

# 土壤微生物生物地理学研究 现状与发展态势\*



褚海燕<sup>1</sup> 王艳芬<sup>2</sup> 时玉<sup>1</sup> 吕晓涛<sup>3</sup> 朱永官<sup>4</sup> 韩兴国<sup>3</sup>

1 中国科学院南京土壤研究所 南京 210008

2 中国科学院大学 北京 100049

3 中国科学院沈阳生态研究所 沈阳 110016

4 中国科学院城市环境研究所 厦门 361021

**摘要** 土壤微生物生物地理学是研究土壤中微生物空间分布格局及其随时间变化的一门科学。开展土壤微生物生物地理学研究有助于深入挖掘土壤中的未知生物资源，深刻理解土壤中微生物多样性的产生、维持机制，并可预测陆地生态系统功能的演变方向。由于土壤中微生物绝大多数不可培养，所以其生物地理学研究长期滞后于动植物的生物地理学。21世纪以来，新一代高通量测序、组学技术的突破为土壤微生物生物地理学带来了前所未有的机遇，使其成为土壤生物学、微生物生态学领域的国际研究热点。本文阐述了近年来国内外土壤微生物生物地理学的研究现状，提出了近期研究重点，并对该领域的未来研究与发展态势进行了展望。

**关键词** 土壤微生物，生物地理学，现状，发展方向

**DOI** 10.16418/j.issn.1000-3045.2017.06.005

微生物是一种重要生物类群，是地球上生物多样性的的重要组成部分。1913年荷兰细菌学家 Beijerinck<sup>[1]</sup>首次提到微生物可能无处不在；21年后的1934年，他的同事 Becking<sup>[2]</sup>进而提出了“微生物可能无处不在，但环境会对它们进行选择”（Everything is everywhere, but the environment selects）的论点，人们认识到环境选择对微生物的重要性。自此，微生物生物地理学的大门打开了。然而，由于自然界中的微生物绝大多数不可培养，长期以来微生物的生物地理学发展十分缓慢，远远滞后于动植物的生物地理学研究。20世纪末期，BIOLOG、磷脂脂肪酸法（PLFA）、DNA指纹图谱、基因芯片等分子生物学技术的兴起较好地推动了微生物群落研究，实现了不依赖培养而直接对环境微生物群落进行分析，开创了微生物分子生态学的新时代。21世纪以来，高通量测序、生物信息等技术的革命性突破进一步推动了微生物生物地理学的发展。此外，生态学基本理论在微生物生态研究领域

\* 资助项目：中科院战略性  
先导科技专项（B类）（XD  
B15010100）

修改稿收到日期：2017年3  
月26日

的不断运用也助推了微生物生物地理学发展。

土壤中微生物数量大、种类多、生物量大，土壤是微生物的“大本营”，是人类最丰富的“菌种资源库”。土壤微生物参与了土壤中几乎所有的物质转化过程，同时也是土壤圈、生物圈、大气圈、水圈、岩石圈物质循环的“纽带”。开展土壤微生物生物地理学研究有助于深入挖掘土壤中未知的生物资源，深刻理解土壤中微生物多样性产生、维持的机制，并可预测陆地生态系统功能的演变方向。因此，土壤微生物生物地理学成为了土壤学、微生物学、地理学以及生态学领域最为重要的交叉学科之一。而新一代高通量测序、组学技术的发展又为土壤微生物生物地理学带来了前所未有的机遇，使其成为国际微生物生态学领域的研究热点<sup>[3-5]</sup>。

2014年6月，中科院前瞻性部署了“中国微生物组”计划，启动了“土壤-微生物系统功能及其调控”中科院战略性先导科技专项（B类），这成为继美国“人类微生物组”计划（HMP）以来的第2个环境微生物组计划。2016年5月14日，美国白宫科学与技术政策办公室（OSTP）发布新闻，将斥资1.21亿美元进行“国家微生物组计划”（NMI），在未来两年中描绘并研究人体、植物、土壤、海洋与大气中多种微生物群落状况，这些微生物群落的总和被称为微生物组。中美两国微生物组计划的相继实施，一方面证明了微生物研究的重要性，另一方面将极大地推进世界土壤微生物生物地理学的发展。

土壤微生物生物地理学主要研究土壤微生物的空间分布及其驱动机制。土壤微生物的空间分布包括水平空间分布与垂直（沿海拔梯度）空间分布，驱动因子包括当代环境条件（光照、降水、温度、土壤pH和营养状况等）和历史进化因素（距离分隔、物理屏障、扩散限制和过去环境的异质性等）。然而，当代环境条件与历史进化因素对于微生物群落空间变异的相对贡献仍存在很大的争议，主要与生态系统类型、研究尺度、微生物类群、个体大小以及研究技术手段等相关。目前，不同空间尺度下土壤微生物的分布规律、土壤微生物与植物群落是否存在协同分

布与共进进化、如何预测土壤微生物分布及其对生态功能的影响等科学问题亟待深入研究，文章将详述如下。

## 1 研究现状

### 1.1 土壤微生物的水平空间分布

土壤微生物的水平分布研究范围涵盖了从微观水平、局域水平到景观以及国家、洲际水平等不同的空间尺度。

#### 1.1.1 多数研究表明当代环境因素是影响土壤微生物空间分布的主要因子

例如，在较大空间尺度下土壤pH被发现是影响细菌分布的关键因子<sup>[4,6-8]</sup>。土壤pH对细菌分布的影响不仅存在于自然生态系统中，在受到人为扰动较大的农田生态系统<sup>[9]</sup>以及火干扰生态系统<sup>[10]</sup>中也是如此。土壤pH对细菌群落的影响主要在酸性及中性土壤环境，在碱性环境下其他土壤性状起到了主导作用。例如，土壤碳含量被发现是影响大尺度下我国西藏阿里地区碱性土壤细菌分布的主要因子<sup>[11]</sup>。

与细菌不同，土壤真菌的空间分布与土壤pH相关性较小，这可能是由于真菌适应pH的范围比细菌更宽<sup>[12,13]</sup>。土壤有机碳含量被发现是影响我国东北黑土真菌空间分布的主要因素<sup>[14]</sup>。此外，植物群落也强烈影响真菌群落的空间分布<sup>[15,16]</sup>。据研究统计，地球上70%—90%的陆生植物被菌根真菌侵染<sup>[17]</sup>，侵染后的菌根能提高植物对有机质和养分元素的利用效率<sup>[18,19]</sup>。一些研究发现植物多样性能够显著影响真菌的多样性<sup>[20-22]</sup>，而有些研究则发现它们之间没有必然的联系<sup>[23-25]</sup>。

以上研究现状表明微生物类群不同、个体大小不同，影响其生物地理分布的环境因素则随之不同。

#### 1.1.2 历史进化因素对微生物群落的空间变异也有显著贡献

目前，当代环境与历史进化因素对于微生物群落空间变异的相对贡献仍存在很大的争论，这主要与检测手段的灵敏度、环境因子的变化范围、空间尺度以及对微生物种定义的不同等因素有关<sup>[26]</sup>。例如，当物种可操作分类单元（Operational Taxonomic Unit, OTU）的定义标准从95%的序列相似性增加到99%时，物种在空间上的

周转率亦随之显著增加<sup>[27]</sup>,较粗略的物种划分标准会导致可观测到的微生物空间分布格局减弱甚至消失。由于土壤环境高度的变异性,需要大量的数据来计算统计学上的显著性<sup>[28]</sup>。此外,Hanson等人<sup>[29]</sup>提出在土壤微生物分布中,选择、漂移、扩散和突变以及这些过程的相互作用共同维持和影响了微生物的生物地理模式。

### 1.1.3 土壤微生物功能群、功能基因的空间分布研究

近年来,土壤微生物功能群、功能基因的空间分布研究也得到了研究界的重视。Fierer等人<sup>[30]</sup>发现温度可能是影响氨氧化细菌群落分异的重要因素,然而Martiny等人<sup>[31]</sup>发现氨氧化细菌的分布主要受空间距离的影响,这可能是由于研究尺度、所采用的技术方法不同造成的。研究报道氨氧化古菌的空间分布主要受土壤pH影响<sup>[32,33]</sup>。丛枝菌根真菌作为一类专性寄生的微生物类群,影响其空间分布的因素与细菌及非专性寄生真菌明显不同。研究表明土壤速效磷含量<sup>[34]</sup>、土壤质地及水分有效性<sup>[35]</sup>是影响丛枝菌根真菌空间分布的主要因素。此外,地理空间距离对土壤丛枝菌根真菌的分布也有重要的作用<sup>[36]</sup>。

Garcia-Pichel等人<sup>[26]</sup>发现蓝细菌在洲际尺度下的分布主要受温度影响。Zhou等人<sup>[5]</sup>采用Geochip技术分析了森林生态系统微生物功能基因的空间分布模式,并发现微生物空间周转率显著低于动植物的空间周转率。Shi等人<sup>[37]</sup>采用Geochip技术分析北极土壤功能基因空间分布,发现历史空间隔离显著影响功能基因的分布,并发现大尺度上的功能基因差异性与土壤pH及全氮含量有密切的关联。

### 1.1.4 小结

不同地区和气候类型下陆地生态系统的自然变异和所受的人为干扰程度不同,微生物群落所处环境条件和历史进化因素不同,以及研究的时空尺度不同,从而导致了土壤微生物群落的地理空间分异。因此,应全面地研究不同生态系统以及不同空间尺度下的土壤微生物群落,比较其驱动因子的异同,进而了解土壤微生物空间分布格局的维持机制。

## 1.2 土壤微生物沿海拔梯度的垂直分布

大量的传统研究表明,动植物多样性沿海拔梯度呈

现一定的分布规律,通常表现为递减或单峰的垂直分布模式<sup>[38-41]</sup>。随着分子生物学技术和分析方法的迅速发展,近年来微生物沿海拔梯度的垂直分布研究也深入开展起来。

### 1.2.1 沿海拔梯度垂直分布的研究

Bryant等人<sup>[42]</sup>研究美国科罗拉多州附近落基山脉土壤微生物的垂直分布,发现土壤酸杆菌的多样性随海拔升高而降低,与同海拔梯度被子植物所呈现的单峰模式显著不同。但该研究只考察了酸杆菌,并不能代表整体细菌群落;同时,应用克隆文库方法检测微生物多样性水平分辨率较低。

利用454高通量测序技术,Fierer等人<sup>[43]</sup>研究发现秘鲁安第斯山脉随海拔升高植物、鸟类及蝙蝠的多样性显著降低,但土壤细菌多样性及群落组成与海拔没有显著相关性,据此得出“微生物模式不跟随动植物海拔分布而分布”的结论。

Singh等人<sup>[44]</sup>研究发现日本富士山沿海拔梯度植物多样性逐渐降低,土壤细菌多样性呈单峰模式,而古菌多样性呈现双峰模式。

### 1.2.2 随海拔垂直分布的影响因子研究

Singh等人<sup>[45]</sup>研究了韩国汉拿山不同海拔的土壤细菌群落,发现气候因子(温度、降水)是影响细菌多样性及群落组成的主要因素。Yuan等人<sup>[46]</sup>研究了青藏高原念青唐古拉山南坡不同海拔下不同土壤深度细菌群落,发现0—5 cm土层细菌群落主要受降水和土壤 $\text{NH}_4^+$ 浓度影响,而5—20 cm土层细菌群落主要受pH影响。

Shen等人<sup>[47]</sup>研究发现长白山不同海拔下土壤细菌群落分异明显,细菌群落组成、多样性水平与土壤pH最显著相关。然而在较小海拔范围的高山苔原生态系统中,土壤细菌垂直分布和土壤pH并没有显著相关性,而与土壤碳氮含量最显著相关,表明不同海拔梯度微生物垂直分布的驱动因子不同。另外,Shen等人<sup>[48]</sup>还比较了长白山土壤微生物(包括细菌、真菌、原生物等)与植物群落随海拔分布的差异,植物多样性随海拔升高不断降低而土壤微生物多样性随海拔没有明显趋势,这也阐明



了生物个体大小对生物多样性垂直分布的重要影响。

Yang 等人<sup>[49]</sup>研究了长白山岳桦叶内真菌随海拔的分布,发现叶内真菌群落亦随海拔呈现明显分异,叶内真菌多样性与叶片碳含量显著正相关,该结果证实了生态学上“物种-能量”假说的普适性。利用 Geochip 技术, Yang 等人<sup>[50]</sup>调查了青藏高原 4 个海拔梯度土壤微生物功能基因的分布,发现碳循环、氮循环以及与压力相关的功能基因的相对丰度在不同海拔间有明显差异。

### 1.2.3 小结

以上研究表明,不同生态环境、不同海拔梯度间隔下,微生物的分布格局也有差异。为了充分阐明土壤微生物沿海拔梯度分异的内在机制,需要在多种生境下及更多的海拔梯度间隔下,比较研究土壤原核、真核微生物以及植物群落的分布模式和环境驱动因子。

## 2 发展态势

### 2.1 不同空间尺度下土壤微生物群落的分布规律

土壤微生物群落的空间分布具有尺度依赖性,体现在宏观及微观两个方面。宏观方面的土壤微生物空间分布主要表现在大尺度下,以及不同生态系统下,如农田、森林、草地、荒漠生态系统。微观方面表现在土壤团聚体、根际界面等微域中微生物的时空分布。

土壤微生物在大空间尺度上的分布,既受当代环境条件,如土壤 pH、土壤养分等,又受历史进化因素的影响,这就需要在样品采集时更加严谨地进行实验设计、采用先进技术手段与多种分析方法区分当代与历史因素的相对贡献。

同时,对土壤宏基因组以及宏转录组的研究将是充分挖掘土壤微生物分布机制的重要手段之一。

### 2.2 土壤微生物与植物群落的协同分布及共进化

在陆地生态系统中,植物和微生物在生产力形成和积累过程中都扮演着关键角色。植物是初级生产者,通过光合作用增加生物量,而微生物通过促进土壤中营养物质的释放来影响植物多样性和生产力。植物物种不

同,对土壤营养输入的数量和种类也就不同,相应地会引起微生物群落结构和多样性的变化。不同种类的植物将形成生态位的微分割,从而形成植物多样性和土壤微生物多样性的耦合分布模式。

土壤微生物群落结构也会影响植物性状上的自然选择模式,同时调节植物对非生物环境压力的响应,因此也影响到了整体生态系统的演化历程。

未来应借鉴宏观生态学的一些基础理论,如距离-衰减关系、种-面积关系、中性理论与生态位理论等,运用到土壤微生物与植物群落的协同分布与共进化学研究中。

### 2.3 土壤微生物分布的模型预测及其与功能的耦合

土壤微生物时空分布的核心问题和难点是将特定的微生物与复杂的功能直接联系起来,最终实现以土壤微生物为核心的人为管理调控生态服务功能。尽管目前还存在着诸多挑战,如微生物的功能冗余、相同基因而不同功能和相同功能来自不同基因等问题。

目前已经发展出一些分析和预测模型,预测微生物群落组成,以期进而将微生物与其功能联系起来。如系统进化分子生态网络<sup>[51]</sup>、人工神经网络<sup>[52]</sup>、种分布模型<sup>[53]</sup>和地理信息系统<sup>[54]</sup>等。借助这些手段和方法,已经能够通过局部相似性分析来建立微生物种或门之间以及微生物与环境之间的相互关系;通过系统进化的生态网络找出在群落中起关键作用的 OTU。

现阶段的土壤微生物分布生态模型仍有许多需要改进的地方,包括信息输入的依赖性、模型校正及适用性等;随着研究不断深入,可向模型中输入的信息量也日益增加。可以预见,生态模型将成为未来微生物生物信息分析的主流手段之一。

随着技术手段和分析方法的不断发展,未来有可能将复杂的微生物群落与其功能耦合,找到起核心作用的微生物种属和环境驱动因子;验证并外推先前的理论,预测不同管理措施及全球变化背景下微生物群落的变化及其可能产生的生态过程效应,预测土壤微生物多样性与群落的变化会给农作物产量带来哪些影响。

### 3 未来展望

土壤微生物生物地理学已经成为土壤生物学和微生物生态学的研究热点,并取得了重要的研究进展。这种飞速发展很大程度上得益于新技术及分析方法的突破。然而,由于土壤本身的复杂性质,土壤微生物生物地理学的研究仍然处于发展的起始阶段,诸多基本问题仍然需要进行深入探讨。

我国地域广阔,不同地区气候、植被和土壤类型差异显著,自然变异及人为干扰程度不相同,这为研究不同尺度下土壤微生物的生物地理分布提供了理想的平台。同时,我国在从南到北的热量梯度样带、从东到西的降雨梯度样带上有长达30年的长期定位试验站,为研究土壤微生物群落在时间尺度上的分布提供了理想平台。

在我国今后的土壤微生物生物地理学研究工作中,既要国际的研究前沿进行追踪,也要结合我国的具体国情,从微观和宏观两个角度不断创新研究思路与理念,更加严谨细致地设计实验,不断更新分析手段,如此才能充分解析土壤微生物生物地理分布的内在机制,为维持和改善土壤微生物多样性以及生态系统功能的完整性服务。

目前,所有微生物生物地理分布的研究都还处于发现的层面,至于土壤因子如何影响群落与多样性、微生物多样性的高低与植物产量及生长互作机制如何、气候变化通过哪些机制调节微生物活动、微生物在外界环境变化后的响应机制如何等问题,还需进行室内培养或田间及野外试验进行验证和研究。同时,建立规范的大型土壤微生物数据汇总及分析平台,进行数据实时分享将是研究土壤微生物功能与作用的有力保障。总之,只有充分掌握这些机理,才能更加深入地理解土壤微生物的生态功能,才能通过调整微生物多样性与群落来改善植物或作物生长环境,最终使其更好地为人类服务。

### 参考文献

- 1 Beijerinck M W. De infusies en de ontdekking der bacteriën. Amsterdam: Müller, 1913.
- 2 Becking L G M B. Geobiologie of inleiding tot de milieukunde. The Hague: W P Van Stockum and Zoon, 1934.
- 3 Martiny J B H, Bohannan B J M, Brown J H, et al. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(2): 102-112.
- 4 Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(3): 626-631.
- 5 Zhou J, Kang S, Schadt C W, et al. Spatial scaling of functional gene diversity across various microbial taxa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(22): 7768-7773.
- 6 Chu H, Fierer N, Lauber C, et al. Soil bacterial diversity in the Arctic is not fundamentally different from that found in other biomes. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(11): 2998-3006.
- 7 Griffiths R I, Thomson B C, James P, et al. The bacterial biogeography of British soils. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(6): 1642-1654.
- 8 Feng Y, Grogan P, Caporaso J G, et al. pH is a good predictor of the distribution of anoxygenic purple phototrophic bacteria in Arctic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 74: 193-200.
- 9 Liu J, Sui Y, Yu Z, et al. High throughput sequencing analysis of biogeographical distribution of bacterial communities in the black soils of northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 70: 113-122.
- 10 Xiang X, Shi Y, Yang J, et al. Rapid recovery of soil bacterial communities after wildfire in a Chinese boreal forest. *Scientific Reports*, 2014, 4: 3829.
- 11 Chu H, Sun H, Tripathi B M, et al. Bacterial community dissimilarity between the surface and subsurface soils equals horizontal differences over several kilometers in the western Tibetan Plateau. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(5): 1523-1533.
- 12 Lauber C L, Strickland M S, Bradford M A, et al. The influence of soil properties on the structure of bacterial and

- fungual communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40: 2407-2415.
- 13 Rousk J, Baath E, Brookes P C, et al. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 2010, 4(10): 1340-1351.
- 14 Liu J, Sui Y, Yu Z, et al. Soil carbon content drives the biogeographical distribution of fungal communities in the black soil zone of northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 83: 29-39.
- 15 Nielsen U N, Osler G H R, Campbell C D, et al. The influence of vegetation type, soil properties and precipitation on the composition of soil mite and microbial communities at the landscape scale. *Journal of Biogeography*, 2010, 37(7): 1317-1328.
- 16 Peay K G, Baraloto C, Fine P V. Strong coupling of plant and fungal community structure across western Amazonian rainforests. *The ISME Journal*, 2013, 7(9): 1852-1861.
- 17 Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Review Microbiology*, 2008, 6(10): 763-775.
- 18 Averill C, Turner B L, Finzi A C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, 2014, 505(7484): 543-545.
- 19 Lindahl B D, Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi - potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytol*, 2015, 205(4): 1443-1447.
- 20 Hooper D U, Bignell D E, Brown V K, et al. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks. *Bioscience*, 2000, 50(12): 1049-1061.
- 21 Waldrop M P, Zak D R, Blackwood C B, et al. Resource availability controls fungal diversity across a plant diversity gradient. *Ecology Letters*, 2006, 9(10): 1127-1135.
- 22 Gao C, Shi N N, Liu Y X, et al. Host plant genus-level diversity is the best predictor of ectomycorrhizal fungal diversity in a Chinese subtropical forest. *Molecular Ecology*, 2013, 22(12): 3403-3414.
- 23 Tedersoo L, Bahram M, Polme S, et al. Fungal biogeography: global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 2014, 346(6213): 1256688.
- 24 Barberan A, McGuire K L, Wolf J A, et al. Relating belowground microbial composition to the taxonomic, phylogenetic, and functional trait distributions of trees in a tropical forest. *Ecology Letters*, 2015, 18(12): 1397-1405.
- 25 Prober S M, Leff J W, Bates S T, et al. Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. *Ecology Letters*, 2015, 18(1): 85-95.
- 26 Garcia P F, Loza V, Marusenko Y, et al. Temperature drives the continental-scale distribution of key microbes in topsoil communities. *Science*, 2013, 340(6140): 1574-1577.
- 27 Horner D M C, Carney K M, Bohannan B J M. An ecological perspective on bacterial biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, 271(1535): 113-122.
- 28 Fuhrman J A. Microbial community structure and its functional implications. *Nature*, 2009, 459(7244): 193-199.
- 29 Hanson C A, Fuhrman J A, Horner D M C, et al. Beyond biogeographic patterns: processes shaping the microbial landscape. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10(7): 497-506.
- 30 Fierer N, Carney K M, Horner D M C, et al. The biogeography of ammonia-oxidizing bacterial communities in soil. *Microbial Ecology*, 2009, 58(2): 435-445.
- 31 Martiny J B H, Eisen J A, Penn K, et al. Drivers of bacterial  $\beta$ -diversity depend on spatial scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(19): 7850-7854.
- 32 Gubry R C, Hai B, Quince C, et al. Niche specialization of terrestrial archaeal ammonia oxidizers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(52): 21206-21211.

- 33 Yao H, Campbell C D, Chapman S J, et al. Multi-factorial drivers of ammonia oxidizer communities: evidence from a national soil survey. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(9): 2545-2556.
- 34 Likar M, Hančević K, Radić T, et al. Distribution and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in grapevines from production vineyards along the eastern Adriatic coast. *Mycorrhiza*, 2013, 23(3): 209-219.
- 35 Moebius C D J, Moebius-Clune B N, van Es H M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with a single agronomic plant host across the landscape: community differentiation along a soil textural gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 64: 191-199.
- 36 Hazard C, Gosling P, Van D G C J, et al. The role of local environment and geographical distance in determining community composition of arbuscular mycorrhizal fungi at the landscape scale. *The ISME Journal*, 2013, 7(3): 498-508.
- 37 Shi Y, Grogan P, Sun H, et al. Multi-scale variability analysis reveals the importance of spatial distance in shaping Arctic soil microbial functional communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 86: 126-134.
- 38 Lomolino M. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 2001, 10(1): 3-13.
- 39 McCain C M. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 2005, 86(2): 366-372.
- 40 McCain C M. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be 'higher' in the tropics. *Ecology Letters*, 2009, 12(6): 550-560.
- 41 Cardelus C L, Colwell R K, Watkins J E. Vascular epiphyte distribution patterns, explaining the midelevation richness peak. *Journal of Ecology*, 2006, 94(1): 144-156.
- 42 Bryant J A, Lamanna C, Morlon H, et al. Microbes on mountainsides, Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105 (S1): 11505-11511.
- 43 Fierer N, McCain C M, Meir P, et al. Microbes do not follow the elevational diversity patterns of plants and animals. *Ecology*, 2011, 92(4): 797-804.
- 44 Singh D, Takahashi K, Kim M, et al. A Hump-Backed Trend in Bacterial Diversity with Elevation on Mount Fuji, Japan. *Microbial Ecology*, 2012, 63(2): 429-437.
- 45 Singh D, Lee C L, Kim W S, et al. Strong elevational trends in soil bacterial community composition on Mt. Halla, South Korea. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 68: 140-149.
- 46 Yuan Y, Si G, Wang J, et al. Bacterial community in alpine grasslands along an altitudinal gradient on the Tibetan Plateau. *FEMS microbiology ecology*, 2014, 87(1): 121-132.
- 47 Shen C, Xiong J, Zhang H, et al. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 204-211.
- 48 Shen C, Liang W, Shi Y, et al. Contrasting elevational diversity patterns between eukaryotic soil microbes and plants. *Ecology*, 2014, 95(11): 3190-3202.
- 49 Yang T, Weisenhorn P, Gilbert J A, et al. Carbon constrains fungal endophyte assemblages along the timberline. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(8): 2455-2469.
- 50 Yang Y, Gao Y, Wang S, et al. The microbial gene diversity along an elevation gradient of the Tibetan grassland. *The ISME Journal*, 2014, 8(2): 430-440.
- 51 Zhou J, Deng Y, Luo F, et al. Phylogenetic molecular ecological network of soil microbial communities in response to elevated CO<sub>2</sub>. *mBio*, 2011, 2(4): e00122-11.
- 52 Larsen P E, Field D, Gilbert J A. Predicting bacterial community assemblages using an artificial neural network approach. *Nature Methods*, 2012, 9(6): 621-625.

53 Ladau J, Sharpton T J, Finucane M M, et al. Global marine bacterial diversity peaks at high latitudes in winter. *The ISME Journal*, 2013, 7(9): 1669-1677.

54 Barberán A, Dunn R R, Reich B J, et al. The ecology of microscopic life in household dust. *The Proceedings of the Royal Society B*, 2015, 282(1814): 20151139.

## Current Status and Development Trend of Soil Microbial Biogeography

Chu Haiyan<sup>1</sup> Wang Yanfen<sup>2</sup> Shi Yu<sup>1</sup> Lyu Xiaotao<sup>3</sup> Zhu Yongguan<sup>4</sup> Han Xingguo<sup>3</sup>

(<sup>1</sup> Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

<sup>2</sup> University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

<sup>3</sup> Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China;

<sup>4</sup> Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361021, China )

**Abstract** Soil microbial biogeography is to study the spatial distribution pattern of soil microorganisms and their changes over time. Soil microbial biogeographical study can help to find out unknown biological resources in soils, to understand the mechanisms of formation and maintenance of microbial diversity in soils, and to predict the evolutionary direction of terrestrial ecosystem functioning. Since the vast majority of soil microorganisms cannot be cultivated and the techniques for microbial community analysis are limited, soil microbial biogeography has lagged behind the biogeography of plants and animals for a long time. Since twenty-first century, the breakthrough of high-throughput sequencing and bioinformatics analysis has brought unprecedented opportunities for soil microbial biogeography, making it a hot spot in the field of soil biology and microbial ecology in the world. In this paper, we expatiated the present research status of soil microbial biogeography, suggested the research direction and development trend, and prospected the future research in this field.

**Keywords** soil microbiology, biogeography, research status, development trend

**褚海燕** 中科院南京土壤所研究员，中科院“百人计划”入选者。主要研究领域为土壤微生物生态、微生物生物地理、环境微生物基因组等。发表论文128篇，其中SCI收录71篇。国际期刊 *Environmental Microbiology*、*Scientific Reports*、*M-Systems* 编委，中国土壤学会土壤生物与生化专业委员会委员，中国微生物学会农业微生物专业委员会委员。E-mail: hychu@issas.ac.cn

**Chu Haiyan** Received B.S. and M.S. degrees from Anhui Agriculture University in 1994 and Huazhong Agriculture University in 1997, respectively, received Ph.D. degree in soil microbiology from the Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences (CAS). Prior to current post, he was with Japan International Research Center for Agricultural Sciences and National Institute for Agro-Environmental Sciences in Japan for four years and Queen's University, Canada for three and half years. In August 2010, he joined the Institute of Soil Science under the Hundred Talent Program of CAS. His research interests are soil microbial ecology, microbial biogeography, and metagenomics. He is currently investigating microbial communities in agricultural soils as well as in cold terrestrial ecosystems, and the responses and feedbacks of microbial communities to climate change and agricultural management. He also serves as editorial board member of *Environmental Microbiology*, *Scientific Reports*, and *M-Systems*, as well as the board member of Sub-society of Soil Microbes and Biochemistry, the Soil Science Society of China, and the board member of Sub-society of Agricultural Microbiology, the Chinese Society for Microbiology. He has published 128 journal papers, 71 of them are SCI indexed. E-mail: hychu@issas.ac.cn