凋落物的积累与分解、土壤呼吸与 CO₂ 释放, 土壤动物的取食活动与代谢都受土壤温度的调节^[84]. 由于土壤环境相对稳定, 土壤动物对温度变化的敏感性明显高于地上生物, 土壤温度的微弱变化都会对土壤动物造成显著影响. 土壤动物所处的生态系统和营养级别不同, 及不同动物种类对温度的适应范围和敏感性不同, 增温会导致土壤动物群落结构和组成发生变化, 进而影响土壤动物多样性^[48, 77]. 整合分析表明, 增温对土壤动物具有不利影响, 而且这种不利影响随着增温处理时间的延长而加强^[48]. 此外, 由于增温能够降低土壤水分和加热的压力, 也能导致土壤动物数量下降^[34, 85].

土壤动物对温度增加的响应与当地气候和所处生态系统类型密切相关. 由于极地地区增温幅度比其他地区明显, 且极地地区的土壤动物对环境变化更敏感, 所以目前关于增温对土壤动物影响的研究多集中在极地地区, 并已开展了一系列的增温控制试验, 但不同生态系统类型对增温的响应不同. 如在高山草地, 由于长期受温度和水分的限制, 增温使寒冷和湿润地区夏季土壤中中型土壤动物的生物量和数量增加, 而使温暖和干旱地带土壤动物的多样性和生物量降低^[86]. 长期增温试验表明, 增温降低了南极洲干旱山谷土壤中线虫数量^[87], 以及苏格兰草地栖息在深层土壤中跳虫的数量^[88].

不同动物种类对温度的适应范围不同, 对增温的响应也不同. 如增温条件下冷适应^[89]和湿适应^[34]的土壤动物种类减少. 由于不同生态系统的差

异, 某些生态系统中螨类比跳虫对增温响应更强烈, 而另一些生态系统中跳虫比螨类对增温的反应强烈^[90]. 在北极地区研究夏季增温对土壤小型节肢动物群落的影响, 发现增温对螨类数量没有显著影响, 而半干旱沙漠的跳虫数量显著降低, 在冻土荒漠中则没有变化^[89]. 人为增加土壤温度导致英国苏格兰温带草地、挪威森林和亚北极地区的土壤动物群落结构和多样性发生显著变化^[85, 91-92]. 在南极半岛开展的 ITEX 试验表明, 温度增加 1 ~ 2 °C 条件下, 虽然不同位置 and 不同植被下的土壤动物对增温的响应不同, 但总的来说增温对土壤动物多样性和群落结构只有微弱影响^[90]. 室内试验也表明, 来自温带和地中海地区的等足类动物取食活性对温度增加的响应不同, 增温对温带地区等足类有显著影响, 对地中海等足类动物没有明显影响, 说明在温度增加条件下不同地区的等足类未来分布范围可能发生潜在变化^[93]. 表明土壤动物对温度增加的响应受动物种类、当地气候和生态系统类型的调节.

5 降水对土壤动物多样性的影响

由于大多数土壤生物生活于土壤孔隙中, 其活动依赖于水分的可获得性^[34, 47], 全球降水格局的改变将给土壤动物多样带来显著影响. 相对于 CO₂ 浓度和大气氮沉降增加而言, 水分变化可以对土壤动物产生直接影响^[5]. 土壤动物不管个体大小、种类和所处营养级别, 改变降水对其数量都有显著影响. 由于不同动物种类生活习性的差异, 对降水模式改变做出的响应也有所不同, 降水改变的强度和方向能够反映土壤动物对降水改变的响应程度和方向^[48]. 如螨类没有跳虫对高温和干旱敏感^[89, 94]. 表明降水格局的改变对土壤动物的影响依赖于动物种类、生活习性、当地气候和降水改变的方向.

Blankinship 等^[48]综合已有的研究结果发现, 降水对土壤动物具有积极影响, 且这种积极影响随处理时间的延长而加强. 不同生态系统类型对降水格局改变的响应也不同. 在美国的沙地森林, 通过为期 1 年的分别减少和增加降水的控制试验来研究改变降水对线虫的影响, 发现增加降水导致线虫总的数量增加, 而且线虫数量对年降水量非常敏感^[95]. 在极地沙漠通过人为改变雪的累积量来改变土壤湿度, 结果表明由于积雪显著改变了土壤的理化性状和土壤湿度, 从而对土壤动物的群落组成和多样性造成显著影响^[96]. 人为控制不同土壤湿度, 观察跳虫对氮矿化方面的影响, 结果表明增加降水可促进

跳虫的取食和生长,从而促进氮的矿化,而氮矿化的增加,又进一步改善了跳虫的食物营养^[97]。

干旱对土壤动物多样性产生不利影响^[48,95,98-99]。由于不同动物种类对干旱的敏感性不同,如食细菌线虫对干旱最敏感,从而改变土壤线虫群落结构^[95]。在挪威的云杉林进行夏季干旱和灌溉对土壤节肢动物的长期影响表明,干旱和灌溉处理条件下土壤动物的群落组成极不相同。干旱降低螨类的数量和多样性,而灌溉增加螨类的数量和多样性,同时夏季的严重干旱可导致一些当地土壤动物种类灭绝、降低土壤动物多样性^[100]。在美国田纳西州的橡树林开展的气候控制试验表明,夏季干旱对土壤酶活性和线虫密度均有不利影响^[34]。

6 多因子交互影响土壤动物多样性

土壤动物与地上植物一样受各种环境因子的综合影响,各环境因子相互作用共同影响土壤动物多样性。增温能够通过增加蒸发降低土壤湿度^[101],而 CO₂ 浓度的增加常常通过降低气孔导度增加土壤湿度^[102]。氮沉降也能修饰 CO₂ 浓度增加对土壤生物的影响^[1]。如 CO₂ 浓度升高情况下凋落物和根系分泌物的数量将增加,但 N 含量的降低可能对土壤动物及土壤动物驱动的生态过程产生积极和消极影响^[103-104]。另外,CO₂、温度和水分相互作用共同影响土壤动物多样性和生态系统功能^[34]。如增温和干旱对一些线虫的不利影响在 CO₂ 浓度升高条件下并没有表现出来。Hoeksema 等^[105]指出,线虫的群落结构和多样性对 CO₂ 浓度增加和 N 素添加的响应受植被条件的调节。在贫瘠的高山荒地,增温只对 3 种低密度跳虫种类产生影响,但氮素添加改变了小型节肢动物群落的优势等级^[106]。上述研究均说明不同全球变化驱动因子对土壤动物多样性的影响是受一系列生物和非生物因素所调节。

7 问题与展望

综上所述,土地利用方式的改变、温度增加和降水格局的变化能够通过改变土壤动物的栖境条件、活动和生长发育直接对土壤动物多样性产生影响,而 CO₂ 浓度增加和氮沉降的变化主要通过影响植物群落的组成和生产力对土壤动物产生间接影响。随着土壤动物在生态系统稳定和功能方面的重要性受到关注和研究的深入,目前仍有一些问题急需加强研究。首先,由于土壤动物种类繁多、个体较小,加上研究方法的限制,使很多土壤动物种类的相关信息

(如分类、形态特征、食性和生活习性等)还很缺乏,妨碍人们对土壤动物生态学功能的认识 and 了解。所以,应加强对土壤动物分类鉴定、生活史特征的基础研究,同时利用 DNA、PCR、序列分析、同位素示踪和分子标记等先进的分子生物学技术研究土壤动物多样性、群落组成及营养级结构。其次,考虑到地上和地下生物间及土壤生物之间的紧密联系,应结合全球变化对植物和微生物群落组成、多样性和种间关系改变的认识来加强对土壤动物多样性及相关生态系统过程变化的研究。最后,由于各环境因子之间相互影响,及土壤动物对环境变化的影响随处理时间的变化而变化,而目前的大多数研究仅考虑一个或两个环境因子的影响。因此,在全球变化的背景下,应开展多因子、多水平的长期控制试验来探索全球变化对土壤动物多样性及其生态功能的综合影响,有助于我们更真实地模拟和预测未来全球变化对陆地生态系统的影响。同时,应结合农业实践,加强农业管理,科学保护和维持农田土壤动物多样性,提高农业生态系统的持续发展能力和稳定性。

致谢 感谢李国勇副教授对本文初稿所做的修改和提出的宝贵意见。

参考文献

- [1] Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, *et al.* Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, **304**: 1629-1633
- [2] Bardgett RD, Freeman C, Ostle NJ. Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks. *ISME Journal*, 2008, **2**: 805-814
- [3] John MGS, Wall DH, Hunt HW. Are soil mite assemblages structured by the identity of native and invasive alien grasses? *Ecology*, 2006, **87**: 1314-1324
- [4] Wu T, Ayres E, Li G, *et al.* Molecular profiling of soil animal diversity in natural ecosystems; Incongruence of molecular and morphological results. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, **41**: 849-857
- [5] Wall DH, Bardgett RD, Kelly E. Biodiversity in the dark. *Nature Geoscience*, 2010, **3**: 297-298
- [6] Bloemers G, Hodda M, Lamshead P, *et al.* The effects of forest disturbance on diversity of tropical soil nematodes. *Oecologia*, 1997, **111**: 575-582
- [7] Wall DH, Moore JC. Interactions underground. *BioScience*, 1999, **49**: 109-117
- [8] Coleman DC, Whitman WB. Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil systems. *Pedobiologia*, 2005, **49**: 479-497
- [9] Bardgett RD. *The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach*. Oxford: Oxford University Press, 2005
- [10] Lavelle P, Pashanasi B. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Lore-

- to). *Pedobiologia*, 1989, **33**: 283–291
- [11] Eggleton P, Davies R, Connetable S, *et al.* The termites of the Mayombe Forest Reserve, Congo (Brazzaville): Transect sampling reveals an extremely high diversity of ground-nesting soil feeders. *Journal of Natural History*, 2002, **36**: 1239–1246
 - [12] Tian G, Kang B, Brussaard L. Biological effects of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions: Decomposition and nutrient release. *Soil Biology and Biochemistry*, 1992, **24**: 1051–1060
 - [13] Scheu S, Schulz E. Secondary succession, soil formation and development of a diverse community of oribatids and saprophagous soil macro-invertebrates. *Biodiversity and Conservation*, 1996, **5**: 235–250
 - [14] Siepel H, Van de Bund C. The influence of management practices on the microarthropod community of grassland. *Pedobiologia*, 1988, **31**: 339–354
 - [15] Pouyat RV, Parmelee R, Carreiro M. Environmental effects of forest soil-invertebrate and fungal densities in oak stands along an urban-rural land use gradient. *Pedobiologia*, 1994, **38**: 385–399
 - [16] Pavao-Zuckerman MA, Coleman DC. Urbanization alters the functional composition, but not taxonomic diversity, of the soil nematode community. *Applied Soil Ecology*, 2007, **35**: 329–339
 - [17] McIntyre N, Rango J, Fagan W, *et al.* Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. *Landscape and Urban Planning*, 2001, **52**: 257–274
 - [18] Hedlund K, Santa Regina I, Van der Putten Wh, *et al.* Plant species diversity, plant biomass and responses of the soil community on abandoned land across Europe: Idiosyncrasy or above-belowground time lags. *Oikos*, 2003, **103**: 45–58
 - [19] Ingham R, Detling J. Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. *Oecologia*, 1984, **63**: 307–313
 - [20] Ingham RE, Detling JK. Effects of defoliation and nematode consumption on growth and leaf gas exchange in *Bouteloua curtipendula*. *Oikos*, 1986, **46**: 23–28
 - [21] Bardgett RD, Cook R. Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Applied Soil Ecology*, 1998, **10**: 263–276
 - [22] King KL, Hutchinson K, Greenslade P. The effects of sheep numbers on associations of Collembola in sown pastures. *Journal of Applied Ecology*, 1976, **13**: 731–739
 - [23] Freckman DW, Duncan DA, Larson JR. Nematode density and biomass in an annual grassland ecosystem. *Journal of Range Management*, 1979, **32**: 418–422
 - [24] King KL, Hutchinson KJ. The effects of sheep grazing on invertebrate numbers and biomass in unfertilized natural pastures of the New England Tablelands (NSW). *Australian Journal of Ecology*, 1983, **8**: 245–255
 - [25] Miura F, Nakamoto T, Kaneda S, *et al.* Dynamics of soil biota at different depths under two contrasting tillage practices. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, **40**: 406–414
 - [26] Coleman D, Fu S, Hendrix P, *et al.* Soil foodwebs in agroecosystems: Impacts of herbivory and tillage management. *European Journal of Soil Biology*, 2002, **38**: 21–28
 - [27] Eo J, Nakamoto T. Spatial relationships between roots and soil organisms under different tillage systems. *European Journal of Soil Biology*, 2008, **44**: 277–282
 - [28] Overstreet LF, Hoyt GD, Imbriani J. Comparing nematode and earthworm communities under combinations of conventional and conservation vegetable production practices. *Soil and Tillage Research*, 2010, **110**: 42–50
 - [29] Djigal D, Chabrier C, Duyck PF, *et al.* Cover crops alter the soil nematode food web in banana agroecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, **48**: 142–150
 - [30] Hol W, De Boer W, Termorshuizen AJ, *et al.* Reduction of rare soil microbes modifies plant-herbivore interactions. *Ecology Letters*, 2010, **13**: 292–301
 - [31] Eisenhauer N, Sabais ACW, Schonert F, *et al.* Soil arthropods beneficially rather than detrimentally impact plant performance in experimental grassland systems of different diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, **42**: 1418–1424
 - [32] Muñoz-Leoz B, Garbisu C, Antigüedad I, *et al.* Fertilization can modify the non-target effects of pesticides on soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, **48**: 125–134
 - [33] Gao M (高明), Zhou B-T (周保同), Wei C-F (魏朝富), *et al.* Effect of tillage system on soil animal, microorganism and enzyme activity in paddy field. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(7): 1177–1181 (in Chinese)
 - [34] Kardol P, Reynolds WN, Norby RJ, *et al.* Climate change effects on soil microarthropod abundance and community structure. *Applied Soil Ecology*, 2010, **47**: 37–44
 - [35] Coûteaux MM, Kurz C, Bottner P, *et al.* Influence of increased atmospheric CO₂ concentration on quality of plant material and litter decomposition. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 301–311
 - [36] Reich PB, Knops J, Tilman D, *et al.* Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature*, 2001, **410**: 809–810
 - [37] Reich PB, Hobbie SE, Lee T, *et al.* Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature*, 2006, **440**: 922–925
 - [38] Jones D, Nguyen C, Finlay R. Carbon flow in the rhizosphere: Carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil*, 2009, **321**: 5–33
 - [39] Blagodatskaya E, Blagodatsky S, Dorodnikov M, *et al.* Elevated atmospheric CO₂ increases microbial growth rates in soil: Results of three CO₂ enrichment experiments. *Global Change Biology*, 2010, **16**: 836–848
 - [40] Drigo B, Pijl AS, Duyts H, *et al.* Shifting carbon flow from roots into associated microbial communities in response to elevated atmospheric CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, **107**: 10938
 - [41] Körner C. Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecological Applications*, 2000, **10**: 1590–1619

- [42] Norby RJ, Cotrufo MF, Ineson P, *et al.* Elevated CO₂, litter chemistry, and decomposition: A synthesis. *Oecologia*, 2001, **127**: 153–165
- [43] Field C, Jackson R, Mooney H. Stomatal responses to increased CO₂: Implications from the plant to the global scale. *Plant Cell and Environment*, 1995, **18**: 1214–1225
- [44] Reich PB. Elevated CO₂ reduces losses of plant diversity caused by nitrogen deposition. *Science*, 2009, **326**: 1399
- [45] Adair EC, Reich PB, Trost JJ, *et al.* Elevated CO₂ stimulates grassland soil respiration by increasing carbon inputs rather than by enhancing soil moisture. *Global Change Biology*, 2011, **17**: 3546–3563
- [46] Lee TD, Barrott SH, Reich PB. Photosynthetic responses of 13 grassland species across 11 years of free-air CO₂ enrichment is modest, consistent and independent of N supply. *Global Change Biology*, 2011, **17**: 2893–2904
- [47] Coleman DC, Crossley D, Hendrix PF. Fundamentals of Soil Ecology. USA: Academic Press, 2004
- [48] Blankinship JC, Niklaus PA, Hungate BA. A meta-analysis of responses of soil biota to global change. *Oecologia*, 2011, **165**: 553–565
- [49] Scheu S, Falca M. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: Stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community. *Oecologia*, 2000, **123**: 285–296
- [50] Niklaus P, Alphei J, Ebersberger D, *et al.* Six years of *in situ* CO₂ enrichment evoke changes in soil structure and soil biota of nutrient-poor grassland. *Global Change Biology*, 2003, **9**: 585–600
- [51] Yeates GW, Newton PCD. Long-term changes in topsoil nematode populations in grazed pasture under elevated atmospheric carbon dioxide. *Biology and Fertility of Soils*, 2009, **45**: 799–808
- [52] Yeates GW. Nematodes as soil indicators: Functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, **37**: 199–210
- [53] Jones T, Thompson L, Lawton J, *et al.* Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems. *Science*, 1998, **280**: 441
- [54] Reay DS, Dentener F, Smith P, *et al.* Global nitrogen deposition and carbon sinks. *Nature Geoscience*, 2008, **1**: 430–437
- [55] Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, *et al.* Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 1997, **7**: 737–750
- [56] Throop HL, Lerdau MT. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: Implications for community and ecosystem processes. *Ecosystems*, 2004, **7**: 109–133
- [57] Dijkstra FA, Hobbie SE, Reich PB, *et al.* Divergent effects of elevated CO₂, N fertilization, and plant diversity on soil C and N dynamics in a grassland field experiment. *Plant and Soil*, 2005, **272**: 41–52
- [58] Haddad NM, Haarstad J, Tilman D. The effects of long-term nitrogen loading on grassland insect communities. *Oecologia*, 2000, **124**: 73–84
- [59] Matson P, Lohse KA, Hall SJ. The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio*, 2002, **31**: 113–119
- [60] Bobbink R, Hicks K, Galloway J, *et al.* Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, 2010, **20**: 30–59
- [61] Sjörsen H, Michelsen A, Jonasson S. Effects of long-term soil warming and fertilisation on microarthropod abundances in three sub-arctic ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 2005, **30**: 148–161
- [62] Van der Wal A, Geerts RHEM, Korevaar H, *et al.* Dissimilar response of plant and soil biota communities to long-term nutrient addition in grasslands. *Biology and Fertility of Soils*, 2009, **45**: 663–667
- [63] Cusack DF, Silver WL, Torn MS, *et al.* Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests. *Ecology*, 2011, **92**: 621–632
- [64] Kopeszki H. Effects of fertilization on the mesofauna, especially Collembolan, in different forest habitats in the Bohemian woods. *Zoologischer Anzeiger*, 1993, **231**: 83
- [65] Höglberg MN, Briones MJJ, Keel SG, *et al.* Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *New Phytologist*, 2010, **187**: 485–493
- [66] van Diepen LTA, Lilleskov EA, Pregitzer KS, *et al.* Simulated nitrogen deposition causes a decline of intra- and extraradical abundance of arbuscular mycorrhizal fungi and changes in microbial community structure in northern hardwood forests. *Ecosystems*, 2010, **13**: 683–695
- [67] Boxman AW, Blanck K, Brandrud TE, *et al.* Vegetation and soil biota response to experimentally-changed nitrogen inputs in coniferous forest ecosystems of the NITREX project. *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**: 65–79
- [68] Coulson J, Butterfield J. An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. *Journal of Ecology*, 1978, **66**: 631–650
- [69] Scheu S, Schaefer M. Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: Manipulation of food resources. *Ecology*, 1998, **79**: 1573–1585
- [70] Xu GL, Mo JM, Zhou GY, *et al.* Preliminary response of soil fauna to simulated N deposition in three typical subtropical forests. *Pedosphere*, 2006, **16**: 596–601
- [71] Xu G-L (徐国良), Mo J-M (莫江明), Zhou G-Y (周国逸). Dynamics of soil fauna communities during succession process of secondary forests in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2005, **16**(9): 1235–1240 (in Chinese)
- [72] Coley PD, Bryant JP, Chapin FS. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 1985, **230**: 895
- [73] Throop HL, Holland EA, Parton WJ, *et al.* Effects of nitrogen deposition and insect herbivory on patterns of ecosystem-level carbon and nitrogen dynamics: Results from the CENTURY model. *Global Change Biology*, 2004, **10**: 1092–1105
- [74] Throop HL. Nitrogen deposition and herbivory affect bio-

- mass production and allocation in an annual plant. *Oikos*, 2005, **111**: 91–100
- [75] Bobbink R, Hornung M, Roelofs JGM. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, 1998, **86**: 717–738
- [76] Siemann E, Tilman D, Haarstad J, *et al.* Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *The American Naturalist*, 1998, **152**: 738–750
- [77] Eisenhauer N, Cesarz S, Koller R, *et al.* Global change belowground: Impacts of elevated CO₂, nitrogen, and summer drought on soil food webs and biodiversity. *Global Change Biology*, 2012, **18**: 435–447
- [78] Ruess L, Michelsen A, Schmidt IK, *et al.* Simulated climate change affecting microorganisms, nematode density and biodiversity in subarctic soils. *Plant and Soil*, 1999, **212**: 63–73
- [79] Frey SD, Knorr M, Parrent JL, *et al.* Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *Forest Ecology and Management*, 2004, **196**: 159–171
- [80] Treseder KK. Nitrogen additions and microbial biomass: A meta-analysis of ecosystem studies. *Ecology Letters*, 2008, **11**: 1111–1120
- [81] Dijkstra FA, Hobbie SE, Knops JMH, *et al.* Nitrogen deposition and plant species interact to influence soil carbon stabilization. *Ecology Letters*, 2004, **7**: 1192–1198
- [82] Guo J, Liu X, Zhang Y, *et al.* Significant acidification in major Chinese croplands. *Science*, 2010, **327**: 1008
- [83] Fierer N, Strickland MS, Liptzin D, *et al.* Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters*, 2009, **12**: 1238–1249
- [84] Schlesinger WH. Biogeochemistry: An Analysis of Global Change. San Diego: Academic Press, 1997
- [85] Briones MJI, Ostle NJ, McNamara NP, *et al.* Functional shifts of grassland soil communities in response to soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, **41**: 315–322
- [86] Harte J, Rawa A, Price V. Effects of manipulated soil microclimate on mesofaunal biomass and diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, **28**: 313–322
- [87] Simmons B, Wall D, Adams B, *et al.* Long-term experimental warming reduces soil nematode populations in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, **41**: 2052–2060
- [88] Jucevica E, Meleci V. Global warming affect Collembola community: A long-term study. *Pedobiologia*, 2006, **50**: 177–184
- [89] Coulson S, Hodkinson I, Wooley C, *et al.* Effects of experimental temperature elevation on high-arctic soil microarthropod populations. *Polar Biology*, 1996, **16**: 147–153
- [90] Bokhorst S, Huiskes A, Convey P, *et al.* Climate change effects on soil arthropod communities from the Falkland Islands and the Maritime Antarctic. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, **40**: 1547–1556
- [91] Makkonen M, Berg MP, Van Hal JR, *et al.* Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, **43**: 377–384
- [92] Dollery R, Hodkinson ID, Jónsdóttir IS. Impact of warming and timing of snow melt on soil microarthropod assemblages associated with Dryas-dominated plant communities on Svalbard. *Ecography*, 2006, **29**: 111–119
- [93] Römbke T, Römbke J, Russell D. Effects of temperature increases on the feeding activity of two species of isopods (*Porcellio scaber*, *Porcellionides pruinosus*) in laboratory tests. *Soil Organisms*, 2011, **83**: 211–220
- [94] Hodkinson I, Healey V, Coulson S. Moisture relationships of the high Arctic collembolan *Onychiurus arcticus*. *Physiological Entomology*, 1994, **19**: 109–114
- [95] Treonis AM, Dighton J. Effect of a one-year rainfall manipulation on soil nematode abundances and community composition. *Pedobiologia*, 2010, **54**: 87–91
- [96] Ayres E, Nkem JN, Wall DH, *et al.* Experimentally increased snow accumulation alters soil moisture and animal community structure in a polar desert. *Polar Biology*, 2010, **33**: 897–907
- [97] Kaneda S, Kaneko N. Influence of Collembola on nitrogen mineralization varies with soil moisture content. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2011, **57**: 40–49
- [98] Lindberg N, Bengtsson J. Population responses of oribatid mites and collembolans after drought. *Applied Soil Ecology*, 2005, **28**: 163–174
- [99] Kardol P, Wardle DA. How understanding aboveground-belowground linkages can assist restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, **25**: 670–679
- [100] Lindberg N, Engtsson JB, Persson T. Effects of experimental irrigation and drought on the composition and diversity of soil fauna in a coniferous stand. *Journal of Applied Ecology*, 2002, **39**: 924–936
- [101] Norby RJ, Luo Y. Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world. *New Phytologist*, 2004, **162**: 281–293
- [102] Ainsworth EA, Long SP. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, 2005, **165**: 351–372
- [103] Cotrufo MF, Ineson P, Scott AY. Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biology*, 1998, **4**: 43–54
- [104] Henry HAL, Cleland EE, Field CB, *et al.* Interactive effects of elevated CO₂, N deposition and climate change on plant litter quality in a California annual grassland. *Oecologia*, 2005, **142**: 465–473
- [105] Hoeksema JD, Lussenhop J, Teeri JA. Soil nematodes indicate food web responses to elevated atmospheric CO₂. *Pedobiologia*, 2000, **44**: 725–735
- [106] Hagvar S, Klanderud K. Effect of simulated environmental change on alpine soil arthropods. *Global Change Biology*, 2009, **15**: 2972–2980

作者简介 吴廷娟,女,1981年生,博士。主要从事全球变化对土壤动物影响研究。E-mail: wutj2011@163.com

责任编辑 肖红