



•综述• 土壤动物多样性: 物种与群落研究专辑

土壤原生生物多样性及其生态功能研究进展

姚保民^{1,2}, 曾青^{1,2}, 张丽梅^{1,2*}

1. 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态学国家重点实验室, 北京 100085; 2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 原生生物广泛分布在土壤和不同生境中, 其数量庞大、种类繁多, 在生态系统物质循环和能量流动以及维持土壤和植物健康中起着举足轻重的作用。与土壤其他生物类群相比, 原生生物分类体系和生态类型复杂, 分类鉴定困难且分子检测技术不够成熟, 目前对原生生物的认识相对不足。本文对当前原生生物的相关研究进展进行了总结和梳理, 系统阐述了原生生物的分类系统和营养功能群特征、土壤原生生物的多样性分布特征及影响因子, 重点介绍了原生生物群落在参与土壤养分循环、维持土壤和植物健康等中的功能作用, 并对未来的研究方向与应用前景进行了展望。对土壤原生生物的研究有助于我们深入认识土壤生物多样性资源, 并进行保护性地开发和利用, 维护土壤和生态系统健康。

关键词: 原生生物; 分类群; 生态功能; 食物网; 土壤健康

姚保民, 曾青, 张丽梅 (2022) 土壤原生生物多样性及其生态功能研究进展. 生物多样性, 30, 22353. doi: 10.17520/biods.2022353.

Yao BM, Zeng Q, Zhang LM (2022) Research progress on the biodiversity and ecological function of soil protists. Biodiversity Science, 30, 22353. doi: 10.17520/biods.2022353.

Research progress on the biodiversity and ecological function of soil protists

Baomin Yao^{1,2}, Qing Zeng^{1,2}, Limei Zhang^{1,2*}

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Background & Aims: Protists are widely distributed in soil and throughout different habitats with high abundance and diversity. They play important roles in nutrient cycling and the energy flow of ecosystems, as well as maintaining soil and plant health. Compared with other microorganisms and fauna in soil, protists have received little attention until recently, and the study on their classification and molecular detection are largely challenged due to their complex taxonomy systems and ecological types.

Progresses: This review systematically summarized and sorted out previous research on soil protists. The research progress on the taxonomic systems of protists, properties of different trophic functional groups, the distribution pattern, and the influencing factors of soil protists were summarized. Then the ecological functions of protistan communities in participating in soil nutrient cycling and maintaining soil health were further highlighted. The main factors that drive the construction of protistan community was clarified, and the prospect and application prospect were further put forward.

Prospects: The future perspectives and research efforts towards taxonomic classification, biodiversity, ecological function, and applications of soil protists need to be explored.

Key words: protists; taxonomic group; ecological functions; food web; soil health

原生生物(protists)是指除植物、真菌和动物外的显微级真核生物, 其细胞结构、繁殖方式和生活

史与其他真核生物显著不同(宋微波, 2007; Geisen et al, 2018)。原生生物的系统发生分类通常被认为

收稿日期: 2022-06-28; 接受日期: 2022-08-30

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察项目(2019QZKK0306; 2019QZKK0308)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhanglm@rcees.ac.cn

<https://www.biodiversity-science.net>

是并系或多系群,而非单系群(宋微波, 2007; Geisen et al, 2018)。1830年,德国生物学家格奥尔格·奥古斯特·戈德弗斯第一次使用“protozoa”(希腊语“proto”代表“初始的,最初的”,“zoa”代表“动物”)来指代诸如纤毛虫(ciliates)等生物,意为最初级的动物(宋微波, 2007)。1866年,德国生物学家恩斯特·海克尔首次将原生生物命名为“protista”,意为“包括原生植物和动物在内的原生生物”,将其与植物界和动物界进行区分(宋微波, 2007)。现代生物分类学已不再使用“protista”和“protozoa”这两个词指代原生生物类群,更多用protists指代,而protozoa则用于指代原生动物。

原生生物类群庞大,早期有关原生生物的研究主要集中在水环境中,近些年通过分子生物学技术的应用,发现原生生物广泛分布在自然界的各种生境中,包括土壤、冰川、火山沉积物等(Geisen et al, 2018)。据估计,原生生物的物种数量为 1.46×10^5 – 1.66×10^6 种,但目前已知的物种仅约4万余种(Moon-van der Staay et al, 2001; Adl et al, 2005; Not et al, 2009; Geisen et al, 2018),大量的原生生物还未被认知。对原生生物的研究迄今已有300多年历史,研究方法也从早期的直接观察法和培养方法,发展到BIOLOG微平板、磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acid analysis, PLFA)、流动细胞仪、显微技术和第二代高通量测序技术(high-throughput sequencing, HTS)等(Zelles, 1999; Stefanowicz, 2006; Geisen et al, 2017; 韦中等, 2021),极大促进了对原生生物的分类、多样性、分布特征及其生态功能等的认识。本文对近年来有关土壤原生生物的研究进展进行了总结和论述,回顾了原生生物分类系统的发展,概述了生物、非生物因素对原生生物群落组成及群落构建的影响,总结了原生生物在生态系统中的功能作用及其提供的服务,并对未来研究方向和应用潜力进行了展望。

1 原生生物分类系统和营养功能类群

原生生物的分类系统一直存在争议,迄今仍没有统一的分类体系。Butschli是第一位建立原生动物分类系统框架的学者,其在1889年首次将原生动物分为4纲8个亚纲,即肉足纲、孢子纲、鞭毛纲和纤毛纲(宋微波, 2007)。随着对原生生物超微结构认识

的增加,1985年,国际原生生物动物学会将原生动物亚界分为6个门,即肉足鞭毛门、盘蝓门、顶复门、微孢子门、粘体门和纤毛门,并进一步分为28个纲,建立了较为系统的原生动物分类体系(宋微波, 2007)。此后,随着对原生生物形态学、分子生物学和进化的深入认识,原生生物界又被划分为5个亚界30多个门(包括菌藻植物超门和囊泡虫超门)70多个纲。其中,5个亚界指:(1)原生动物亚界,如根足门、鞭毛虫门、孢子虫门等;(2)原生植物亚界,如硅藻门、绿藻门、褐藻门等;(3)原生菌亚界,如黏菌门、卵菌门等;(4)囊泡藻亚界,如纤毛虫门、顶复门、有孔虫门等;(5)古虫亚界,如眼虫门、后滴门等(宋微波, 2007; Geisen et al, 2018)。基于近年不断增加的DNA序列和电子显微镜超微结构信息,有学者提出了新的“超群”分类系统,建议将原生生物划分为泛植物超群、不等鞭藻超群、囊泡虫超群、有孔虫超群、Hacrobia超群、后鞭毛生物超群、皮胆虫超群、变形虫超群、陷摄虫超群和无根虫超群等十余个超群。其中,不等鞭藻超群目前已知的物种约有25,000种,泛植物超群、囊泡虫超群和有孔虫超群均有10,000余种,变形虫超群(2,400余种)、陷摄虫超群(2,300余种)和后鞭毛生物超群(300余种)相对较少(Caron et al, 2017)。尽管该分类系统更好地反映了原生生物的系统进化关系,但由于很多超群可能同时包含不同营养类型或不同生活方式的原生生物类群,如不等鞭藻超群既包含自养型的硅藻、褐藻等,也包含异养型原生生物卵菌、太阳虫(actinophryds)等(Caron et al, 2017),增加了原生生物分类复杂性。因此现阶段原生生物分类系统的划分仍在不断发展和修正中。

原生生物无论是体型和细胞结构,还是生活方式和营养类型等都异常丰富,几乎涵盖了所有类型,因此很难描述其群落的共同特征并使用统一的分类标准。如原生生物体型大小可以跨越6个数量级,从比许多细菌小的微米级微孢子虫(microsporidia)到厘米级大的有孔虫,甚至到超过1 m的黏菌(Geisen et al, 2017, 2018)。其细胞结构也有较大差异,如变形虫(amoeba)只含原生质膜,而硅藻和放射虫(radiolaria)等有坚硬的细胞壁(宋微波, 2007; Geisen et al, 2018)。根据运动方式不同,又可将原生生物分为不动的孢子虫、有限运动的卵菌和黏菌以

及可以自由运动的鞭毛虫(flagellate)等(宋微波, 2007; Geisen et al, 2018)。

原生生物的营养方式多样, 包括自养型、腐生型、共生型和吞噬型, 不同营养型原生生物在土壤食物网中扮演着不同的生态功能“角色”(Geisen et al, 2018)。因此, Geisen等(2018)基于原生生物的营养类型将其划分为异养型原生生物和光合自养型原生生物。其中, 异养型原生生物在原生生物中占有绝对优势, 根据生活方式不同又可进一步划分为: 异养吞噬型原生生物(heterotrophic phagotrophic protists)、异养寄生型原生生物(heterotrophic parasitic protists)和异养腐生型原生生物(heterotrophic saprophytic protists)三类(表1)。其中, 异养吞噬型原生生物主要有鞭毛虫、纤毛虫和变形虫三大类。鞭毛虫顾名思义是指细胞周围存在鞭毛的一类原生动物, 其鞭毛不仅是运动的细胞器, 也是感觉细胞器, 并有助于将食物颗粒引导到细胞体内进行摄取, 通常为1–4个鞭毛(大多为2个)(Mitchell, 2007)。纤毛虫是唯一被证明是单系的原生动物(Foissner, 1998), 隶属于囊泡虫超群。纤毛虫的细胞特征在于具有两种类型的核(大核营养、小核生殖), 其纤毛具有一定的刚性和柔性, 可作为运动器, 通常沿细胞体成排排列数百个短纤毛或棘毛(Foissner, 1998; Dunthorn et al, 2015)。变形虫是具有柔性细胞形状的生物, 多数物种靠细胞内原生质的流动形成瞬时延伸的伪足来移动和摄取食物(Smirnov et al, 2011)。异养寄生型原生生物主要寄生于动植物等真核生物的细胞内部, 对动植物造成健康风险。孢子虫门是异养寄生型原生生物最主要的类群, 如隐孢子虫(*Cryptosporidium*)常寄生于原生生物藻类、变形虫等细胞内, 也可引起人体感染(Corsaro et al, 2014)。异养腐生型原生生物被认为是低等的真菌或者是真菌的祖先, 主要有卵菌和黏菌两大类, 可以行使类似于腐生真菌的生态功能, 对土壤有机质的分解具有重要作用(Neuhauser et al, 2014)。此外, 一些绿藻失去了光合作用能力, 也会演变成腐生菌(Figueroa-Martinez et al, 2015)。光合自养型原生生物通常具有光合色素, 通过光合作用合成有机物供其生命活动所需, 如硅藻、褐藻、绿藻、鞭毛藻和黄藻等(表1)(Zancan et al, 2006)。尽管光合自养型原生生物仅占原生生物的一小部分, 但据估计海洋

和陆地上约1/4的光合作用来自自养型原生生物(Falkowski, 2002; Geisen et al, 2020; 韦中等, 2021)。

2 土壤原生生物群落分布的影响因子

原生生物在不同环境条件下广泛分布, 其分布除受环境因素如水分、温度、pH值以及土壤养分等的影响外, 也受土壤生物因素诸如生物间的竞争、捕食者-被捕食者以及腐生食物、寄生宿主等影响, 具体如下。


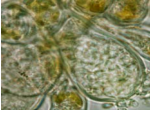

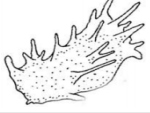


2.1 环境因子

2.1.1 水分

土壤水分是控制土壤中原生生物多样性、密度和种群构成的关键因素。在大尺度范围上, 土壤原生生物的群落结构主要由土壤水分含量决定(Oliverio et al, 2020), 这与全球尺度上细菌群落主要由pH值驱动有所不同(Delgado-Baquerizo et al, 2018)。土壤水分不但给原生生物创造了摄食和生存的良好环境, 而且还是原生生物完成生长繁殖和能量物质转换的重要载体媒介。有研究表明, 异养型原生生物多样性随着土壤水分含量(田间持水量的30%、50%、70%)的增加而增加, 在持续潮湿的土壤环境中多样性最高(Geisen & Cornelia, 2014), 但某些类群(例如, 双叶细胞黏菌)的多样性在湿季和干季的交替变化下更高(Cavender et al, 2016)。具有不同生活方式和体型原生生物分类群对土壤水分的耐受性明显不同, 体型大的变形虫通常比体型小的鞭毛虫更易受到干旱的影响(Geisen & Cornelia, 2014)。在干旱胁迫下, 多数原生生物会因为细胞失水、体积逐渐缩小、细胞质的粘性逐渐增强、流动性逐渐减弱而产生自噬行为, 从而使得诸如线粒体、核糖体等细胞器及质膜被逐步降解和同化, 并进而形成具有保护性功能的胞囊(宋微波, 2007; Geisen et al, 2018)。胞囊具有降低生命活动代谢的作用, 可以有效抵抗干旱、极端温度和高盐度等造成的细胞严重缺水, 并且当水分再次充足时, 原生生物可以在短短数小时内进行脱胞囊、摄食、生长和繁殖, 因而胞囊的形成是原生生物应对极端缺水环境的一种自我保护机制(宋微波, 2007)。

此外, 过量的水分会导致土壤处于缺氧状态, 而在缺氧条件下, 土壤中的原生生物增长率不到有氧条件下的25%(Fenchel & Finaly, 1990)。不同原生

表1 土壤原生生物的主要类群及其特征(改自Geisen等, 2018)
Table 1 The main groups of soil protists and their characteristics (modified from Geisen et al, 2018)

分类 Classification	主要类群 Main groups	主要类群特征 Main groups characteristics
异养型原生生物 Heterotrophy protists		
异养吞噬型原生生物 Heterotrophic phagotrophic protists		变形虫: 大多单细胞; 无永久运动器, 靠伪足运动。 Amoeba: Mostly unicellular; without permanent motile organelles, and rely on pseudopodia for movement.
		纤毛虫: 单细胞, 具有双核; 靠纤毛运动器运动。 Ciliophora: Unicellular, dual-nucleated; moved by cilia.
		鞭毛虫: 单细胞; 鞭毛既是运动器也是感应器, 一般1-4个, 大多2个。 Flagellate: Unicellular; flagella are both motor organs and sensing organs, generally 1-4, mostly 2.
异养寄生型原生生物 Heterotrophic parasitic protists		簇虫: 寄生于各类无脊椎动物, 包括节肢动物和环节动物的消化道内。 Gregarine: Parasitic in the digestive tract of various invertebrates, including arthropods and annelids.
		孢子虫: 单细胞; 不移动; 孢子的顶端包含一个复杂的细胞器复合体。 Apicomplexa: Unicellular; don't move; the apex of the spore contains a complex organelle complex.
异养腐生型 Heterotrophic saprophytic protists		卵菌: 能有限运动, 多为植物专性腐生菌, 有菌丝体, 既可进行有性生殖也可以无性生殖。 Oomycetes: Capable of limited movement, most of them are plant obligate saprophytes with mycelium, which can reproduce both sexually and asexually.
		黏菌: 能有限运动, 沿着多核原生质团流动, 运动摄食方式类似变形虫。 Eumycetozoa: It has limited movement, flows along multinucleated protoplasm, and feeds in a similar way to amoeba.
自养型原生生物 Photoautotrophy protist		
光合自养型原生生物 Photoautotrophy protists		硅藻: 单细胞; 特有的二氧化硅双层外壳, 含叶绿素a和c。 Diatom: Unicellular; characteristic silica double-layered shell, contains chlorophyll a and c.
		海藻: 多细胞; 含叶绿素a和c。 Trebouxiophyceae: Multicellular; containing chlorophyll a and c.
		绿藻: 单细胞或多细胞; 含叶绿素a和b。 Green algae: Unicellular or multicellular; containing chlorophyll a and b.

生物类群对缺氧的耐受性不同, 某些物种需要氧气, 但可以通过渗入承受暂时的缺氧, 例如, 榴弹虫(*Coleps*)、滴虫(*Monas*)、多核变形虫(*Pelomyxa*)和喇叭虫(*Stentor*)等可以在较低溶氧量的土壤中生存, 但其代谢速率、繁殖能力会下降(Schwarz & Frenzel, 2003)。也有少量的原生生物可耐受缺氧条件并对

O₂敏感, 例如, 柯氏异毛虫(*Allotricha curdsi*)多营厌氧生活, 也可耐受低氧条件, 但寄生型原生生物则为严格厌氧生活(Foissner, 1998)。另一方面, 过量的水分还会导致土壤中CO₂含量增加, 有研究发现鞭毛虫的相对丰度与CO₂含量呈显著的正相关关系, 而变形虫与CO₂含量呈负相关关系(田佳玉, 2012)。

2.1.2 温度

土壤温度是影响土壤中原生生物群落多样性和丰度的关键因子之一。一般而言, 大多数原生生物能在0–40℃的范围内生活, 最适温度一般在15–25℃(田佳玉, 2012)。但不同的原生生物群落对土壤温度的响应不同, 如Opperman等(1989)研究表明, 在5℃时土壤中异养鞭毛虫占优势, 而在23℃时变形虫占主导地位。对大多数原生生物来说, 温度超过40℃会导致其死亡, 而低温危害不大。但也有些原生生物能在冰点生活, 例如腰鞭虫的几个属(如*Amphidinium*、*Gymnodinium*和*Glenodinium*)、纤毛虫(如*Antarcticus*)以及一些金藻可以在0℃或–2℃左右的环境中生存, 而放射太阳虫(*Actinophrys sol*)、伪尖毛虫(*Oxytricha fallax*)、斜管虫(*Chilodonella* sp.)和纤毛虫中的*Trimyema minutum*等可以在35–50℃的高温环境中生存, 并有较高的生长繁殖速率(宋微波, 2007)。

水分是影响原生生物群落大尺度分布的决定性因素(Oliverio et al, 2020), 温度则可通过调节土壤水分含量进而影响原生生物的群落组成(Geisen et al, 2018)。在全球尺度上, 温度较高的热带和干旱地区主要以寄生型(如棘阿米巴属(*Acanthamoeba* sp.))和光合自养型(如原生生物藻类)原生生物为主(Stefan et al, 2014; Oliverio et al, 2020)。而在温度适宜的森林和中纬度地区土壤中, 节肢动物寄生虫、纤毛虫、孢子虫和变形虫等类群丰度较高(Stefan et al, 2014; Seppéy et al, 2017)。此外, 基于增温模拟气候变暖的研究表明, 气候变暖带来的土壤水分减少会使原生生物的丰度降低7.5%(Wu et al, 2022)。这些研究表明, 未来气候变暖是导致原生生物多样性丧失的一个主要驱动力。未来气候变化对土壤原生生物群落的影响及其引起的土壤生物食物网结构和功能的级联变化值得关注。

2.1.3 土壤pH值

土壤pH值作为土壤中微生物生命活动的重要化学指标, 会显著影响原生生物维持生命活动所需底物的化学形态、浓度和可利用性(Kemmitt et al, 2006), 并进一步影响原生生物的密度、多样性、物种组成以及群落分布等(Dupont et al, 2016; Lara et al, 2016)。在一定范围内, 多数原生生物的丰度通常会随着土壤pH值的降低而下降(宁应之和沈韞芬,

1998)。也有研究发现光合自养型原生生物多样性会随着pH值的升高而下降(Antonelli et al, 2017)。如纤毛虫和孢子虫丰度会随着pH值的升高而升高, 而鞭藻的丰度则会随着pH值的升高而降低(Oliverio et al, 2020), 有壳肉足虫在pH值较低的高腐殖质土壤中具有更高的丰度(Dupont et al, 2016)。此外, 不同类群的土壤原生生物对pH值的耐受范围也有所不同, 多数原生生物可以在相对较宽的pH值范围(4.0–9.0)内生存, 而在过酸(pH < 4.0)或过碱(pH > 9.0)环境中, 其生命活动会受到严重抑制甚至难以存活, 比如僧帽肾形虫(*Colpoda cucullus*)最低耐受pH值是3.3, 鞭毛虫类为3.5, 变形虫类为3.9(田佳玉, 2012)。然而在全球尺度上, 土壤原生生物群落的丰度和多样性受土壤pH值的影响较小(Bates et al, 2013; Oliverio et al, 2020), 与细菌群落主要受pH值影响不同(Delgado-Baquerizo et al, 2018), 这可能与多数原生生物具有较宽的pH值适应范围有关。

2.1.4 土壤养分

土壤原生生物丰富的物种多样性与其生存土壤的高度异质性紧密相关。土壤的各种团粒结构、孔隙、植物凋落物的有机残体以及植物根系等为土壤原生生物提供了适宜的栖息地、丰富的养分资源和生存繁殖必需的微环境(Geisen et al, 2018)。氮、磷是原生生物维持生命活动所必需的营养元素(Acosta-Mercado & Lynn, 2004; Antonelli et al, 2017)。在一定范围内, 土壤有机质、总氮和总磷含量越高, 原生生物的多样性和丰度也越高(宁应之和沈韞芬, 1998; Acosta-Mercado & Lynn, 2004; Bernasconi et al, 2011)。另有研究表明, 土壤有机碳含量与土壤原生生物功能多样性存在明显的正相关关系, 土壤高有机碳含量对维持原生生物高功能多样性至关重要(Yang et al, 2000)。农田秸秆还田也可通过提高土壤有机碳含量来增加原生生物的多样性(胡荷等, 2022)。但是, 变形虫的多样性和密度也会随着碳和磷含量的降低而降低, 这种现象在泥炭地等营养贫乏的环境中更明显(Mitchell, 2004; Krashevskaya et al, 2014)。

土壤氮素对原生生物的影响较为复杂。有研究表明纤毛虫、变形虫和藻类的多样性与丰度会随着土壤总氮含量的增加而增加(Acosta-Mercado &

Lynn, 2004; Bernasconi et al, 2011)。Singh (1949)也证实, 在施用厩肥的农田中土壤变形虫的丰度显著高于施用化肥的农田, 在不施肥的土壤中最少, 表明土壤越肥沃原生生物丰度越高。然而, 由于原生生物群落极其庞杂, 以及土壤的空间异质性和不同土壤的性质差异较大, 原生生物对土壤养分变化的响应可能不敏感或者表现出不一致规律。如有研究发现, 施用氮肥后, 不同类型的农田土壤中原生生物的alpha多样性显著降低并改变了其群落组成, 表明原生生物对施肥的响应比细菌和真菌更加敏感(Zhao et al, 2019)。胡荷等(2022)发现不同原生生物类群对氮肥施用梯度(100–300 kg/ha)响应不同, 锥足亚门和丝足虫门的相对丰度会随着施氮量的增加而增加, 而绿藻门的相对丰度会随着施氮量的增加而减少, 且氮肥施用降低了农田土壤中原生生物的整体多样性。而Stapleton等(2005)在苔原土壤的氮添加实验中发现, 氮的添加(30 g/m²)并未改变土壤原生生物数量。

除以上因素外, 土壤中的农药和重金属污染对原生生物群落的组成和分布也有显著影响, 如肾形虫在重金属Ni、Cu和Zn污染的土壤中难以生存(Campbell et al, 1997), 土壤中高含量的Pb、Zn、Cu、Cd等重金属也会对土壤原生生物产生极大的危害, 使得原生生物丰度锐减(冯伟松等, 2004)。对土壤盘基网柄菌(*Dictyostelium discoideum*)的农药浓度测试以及纤毛虫的抗重金属测试结果显示, 当农药和重金属浓度逐渐升高时, 原生生物死亡率逐步提高(Díaz et al, 2006; Amaroli, 2015)。因此原生生物可作为土壤农药和重金属污染的指示生物(杨再超等, 2010)。

2.2 生物因子

2.2.1 植被

土壤原生生物的生长与繁殖在很大程度上要依赖于植物提供的栖息地和基质, 植物多样性不仅可以改变局部地区小气候(如森林对土壤水分的涵养以及土壤地表温度的影响), 并通过凋落物或根系分泌物影响土壤微环境中的养分、pH值、水分、含氧量和温度等(Acosta-Mercado & Lynn, 2004)。不同植被下的原生生物群落组成和数量差异极大。如Bamforth (1980)的研究发现, 在没有植被覆盖的荒漠土壤中, 原生生物数量极少, 相对丰度最高的变

形虫也只有100个/g湿土, 而森林土壤中的变形虫和鞭毛虫数量则可达10⁵–10⁶个/g湿土, 纤毛虫达5,000个/g湿土; 草地土壤中的纤毛虫数量多但种类少, 而同区域相邻的苔藓植被下的纤毛虫则是数量少种类多。另有研究报道不同泥炭藓类型如泥炭地、泥炭藓和棕色苔藓根际的变形虫群落也有着明显不同, 且变形虫的物种丰度随着植被功能多样性的增加而增加(Ledeganck, 2003; Scherber et al, 2010; Jassey et al, 2014)。孙焱鑫等(2003)的研究则发现在玉米根际土壤中的肾形虫、变形虫、波豆虫(*Bodo*)和尾滴虫(*Cercomonas*)显著高于非根际土壤。这些研究表明植被对原生生物的组成和相对丰度具有重要影响。

2.2.2 土壤生物

除植被外, 土壤中的其他生物, 包括细菌、真菌、古菌和原生生物不同类群间的捕食、竞争以及捕食者-被捕食者的关系也是影响土壤原生生物群落组成的重要因子(图1)。由于原生生物种类繁多, 体型、生活习性和营养类型差异较大, 在土壤食物网中占据着不同的生态位。作为被捕食者, 原生生物也会被土壤中的其他高等动物捕食, 因而受到自上而下(top-down)的影响。如一些线虫和小的节肢动物等会捕食土壤中的原生生物, 导致其丰度下降(Geisen et al, 2018)。同时, 一些小的鞭毛虫和肉足虫也会被大型肉足虫和纤毛虫所捕食(宋微波, 2007)。作为捕食者, 原生生物的群落组成和多样性受其他低等生物如细菌、真菌和古菌等自下而上(bottom-up)的影响。如有研究表明, 在食源性细菌丰度低时, 原生生物的生长和繁殖速率也较慢, 随着细菌丰度的升高, 原生生物的繁殖速率也逐渐加快, 但当食物浓度达到一定程度后, 其繁殖速率则不再增加(Beaver & Crisman, 1989)。在由真菌导致的小麦全蚀病发病土壤中, 嗜真菌的肉足虫数量要显著高于未发病土壤(Chakraborty & Waeup, 1984)。而原生生物对细菌、真菌和古菌等微生物的捕食也是有选择性的, 如向土壤中加入球形节杆菌(*Arthrobacter globiformis*)和苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)并不会增加土壤原生生物数量, 只有加入蕈状芽孢杆菌(*B. mycoides*)孢子和大肠杆菌(*Escherichia coli*)后, 土壤原生生物数量才显著增加(高云超等, 2000)。有趣的是, 除了经典的

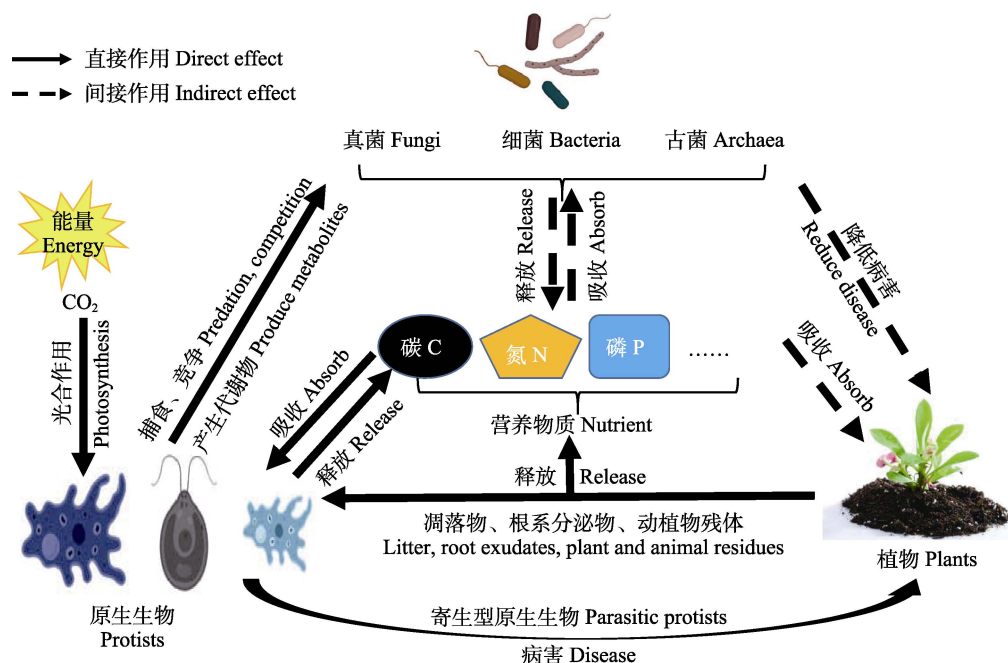


图1 原生生物群落在土壤食物网和能量流动中扮演着重要角色

Fig. 1 Protists community plays an important role in soil food webs and energy flow

自上而下的食物链, 原生生物还存在着自下而上的捕食行为, 如一种非常常见的有壳变形虫可以通过群体协作主动捕食更大的线虫来生长繁殖(Geisen et al, 2020)。可见, 土壤原生生物与不同营养级食物网成员之间, 以及原生生物不同类群间存在着复杂的相互作用, 这种相互作用深刻地影响着原生生物群落的组成和多样性。

3 土壤原生生物的生态功能及其应用潜能

3.1 广泛参与土壤生态系统养分和物质循环

土壤中原生生物种类众多、功能多样, 它们可以促进动植物残体分解、土壤有机物矿化以及碳、氮、磷等营养元素的释放, 对提高土壤生物代谢活性, 维持土壤生物多样性和生态系统稳定等方面都有着积极的作用(图1)(朱永官等, 2021, 2022)。光合自养型藻类原生生物作为生产者, 在土壤碳的固定中起着重要作用, 而异养型原生生物在碳的矿化作用中起着重要作用(Oliverio et al, 2020)。有研究表明, 原生生物的异养呼吸占土壤异养呼吸的6%左右(细菌、真菌是主要贡献者, 占91%) (陈素芬和徐润林, 2003), 但当细菌和原生生物一起培养时, 总呼吸效率比二者单独培养更高, 表明原生生物和细菌的相互作用会增加矿化作用(Stefan et al, 2014;

Seppely et al, 2017)。与异养微生物类似, 原生生物通过对氮的同化吸收和矿化释放而对其循环转化具有重要意义(Peng et al, 2022)。但原生生物对土壤氮的矿化作用有别于细菌通过细胞生理代谢将有机氮转化成无机氮, 它们会排出通过捕食细菌或真菌获得的多余的氮, 供给其他微生物或宿主植物利用(Geisen et al, 2020)。有研究表明, 土壤中原生生物的存在可以增加65%氮的矿化, 并促进植被对氮的吸收(Kuikman & Van Veen, 1989), 如Woods等(1982)的研究表明, 当土壤中有原生动物后, 植物吸氮量增加了75%。此外, 原生生物对硫和磷也有一定的矿化作用, 可见其广泛参与着土壤中的物质能量循环过程, 在土壤生态系统中具有至关重要的作用(Geisen et al, 2018, 2020; Gao et al, 2019)。

3.2 维持土壤和植物健康

作为土壤食物网的重要组成部分, 原生生物对细菌、真菌和古菌等微生物的选择性捕食有利于稀有微生物类群的增加, 提高微生物组的均匀性和互补性, 进一步影响土壤微生物群落的组成和功能多样性(Saleem et al, 2012; 朱永官等, 2022)。如鞭毛虫对特定细菌的捕食有利于螺旋状及丝状细菌数量的增加(Geisen et al, 2018), 而纤毛虫对棒状细菌的捕食有利于长方形细菌的生殖(Foissner, 1998;

Dunthorn et al, 2015)。同时, 原生生物对某些病原性细菌和真菌的选择性捕食可直接控制病原体的增殖, 减少病原菌在土壤中的存活, 对维持土壤健康具有重要意义(孙新等, 2021; 韦中等, 2021)。如变形虫对病原青枯菌(*Ralstonia solanacearum*)的捕食、肉足虫对全蚀病原真菌的捕食, 可显著降低土传病害的发病率(Xiong et al, 2020; 韦中等, 2021)。除直接捕食外, 原生生物也可通过生态位竞争或分泌拮抗性的代谢产物抑制病原性细菌和真菌的生长, 从而减少土传病害的发生(宋微波, 2007; Geisen et al, 2018)。如变形虫和肾形虫可通过代谢产物抑制水稻黄单胞菌(*Xanthomonas oryzae*)和棉花黄萎病菌(*Verticillium dahliae*)的生长, 使得土壤更加健康, 更加有利于水稻和棉花健康生长(棉花产量可提高30%) (韦中等, 2021)。基于控制实验的研究也发现, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)在含有细菌、真菌和卵菌的土壤中的生长状况要明显好于没有卵菌的土壤, 这表明微生物之间的相互作用更有利于土壤健康, 而不是单一微生物类群(Durán et al, 2018)。

另一方面, 原生生物可以通过改变根际微生物的丰度和活性影响微生物与植物的相互作用。如有研究表明, 原生生物不仅可以促进产生生长素的细菌生长, 刺激侧根分枝(Brazelton et al, 2008; Krome et al, 2010); 也能够增加土壤微生物对养分的矿化, 为宿主植物提供营养(Gao et al, 2019)。此外, 原生生物还可以通过对根际细菌的捕食影响植物激素的释放, 如原生生物摄食的细菌生物量中的氮约1/3以铵态氮的形式释放到土壤中并被转化为硝态氮, 增加的氮素可促进植物细胞分裂素浓度增加, 进而促进植物生长(Bonkowski & Brandt, 2002; Krome et al, 2010)。但有些原生生物也会导致植物病害的发生, 例如, 锥虫属(*Trypanosoma*)原生动物会导致咖啡、椰子等植物韧皮部坏死病(Yang et al, 2000; Zancan et al, 2006), 疟原虫则可导致植物根腐病等(Neuhauser et al, 2014)。一些原生生物则会通过自身细胞中携带的病原体、共生体以及病原性细菌等导致植物病害发生(Xiong et al, 2020)。总之, 原生生物可以直接或间接通过改变微生物组组成来影响植物的感病性和抗病能力, 对原生生物与植物互作机理的深入认识, 有望为土传病害的防控和土壤健康的评价提供新的思路和技术方案。

4 展望

综上所述, 随着近年来研究技术的快速发展和应用, 对原生生物的生活习性、生理及遗传特性、形态结构、多样性及其生物地理分布等方面都有了更加清晰的了解和认识。尤其是近年来, 对原生生物与土壤不同营养级食物网成员的相互作用, 以及原生生物在维持土壤生态功能和促进植物健康等中的重要作用的认识也更加深入。但相比于土壤中的其他生物类群如细菌、真菌、线虫等, 对于原生生物的关注和认识仍非常少, 仍需要大量深入的研究(包括研究技术与方法的创新与开发)。在未来的研究中, 我们认为还有以下几个方面亟待解决:

(1)原生生物系统学特征及其分类。原生生物的分类体系较为复杂, 目前已有的分类体系较多, 分类标准不统一, 迫切需要一个被广泛认可的统一的分类体系。基于分离培养和形态学的分类工作耗时长, 对专业技能要求较高, 大大增加了分类鉴定工作的难度。因此今后的研究需更多地结合高通量测序、基因组学、宏基因组学等技术开展, 基于大数据分析和整合构建更为全面的原生生物遗传数据库, 并更系统地开展对原生生物类群的系统进化关系及其演化特征等的研究。

(2)土壤原生生物的多样性及其维持机制。虽然我们对原生生物群落多样性和分布格局的认识越来越清晰, 但对于原生生物在全球气候变化和人类活动背景下的多样性、群落结构及其大尺度上的地理分布特征和驱动因子的认识尚不够。原生生物的多样性极其庞大, 目前仍缺乏能够针对土壤全体原生生物进行PCR扩增的引物, 当前通过单一引物对原生生物多样性的研究可能存在较大偏差。因此, 需要开发利用新技术方法, 设计更完整的能够覆盖大多数原生生物分类群的PCR引物, 或者针对某些类群设计特异性引物, 深入探究关键原生生物类群的动力学、种群演替规律及驱动因子, 并揭示原生生物与其他生物之间的相互作用, 探明不同生态系统中原生生物多样性的维持机制。

(3)原生生物的生态功能。除通过高通量测序、宏基因组学等技术探索更多未知的原生生物类群外, 仍然需要结合对原生生物的分离培养、鉴定和生理代谢特性等的深入研究, 验证不同原生生物类

群的重要功能, 并深入揭示原生生物与动植物以及其他微生物之间的相互作用关系, 明晰原生生物在食物网、物质循环、信息交流以及生态系统稳定等方面所起的作用, 揭示不同生态系统中原生生物所扮演的生态功能“角色”。

(4)原生生物的开发与利用。部分原生生物具有控制病原菌和提高根际免疫的功能, 利用原生生物对病原菌的选择性捕食以及产抑制病原菌物质的能力, 可实现原生生物对土传病害的防控与治疗, 维持农田可持续健康生产。此外, 原生生物因其生长繁殖速度快、世代时间短、细胞膜直接和外界环境接触以及对环境变化反应敏感等特点, 常被用作水体健康评价的指标之一, 在指示土壤肥力和环境质量方面也有着巨大的潜能(高云超等, 2000; 周可新等, 2003)。未来需进一步探明通过调控原生生物和微生物组促进土壤和根际健康的方法和途径, 并构建利用原生生物进行土壤健康和污染风险评估的方法和标准, 为土壤健康和生态系统管理提供服务。

参考文献

- Acosta-Mercado D, Lynn DH (2004) Soil ciliate species richness and abundance associated with the rhizosphere of different subtropical plant species. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51, 582–588.
- Adl SM, Simpson AGB, Farmer MA, Andersen RA, Anderson OR, Barta JR, Bowser SS, Brugerolle G, Fensome RA, Fredericq S, James TY, Karpov S, Kugrens P, Krug J, Lane CE, Lewis LA, Lodge J, Lynn DH, Mann DG, McCourt RM, Mendoza L, Moestrup O, Mozley-Standridge SE, Nerad TA, Shearer CA, Smirnov AV, Spiegel FW, Taylor MFJR (2005) The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52, 399–451.
- Amaroli A (2015) The effects of temperature variation on the sensitivity to pesticides: A study on the slime mould *Dictyostelium discoideum* (Protozoa). *Microbial Ecology*, 70, 244–254.
- Antonelli M, Wetzel CE, Ector L, Teuling AJ, Pfister L (2017) On the potential for terrestrial diatom communities and diatom indices to identify anthropic disturbance in soils. *Ecological Indicators*, 75, 73–81.
- Bamforth SS (1980) Terrestrial protozoa. *The Journal of Protozoology*, 27, 33–36.
- Bates ST, Clemente JC, Flores GE, Walters WA, Parfrey LW, Knight R, Fierer N (2013) Global biogeography of highly diverse protistan communities in soil. *The ISME Journal*, 7, 652–659.
- Beaver JR, Crisman TL (1989) The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. *Microbial Ecology*, 17, 111–136.
- Bernasconi SM, Bauder A, Bourdon B, Brunner I, Bünemann E, Chris I, Derungs N, Edwards P, Farinotti D, Frey B, Frossard E, Furrer G, Gierga M, Göransson H, Gülland K, Hagedorn F, Hajdas I, Hindshaw R, Ivy-Ochs S, Jansa J, Jonas T, Kiczka M, Kretschmar R, Lemarchand E, Luster J, Magnusson J, Mitchell EAD, Venterink HO, Plötze M, Reynolds B, Smittenberg RH, Stähli M, Tamburini F, Tipper ET, Wacker L, Welc M, Wiederhold JG, Zeyer J, Zimmermann S, Zumsteg A (2011) Chemical and biological gradients along the damma glacier soil chronosequence, Switzerland. *Vadose Zone Journal*, 10, 867–883.
- Bonkowski M, Brandt F (2002) Do soil protozoa enhance plant growth by hormonal effects? *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 1709–1715.
- Brazelton JN, Pfeufer EE, Sweat TA, Gardener BBM, Coenen C (2008) 2,4-Diacetylphloroglucinol alters plant root development. *Molecular Plant–Microbe Interactions*, 21, 1349–1358.
- Campbell CD, Warren A, Cameron CM, Hope SJ (1997) Direct toxicity assessment of two soils amended with sewage sludge contaminated with heavy metals using a protozoan (*Colpoda steinii*) bioassay. *Chemosphere*, 34, 501–514.
- Caron DA, Alexander H, Allen AE, Archibald JM, Armbrust EV, Bachy C, Bell CJ, Bharti A, Dyhrman ST, Guida SM, Heidelberg KB, Kaye JZ, Metzner J, Smith SR, Worden AZ (2017) Probing the evolution, ecology and physiology of marine protists using transcriptomics. *Nature Reviews Microbiology*, 15, 6–20.
- Cavender JC, Landolt JC, Romeralo M, Perrigo A, Vadell EM, Stephenson SL (2016) New species of *Polysphondylium* from Madagascar. *Mycologia*, 108, 80–109.
- Chakraborty S, Waecup JH (1984) Populations of mycophagous and other amoebae in take-all suppressive and non-suppressive soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 16, 197–199.
- Chen SF, Xu RL (2003) Advances of the studies on the soil protozoa. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 42(z1), 187–194. (in Chinese with English abstract) [陈素芬, 徐润林 (2003) 土壤原生生物的研究进展. *中山大学学报(自然科学版)*, 42(z1), 187–194.]
- Corsaro D, Walochnik J, Venditti D, Steinmann J, Müller KD, Michel R (2014) Microsporidia-like parasites of amoebae belong to the early fungal lineage Rozellomycota. *Parasitology Research*, 113, 1909–1918.
- Delgado-Baquerizo M, Oliverio AM, Brewer TE, Benavent-González A, Eldridge DJ, Bardgett RD, Maestre FT, Singh BK, Fierer N (2018) A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, 359, 320–325.

- Díaz S, Martín-González A, Carlos Gutiérrez J (2006) Evaluation of heavy metal acute toxicity and bioaccumulation in soil ciliated protozoa. *Environment International*, 32, 711–717.
- Dunthorn M, Lipps JH, Dolan JR, Saab MAA, Aesch E, Bachy C, De Cao MSB, Berger H, Bourland WA, Choi JK, Clamp J, Doherty M, Gao F, Gentekaki E, Gong J, Hu X, Huang J, Kamiyama T, Johnson MD, Kammerlander B, Kim SY, Kim YO, La Terza A, Laval-Peuto M, Lipscomb D, Lobban CS, Long hongan, Luporini P, Lynn DH, Macek M, Mansergh RI, Martín-Cereceda M, McManus GG, Montagnes DJS, Ong'ondo GO, Patterson DJ, Pérez-Uz B, Quintela-Alonso P, Safi LSL, Santoferrera LF, Sonntag B, Song WB, Stoeck T, Stoecker DK, Strüder-Kypke MC, Trautmann I, Utz LRP, Vallesi A, Vd'achný P, Warren A, Weisse T, Wickham SA, Yi ZZ, Zhang WC, Zhan ZF, Zufall R, Agatha S (2015) Ciliates—Protists with complex morphologies and ambiguous early fossil record. *Marine Micropaleontology*, 119, 1–6.
- Dupont AÖC, Griffiths RI, Bell T, Bass D (2016) Differences in soil micro-eukaryotic communities over soil pH gradients are strongly driven by parasites and saprotrophs. *Environmental Microbiology*, 18, 2010–2024.
- Durán P, Thiergart T, Garrido-Oter R, Agler M, Kemen E, Schulze-Lefert P, Hacquard S (2018) Microbial interkingdom interactions in roots promote *Arabidopsis* survival. *Cell*, 175, 973–983.
- Falkowski PG (2002) The ocean's invisible forest. *Scientific American*, 287, 54–61.
- Fenchel T, Finaly BJ (1990) Anaerobic free-living protozoa: Growth efficiencies and the structure of anaerobic communities. *FEMS Microbiology Letters*, 74, 269–275.
- Feng WS, Yang J, Ye ZH, Miao W, Yu YH, Huang MH, Shen YF (2004) Soil protozoa in wetland treatment system of Pb-Zn mine in Fankou. *Chinese Journal of Zoology*, 39, 2–11. (in Chinese with English abstract) [冯伟松, 杨军, 叶志鸿, 缪伟, 余育和, 黄铭洪, 沈韞芬 (2004) 凡口铅锌矿湿地处理系统的土壤原生动物的生态学杂志, 39, 2–11.]
- Figuerola-Martínez F, Nedelcu AM, Smith DR, Reyes-Prieto A (2015) When the lights go out: The evolutionary fate of free-living colorless green algae. *New Phytologist*, 206, 972–982.
- Foissner W (1998) An updated compilation of world soil ciliates (Protozoa, Ciliophora), with ecological notes, new records, and descriptions of new species. *European Journal of Protistology*, 34, 195–235.
- Gao YC, Zhu WS, Chen WX (2000) Structure of the protozoan community in soil and its ecological functions. *Chinese Journal of Ecology*, 19, 59–65. (in Chinese with English abstract) [高云超, 朱文珊, 陈文新 (2000) 土壤原生动物群落及其生态功能. 生态学杂志, 19, 59–65.]
- Gao Z, Karlsson I, Geisen S, Kowalchuk G, Jousset A (2019) Protists: Puppet masters of the rhizosphere microbiome. *Trends in Plant Science*, 24, 165–176.
- Geisen S, Cornelia BJR (2014) Soil water availability strongly alters the community composition of soil protists. *Pedobiologia*, 57, 205–213.
- Geisen S, Lara E, Mitchell EAD, Völcker E, Krashevskaya V (2020) Soil protist life matters! *Soil Organisms*, 9, 189–196.
- Geisen S, Mitchell EAD, Adl S, Bonkowski M, Dunthorn M, Ekelund F, Fernández LD, Jousset A, Krashevskaya V, Singer D, Spiegel FW, Walochnik J, Lara E (2018) Soil protists: A fertile frontier in soil biology research. *FEMS Microbiology Reviews*, 42, 293–323.
- Geisen S, Mitchell EAD, Wilkinson DM, Adl S, Bonkowski M, Brown MW, Fiore-Donno AM, Heger TJ, Jassey VEJ, Krashevskaya V, Lahr DJG, Marcisz K, Mulot M, Payne R, Singer D, Anderson OR, Charman DJ, Ekelund F, Griffiths BS, Rønn R, Smirnov A, Bass D, Belbahri L, Berney C, Blandenier Q, Chatzinotas A, Clarholm M, Dunthorn M, Feest A, Fernández LD, Foissner W, Fournier B, Gentekaki E, Hájek M, Helder J, Jousset A, Koller R, Kumar S, La Terza A, Lamentowicz M, Mazei YR, Santos SS, Seppely CVW, Spiegel FW, Walochnik J, Winding A, Lara E (2017) Soil protistology rebooted: 30 fundamental questions to start with. *Soil Biology and Biochemistry*, 111, 94–103.
- Hu H, Li SJ, Wang R, Wu X, Li YJ, Zhao JN, Li G, Xiu WM (2022) Effects of nitrogen fertilization combined with straw incorporation on soil protist community. *Acta Pedologica Sinica*, doi: 10.11766/trxb202111090520. (in Chinese with English abstract) [胡荷, 李胜君, 王蕊, 吴亮, 李玉洁, 赵建宁, 李刚, 修伟明 (2022) 氮肥配施秸秆对土壤原生生物群落影响. 土壤学报, doi: 10.11766/trxb202111090520.]
- Jassey VEJ, Lamentowicz Ł, Robroek BJM, Gąbka M, Rusińska A, Lamentowicz M (2014) Plant functional diversity drives niche-size-structure of dominant microbial consumers along a poor to extremely rich fen gradient. *Journal of Ecology*, 102, 1150–1162.
- Kemmitt S, Wright D, Goulding K, Jones D (2006) pH regulation of carbon and nitrogen dynamics in two agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 38, 898–911.
- Krashevskaya V, Sandmann D, Maraun M, Scheu S (2014) Moderate changes in nutrient input alter tropical microbial and protist communities and belowground linkages. *The ISME Journal*, 8, 1126–1134.
- Krome K, Rosenberg K, Dickler C, Kreuzer K, Ludwig-Müller J, Ullrich-Eberius C, Scheu S, Bonkowski M (2010) Soil bacteria and protozoa affect root branching via effects on the auxin and cytokinin balance in plants. *Plant and Soil*, 328, 191–201.
- Kuikman PJ, Van Veen JA (1989) The impact of protozoa on the availability of bacterial nitrogen to plants. *Biology and Fertility of Soils*, 8, 13–18.
- Lara E, Roussel-Delif L, Fournier B, Wilkinson DM, Mitchell EAD (2016) Soil microorganisms behave like macroscopic

- organisms: Patterns in the global distribution of soil euglyphid testate amoebae. *Journal of Biogeography*, 43, 520–532.
- Ledeganck P (2003) Plant functional group diversity promotes soil protist diversity. *Protist*, 154, 239–249.
- Mitchell DR (2007) The evolution of eukaryotic cilia and flagella as motile and sensory organelles. In: *Eukaryotic Membranes and Cytoskeleton: Origins and Evolution* (ed. Jékely G), pp. 130–140. Springer, New York.
- Mitchell EAD (2004) Response of testate amoebae (protozoa) to N and P fertilization in an Arctic wet sedge tundra. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 36, 78–83.
- Moon-van der Staay SY, De Wachter R, Vaultot D (2001) Oceanic 18S rDNA sequences from picoplankton reveal unsuspected eukaryotic diversity. *Nature*, 409, 607–610.
- Neuhauser S, Kirchmair M, Bulman S, Bass D (2014) Cross-kingdom host shifts of phytomyxid parasites. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 33.
- Ning YZ, Shen YF (1998) Soil protozoa in typical regions of China. II. Ecological study. *Acta Zoologica Sinica*, 31, 24–29. (in Chinese with English abstract) [宁应之, 沈韞芬 (1998) 中国典型地带土壤原生动物. II. 生态学研究. *动物学报*, 31, 24–29.]
- Not F, Del Campo J, Balagué V, De Vargas C, Massana R (2009) New insights into the diversity of marine picoeukaryotes. *PLoS ONE*, 4, e7143.
- Oliverio AM, Geisen S, Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Turner BL, Fierer N (2020) The global-scale distributions of soil protists and their contributions to belowground systems. *Science Advances*, 6, eaax8787.
- Opperman MH, Wood M, Harris PJ (1989) Changes in microbial populations following the application of cattle slurry to soil at two temperatures. *Soil Biology and Biochemistry*, 21, 263–268.
- Peng JJ, Oladele O, Song XT, Ju XT, Jia ZJ, Hu HW, Liu XJ, Bei SK, Ge AH, Zhang LM, Gui ZL (2022) Opportunities and approaches for manipulating soil-plant microbiomes for effective crop nitrogen use in agroecosystems. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 9, 333–343.
- Saleem M, Fetzer I, Dormann CF, Harms H, Chatzinotas A (2012) Predator richness increases the effect of prey diversity on prey yield. *Nature Communications*, 3, 1305.
- Scherber C, Eisenhauer N, Weisser WW, Schmid B, Voigt W, Fischer M, Schulze ED, Roscher C, Weigelt A, Allan E, Beßler H, Bonkowski M, Buchmann N, Buscot F, Clement LW, Ebeling A, Engels C, Halle S, Kertscher I, Klein AM, Koller R, König S, Kowalski E, Kummer V, Kuu A, Lange M, Lauterbach D, Middelhoff C, Migunova VD, Milcu A, Müller R, Partsch S, Petermann JS, Renker C, Rottstock T, Sabais A, Scheu S, Schumacher J, Temperton VM, Tscharnkte T (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, 468, 553–556.
- Schwarz MVJ, Frenzel P (2003) Population dynamics and ecology of ciliates (Protozoa, Ciliophora) in an anoxic rice field soil. *Biology and Fertility of Soils*, 38, 245–252.
- Seppey CVW, Singer D, Dumack K, Fournier B, Belbahri L, Mitchell EAD, Lara E (2017) Distribution patterns of soil microbial eukaryotes suggests widespread alivory by phagotrophic protists as an alternative pathway for nutrient cycling. *Soil Biology and Biochemistry*, 112, 68–76.
- Singh BN (1949) The effect of artificial fertilizers and dung on the members of amoebae in Rothamsted soils. *Journal of General Microbiology*, 3, 204–210.
- Smirnov AV, Chao E, Nasonova ES, Cavalier-Smith T (2011) A revised classification of naked lobose amoebae (Amoebozoa: Lobosa). *Protist*, 162, 545–570.
- Song WB (2007) *Protobiology*. Qingdao Ocean University Press, Qingdao. (in Chinese) [宋微波 (2007) 原生生物学. 青岛海洋大学出版社, 青岛.]
- Stapleton LM, Crout NMJ, Säwström C, Marshall WA, Poulton PR, Tye AM, Laybourn-Parry J (2005) Microbial carbon dynamics in nitrogen amended Arctic tundra soil: Measurement and model testing. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 2088–2098.
- Stefan G, Cornelia B, Jörg R, Michael B (2014) Soil water availability strongly alters the community composition of soil protists. *Pedobiologia*, 57, 205–213.
- Stefanowicz A (2006) The biolog plates technique as a tool in ecological studies of microbial communities. *Polish Journal of Environmental Studies*, 15, 669–676.
- Sun X, Li Q, Yao HF, Liu MQ, Wu DH, Zhu D, Zhu YG (2021) Soil fauna and soil health. *Acta Pedologica Sinica*, 58, 1073–1083. (in Chinese with English abstract) [孙新, 李琪, 姚海凤, 刘满强, 吴东辉, 朱冬, 朱永官 (2021) 土壤动物与土壤健康. *土壤学报*, 58, 1073–1083.]
- Sun YX, Lin QM, Zhao XR, Xing LJ, Wang YS (2003) Distribution of four protozoan genera in rhizosphere and non-rhizosphere soil of corn. *Chinese Agricultural Sciences*, 36, 1399–1402. (in Chinese with English abstract) [孙焱鑫, 林启美, 赵小蓉, 邢礼军, 王幼珊 (2003) 玉米根际与非根际土壤中4种原生动物分布特征. *中国农业科学*, 36, 1399–1402.]
- Tian JY (2012) Impact factor of growth and distribution of protozoa. *Natural Sciences Journal of Harbin Normal University*, 28(4), 61–63, 70. (in Chinese with English abstract) [田佳玉 (2012) 原生动物生长和分布的影响因子. *哈尔滨师范大学自然科学学报*, 28(4), 61–63, 70.]
- Wei Z, Song YQ, Xiong W, Xu YC, Shen QR (2021) Soil protozoa: Research methods and roles in the biocontrol of soil-borne diseases. *Acta Pedologica Sinica*, 58, 14–22. (in Chinese with English abstract) [韦中, 宋宇琦, 熊武, 徐阳春, 沈其荣 (2021) 土壤原生动物——研究方法及其在土传病害防控中的作用. *土壤学报*, 58, 14–22.]
- Woods LE, Cole CV, Elliott RV, Anderson, Coleman DC (1982) Nitrogen transformations in soil as affected by

- bacterial-microfaunal interactions. *Soil Biology and Biochemistry*, 14, 93–98.
- Wu LW, Zhang Y, Guo X, Ning DL, Zhou XS, Feng JJ, Yuan MM, Liu S, Guo JJ, Gao ZP, Ma J, Kuang JL, Jian SY, Han S, Yang ZF, Ouyang Y, Fu Y, Xiao NJ, Liu XD, Wu LY, Zhou AF, Yang YF, Tiedje JM, Zhou JZ (2022) Reduction of microbial diversity in grassland soil is driven by long-term climate warming. *Nature Microbiology*, 7, 1054–1062.
- Xiong W, Song Y, Yang K, Gu Y, Wei Z, Kowalchuk GA, Xu Y, Jousset A, Shen Q, Geisen S (2020) Rhizosphere protists are key determinants of plant health. *Microbiome*, 8, 27.
- Yang YH, Yao J, Hu S, Qi Y (2000) Effects of agricultural chemicals on DNA sequence diversity of soil microbial community: A study with RAPD marker. *Microbial Ecology*, 39, 72–79.
- Yang ZC, Wang ZH, Zhang ZH (2010) Monitoring of heavy metal pollution by moss-dwelling protozoa communities in a Hg-Tl mineralized area. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 30, 1486–1491. (in Chinese with English abstract) [杨再超, 王智慧, 张朝晖 (2010) 藓类附生原生动物群落对汞铊矿重金属污染的监测. *环境科学学报*, 30, 1486–1491.]
- Zancan S, Trevisan R, Paoletti MG (2006) Soil algae composition under different agro-ecosystems in North-Eastern Italy. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 112, 1–12.
- Zelles L (1999) Fatty acid patterns of phospholipids and lipopolysaccharides in the characterisation of microbial communities in soil: A review. *Biology and Fertility of Soils*, 29, 111–129.
- Zhao ZB, He JZ, Geisen S, Han LL, Wang JT, Shen JP, Wei WX, Fang YT, Li PP, Zhang LM (2019) Protist communities are more sensitive to nitrogen fertilization than other microorganisms in diverse agricultural soils. *Microbiome*, 7, 33.
- Zhou KX, Xu MQ, Cao H, Ning YZ (2003) Soil protozoa as monitors of the environment. *Chinese Journal of Zoology*, 38, 80–84. (in Chinese with English abstract) [周可新, 许木启, 曹宏, 宁应之 (2003) 土壤原生动物在环境监测中的应用. *动物学杂志*, 38, 80–84.]
- Zhu YG, Peng JJ, Wei Z, Shen QR, Zhang FS (2021) Linking the soil microbiome to soil health. *Scientia Sinica Vitae*, 51, 1–11. (in Chinese with English abstract) [朱永官, 彭静静, 韦中, 沈其荣, 张福锁 (2021) 土壤微生物组与土壤健康. *中国科学: 生命科学*, 51, 1–11.]
- Zhu YG, Chen BD, Fu W (2022) Research frontiers in soil ecology. *Science & Technology Review*, 40, 25–31. (in Chinese with English abstract) [朱永官, 陈保冬, 付伟 (2022) 土壤生态学研究前沿. *科技导报*, 40, 25–31.]

(责任编辑: 吴纪华 责任编辑: 黄祥忠)