

# 植物多样性对土壤动物影响的研究进展<sup>①</sup>

严 珺, 吴纪华\*

(复旦大学生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438)

**摘要:** 生物多样性与生态系统功能一直是生态学研究的一个热点。近些年来的研究表明, 植物多样性除了影响陆地生态系统地上部分的初级生产力等生态系统功能, 还会间接影响地下生物多样性及土壤生态系统过程。本文概述了植物多样性对土壤动物的影响及其主要机制, 归纳了植物多样性通过改变输入土壤中的资源数量与资源多样性、微生境结构、土壤环境因子等影响土壤动物的途径。目前关于土壤动物群落对植物多样性的响应仍存在很多问题和争议, 本文总结了需要进一步深入研究的方向, 特别指出了要加强研究影响植物多样性与土壤动物关系的生物与非生物因子、后续的生态效应和反馈、不同机制和途径的贡献量化等。

**关键词:** 植物多样性; 土壤动物; 生态系统功能; 土壤食物网; 影响途径

**中图分类号:** Q14      **文献标识码:** A

近 20 年来, 随着全球生物多样性的持续减少, 物种丧失可能带来的生态学后果备受人们关注<sup>[1-2]</sup>。许多研究表明生物多样性的变化会导致生态系统的生产力、营养循环和稳定性出现相应的改变<sup>[3-4]</sup>。因此, 理解生物多样性如何影响生态系统功能的途径和机制, 不仅在生态学研究中具有重大的理论价值, 而且对于维持地球环境和资源的可持续性有重要意义。目前有关生物多样性与生态系统功能之间关系的研究多集中于同一个营养级水平, 主要是植物多样性对初级生产力的影响等<sup>[5]</sup>。事实上, 植物多样性对生态系统过程的影响还可能跨越土壤界面, 作用于土壤理化性质, 通过土壤中多个营养级生物的共同响应而实现。

土壤动物是土壤生态系统的重要组成部分, 或影响土壤物理结构, 或通过土壤食物网参与凋落物分解、物质循环等生态系统过程, 对维持陆地生态系统结构和功能具有重要的调节作用<sup>[6-7]</sup>。在自然生态系统中, 不同的植物可通过调节进入土壤生态系统中资源的质量与数量而影响对土壤动物的营养物质供给; 反过来, 土壤动物通过分解有机质促进营养周转, 为植物提供养分, 调节植物根系的营养吸收功能等作用影响植物的初级生产力。因此, 地上的植物多样性与地下的土壤动物多样性有着紧密的联系, 且这种联系

会进一步作用于生态系统功能的改变<sup>[8]</sup>。为了更全面地认识植物多样性对土壤动物的影响, 从跨界面及多营养级的角度评估生物多样性与生态系统功能的关系, 本文综述了植物多样性对土壤动物的影响, 及可能存在的机制与途径。

## 1 植物多样性对土壤动物的影响

植物多样性与土壤动物之间的关系已有不少报道, 主要是通过建立植物多样性梯度试验来研究其对土壤动物群落的影响, 但研究的结果并不完全一致, 这与研究的土壤动物对象不同或者关注的植物多样性层次不同有关。

### 1.1 植物多样性对不同土壤动物类群的影响

土壤动物种类繁多, 按照体型大小常划分为小型土壤动物(microfauna)、中型土壤动物(mesofauna)和大型土壤动物(macrofauna)<sup>[9]</sup>。小型土壤动物主要包括原生动物、线虫等, 中型土壤动物包括螨类、弹尾虫等小型节肢动物以及线蚓等, 大型土壤动物则包括蚯蚓以及马陆、蚂蚁等大型节肢动物等。这种类群划分方法应用非常广泛, 不仅是因为研究的方便, 也是因为这三大动物类群在土壤中的生态功能不尽相同。小型土壤动物主要是参与土壤食物网, 通过调控微生物的数量和群落组成对凋落物分解、植物的生长产生

基金项目: 国家自然科学基金项目(31570513)资助。

\* 通讯作者(jihuawu@fudan.edu.cn)

作者简介: 严珺(1991—), 女, 安徽铜陵人, 硕士研究生, 主要研究植物多样性对地下生态系统的影响。E-mail: 14210700099@fudan.edu.cn

重要作用。中型土壤动物主要促进植物凋落物破碎化,加速物质循环。大型土壤动物则能够通过取食、排泄和掘穴等活动改变土壤结构,促进有机质分解。

**1.1.1 植物多样性对小型土壤动物的影响** 在以线虫为代表的小型土壤动物研究中,Gastine 等<sup>[10]</sup>在德国拜罗伊特的温带草原生态系统研究中发现,植物多样性对土壤线虫多度和植物根系生物量均无显著影响,而捕食性线虫密度与植物根系生物量之间存在着显著正相关。De Deyn 等<sup>[11]</sup>和 Ball 等<sup>[12]</sup>的研究结果表明,土壤线虫的多度与植物功能群多样性无显著相关性,但是线虫多样性与植物功能群多样性呈正相关。Chen 等<sup>[13]</sup>通过一个大尺度上的植物功能群多样性梯度试验(多样性梯度从 0 ~ 4 共 5 个等级),发现线虫多度随着植物功能群多样性的减少而下降(最低多样性梯度与最高多样性梯度相比降低了约 60%),并且线虫多度与植物的地上生物量呈正相关。可见,土壤中的线虫对植物多样性并没有一致的响应,这可能是由于线虫不同营养级对植物多样性的响应不同造成的。除了线虫以外,植物多样性也会显著影响到其他小型土壤动物如原生动物,但相关研究相对较少。在一项建立于草地生态系统的试验中,通过人为地控制植物功能群多样性梯度(多样性梯度从 1 ~ 3 共 3 个等级),研究者发现随着植物功能群多样性的增加,土壤中有壳变形虫(testate amoebae)的多样性及多度都显著增加<sup>[14]</sup>。

**1.1.2 植物多样性对中型土壤动物的影响** 对于中型土壤动物甲螨类、弹尾虫等,有研究显示植物多样性不影响它们的多度或多样性<sup>[15-16]</sup>,一项关于线蚓的研究发现在植物多样性低的单种样方中,土壤中线蚓多度超过其在混种样方中的多度<sup>[17]</sup>。不过,总的来说,更多的研究显示植物多样性对土壤中型动物存在积极的影响。例如,Chauvat 等<sup>[18]</sup>发现森林系统中,当植物种类从 1 种(云杉)增加到 3 种(云杉、山毛榉和冷杉)时,土壤中弹尾目昆虫的物种多样性增加了 1/2。Sabais 等<sup>[19]</sup>的研究表明,植物物种多样性的增加(从单个植物种增加到 60 种)显著增加了弹尾虫的密度(约 47%)和多样性(约 52%)。Eisenhauer 等<sup>[20]</sup>和 Mulcu 等<sup>[21]</sup>也发现植物多样性高的群落能够支持更高的土壤小型节肢动物多样性。

**1.1.3 植物多样性对大型土壤动物的影响** 有关植物多样性对大型土壤动物的研究主要集中在蚯蚓,而较少关注到其他类群。以蚯蚓为例,研究发现植物多样性与大型土壤动物之间的关系很不确定<sup>[22-25]</sup>。Cesarz 等<sup>[26]</sup>于德国海尼希国家公园的一片混合针叶

林中进行试验时,发现总体来说植物多样性对蚯蚓多样性具有积极的影响,但是在一年之中的不同季节具有差异,蚯蚓密度在 5 月和 11 月时与植物多样性呈正相关,而在 2 月时与植物多样性呈负相关,8 月时两者不相关。Dey 和 Chaudhuri<sup>[23]</sup>发现虽然蚯蚓的物种多样性在单种样方中低于混种样方,但是差异并不显著,并且蚯蚓的种群密度在单种样方中显著更高。Korboulewsky 等<sup>[27]</sup>在分析了约 50 篇有关温带森林中植物多样性对蚯蚓影响的研究后,发现总体上植物多样性对蚯蚓群落存在积极作用。

## 1.2 不同植物多样性层次对土壤动物的影响

有关植物多样性与土壤动物关系的研究主要集中在 3 个层次:物种多样性、功能群多样性、基因型多样性。

**1.2.1 植物物种多样性对土壤动物的影响** 植物物种多样性的增加往往会提高群落净初级生产力<sup>[28]</sup>。净初级生产力的增加会引起进入土壤食物网中资源数量的增加,同时进入土壤食物网的资源多样性也会随植物物种多样性的提高而提高,因此有理由推断物种多样性高的植物群落会支持多样性更高、数量更多的土壤动物。然而,目前对于植物物种多样性与土壤动物之间的关系仍没有定论。一部分研究显示植物物种多样性对土壤动物没有显著影响。如 Hedlund 等<sup>[29]</sup>在欧洲建立了一个为期 3 a 的野外草地生态系统试验,试图揭示植物物种多样性与初级生产力以及土壤动物群落(线虫、小型节肢动物和蚯蚓)之间的关系,结果显示土壤动物群落对植物物种多样性的响应不如对植物特性(plant trait)的响应强烈。类似地,在日本北海道为期 10 个月的试验中,Kaneko 等<sup>[15]</sup>发现森林中树木的物种多样性对土壤中甲螨的多度和多样性没有显著影响。在 Sohlenius 等<sup>[30]</sup>的试验中,研究结果也显示植物物种多样性对线虫多样性的影响不大。但是更多的试验研究发现植物物种多样性与土壤动物之间存在显著的正相关性<sup>[19, 31, 32]</sup>。Eisenhauer 等<sup>[20]</sup>设计了一个连续 6 a 的野外试验来验证植物物种多样性对土壤动物的影响,结果发现植物物种多样性显著影响着土壤动物群落,其中弹尾目的多样性、甲螨群落的数量、一些大型土壤动物的多样性和密度都与植物多样性呈正相关。研究还显示植物物种多样性高的群落中土壤食物网复杂程度也较高,实验开始 5 a 后捕食性线虫密度在植物多样性相对较高的样地中开始显著增加<sup>[33]</sup>。

**1.2.2 植物功能群多样性对土壤动物的影响** 按照植物利用资源的类型或对特定环境因子改变的响

应,可以对植物物种进行功能群的划分<sup>[34]</sup>,不同功能群的植物具有功能特性上的差异。Viketoft 等<sup>[32]</sup>提出在植物多样性与土壤动物关系的研究中,出现变异较大的结果可能是因为之前多数研究只关注到了植物物种多样性,没有考虑植物之间的功能差异,物种本身的功能性状可能会比物种多样性产生更大的影响。他们的研究结果显示,属于不同功能群的植物物种对线虫群落有不同的影响,如豆科植物会有益于食细菌线虫,非禾本草本植物对食真菌线虫有着促进作用,而一些取食根系的植食性线虫则对禾本科植物有积极的响应<sup>[35]</sup>。因此,植物功能群多样性的增加,可能会因为包含更多不同的植物功能群而影响土壤动物群落。Viketoft 和 Sohlenius<sup>[36]</sup>的研究确实发现由于特定功能群(非禾本草本植物和禾本植物)的影响,食细菌线虫 *Prismatolaimus* 和食真菌线虫 *Aphelenchus* 与植物功能群多样性显著相关(高功能群多样性样方中线虫多度高于单功能群样方)。Sabais 等<sup>[19]</sup>在德国温带草原上的试验也显示植物功能群多样性(从单一植物功能群增加到 4 个植物功能群)显著增加了弹尾虫的密度和多样性。然而, Schwarz 等<sup>[25]</sup>却发现植物功能多样性对蚯蚓群落无显著影响。可见,尽管较多的研究表明植物功能群多样性对土壤动物的影响比植物物种多样性水平的影响更加明显,但仍然需要进一步的研究来确认。

**1.2.3 植物基因型多样性对土壤动物的影响** 除了植物物种多样性和功能群多样性对土壤动物的影响以外,植物基因型多样性对土壤动物的影响近年来也引起了人们的关注。由于同一植物物种内不同基因型的个体在生长速率、叶凋落物质量等特征上都存在着较大差异,因此,基因层次上的种内变异也逐渐被认为是重要的生态驱动力<sup>[37]</sup>,会对生态系统功能产生一定影响。相同物种的不同基因型之间很难依靠观察直接区分,基因型多样性的丧失会先于物种多样性,往往在尚未得到关注时就已出现相当程度的损失,因此需要加以特别关注。但长期以来,有关植物多样性与土壤动物群落关系的研究多数集中于物种多样性和功能群多样性水平上,由于技术手段上的限制,有关基因型多样性的研究相对来说比较少。近年来,分子标记技术逐渐发展起来,研究者们能直接分析植物的遗传物质,揭开其基因排布序列,运用微卫星标记的方法来鉴定物种内的不同基因型<sup>[38-39]</sup>。方法学的进展给有关植物基因型多样性对土壤动物群落影响的研究提供了便利。有研究发现优势种植物的基因型多样性可以比物种多

样性对节肢动物群落结构产生更大的影响<sup>[40]</sup>。申俊芳等<sup>[41]</sup>于内蒙古草原生态系统中建立了梯度试验验证羊草(*Leymus chinensis*)基因型多样性对土壤动物群落的影响,发现羊草基因型多样性对土壤动物群落的影响确实存在,自然生长样方中,土壤动物多度在高基因型多样性样方中显著低于低基因型多样性样方。因此,在分析植物多样性对土壤动物群落的影响时,应当加强从植物多样性的不同层次开展研究,更要注意种内和种间多样性,以及环境背景条件,以避免忽略一些可能的影响因素。

## 2 植物多样性影响土壤动物的机制

生物多样性影响生态系统功能的机制,一直以來存在争议,目前,接受较为广泛的主要为两大机制,即选择效应(selection effect)和互补效应(complementarity effect)。近期的研究逐渐认识到两者可能是共同发挥作用<sup>[42]</sup>,而植物多样性对土壤动物的影响机制也主要是这两种。

选择效应是指不同的物种在竞争能力上存在差异,竞争能力比较强的物种会更有效地利用资源,创造出更高的生产力,而这种物种出现在高多样性系统中的机会更大<sup>[43]</sup>。选择效应可以划分为正选择效应和负选择效应。竞争能力较强的物种出现在高多样性的系统中并且保持着高产特性时,称之为正选择效应。如果竞争能力较强的物种出现在高多样性的系统中,但生产力下降,未保持高产特性时,称之为负选择效应。有研究提出选择效应是一种基于统计学原理的机制<sup>[44]</sup>。但亦有研究认为选择效应是因为环境对性状的选择和自然选择等带来的一种生态学过程<sup>[45]</sup>。前期有不少研究都强调这种关键植物功能群或植物物种对土壤动物的影响,比如一些豆科植物可以通过固氮作用来提高土壤肥力、增加输入土壤凋落物的质量来促进土壤动物的生长<sup>[32]</sup>。Viketoft 等<sup>[32]</sup>认为在他们的试验中所出现的线虫多样性与植物物种多样性之间的正相关正是由于存在着选择效应,即豆科植物在高多样性植物群落中出现概率更高。

互补效应包括生态位互补(niche complementarity)和种间正相互作用(positive interactions between species)。生态位互补指在一个群落中,物种之间在生态位上存在着差异,对于空间、时间或资源的需求有所不同,物种数目多的群落中生物能够占据更多的生态位,因此物种丰富度更高的系统相对于物种贫乏的系统能够更加有效地利用各种资源<sup>[46]</sup>。种间正相互作用指生态系统中的一些物种之间存在正的相互

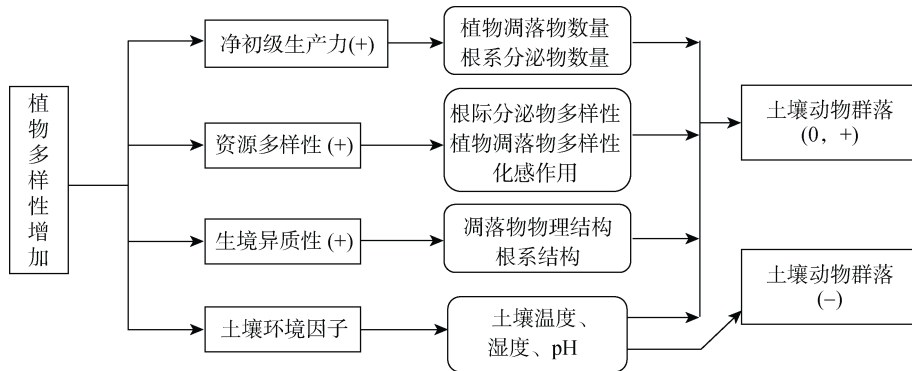
作用,一些物种会有益于另一些物种,比如为后者提供保护、构造小生境等<sup>[47]</sup>。Eisenhauer 等<sup>[20]</sup>的研究结果发现植物多样性除了通过显著增加植物资源输入多样性和小环境异质性来影响土壤动物群落以外,植物物种之间及植物功能群之间的正相互作用也对土壤动物群落具有一定的影响。

选择效应和互补效应往往共同起着作用。不同研究发现生物多样性与生态系统功能之间呈现的不相关、正相关和负相关等关系,可能与选择效应和互补效应的共同作用有关。一些研究结果显示生物多样性

与生态系统功能之间具有正相关关系,是因为互补效应或者正选择效应起主要作用;而另一些研究结果出现的不相关和负相关关系,可能是负选择效应抵消或者超过了互补效应<sup>[48-49]</sup>。

### 3 植物多样性影响土壤动物的可能途径

植物多样性的增加可能会通过多种途径影响土壤动物群落。本文根据 Wardle 和 van der Putten<sup>[50]</sup>提出的假说,并结合近些年来的文献报道,列出了植物多样性增加对土壤动物群落影响的 4 大途径(图 1)。



(0、+和-分别表示无影响、正效应和负效应)

图 1 植物多样性增加对土壤动物群落的影响途径

Fig. 1 Pathways through which increasing plant diversity influences soil fauna

#### 3.1 植物多样性影响净初级生产力

由于选择效应和互补效应的作用,较高的植物多样性能拥有更高的地上或地下的净初级生产力,提高进入土壤的资源总量,可能促进土壤动物的发展,增加土壤动物的物种或个体数<sup>[51]</sup>。Spehn 等<sup>[24]</sup>于瑞士侏罗山地区进行了一个植物多样性研究,他们设置了 5 种多样性梯度(植物物种数分别为 1、2、4、8 和 32 种),发现从多样性最高的样方到单种样方,蚯蚓的生物量降低了约 50%,密度降低了约 40%,主要原因就是植物地上生物量的改变,单物种样方中植物地上生物量均值大约只占最高多样性样方中植物生物量的 40%。一项在瑞士北部钙质草原上的研究表明,当植物物种多样性从 31 种减少到 5 种时,由于植物地下细根生物量的减少,土壤中的蚯蚓生物量也减少了约 30%<sup>[52]</sup>。

#### 3.2 植物多样性影响资源多样性

不同的植物物种向土壤的资源输入有差异,比如根际分泌物及植物凋落物的化学组分等(包括氮含量、可溶性碳及木质素等)。研究发现,不同植物物种(水稻秸秆和白三叶草)添加下,提供的有机物质量差异会显著影响土壤中原生动物和线虫数量<sup>[53]</sup>。Eisenhauer 等<sup>[20]</sup>认为植物多样性可以通过显著增加

植物资源输入多样性来影响土壤动物群落。植物多样性较高的群落,可以产生更加多样化的资源,并以这种资源的多样性来维持一个多样性更高的土壤动物群落。Scherber 等<sup>[31]</sup>认为在多样性高的植物群落中,进入土壤中的更加多样化的资源基质会对土壤动物群落(线虫、螨类等)产生上行效应(bottom-up effect),从而影响土壤动物群落。Spehn 等<sup>[24]</sup>也同样认为基质资源多样性的变化是植物多样性影响土壤动物群落的重要机制之一。除此之外,一些植物会因其特定的输出资源而影响土壤动物群落,多样性高的系统有更高的概率出现这些植物物种。在一项草地生态系统中的研究发现,植物 *Trisetum flavescens* 会由于其较强的固氮能力而显著影响弹尾虫的密度及多样性<sup>[54]</sup>。一般来说,过高的碳氮比、木质素/氮及多酚含量会一定程度地制约土壤动物的多度和活性<sup>[27]</sup>,较低的碳氮比对食细菌的土壤动物存在促进作用<sup>[55]</sup>。Sohlenius 等<sup>[30]</sup>还曾提出某些植物根际分泌物可能存在着一定的抑制线虫(nematicidal effects)的作用,从而使得线虫群落指标与植物多样性之间呈现出不相关或负相关的趋势。同时,一些植食性的土壤动物物种可能会专一于或更偏好于某种植物物种<sup>[56-57]</sup>,多样性高的植物群落更有可能会包含这些植物物种,从而

会使这些与特定物种相关的土壤动物数量或多样性增加,进而影响到更高营养级的土壤动物群落。因此,不同植物群落组成中不同特性凋落物、根际分泌物或者化感物质输入土壤会改变相应的土壤动物群落。

### 3.3 植物多样性影响生境异质性

在植物多样性高的群落中,植物根际形态结构更加多样化,所提供土壤动物的微生境异质性(包括栖息地大小、质量等)也相对较高,这样可以减少土壤动物物种之间的竞争,提高土壤动物的多样性<sup>[11]</sup>。同时,不同物种的凋落物也有各自的物理结构特性,多样性高的凋落物也会提高土壤微生境异质性<sup>[58]</sup>。早期已有研究发现,植物凋落物层和土壤环境越复杂,提供的微生境就越多,螨类的多样性也会随之增加<sup>[59]</sup>。一项在野外落叶森林中设置了 3 个层次植物多样性梯度的研究发现,在局域尺度上,植物多样性增加会通过增加微生境多样性而提高蚯蚓多样性<sup>[26]</sup>。Vanbergen 等<sup>[60]</sup>的研究结果也显示,弹尾目昆虫和蚯蚓的多样性以及蚯蚓的多度都与植物多样性呈正相关,主要原因就是较高的植物多样性营造了较高的环境异质性。Sulkava 和 Huhta<sup>[61]</sup>在森林中土壤表层进行了一个微宇宙试验来验证微生境的增加对土壤动物的影响,结果发现相同的植物凋落物多样性下,保留凋落物物理结构的样方所支持的小型节肢动物多样性比对照约高 1 倍。因此高植物多样性带来的微生境的增加是其改变土壤动物群落的重要途径之一。

### 3.4 植物多样性影响土壤环境因子

植物多样性的改变还会通过影响土壤环境因子,如土壤温度、湿度、pH 和土壤元素等间接地影响土壤动物群落<sup>[62]</sup>。植物多样性减少带来的地上叶面积及植被覆盖度的减少可能会增加土壤受到的热辐射,因而有研究发现在低植物多样性样方(单种样方)中土壤温度比高多样性样方中高 2℃<sup>[24]</sup>。低植物多样性群落中的高树冠透光率还会增加土壤蒸发而降低土壤湿度<sup>[63]</sup>。而在一定的范围之内,土壤动物密度会随土壤温度和湿度的降低而下降<sup>[64]</sup>。不同的土壤动物对土壤环境的偏好也不同,比如,过酸的土壤不适宜蚯蚓的生长,却很适合线蚓的生存<sup>[65]</sup>,土壤无机氮含量增高和 pH 降低会使土壤动物多样性降低,土壤动物的生长还会受到土壤中钙钾镁等多种元素的影响<sup>[66]</sup>。研究发现,植物多样性与土壤肥力指标,如全氮、有效磷等,都具有显著的相关性<sup>[67]</sup>。因此,植物多样性改变使各种土壤环境因子发生变化,而不同土壤动物对环境因子的偏好不同,植物多样性就对

土壤动物群落产生了间接的影响。

## 4 展望

植物作为生产者,对于维持生态系统功能起着关键性作用。随着相关研究的深入,植物多样性对陆地生态系统地下部分中的土壤动物群落的影响引起了越来越多的关注。尽管目前研究已证实,植物多样性和土壤动物群落之间具有一定关联,但这种关联受到哪些因素的影响,会带来怎样的生态效应,跨土壤界面的多营养级生物多样性关联机制是否和已知的有所差别,这些都还需要更多的深入研究。因此,后续研究应当注意以下几个问题:

1) 深入了解影响植物多样性和土壤动物群落之间关系的因素。在自然生态系统中,植物多样性对土壤动物群落的影响会受到很多生物及非生物因素的影响。不同营养级上的土壤动物对植物多样性的响应可能并不一致,而且互相之间通过复杂的营养关系相互影响。Gastine 等<sup>[10]</sup>曾提出在他们的研究中之所以未出现显著的植物多样性影响,可能是土壤动物各营养级之间存在复杂的交互作用,从而抵消了植物多样性产生的影响。此外,还应考虑到各种非生物因素的影响,减少非生物因素对研究结果的干扰。例如申俊芳等<sup>[41]</sup>在内蒙古草原生态系统研究了羊草基因型多样性和人为干扰强度对土壤动物群落的双重影响,发现在不同的干扰模式下,土壤动物多样性和多度对羊草基因型多样性的响应不一致。

2) 采用新的研究方法和技术手段加强影响机制和途径的研究。目前植物多样性对土壤动物群落影响的研究多数运用的是传统试验方法,通过建立植物多样性梯度,比较各梯度间生物指标差异来分析植物多样性带来的影响。今后应在此基础上,加强定量的分析比较各作用机制对植物多样性影响作出的贡献。Loreau 和 Hector<sup>[45]</sup>曾提出的定量计算选择效应和互补效应的方法,值得借鉴。另一方面,应加强新兴技术的应用,将常规方法与新技术进行综合,使用分子技术、稳定同位素技术等定量研究根系多样性、根系分泌物多样性和凋落物多样性,进一步深入地研究植物多样性对土壤动物的影响途径。

3) 加强地下生物响应所带来的反馈影响研究。地上及地下生态系统之间是紧密相连的整体。地上部分中生产者多样性的变化会导致地下系统

中不同营养级生物的改变,而地下系统中生物多样性、土壤生物之间相互作用的变化会进一步改变营养循环速率,生产者与消费者之间的联系,生产者对营养资源的利用等,最终会反馈影响地上生态系统的格局和功能。但相关地上-地下-地上的反馈影响研究很少,其机制更不明确。因此,植物生产者多样性如何通过影响地下土壤生物群落而引起生态系统功能的改变需进一步的深入研究。

#### 参考文献:

- [1] Chapin F R, Zavaleta E S, Eviner V T, et al. Consequences of changing biodiversity[J]. *Nature*, 2000, 405(6783): 234-242
- [2] Hooper D U, Chapin F S, Ewel J J, et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge[J]. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1): 3-35
- [3] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity[J]. *Nature*, 2012, 486(7401): 59-67
- [4] Tilman D, Isbell F, Cowles J M. Biodiversity and Ecosystem Functioning[J]. *Proceedings of The National Academy of Sciences of The United States of America*, 2014, 45: 471-493
- [5] Duffy J E, Cardinale B J, France K E, et al. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity[J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(6): 522-538
- [6] Seastedt T. The Role of Microarthropods in decomposition and mineralization processes[J]. *Annual Review of Entomology*, 1984, 29(26): 25-46
- [7] 董炜华, 李晓强, 宋扬. 土壤动物在土壤有机质形成中的作用[J]. *土壤*, 2016, 48(2): 211-218
- [8] Wardle D A, Bardgett R D. Human-induced changes in large herbivorous mammal density: the consequences for decomposers[J]. *Frontiers in Ecology and The Environment*, 2004, 2(3): 145-153
- [9] Swift M, Heal O, Anderson J. *Decomposition in terrestrial ecosystems*[M]. Berkeley: University of California Press, 1979
- [10] Gastine A, Scherer-Lorenzen M, Leadley P W. No consistent effects of plant diversity on root biomass, soil biota and soil abiotic conditions in temperate grassland communities[J]. *Applied Soil Ecology*, 2003, 24: 101-111
- [11] 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[J]. *Oikos*, 2004, 106(3): 576-586
- [12] Ball B A, Bradford M A, Coleman D C, et al. Linkages between below and aboveground communities: decomposer responses to simulated tree species loss are largely additive[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(6): 1155-1163
- [13] Chen D, Pan Q, Bai Y, et al. Effects of plant functional group loss on soil biota and net ecosystem exchange: a plant removal experiment in the Mongolian grassland[J]. *Journal of Ecology*, 2016, 104(3): 734-743
- [14] Ledeganck P, Nijs I, Beyens L. Plant functional group diversity promotes soil protist diversity[J]. *Protist*, 2003, 154(2): 239-249
- [15] Kaneko N, Sugawara Y, Miyamoto T, et al. Oribatid mite community structure and tree species diversity: A link[J]? *Pedobiologia*, 2005, 49(6): 521-528
- [16] Mcelroy M S, Papadopoulos Y A, Adl M S. Complexity and composition of pasture swards affect plant productivity and soil organisms[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2012, 92(4): 687-697
- [17] Makulec G, Pilipiuk I. Influence of plant diversity and earthworm casts on the abundance and species composition of the enchytraeids (Oligochaeta: Enchytraeidae) in a lysimetric experiment[J]. *Polish Journal of Ecology*, 2000, 48(3): 185-193
- [18] Chauvat M, Titsch D, Zaytsev A S, et al. Changes in soil faunal assemblages during conversion from pure to mixed forest stands[J]. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(3): 317-324
- [19] Sabais A C W, Scheu S, Eisenhauer N. Plant species richness drives the density and diversity of Collembola in temperate grassland[J]. *Acta Oecologica*, 2011, 37(3): 195-202
- [20] Eisenhauer N, Milcu A, Sabais A C W, et al. Plant diversity surpasses plant functional groups and plant productivity as driver of soil biota in the long term[J]. *PlosONE*, 2011, 6(1): e160551
- [21] Milcu A, Allan E, Roscher C, et al. Functionally and phylogenetically diverse plant communities key to soil biota[J]. *Ecology*, 2013, 94(8): 1878-1885
- [22] Laossi K, Barot S, Carvalho D, et al. Effects of plant diversity on plant biomass production and soil macrofauna in Amazonian pastures[J]. *Pedobiologia*, 2008, 51(5-6): 397-407
- [23] Dey A, Chaudhuri P S. Earthworm community structure of pineapple (*Ananas comosus*) plantations under monoculture and mixed culture in West Tripura, India[J]. *Tropical Ecology*, 2014, 55(1): 1-17
- [24] Spehn E M, Joshi J, Schmid B, et al. Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems[J]. *Plant and Soil*, 2000, 224(2): 217-230
- [25] Schwarz B, Dietrich C, Cesarz S, et al. Non-significant tree diversity but significant identity effects on earthworm communities in three tree diversity experiments[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2015, 67: 17-26

- [26] Cesarz S, Fahrenholz N, Migge-Kleian S, et al. Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2007, 431: S61–S67
- [27] Korboulewsky N, Perez G, Chauvat M. How tree diversity affects soil fauna diversity: A review[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 94: 94–106
- [28] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, et al. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands[J]. *Science*, 1999, 286(5442): 1123–1127
- [29] Hedlund K, Santa-Regina I, Van der Putten W H, et al. Plant species diversity, plant biomass and responses of the soil community on abandoned land across Europe: Idiosyncrasy or above-belowground time lags[J]. *Oikos*, 2003, 103(1): 45–58
- [30] Sohlenius B, Bostrom S, Viketoft M. Effects of plant species and plant diversity on soil nematodes-A field experiment on grassland run for seven years[J]. *Nematology*, 2011, 13(1): 115–131
- [31] Scherber C, Eisenhauer N, Weisser W W, et al. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment[J]. *Nature*, 2010, 468(7323): 553–556
- [32] Viketoft M, Bengtsson J, Sohlenius B, et al. Long-term effects of plant diversity and composition on soil nematode communities in model grasslands[J]. *Ecology*, 2009, 90(1): 90–99
- [33] Eisenhauer N, Migunova V D, Ackermann M, et al. Changes in plant species richness induce functional shifts in soil nematode communities in experimental grassland[J]. *Plos ONE*, 2011, 6(9): e240879
- [34] 白永飞, 张丽霞, 张焱, 等. 内蒙古锡林河流域草原群落植物功能群组成沿水热梯度变化的样带研究[J]. *植物生态学报*, 2002, 26(3): 308–316
- [35] Viketoft M, Palmborg C, Sohlenius B, et al. Plant species effects on soil nematode communities in experimental grasslands[J]. *Applied Soil Ecology*, 2005, 30(2): 90–103
- [36] Viketoft M, Sohlenius B. Soil nematode populations in a grassland plant diversity experiment run for seven years[J]. *Applied Soil Ecology*, 2011, 48(2): 174–184
- [37] Madritch M D, Hunter M D. Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community[J]. *Ecology*, 2002, 83(8): 2084–2090
- [38] Hughes A R, Inouye B D, Johnson M T J, et al. Ecological consequences of genetic diversity[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(6): 609–623
- [39] 林文芳, 陈林姣, 朱学艺. 用分子标记技术分析不同生态型芦苇的遗传多样性[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2007(1): 77–84
- [40] Crawford K M, Rudgers J A. Genetic diversity within a dominant plant outweighs plant species diversity in structuring an arthropod community[J]. *Ecology*, 2013, 94(5): 1025–1035
- [41] 申俊芳, 辛晓静, 赵念席, 等. 羊草基因型数目对地下动物及微生物群落的影响[J]. *生态学杂志*, 2016(5): 1226–1232
- [42] Cardinale B J, Wright J P, Cadotte M W, et al. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity[J]. *Proceedings of The National Academy of Sciences of The United States of America*, 2007, 104(46): 18123–18128
- [43] Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations[J]. *Proceedings of The National Academy of Sciences of The United States of America*, 1997, 94(5): 1857–1861
- [44] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity[J]. *Oecologia*, 1997, 110(4): 449–460
- [45] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments[J]. *Nature*, 2001, 413(6855): 548
- [46] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, et al. Ecology-Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges[J]. *Science*, 2001, 294(5543): 804–808
- [47] Bertness M D, Leonard G H. The role of positive interactions in communities: Lessons from intertidal habitats[J]. *Ecology*, 1997, 78(7): 1976–1989
- [48] Jiang L. Negative selection effects suppress relationships between bacterial diversity and ecosystem functioning[J]. *Ecology*, 2007, 88(5): 1075–1085
- [49] Jiang L, Pu Z, Nemergut D R. On the importance of the negative selection effect for the relationship between biodiversity and ecosystem functioning[J]. *Oikos*, 2008, 117(4): 488–493
- [50] Wardle D A, van der Putten W H. *Biodiversity, ecosystem functioning and above-ground-below-ground linkages*[M]. Oxford: Oxford University Press, 2002
- [51] Srivastava D S, Lawton J H. Why more productive sites have more species: An experimental test of theory using tree-hole communities[J]. *American Naturalist*, 1998, 152(4): 510–529
- [52] Zaller J G, Arnone J A. Earthworm responses to plant species' loss and elevated CO<sub>2</sub> in calcareous grassland[J]. *Plant And Soil*, 1999, 208(1): 1–8
- [53] 蔡冰杰, 范文卿, 王慧, 等. 不同有机物料对微域内土壤原生动物和线虫的影响[J]. *土壤学报*, 2017, 54(3): 1–11
- [54] Salamon J A, Schaefer M, Alpehi J, et al. Effects of plant diversity on Collembola in an experimental grassland ecosystem[J]. *Oikos*, 2004, 106(1): 51–60
- [55] 王慧, 桂娟, 刘满强, 等. 稻草和三叶草分解对微型土壤动物群落的影响[J]. *土壤学报*, 2015, 52(5): 1124–1134

- [56] Tian G, Brussaard L, Kang B T. Biological effects of plant residues with contrasting chemical-compositions under humid tropical conditions - effects on soil fauna[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1993, 25(6): 731–737
- [57] Ayres E, Dromph K M, Bardgett R D. Do plant species encourage soil biota that specialise in the rapid decomposition of their litter[J]? *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(1): 183–186
- [58] 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[J]. *Applied Soil Ecology*, 1998, 9(1-3): 17–23
- [59] Stanton N. Patterns of species diversity in the temperate and tropical litter mites[J]. *Ecology*, 1979, 2(60): 295–304
- [60] 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[J]. *Oecologia*, 2007, 153(3): 713–725
- [61] Sulkava P, Huhta V. Habitat patchiness affects decomposition and faunal diversity: A microcosm experiment on forest floor[J]. *Oecologia*, 1998, 116(3): 390–396
- [62] 王移, 卫伟, 杨兴中, 等. 我国土壤动物与土壤环境要素相互关系研究进展[J]. *应用生态学报*, 2010, (9): 2441–2448
- [63] Kelliher F M, Leuning R, Schulze E D. Evaporation and canopy characteristics of coniferous forests and grasslands[J]. *Oecologia*, 1993, 95(2): 153–163
- [64] 唐玉姝, 魏朝富, 颜廷梅, 等. 土壤质量生物学指标研究进展[J]. *土壤*, 2007, 39(2): 157–163
- [65] Poursin J M, Ponge J F. Study of microarthropod populations (collembolan insects and oribatid mites) in 3 acid forest humus localities in foret-D-Orleans (Loiret, France)[J]. *Pedobiologia*, 1984, 26(6): 403–414
- [66] 殷秀琴, 刘继亮, 高明. 小兴安岭森林生态系统中营养元素关系及土壤动物的作用[J]. *地理科学*, 2007(6): 814–819
- [67] 杨媛媛, 陈奇伯, 黎建强, 等. 滇中高原华山松植物多样性与土壤生物肥力特征[J]. *土壤*, 2017, 49(1): 90–96

## Study Advances in Plant Diversity Effects on Soil Fauna

YAN Jun, WU Jihua \*

(Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering,  
Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438, China)

**Abstract:** The relationship between biodiversity and ecosystem functioning has been a hot topic in the research field of ecology. Research in recent years has shown that plant diversity not only influences above-ground ecosystem function, such as primary productivity, it also influences below-ground biodiversity and soil ecosystem processes indirectly. This review summarizes the effects of plant diversity on soil fauna and the main mechanisms. Plant diversity may affect soil fauna through several pathways, such as changing the quantity and diversity of resource input to soil, the microhabitat structure and soil environment factors. There are still a lot of controversies about how soil fauna responds to plant diversity. This review emphasizes several further researches, including the impact factors influencing plant diversity and soil fauna relationships, the subsequent ecological effects and feedbacks, quantification of the contribution of different mechanisms and pathways.

**Key words:** Plant diversity; Soil fauna; Ecosystem functioning; Soil food web; Influence pathway