

土壤生态系统稳定性研究进展

李小方^{1,2}, 邓 欢², 黄益宗², 王新军², 朱永官^{1,2,*}

(1. 中国科学院城市环境研究所, 厦门 361003; 2. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085)

摘要: 土壤生态系统稳定性是指土壤生态系统对抗人为干扰和自然剧烈变化的能力, 可以由抵抗力和恢复力两个方面来表征。土壤生态系统稳定性是土壤健康指标的核心之一, 进行稳定性评价对于土壤健康评价尤其是人为污染和物理干扰后土壤的健康评价具有重要参考价值。与地上生态系统研究结论相似, 土壤生态系统稳定性的评价, 与所选择的干扰性质和土壤过程密切相关。国内外近年来土壤生态系统稳定性方面的研究进展, 主要包括: 土壤生态系统稳定性的概念, 土壤生态系统稳定性的研究方法, 土壤生态系统稳定性的影响因素, 保持土壤生态系统稳定性的对策, 并提出了问题与展望。

关键词: 土壤生态系统; 稳定性; 干扰; 多样性-稳定性关系

文章编号: 1000-0933(2009)12-6712-11 中图分类号: Q146; X171 文献标识码: A

Resistance and resilience of soil ecosystem: a review

LI Xiao-Fang^{1,2}, DENG Huan², HUANG Yi-Zong², WANG Xin-Jun², ZHU Yong-Guan^{1,2,*}

1 Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361003, China

2 Research Center for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6712 ~ 6722.

Abstract: Stability is a basic topic in ecology. As an important component of global ecosystem function, soil ecosystems play an essential role in elemental cycling. Soil ecosystem stability is defined as the inherent ability of a soil ecosystem to resist change and to recover after disturbance. Similar to the studies on macro-ecosystem stability, soil ecosystem stability can be measured using resistance and resilience indexes. Studies in the past decade show that the results of soil ecosystem stability depend largely on the particular soil process and disturbance applied. Commonly used disturbances in experiment trials included heat, Cu and Hg stress, salt stress, and drying-rewetting cycling. Frequently measured microbial processes included basal soil respiration, nitrification, mineralization and bacterial growth rate. Among the factors that can be measured, microbial diversity-stability relationships remain the best surrogate of soil ecosystem stability. Techniques for obtaining soil diversity gradients were developed. Results showed a remarkable ability of soil ecosystems to maintain essential functions under stress that reduced soil microbial diversity significantly. In this paper critical issues in soil ecosystem stability are defined and discussed.

Key Words: soil ecosystem; stability; disturbance; D-S relationship

土壤是人类赖以生存的主要资源之一^[1]。作为全球生态系统的一部分, 土壤生态系统的稳定性对人类可持续利用这一资源具有重要的现实意义。进入工业化时代以来, 全球污染问题不断加剧, 污染物种类不断增加, 污染范围不断扩大, 土壤承担的物质转化和养分循环的功能受到不同程度的影响, 土壤退化问题加重。传统的土壤生态毒理学研究已经证明, 农业活动的加剧和工农业活动带来的土壤污染, 使得土壤生态系统不

基金项目: 国家自然科学基金重大国际合作交流资助项目(40620120436); 国家自然科学基金面上资助项目(30671204); 国家科技支撑计划资助项目(2006BAI09B03)

收稿日期: 2008-08-26; 修订日期: 2009-05-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ygzhu@rcees.ac.cn

可避免的出现生物量降低、功能受到抑制等负面效应^[2,3]。但是这些研究指示的多是实验室或者田间条件下污染物在某一时间点的毒性效应,不能反映污染条件下土壤在生态系统水平上的变化过程。事实上生态系统具有一定的稳定性,在经受人为污染、过度耕作或者剧烈环境变化后,系统的一些组成和功能随着时间的推移可能会部分或者完全恢复。研究土壤生态系统稳定性及其内在机理,对于科学评价污染对生态系统的影响具有重要意义。稳定性同时也是评价土壤健康和土壤质量的重要指标^[4]。近几年该方面的研究受到越来越多的关注^[5]。本文综述了土壤生态系统稳定性研究涉及的基本概念、研究方法和研究进展。

1 土壤生态系统稳定性的概念

在一般系统论中,稳定性是理论上讨论干扰对系统影响的一个基本概念,它是系统受最小作用原理支配的反抗干扰的力量^[6]。但是在一般性研究和生态学研究,稳定性可以被赋予不同的内涵,在表征上也会出现不同。McCann^[7]认为生态学研究,稳定性有两种内涵,一种是指生态系统的动态稳定性,另一种是指系统对抗干扰带来的系统变化的能力,包含抵抗力和恢复力两个方面。其中抵抗力是指系统对抗干扰并维持原来状态不变的能力,恢复力是指系统受到干扰之后恢复到原有状态的能力。它是系统远离高变异性的能力,不管系统受到胁迫前所处的状态是平衡的还是非平衡的。这一定义也提供了稳定性测度,即抵抗力和恢复力。土壤生态系统稳定性研究主要围绕土壤生态系统对抗人为干扰和自然剧烈变化的能力。

2 土壤生态系统稳定性研究内容

土壤生态系统稳定性的实验研究有 3 方面需要考虑:(1)选择什么样的干扰;(2)通过哪些土壤过程来表征稳定性;(3)采用什么样的指数来表征稳定性。

2.1 干扰类型

稳定性是与干扰相伴而生的概念,只有把干扰作为参考,系统的稳定性才能显现。干扰还是系统维持长期动态平衡的要素,而系统的稳定性与干扰的特征有关^[8]。不同的胁迫方式对土壤生态系统的影响机理和效果是不同的,界定采用何种干扰对于生态系统稳定性的研究结论有决定性影响。干扰可以依据形式、强度和频度分为许多类别,通常所说的干扰指一种非常见的有破坏作用的事件^[9],如森林生态系统的火灾、农田的虫灾、土壤的重金属污染等。表 1^[8]列举了 Rykiel 界定的干扰的类型。

表 1 扰动、胁迫和干扰的定义^[8]

Table 1 Definitions of perturbation, stress, and disturbance^[8]

项目 Item	定义 Definitions
扰动 Perturbation	一种效果。生态系统的某组分或者整个系统对于干扰或者生态过程的响应。扰动的程度可以通过系统参量相对于某参考状态的偏离来表征。通常表征扰动的方向、程度和持久性。包含胁迫。
	瞬时扰动 暂时性偏离参考平衡态
	持久性扰动 引起持久性偏离
胁迫 Stress	一种效果。一种生理生化的或者功能性的效果。是生物体对特定干扰做出的生理响应。是以特定的生理状态为参照的。
	非致死性伤害 生物量减少的扰动,如干旱引起生物生长受阻。
	致死性伤害 个体死亡的扰动。如过度放牧。
干扰 Disturbance	一种作用。可以是物理作用力、试剂,可以是生物的或非生物的,用以引起系统的或系统组分的扰动和胁迫。
	破坏 减少生物量
	组分改变 选择性增加或去除或抑制或刺激某组分
	干涉 抑制物质/能量/信息交换
	抑制 压制某些生态过程

实验中常用热胁迫(18h, 40℃)^[10~12]和干旱-浇水循环^[13]作为短暂性模式干扰。而铜污染(500 μg Cu g⁻¹土)则常被用作持久性模式干扰^[11,12]。其他用到的模式干扰见表 2。

另外,干扰的标准用词目前还不统一。通常的生态学研究中,干扰与扰动和胁迫常常被作为同义词使用。

Rykiel 所提议的标准用语并没有被普遍接受,对于不同类型的干扰,扰动和胁迫仍然作为替代词频繁使用^[14~16]。

2.2 土壤参数与过程

土壤生态系统的生命因素主要有微生物和土壤动物,其生物习性、多样性和功能特征与高等生物迥然不同,因而土壤生态系统稳定性研究的过程与以往地上生态系统截然不同。选择的过程与表征方法是土壤生态系统稳定性研究区别于其他生态系统稳定性研究的最主要特征。

土壤生态系统过程可以划分为生物过程和物理化学过程两个方面^[16]。生物过程的表征是以土壤生物群落的生命特征为内容的表征,通常从群落的结构或多样性、生物量和活性或功能等方面来着手^[17,18]。物理化学过程的稳定性涉及到土壤的孔隙结构^[19]、团聚体结构^[20]、压缩和膨胀指数^[16]、透水性^[21]和自养作用^[22]等的表征。由于土壤生物,尤其微生物是影响土壤生态过程的重要因素,它们在生态系统的生物地球化学循环、污染物质的降解和维持地下水质量等方面都具有重要作用^[23~25],而且土壤生物对于环境变化敏感,能够比较准确及时地反映干扰的效应,因此绝大多数土壤生态系统稳定性研究是围绕土壤生物(尤其是微生物群落)展开的,通常测定的参数包括硝化或者氮素矿化速率、土壤呼吸速率、生长速率等。最近几年研究中表征的土壤过程见表 2。

表 2 近几年土壤生态系统稳定性研究中的干扰类型

Table 2 Disturbance used in the study of soil ecosystem stability in recent years

胁迫方式 Stress	生态学指标 Ecological index	参考文献 Reference
重金属(铜)	SIR, 微生物群落	[16, 26]
	SIR(荧光假单胞菌)	[27]
热	SIR	[16, 27]
	SIR(荧光假单胞菌)	[27]
盐	SIR; 细菌生长速率	[28]
苯	2,4 二氯酚降解能力; 细菌遗传多样性; Cmic	[29]
高浓度 KNO ₃	硝酸还原酶基因 narG 群落, 硝酸还原酶活性	[30]
杀虫剂	PNR	[31]
模拟降雨	C _{mic} , BR, 微生物群落	[32]
冻融交替, 干湿交替	PNR	[31]
土壤压缩	透水率	[21]

SIR: Substrate induced respiration; C_{mic}: Microbial biomass carbon; PNR: Potential nitrification rate; BR: Basal respiration

2.3 稳定性指数

按照定义,土壤生态系统稳定性通过抵抗力和恢复力来衡量^[4,12,33]。当获得干扰后系统变量随时间变化值后,从经验上已经可以判断何种系统更加稳定。但是,对于精确的比较而言,根据定义确定合适的计算方法仍十分必要,即采用何种指数表征抵抗力和恢复力的问题。

大部分作者都通过系统受到干扰后系统参量与对照的比值来衡量抵抗力,恢复力则通过恢复期间某时间点系统参量的值与对照的比值来衡量。Orwin^[34]等提出,表征稳定性(抵抗力和恢复力)的指数需要满足几项要求:(1)该指数随抵抗力或恢复力增加单调递增;(2)某种干扰对土壤变量产生相同的正作用或副作用时,该指数要给出同一个值;(3)该指数可以有正值和负值但不是趋向于无穷大;(4)该指数不能出现分母为零的情形;(5)计算指数时必须要有空白土壤的参数作为参照,通过初始干扰引起的土壤参数的变化来求解。表 3 列举了最近几年相关研究中采用的抵抗力和恢复力计算公式。也有绕开抵抗力和恢复力,直接计算稳定性的公式^[35]。

在这些计算方法的定义中,确定参考状态是第一步。从理论上讲,土壤生态系统的稳定性特性是土壤生命通过生命活动产生的,微生物的催化活动使得土壤环境处于远离热力学平衡态的动态平衡中^[36]。这种动态平衡可以被作为稳定性研究中的参比状态(reference state),或称稳态(steady state)。目前大多数稳定性研

究仍以默认参比系统处于稳态为前提。但正如 McCann^[7]指出的,抵抗力和恢复力研究中,实验体系所处的状态常常会受环境条件的影响,有些甚至是未知的不可控因素。采用全部实验时间内的空白土壤的参量作为参照是必要的。这样,不管系统的该参量是否处于稳态性质的波动,干扰后土壤的该参量值与对应时间点的空白的比值都可以精确地指示恢复程度。

此外,为了比较准确地考察抵抗力和恢复力大小,还需要选择合适的时间点。目前对于时间点的选择有一定的主观性,并不统一。对于抵抗力,一般选择在胁迫结束 24h 内,而恢复力的测定则在胁迫结束后 1 个月左右或者更长的时间内进行,有的甚至长达几十年^[3]。

3 土壤生态系统稳定性的外在影响因素

3.1 土壤污染

土壤污染是引起土壤组分改变的干扰。传统的土壤生态毒理学研究已经充分证明,当土壤经受工农业活动带来的有机和重金属污染后,土壤生态系统会不可避免的出现负面效应,如生物量降低、一般性功能和特殊功能受到抑制、微生物群落多样性降低、形成抗性群落等^[2,3,46~50]。但是这些污染效应指示的多是实验室人工污染的即时毒性。测定重金属污染等持久性干扰下土壤微生物群落长期的恢复力比即时毒性测试更加有意义^[16,51]。

研究表明,土壤的某些过程对重金属污染有很强的恢复力。如 Fait 等^[3]发现,一块有近 80a 铜污染历史的土壤,其基础硝化功能没有明显丧失。Frey 等^[52]的研究也表明,在有着 4a 以上重金属污染历史的土壤中,假单胞菌和硝化菌群的菌群大小与空白无污染土壤没有显著差异。但是总微生物量和基础呼吸则显著降低。因此,对于评价长期重金属胁迫对土壤生态系统的影响而言,还有必要进行二次干扰下的稳定性测试,即回答这样一个问题:土壤生态系统在经受一次干扰后,以二次干扰为参照表现出的稳定性比之未污染是提高还是降低?目前有两种理论用于预测受胁迫后土壤的稳定性。一种认为未胁迫的系统更加稳定,因为他们可以获得更多多样性的资源用以维持功能^[53,54]。另一种认为由于胁迫下土壤生态系统获得了适应和对付胁迫的能力,因而可以更有效的维持功能,更加稳定^[13]。

Griffiths 等^[37]以热胁迫和铜胁迫作为模式干扰,通过植物残体降解速率表征了草地、工业用地(污染和未污染)和农业土壤(过度耕作和有机改良土壤)的稳定性。结果发现,工业用地无论污染还是未污染土壤,对于两种胁迫在第 1 天的抵抗力都是最低。但是污染土壤对于铜胁迫的恢复力(第 13 天和第 60 天)显著高于未污染土壤,对于热胁迫则显著低于未污染土壤。草地和农业改良土壤对两种胁迫的抵抗力和恢复力均高于其他土壤。过度耕作的农田土壤对铜胁迫的抵抗力和恢复力显著低于改良土壤。Tobor-Kaplon 等^[13]研究了经历了 20a 铜污染的土壤的呼吸速率和细菌生长速率,使用热胁迫和干湿循环作为 2 次干扰和无污染土壤作为对照。热胁迫刺激了所有处理的细菌生长速率,但是都得到了恢复,而不同土壤的呼吸速率对热胁迫的响应存在差异,其中零污染的土壤抵抗力最差。干湿交替胁迫后,细菌生长速率的稳定性在处理间没有差别。

表 3 抵抗力和恢复力指数计算方法

Table 3 Different indices of resistance, resilience and stability

公式 Formula	文献 Reference
抵抗力指数 R_0	
$\left(C_0 - \frac{P_0}{C_0}100\right)$	[11, 37]
$\frac{P_0}{C_0}$	[38, 39]
$\frac{(D_0)}{C_0}100$	[40 ~ 42]
$\frac{(D_0)}{C_0}$	[43]
$1 - \frac{2 D_0 }{(C_0 + D_0)}$	[34]
恢复力指数 R_x	
$\sqrt{\sum_{i=1}^n \frac{(D_x)^2}{C_x}}$	[44]
$\frac{P_x}{C_0}$	[38]
$\left(C_x - \frac{P_x}{C_x}\right)100$	[11, 37]
$\frac{(D_x)}{(D_0)}$	[40 ~ 42, 45]
$\frac{2 \times D_0 }{(D_0 + D_x)} - 1$	[34]

* C_0 和 C_x 分别为未接受干扰的对照样品在干扰结束时和干扰结束后时间点 X 时系统的响应值; P_0 和 P_x 是接受干扰的对照样品在干扰结束时和干扰结束后时间点 X 时系统的响应值; $D_0 = C_0 - P_0$; $D_x = C_x - P_x$

Philippot 等^[55]则发现,经受铜和其他重金属胁迫后,土壤硝酸还原功能对 2 次汞胁迫的恢复力明显增强,这个结果与 Griffiths 等^[26]的锌污染土壤对 2 次铜胁迫恢复力增强的结果相似。研究表明,嘉兴水稻土在人工铜污染 1a 后,其硝化功能、底物诱导呼吸和微生物量对 2 次铜污染的抵抗力和恢复力明显高于空白(结果发表中)。而 Tobor-Kaplon 等^[56]的研究结果与上述不同。他们发现,经受铜污染的土壤其植物残体降解能力和菌群生长速率对于 2 次铅和盐胁迫的抵抗力和恢复力明显低于无污染土壤。而他们^[28]采用同样方法对锌污染土壤的研究结论与此相似但略有不同,锌污染最严重土壤的呼吸速率对于 2 次胁迫稳定性最差,但是细菌生长速率在 2 次铅胁迫各处理间没有差异,而在 2 次盐胁迫污染最严重的土壤中稳定性最强。

由此可见,尽管大多数研究支持了“胁迫增强土壤对同种或相似胁迫的稳定性”,但是不同土壤过程对不同 2 次胁迫所展现的稳定性还没有一致的结论。其机制也尚待深入研究。

3.2 植被

植被与土壤生态系统通常形成耦合的系统,其间有着复杂的物质、能量和信息交流。植物对土壤的干扰自然状态下是一种积极的干涉性的干扰。对于土壤修复实践而言,将植物对土壤生态系统稳定的作用考虑进去更加具有现实意义。Frey 等^[52]的研究表明,在有着 4a 以上重金属污染历史的土壤中种植杨树苗后,根际土中水提态 Cu、Pb、Zn 含量显著降低至非污染水平,与之伴随的是,假单胞菌和硝化菌群的群落结构在根际土中明显改变,条带明显增多且在 90d 的培养以后渐趋与无污染土壤的菌群结构一致(PCR-DGGE 表征),而非根际土两种菌群的群落结构则没有变化。在土壤功能方面,污染土壤中基础呼吸被强烈抑制,但在植物修复 90d 后根际土中的显著上升,非根际变化不大。硝化速率受重金属污染影响较小,植物修复影响也不大。这些研究表明,重金属污染作为破坏性胁迫,可以显著降低整个菌群的物种多样性,生物量和基础呼吸,而且在污染压力没有移除的情况下,这些参量都很难恢复。但是主要功能群(如硝化菌群)的菌群大小和功能则可能恢复到正常水平以维持土壤功能,这印证着下面所要述及的土壤功能很可能是有限的关键功能组成,而土壤在重胁迫下有维持基本功能的机制。至于这种功能群水平上的超强恢复力的机制,很可能跟耐性菌群的存在和耐性基因的扩散有关,因为其群落结构即功能多样性显著发生了变化。这种机制有待于污染条件下群落进化机制的进一步研究。同时,植物修复导致的重金属清除后,功能菌群多样性的恢复则反映了菌群对污染之前群落结构的记忆效应,至少在这个实验中,持久性污染条件下形成的菌群结构是条件性的,不会在污染去除后固定下来。

Orwin 和 Wardle^[27]以土壤基础呼吸和底物诱导呼吸速率作为稳定性考察指标,以干旱作为胁迫,考察了植物种类以及植物丰富度对土壤生态系统稳定性的影响。结果表明,植物种类对其稳定性有显著影响,而植物丰富度则几乎没有影响。作者认为不同的植物种类影响土壤化学组成和养分供应,尤其是可利用碳氮的量,最终影响到土壤生物群落稳定性。当碳氮比低,碳元素成为限制因素的时候,群落稳定性较高,反之当碳氮比高,氮元素成为限制因素的时候,生物稳定性较低。

3.3 其他干扰和胁迫

除了重金属污染和植被外,其他人为干扰(如过度农业耕作、建筑挤压等)和环境胁迫(如热、干旱和水涝)对土壤生态系统稳定性的影响也受到了关注。

一些研究表明,土壤生态系统的一些宏观功能对通常的干扰具有很强的恢复力。如施加生石灰对于土壤呼吸几乎没有显著影响,尽管土壤的物理化学环境明显改变^[58]。而通常的干旱胁迫后,土壤菌群在复水后其生物量、活性都得到有效恢复,而群落结构则几乎未受到影响^[26]。但是 Saison 等^[59]发现大量复合肥的添加显著改变了土壤微生物群落的活性、结构和大小,而且这种改变在 6 个月没有明显恢复,少量复合肥的添加则没有引起这种显著的变化。有可能大量复合肥的营养刺激超出了群落的恢复能力,群落在这种情况下进入了更高一级能量通量的稳定状态。

Steenworth 等^[32]测定了草地和农田碳氮动力学和微生物群落对模拟人工降雨的响应。结果也发现高强度耕作的土壤明显降低了 PLFA(磷脂脂肪酸)表征的土壤微生物群落多样性,而其群落组成对于 2 次浇水的

抵抗力低于对照。Kuan 等^[16]进一步研究了土壤在经受 1 次扰动(perturbation)后,是否对进一步的扰动会表现出更低的稳定性。土壤分别进行了添加抗杀菌剂,施加石灰和废水灌溉。然后给以热胁迫或者铜胁迫,通过测定植物残体的降解能力评价其稳定性。研究发现,土壤在经受一次扰动后,恢复力都比空白土壤要低。但是不同的处理对铜胁迫的响应表现不一致,空白土壤的抵抗力最差,而施加石灰的最高,在观察时间 28d 后,所有处理植物残体降解能力均没有表现出恢复迹象。各处理对热胁迫的抵抗力差异明显,空白土壤最高,但所有处理均表现出了明显的恢复力。不同胁迫下群落结构在各处理间则没有显著差异。这些结果表明,经受扰动后的土壤对于进一步的热胁迫的抵抗力和恢复力降低,对于持久性铜污染响应没有明显差异而微生物群落结构则保持了稳定。

综合这些研究可以看出,在经受某种干扰之后,该土壤对 2 次干扰的稳定性比之对照土壤是增加还是降低,很大程度上取决于干扰的性质和用于判别稳定性的微生物过程。但是严重的重金属污染和农业耕作,在多数研究中还是明显降低了土壤的一般性功能(如基础呼吸)对一般性环境变化(热胁迫)的恢复力^[28,56,60,61]。

4 土壤生态系统稳定性的内在机制

生态系统的稳定性是生态系统赖以存在和演化的基本前提,稳定性也是土壤生态系统的系统特征之一。区别于外在影响因素,生态系统稳定性的控制因子被认为是一种内在的机制。生态系统的哪个参量决定着系统的稳定性?受到关注的包括土壤质地、群落规模、群落活性、群落复杂性(包括种间关联度)、能流对称性等^[62~65]。其中多样性是研究最多,也是最富争议的一个。

土壤生态系统是由非生命环境和生物群落共同组成的。二者的不同特征可能导致对某种干扰的不同响应,从而表现出不同的稳定性。本文将已关注的因子划归如上两个范畴进行论述。

4.1 土壤物理化学环境

土壤物理化学因素构成了土壤生物的生存环境,理化因素发生变化势必会影响到土壤生物群落的稳定性^[66,67]。

Griffiths^[27]等采用砂质土壤和粘壤土,研究了土壤质地对于生物稳定性的影响,实验施加铜胁迫和热胁迫,以土壤诱导呼吸强度为生物稳定性指标。结果显示土壤质地对生物稳定性的影响显著。对此作者认为土壤质地的差异导致了土壤一系列理化性质的差异,如粘壤土比表面积大,吸附有机质多,而砂质土壤持水量低,土壤孔隙中氧气含量高,从而造成了生物稳定性的差异。

土壤有机质不仅有利于土壤生物活性,还有利于维持土壤生物以及物理稳定性。Griffiths^[37]等以热胁迫和铜胁迫作为模式干扰,通过底物诱导呼吸强度比较了过度耕作(有机质含量少)和有机改良土壤的生物稳定性。结果发现,有机改良土壤的生物稳定性显著优于过度耕作土壤。Wada 和 Toyota^[68]比较了添加化肥和化肥-厩肥复合肥对土壤稳定性的影响,实验采用熏蒸剂威百亩作为胁迫,以土壤降解葡萄糖和几丁质的功能以及氨氧化菌数量作为稳定性指标。结果显示添加复合肥处理的土壤稳定性显著高于化肥处理。已有的研究表明使用厩肥比化肥更能促进土壤微生物群落结构的稳定性^[69],此外厩肥能显著提高土壤最大持水量,有机质含量和土壤 pH,这些都有助于提高生物稳定性^[12,68]。事实上,土壤资源可利用性,尤其是有机质含量和类型与土壤微生物量和微生物多样性具有重要的联系,高肥力土壤中比低肥力中微生物量要高^[17,70,71]。

张斌等^[72]将高度降解的泥炭作为有机物添加到土壤中,结果发现添加有机物能显著提高机械压实后土壤结构的恢复。这是由于有机质被土壤吸附之后,具有类似于“弹簧”的作用,能够促进了土壤受到压缩之后的反弹。

其他理化因素如土壤团聚体结构,孔隙度,含水量,土壤 pH 等都被证明会影响土壤微生物群落组成,微生物活性等^[73~75],但对生物稳定性的影响尚无报道,将来需要更多的研究去揭示。

4.2 土壤生物多样性

生物多样性与生态系统稳定性关系是生态系统研究的基本问题之一,关于减少多样性是否会降低生态系

统稳定性或者说高的生物多样性增加生态系统稳定性已经争论了半个多世纪^[76]。Elton^[77]很早就提出了生态系统越简单就越不稳定的观点。不少后来的研究支持了这一观点^[45,78~80]。与之相反,也有一些研究者通过模型理论探讨和实验认为多样性降低并不影响功能稳定性^[81]。

但是这些研究大部分都是基于植物或动物生态系统,很少涉及或使用土壤生态系统及微生物群落作为研究对象^[10,11]。高等生物生态系统研究中获得的生态学规律能否适用于土壤微生物生态系统?以陆地植物生态系统为主要对象得到的多样性-稳定性关系是否存在与微生物生态系统中?地表微生物群落在全球生态系统中的关键地位,迫使我们最终也必须将生态系统规律的研究深入到地下土壤生态系统,回答上述问题,检验和完善已有的生态理论。分子技术驱动的土壤微生物研究进展促成了这一研究的开展。

Griffiths 等^[11]采用氯仿熏蒸的方法,获得了微生物多样性指数递减的土壤序列,对土壤施加铜胁迫后,植物残体降解功能降低程度与多样性呈现明显的直线相关关系。空白土壤在 2 个月后植物残体降解功能明显恢复,而所有多样性降低的土壤均未见恢复。但是该土壤序列对热胁迫的响应截然不同。多样性指数与热胁迫导致的植物残体降解功能的降低程度之间没有显著关系。各个土壤 2 个月后均有明显恢复的趋势,多样性高的土壤恢复的较快。在物种丰富的土壤中,一个持久性胁迫可能导致物种的大量灭亡,但由于每个功能种都有大量冗余物种幸存,或者有功能补偿物种幸存,使得该生态系统不至于丧失功能。但物种多样性贫乏的土壤生态系统则可能丧失某些功能。这些结果表明土壤生物多样性与土壤功能之间没有简单的直线关系。这一点随后被 Wertz 等^[82]等通过逐级稀释-接种获得低物种多样性的办法给予了证明。随后,Griffiths 等^[12]又通过逐级稀释的方法获得了微生物多样性指数递减的土壤序列,但是没有发现功能稳定性(土壤呼吸、生长速率和硝化速率等)与多样性指数间的显著相关关系。而且不同功能之间对多样性的响应也不一样。Griffiths 等^[12]认为这种土壤生态系统中的功能-多样性关系可能很大程度上依赖于实验所考察的功能。这意味着探讨功能多样性比物种多样性对系统的恢复力具有更重要的意义。这与 Chapin 等^[83]所阐述的观点类似。

Girvan 等^[29]以自然状态下微生物多样性指数不同的土壤(mineral and organo-mineral soils)为材料,通过添加铜和苯来考察他们的抵抗力和恢复力。研究发现尽管添加铜显著降低了两种土壤的生物量,但是土壤的细菌多样性和矿化功能未受影响。对于铜胁迫,两种土壤的抵抗力和恢复力没有表现出差异。但是对于添加苯,情况则不同。改良草地土壤的细菌多样性(基于 PCR-DGGE 谱带)添加苯以后在 9 周的培养中维持较好,而未改良耕作土壤则受到影响。广谱矿化功能(小麦根降解)在两种土壤两种胁迫下均未受影响。但对于特殊物质 2,4-dichlorophenol 矿化能力,改良土比耕作土壤对苯的抵抗力更强,苯污染的改良土最后恢复了特殊矿化能力,而耕作土壤则没有。对此作者认为,多样性高的改良草地土比耕作土对于苯污染的恢复力更强。但是对于该研究,有许多实验细节值得商榷。比如,两种在有机质、物理化学性质和生物量上差异巨大的土壤,在施加相同量污染物后,菌群承受的毒性是否一致?以此为基础的抵抗力和恢复力是否有可比性?对于特殊物质的矿化功能的功能群的多样性没有表征,其抵抗力和恢复力与整个群落的多样性比对是否有意义?该研究小组的 Wertz 等^[10]在后来的一项研究中以定义清楚的功能群-反硝化和硝化微生物群落为研究对象再次探讨了该问题。他们采用与 Griffiths 等相同的方法获得了不同微生物多样性指数的土壤,施加热胁迫后发现,多样性的降低并没有明显改变反硝化和硝化微生物群落的抵抗力和恢复力。这些研究结果表明,土壤生态系统对通常的干扰具有很强的抵抗力和恢复力,另一方面也说明,土壤生态系统存在巨大的功能冗余,土壤的功能是由有限的关键过程组成的,而通常的土壤多样性-稳定性实验,采用的干扰程度或最大多样性样本,还没有触及到土壤功能丧失的底线。

另外,Griffiths 等^[27]的研究发现微生物群落组成的差异对土壤稳定性有显著影响,Kuan 等^[16]更进一步认为是特定的微生物物种影响着功能稳定性。研究表明,土壤抗性群落在土壤生态系统对抗胁迫的机制中有特殊地位。微生物群落中存在大量对于有机和重金属污染的抗性基因^[84~86]。这些抗性基因在污染产生后会显著提高表达量^[87],从而使得部分抗性物种幸存甚至成为污染条件下的优势群落。但是目前关于抗性群落在

土壤生态系统稳定性中的地位和作用的研究还很少。抗性机制对于 2 次干扰下土壤生态系统表现的稳定性也许具有重要意义^[13,28,56]。

鉴于土壤生态系统巨大的生物多样性和生境多样性,且关于土壤生态系统稳定性的内在机制的研究才刚刚起步,尚待更多经验数据的积累。而随着土壤多样性保护问题的提出,土壤多样性对于土壤生态系统稳定性(尤其是农业用地)的意义也引起了越来越多的重视^[88]。

5 问题与展望

如果某种外界干扰的确降低了土壤生态系统的稳定性,那么土壤走向持续退化而无法恢复的干扰临界点在哪里?以模式干扰和常见土壤过程为表征内容的实验在这方面还未见研究,这主要由于这个领域内采用的干扰破坏力一般,不至于在短期内使得土壤进入完全退化的状态。但是宏观研究已经揭示了大量土壤退化的实例。简放陵等^[89]对此问题进行了理论上的阐述。

另外,通过监测特定胁迫的抗性基因分布频率在干扰前后的变化,也许可以揭示更多群落在干扰之后是否具有了对特定干扰的“获得性抗性”及这种抗性形成的细节^[31]。丰富对定义明确的土壤微生物功能群的活性、群落结构和数量在干扰前后的表征,也许可以得到关于群落稳定性与多样性更为明确的结论。但是对于整个土壤生态系统的稳定性而言,分隔出来的功能群的稳定性研究似乎缺乏普遍性^[90]。一般性功能的测定可能更能代表整个系统的功能稳定,对整个土壤生态系统进行综合表征(比如总的物种密度)会更加有说服力。而对稳定性研究中表征的特殊性功能性和局部性质的综合,则有赖于对土壤生态系统物种间尤其是功能群间的相互作用的了解的深入。毕竟,种间联系是系统复杂性的特性之一,而忽略种间功能差异和种间作用的变量如物种多样性在许多场合无法得到与稳定性有关的有意义的结果。加深人们对土壤生态系统中微生物群落与土壤环境、功能群之内和功能群之间的相互作用和胁迫状态下的微生物群落进化(community evolution)的微生物生态学研究,对于理解土壤生态系统的抵抗力和恢复力特征及其内在机制有着重要意义。

References:

- [1] Mark S C, Thompson J A. Fundamental Soil Science. Thomson Delmar Learning, NY, US, 2006.
- [2] Kandeler E, Kampichler C, Horak O. Influence of heavy metals on the functional diversity of soil microbial communities. *Biology and Fertility of Soils*, 1996, 23(3):299–306.
- [3] Fait G, Broos K, Zma S, Lombi E, Hamon R. Tolerance of nitrifying bacteria to copper and nickel. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2006, 25(8):2000–2005.
- [4] Seybold C A, Herrick J E, Brejda J J. Soil resilience: A fundamental component of soil quality. *Soil Science*, 1999, 164(4):224–234.
- [5] Swift M J, Andren O, Brussaard L, Briones M, Couteaux MM, Ekschmitt K, Kjoller A, Loiseau P, Smith P. Global change, soil biodiversity, and nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: three case studies. *Global Change Biology*, 1998, 4(7):729–743.
- [6] Von Bertalanffy L. General system theory: foundations, development, applications. George Braziller, Inc., New York, 1968.
- [7] McCann K S. The diversity-stability debate. *Nature*, 2000, 405(6783):228–233.
- [8] Rykiel E J. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 1985, 10(3):361–365.
- [9] White P S. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review*, 1979, 45(9):229–299.
- [10] Wertz S, Degrange V, Prosser J I, Poly F, Commeaux C, Guillaumaud N, Le Roux X. Decline of soil microbial diversity does not influence the resistance and resilience of key soil microbial functional groups following a model disturbance. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(9):2211–2219.
- [11] Griffiths B S, Ritz K, Bardgett R D, Cook R, Christensen S, Ekelund F, Sorensen S J, Baath E, Bloem J, de Ruiter PC, Dolfing J, Nicolardot B. Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: an examination of the biodiversity-ecosystem function relationship. *Oikos*, 2000, 90(2):279–294.
- [12] Griffiths B S, Ritz K, Wheatley R, Kuan H L, Boag B, Christensen S, Ekelund F, Sorensen S J, Muller S, Bloem J. An examination of the biodiversity-ecosystem function relationship in arable soil microbial communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33(12-13):1713–1722.
- [13] Tobor-Kaplon M A, Bloem J, De Ruiter P C. Functional stability of microbial communities from long-term stressed soils to additional disturbance. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2006, 25(8):1993–1999.
- [14] Brussaard L, de Ruiter P C, Brown G G. Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2007, 121:233

—244.

- [15] Benitez E, Melgar R, Nogales R. Estimating soil resilience to a toxic organic waste by measuring enzyme activities. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36(10):1615—1623.
- [16] Kuan H L, Fenwick C, Glover L A, Griffiths B S, Ritz K. Functional resilience of microbial communities from perturbed upland grassland soils to further persistent or transient stresses. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38(8):2300—2306.
- [17] Grayston S J, Griffith G S, Mawdsley J L, Campbell C D, Bardgett R D. Accounting for variability in soil microbial communities of temperate upland grassland ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33(4-5):533—551.
- [18] Le Roux X, Poly F, Currey P, Commeaux C, Hai B, Nicol G W, Prosser J I, Schlöter M, Attard E, Klumpp K. Effects of aboveground grazing on coupling among nitrifier activity, abundance and community structure. *ISME Journal*, 2008, 2:221—232.
- [19] O'Sullivan M F, Henshall J K, Dickson J W. A simplified method for estimating soil compaction. *Soil & Tillage Research*, 1999(4), 49:325—335.
- [20] Denef K, Six J, Paustian K, Merckx R. Importance of macroaggregate dynamics in controlling soil carbon stabilization; short-term effects of physical disturbance induced by dry-wet cycles. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33(15):2145—2153.
- [21] Castellano M J, Valone T J. Livestock, soil compaction and water infiltration rate: Evaluating a potential desertification recovery mechanism. *Journal of Arid Environments*, 2007, 71(1):97—108.
- [22] Grant C D, Watts C W, Dexter A R, Frahn B S. An Analysis of the Fragmentation of Remolded Soils, with Regard to Self-Mulching Behavior. *Australian Journal of Soil Research*, 1995, 33(4):569—583.
- [23] Gil-Sotres F, Trasar-Cepeda C, Leiros M C, Seoane S. Different approaches to evaluating soil quality using biochemical properties. *Soil Biology & Biochemistry*, 2005, 37(5):877—887.
- [24] Cavigelli M A, Robertson G P. The functional significance of denitrifier community composition in a terrestrial ecosystem. *Ecology*, 2000, 81(5):1402—1414.
- [25] Prosser J I, Bohannon B J M, Curtis T P, Ellis R J, Firestone M K, Freckleton R P, Green J L, Green L E, Killham K, Lennon J J, Osborn A M, Solan M, van der Gast C J, Young J P W. Essay-The role of ecological theory in microbial ecology. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(5):384—392.
- [26] Griffiths B S, Hallett P D, Kuan H L, Pitkin Y, Aitken M N. Biological and physical resilience of soil amended with heavy metal-contaminated sewage sludge. *European Journal of Soil Science*, 2005, 56(2):197—205.
- [27] Griffiths B S, Hallett P D, Kuan H L, Gregory A S, Watts C W, Whitmore A P. Functional resilience of soil microbial communities depends on both soil structure and microbial community composition. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 44(5):745—754.
- [28] Tobor-Kaplon M A, Bloem J, Romkens P F A M, De Ruiter P C. Functional stability of microbial communities in contaminated soils near a zinc smelter (Budel, The Netherlands). *Ecotoxicology*, 2006, 15(2):187—197.
- [29] Girvan M S, Campbell C D, Killham K, Prosser J I, Glover L A. Bacterial diversity promotes community stability and functional resilience after perturbation. *Environmental Microbiology*, 2005, 7(3):301—313.
- [30] Deiglmayr K, Philippot L, Kandeler E. Functional stability of the nitrate-reducing community in grassland soils towards high nitrate supply. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38(9):2980—2984.
- [31] Mertens J, Ruyters S, Springael D, Smolders E. Resistance and resilience of zinc tolerant nitrifying communities is unaffected in long-term zinc contaminated soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39(7):1828—1831.
- [32] Steenwerth K L, Jackson L E, Calderon F J, Scow K M, Rolston D E. Response of microbial community composition and activity in agricultural and grassland soils after a simulated rainfall. *Soil Biology & Biochemistry*, 2005, 37(12):2249—2262.
- [33] Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecological Systems*, 1973, 4:1—23.
- [34] Orwin K H, Wardle D A. New indices for quantifying the resistance and resilience of soil biota to exogenous disturbances. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36(11):1907—1912.
- [35] Dussault M, Becaert V, Francois M, Sauve S, Deschenes L. Effect of copper on soil functional stability measured by relative soil stability index (RSSI) based on two enzyme activities. *Chemosphere*, 2008, 72(5):755—762.
- [36] Jorgenson S E. Intergration of ecosystem theories: a pattern, 3 eds. Springer, Kluwer academic publishers, US, 2002.
- [37] Griffiths B S, Bonkowski M, Roy J, Ritz K. Functional stability, substrate utilisation and biological indicators of soils following environmental impacts. *Applied Soil Ecology*, 2001, 16(1):49—61.
- [38] Kaufman L H. Stream aufwuchs accumulation: disturbance frequency and stress resistance and resilience. *Oecologia*, 1982, 52(1):57—63.
- [39] Macgillivray C W, Grime J P, Band S R, Booth R E, Campbell B, Hendry G A F, Hillier S H, Hodgson J G, Hunt R, Jalili A, Mackey J M L, Mowforth M A, Neal A M, Reader R, Rorison I H, Spencer R E, Thompson K, Thorpe P C. Testing Predictions of the Resistance and Resilience of Vegetation Subjected to Extreme Events. *Functional Ecology*, 1995, 9(4):640—649.

- [40] Sousa W P. The responses of a community to disturbance: the importance of successional age and species life history strategies. *Oecologia*, 1980, 45(1):72—81.
- [41] Biggs B J F, Tuchman N C, Lowe R L, Stevenson R J. Resource stress alters hydrological disturbance effects in a stream periphyton community. *Oikos*, 1999, 85(1):95—108.
- [42] Herbert D A, Fownes J H, Vitousek P M. Hurricane damage to a Hawaiian forest: Nutrient supply rate affects resistance and resilience. *Ecology*, 1999, 80(3):908—920.
- [43] Wardle D A, Bonner K I, Barker G M. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos*, 2000, 89(1):11—23.
- [44] O'Neill R V. Ecosystem persistence and heterotrophic regulation. *Ecology*, 1976, 57(6):1244—1253.
- [45] Tilman D, Downing J A. Biodiversity and Stability in Grasslands. *Nature*, 1994, 367(6461):363—365.
- [46] Kong W D, Zhu Y G, Fu B J, Marschner P, He J Z. The veterinary antibiotic oxytetracycline and Cu influence functional diversity of the soil microbial community. *Environmental Pollution*, 2006, 143(1):129—137.
- [47] Xia Y, Zhu Y G, Gu Q, He J Z. Does long-term fertilization treatment affect the response of soil ammonia-oxidizing bacterial communities to Zn contamination? *Plant and Soil*, 2007, 301(1-2):245—254.
- [48] Brookes P C, McGrath S P. Effects of metal toxicity on the size of the soil microbial biomass. *Journal of Soil Science*, 1984, 35(2):341—346.
- [49] Bååth E. Effects of heavy metals in soils on microbial processes and population (a review). *Water Air Soil and Pollution*, 1989, 47(3-4):335—379.
- [50] Sun J W, Huang Y J, Shi M C, Cui Y S, Li X F. The review of heavy metals biotoxicity in soil. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(6):2861—2869.
- [51] Renella G, Chaudri A M, Brookes P C. Fresh additions of heavy metals do not model long-term effects on microbial biomass and activity. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, 34(1):121—124.
- [52] Frey B, Pesaro M, Rudt A, Widmer F. Resilience of the rhizosphere *Pseudomonas* and ammonia-oxidizing bacterial populations during phytoextraction of heavy metal polluted soil with poplar. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(6):1433—1449.
- [53] Doak D F, Bigger D, Harding E K, Marvier M A, O'Malley R E, Thomson D. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist*, 1998, 151(3):264—276.
- [54] Yachi S, Loreau M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, 96(4):1463—1468.
- [55] Philippot L, Cregut M, Cheneby D, Bressan M, Dequiet S, Martin-Laurent F, Ranjard L, Lemanceau P. Effect of primary mild stresses on resilience and resistance of the nitrate reducer community to a subsequent severe stress. *FEMS Microbiology Letters*, 2008, 285(1):51—57.
- [56] Tobor-Kaplon M A, Bloem J, Romkens P F A M, de Ruiter P C. Functional stability of microbial communities in contaminated soils. *Oikos*, 2005, 111(1):119—129.
- [57] Orwin K H, Wardle D A. Plant species composition effects on belowground properties and the resistance and resilience of the soil microflora to a drying disturbance. *Plant and Soil*, 2005, 278(1-2):205—221.
- [58] Gray N D, Hastings R C, Sheppard S K, Loughnane P, Lloyd D, McCarthy A J, Head I M. Effects of soil improvement treatments on bacterial community structure and soil processes in an upland grassland soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, 46(1):11—22.
- [59] Saison C, Degrange V, Oliver R, Millard P, Commeaux C, Montange D, Le Roux X. Alteration and resilience of the soil microbial community following compost amendment: effects of compost level and compost-borne microbial community. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(2):247—257.
- [60] Degens B P, Schipper L A, Sparling G P, Duncan L C. Is the microbial community in a soil with reduced catabolic diversity less resistant to stress or disturbance? *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33(9):1143—1153.
- [61] Muller A K, Westergaard K, Christensen S, Sorensen S J. The diversity and function of soil microbial communities exposed to different disturbances. *Microbial Ecology*, 2002, 44(1):49—58.
- [62] Jirsa V K, Ding M Z. Will a large complex system with time delays be stable? *Physical Review Letters*, 2004, 93(7):070602.
- [63] May R M. Will a large complex system be stable?. *Nature*, 1972, 238(5364):413—414.
- [64] Holt R D. Ecology-Asymmetry and stability. *Nature*, 2006, 442(7100):252—253.
- [65] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 1984, 307:321—326.
- [66] Johnston M D, Brown M H. An investigation into the changed physiological state of *Vibrio* bacteria as a survival mechanism in response to cold temperatures and studies on their sensitivity to heating and freezing. *Journal of Applied Microbiology*, 2002, 92(6):1066—1077.
- [67] Nickerson C A, Ott C M, Wilson J W, Ramamurthy R, Le Blanc C L, Bentrup K H Z, Hammond T, Pierson D L. Low-shear modeled microgravity: a global environmental regulatory signal affecting bacterial gene expression, physiology, and pathogenesis. *Journal of Microbiology*

- Methods, 2003, 54(1): 1–11.
- [68] Wada S, Toyota K. Repeated applications of farmyard manure enhance resistance and resilience of soil biological functions against soil disinfection. *Biology and Fertility of Soils*, 2007, 43(3): 349–356.
- [69] Katayama A, Hu H Y, Nozawa M, Takahashi S, Fujie K. Changes in the microbial community structure in soils treated with a mixture of glucose and peptone with reference to the respiratory quinone profile. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2002, 48(6): 841–846.
- [70] Anderson T H, Domsch K H. Ratios of microbial biomass carbon to total organic carbon in arable soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 1989, 21(4): 471–479.
- [71] Bardgett R D, Leemans D K, Cook R, Hobbs P J. Seasonality of the soil biota of grazed and ungrazed hill grasslands. *Soil Biology & Biochemistry*, 1997, 29(8): 1285–1294.
- [72] Zhang B, Horn R, Hallett P D. Mechanical resilience of degraded soil amended with organic matter. *Soil Science Society of America Journal*, 2005, 69(3): 864–871.
- [73] Ranjard L, Poly F, Combrisson J, Richaume A, Gourbière F, Thioulouse J, Nazaret S. Heterogeneous cell density and genetic structure of bacterial pools associated with various soil microenvironments as determined by enumeration and DNA fingerprinting approach (RISA). *Microbial Ecology*, 2000, 39(4): 263–272.
- [74] Schjonning P, Thomsen I K, Moldrup P, Christensen B T. Linking soil microbial activity to water- and air-phase contents and diffusivities. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67(1): 156–165.
- [75] White D, Wright A, Glover L A, Prosser J I, Atkinson D, Killham K. A partial chloroform- fumigation technique to characterize the spatial location of bacteria introduced into soil. *Biology and Fertility of Soils*, 1994, 17(3): 191–195.
- [76] Tilman D, Reich P B, Knops J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 2006, 441(7093): 629–632.
- [77] Elton C S. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* Methuen, London, 1958.
- [78] Tilman D. Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology*, 1996, 77(2): 350–363.
- [79] McGrady-Steed J, Harris P M, Morin P J. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, 1997, 390(6656): 162–165.
- [80] Naeem S, Li S B. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 1997, 390(6659): 507–509.
- [81] Degens B P. Decreases in microbial functional diversity do not result in corresponding changes in decomposition under different moisture conditions. *Soil Biology & Biochemistry*, 1998, 30(14): 1989–2000.
- [82] Wertz S, Degrange V, Prosser J I, Poly F, Commeaux C, Freitag T, Guillaumaud N, Le Roux X. Maintenance of soil functioning following erosion of microbial diversity. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(12): 2162–2169.
- [83] Chapin F S, Walker B H, Hobbs R J, Hooper D U, Lawton J H, Sala O E, Tilman D. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 1997, 277(5325): 500–504.
- [84] Nies D H. Microbial heavy-metal resistance. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 1999, 51(6): 730–750.
- [85] Trajanovska S, Britz M L, Bhawe M. Detection of heavy metal ion resistance genes in gram-positive and gram-negative bacteria isolated from a lead-contaminated site. *Biodegradation*, 1997, 8: 113–124.
- [86] Izaki K. Heavy metal ions and micro-organisms: microbial resistance to heavy metal ions. *Seikagaku*, 1973, 45: 219–233.
- [87] Mellano M A, Cooksey D A. Induction of the copper resistance operon from *Pseudomonas syringae*. *Journal of Bacteriology*, 1988, 170(9): 4399–4401.
- [88] Sutherland W J, Armstrong-Brown S, Armsworth P R, Brereton T, Brickland J, Campbell C D, Chamberlain D E, Cooke A I, Dulvy N K, Dusic N R, Fitton M, Freckleton R P, Godfray H C J, Grout N, Harvey H J, Hedley C, Hopkins J J, Kift N B, Kirby J, Kunin W E, Macdonald D W, Marker B, Naura M, Neale A R, Oliver T, Osborn D, Pullin A S, Shardlow M E A, Showler D A, Smith P L, Smithers R J, Solandt J L, Spencer J, Spray C J, Thomas C D, Thompson J, Webb S E, Yalden D W, Watkinson A R. The identification of 100 ecological questions of high policy relevance in the UK. *Journal of Applied Ecology*, 2006, 43(4): 617–627.
- [89] Jian F L, Li H X. Theoretical and Methodological Discussion on the Research of Dissipative Structure of Soil Ecosystem. *Journal of South China Agricultural University*, 2001, 22(3): 16–19.
- [90] Ives A R, Carpenter S R. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 2007, 317(5834): 58–62.

参考文献:

- [50] 孙晋伟, 黄益宗, 石孟春, 等. 土壤重金属生物毒性研究进展. *生态学报*, 2008, 28(6): 2861–2869.
- [89] 简放陵, 李华兴. 土壤生态系统耗散结构变异规律研究的理论与方法探讨. *华南农业大学学报*, 2001, 22(3): 16–19.