

土壤动物与 N 素循环及对 N 沉降的响应

徐国良, 莫江明*, 周国逸, 彭少麟

(中国科学院华南植物研究所, 广东肇庆鼎湖山树木园 526070)

摘要:以主要的生态过程之一——N 循环为对象, 论述了土壤动物不仅对凋落物的分解有重要影响, 而且在 N 素矿化和植物对 N 的吸收过程中也起着重要作用。同时, 日益严重的全球变化问题之一——N 沉降对土壤动物的多样性及其在生态系统中的功能构成了极大的威胁。另还对土壤动物与 N 循环研究的方法、土壤动物在 N 循环过程中的作用机制、热带地区的需求及 N 沉降下土壤动物的响应作了探讨, 并提出, 开展大尺度的专类研究及长期定位研究成为下一步研究的需要。

关键词:土壤动物; N 循环; N 矿化; N 沉降

Relationship of soil fauna and N cycling and its response to N deposition

XU Guo-Liang, MO Jiang-Ming*, ZHOU Guo-Yi, PENG Shao-Lin (South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Dinghu, Zhaoqing, Guangdong 526070). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(11): 2453~2463.

Abstract: This paper reviews based on available scientific knowledge the importance of soil fauna for N cycling and its response to N deposition. The functioning of terrestrial ecosystems depend highly on soil fauna biodiversity, which have characteristic impacts on ecosystem processes. N is usually a limited nutrient element for plant growth, and is also the quantitatively most important mineral element absorbed by plants from the soil. But the supply of N by turnover in the ecosystem fully depends on biological soil processes. The diversity of soil fauna is large and has important impact on this N turnover. It is suggested that 30 percent of N mineralization is due to the action of soil fauna, and the percentage is even higher under the action of macrofauna. Many soil fauna, such as earthworm, termite and enchytraeid can accelerate N mineralization rate significantly. The diversity of functional groups is important in the research of the effect of soil fauna community on N mineralization, but taxonomic diversity's effects are not significant. It is also recovered that soil fauna can enhance the efficiency of N absorption by plants, however, the mechanism of which is not known yet.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30270283); 中国科学院知识创新工程领域前沿资助项目; 中国科学院华南植物研究所所长基金资助项目; 广东省自然科学基金资助项目(021524)

收稿日期:2003-03-25; **修订日期:**2003-10-29

作者简介:徐国良(1975~), 男, 江西德兴人, 博士研究生。从事森林生态系统土壤动物结构、功能及其与全球变化的关系研究。

* 通讯作者: Author for correspondence, E-mail: mojm@scib.ac.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30270283), Field Frontiers Project of CAS Knowledge Innovation Program, Director Foundation of South China Institute of Botany, CAS, and Provincial Natural Science Foundation of Guangdong (No. 021524)

Received date:2003-03-25; **Accepted date:**2003-10-29

Biography: XU Guo-liang, Ph. D. candidate. main research field; forest soil fauna structure, function and their relations with global changes.

N deposition is a serious environment problem globally. It changes soil physical and chemical characteristics, the quality of food, the mutual role of community, and even kill soil life-forms directly. As a result, the diversity of soil fauna and its function in the ecosystem is affected by N deposition. The research methods used in studying soil fauna and N turnover, the impact and its mechanism of soil fauna on N turnover, and the responses of soil fauna to N deposition is discussed in this paper. The demands for soil fauna research in the tropic of N turnover and impact N deposition is outlined.

Key words: soil fauna; N turnover; N mineralization; N deposition

文章编号:1000-0933(2003)11-2453-11 中图分类号:Q958.15 文献标识码:A

陆地生态系统的功能很大程度上依赖土壤生物的多样性,因此,生态学正面临一个走入地下的时代^[1]。在土壤学研究中,土壤生物对土壤化学和物理反应过程的影响成为21世纪研究的主题之一^[2]。土壤动物是土壤生物中一个庞大的群体,所有陆生生态系统中的无脊椎动物大多数生活在土壤里或生命发育周期中的某些时期要在土壤中渡过,生物多样性极其显著,数量惊人,在一平方米的土壤内可取得万数的节肢动物及百万计的线虫^[3]。同时,土壤动物的生物量巨大,约与600亿人口相当^[4],毫无疑问,土壤动物作为物质、能量储存和中转库意义重大,是生态系统的重要一环。

由于土壤微生物在有机物分解和养分矿化中的作用,土壤动物的生态系统功能一直受到忽略^[5]。但实际上,土壤动物的生态功能显著,简单地说,不仅中、大型土壤动物的活动为其它生物创造了得以栖息、繁衍的微环境,并因此被誉为“生态系统的工程师”^[6,7];而且,如果没有土壤动物,土壤养分的分解和淋溶进行得很快,并明显受干湿季影响,土壤动物的功能性作用能使养分更有效地矿化及在整个植物生长季节内缓和地(呈线性)释放^[4]。近年来的大量工作表明,原生动物、线虫、跳虫、蚯蚓和大型节肢动物等在很大程度上直接参与了物质循环的原始过程,而更重要的是它们在土壤生物系统中的调控作用极大地提高了土壤养分的利用效率^[5,8]。

N是植物生长和发育所需的大量营养元素之一,也是植物从土壤中吸收量最大的矿质元素^[9]。N在生态系统中的循环几乎完全依赖生物过程^[10]。由于土壤动物在土壤生物链和食物网中的复杂性和占据着高层营养级,因此与土壤N循环密切相关。许多学者认为,一个愈复杂的土壤动物群落能使更多的土壤养分矿化^[11~13]。

N素格外引人关注的另一原因是人类正面临一个严峻的环境问题——日益增加的N沉降。北美和西欧非城市地区的雨水分析显示了19世纪中叶以来,NO₃⁻的年沉降量有显著的增加;20世纪90年代初,欧洲大部分地区氮沉降量超过10 kg/(hm²·a);在比利时、荷兰、卢森堡等3国和中欧的一部分地区,氮沉降量超过30 kg/(hm²·a);就森林的大气氮输入而言,目前中欧森林大气氮输入大大超过了森林的年需求量^[14]。

国外已在土壤动物与N循环研究领域做了不少的工作,但对于N沉降下土壤动物的响应所知甚少^[10,15]。由于土壤动物大多个体微小、活动性差,而绝大部分N沉降物最终将进入土壤,势必对土壤动物的种类、数量、群落组成、多样性及生态功能造成很大影响^[16,17]。考虑到土壤动物显著的生物多样性和生态功能价值,以及我国现已成为世界第三大酸沉降(其中N沉降是主要部分之一,而且比重越来越高)区的时代背景,理应对这个全球变化课题进行高度关注。

本文首先对国内外土壤动物与N循环研究作一概述,然后结合一些相关研究结果对土壤动物在N沉降下的响应进行探讨,以加深对土壤动物生态功能及其对环境变化的响应的了解,为生物多样性保护和生态环境的可持续发展研究提供参考。

1 土壤动物与N循环

1.1 土壤动物对N循环的影响

1.1.1 土壤动物在物质循环中的作用 凋落物是森林土壤养分的最主要来源。沉积在地表的凋落物在土壤生物的联合作用下碎裂、腐化、分解,最终形成植物可以重新利用的营养物质,进入新一轮循环。在这个

生态过程的运行中,土壤动物群落复杂的层级结构对物质、能量的循环效率发挥着重要的作用^[13]。随着土壤动物数量的增加,土壤有效 N 含量升高^[18];排除土壤动物后,凋落物中 N 的损耗效率明显降低,这暗示着土壤动物能够促进凋落物中的 N 素回归^[19]。具体地说,土壤动物在物质循环中的功能包括:

(1)对凋落物的机械粉碎作用,为下一步的分解活动作准备。

(2)改变土壤的理化性质,创造生物孔隙,混和有机和无机颗粒,形成土壤团聚体,发挥着“生态系统工程师”的重要作用^[7,20]。蚯蚓和白蚁是土壤中最重要“工程师”^[7,20,21,22]。如对蚯蚓在土壤生态系统中贡献的研究可追溯至 1840 年达尔文《壤土的形成》^[8],它也成为土壤动物中最引人注目且被人类了解得比较深入的类群。

(3)通过体内酶和共生菌直接将有机物转化为植物可以吸收利用的成分^[4]。

(4)对整个土壤生物体系的功能性的调控作用^[12,13,23]。

1.1.2 土壤动物对 N 循环的影响 N 素是唯一几乎完全依赖生物过程完成循环的营养元素^[10]。N 素在生态系统中的循环过程主要是指 N 素从一种化学形态向另一种形态转化或在生态系统中不同库之间的转移^[24]。它包括植物残体的 N 素归还、N 矿化过程、微生物的固定和植物根部的吸收过程等。N 素的循环过程影响土壤各级 N 库的状况,而各级 N 库的大小又是控制许多 N 素循环过程的关键^[24]。不难理解,土壤动物的多样性及巨大的生物量决定了其在 N 循环中的重要地位。

据统计,英国栎林每公顷落叶被蚯蚓分解而归还土壤的 N 素大约 100kg;我国也曾在东北、西北、华北、华东十几个省进行测定,估计每年由蚯蚓活动归还土壤的 N 素在每公顷林地中约为 75~128kg^[25]。蚯蚓除对土壤 N 素的积累贡献很大外,对生态系统的 N 平衡还发挥着重要作用,这表现在当 N 素过量时,它能提高土壤的反硝化功能,使 N 素以气态形式离开土壤系统。Knight 等^[26]证明,英格兰未施肥的牧场经蚯蚓地表排泄物丧失的 N 占总反硝化 N 量的 12%,而在施肥的牧场这个比例提高到 26%。蚯蚓等大型土壤动物的活动具有季节性,因此 Anderson 等^[27]指出这有利于保持土壤肥力。因为在植物生长季节,它们积极的活动提高土壤养分矿化率供植物吸收,但在植物吸收力减弱的秋季,它们活动的减少降低土壤养化矿化率,防止土壤养分流失。

白蚁也是在 N 循环中地位极重要的一类大型土壤动物。在热带和亚热带地区,白蚁的类群极为丰富,它们的活动大大加速了有机质的分解和矿化,据 Word^[28]测定,非洲尼日利亚热带疏林中重量仅 3.5g 的白蚁每年能消耗 168g 的有机质碎屑。白蚁还能通过肠内共生菌固定大气中的 N 或把尿酸转化成 NH_3 。因而在热带雨林的大片贫瘠土地中,只有白蚁巢形成了富含营养的较肥沃的场所,也就形成了植物群落的再生基地^[8]。

除蚯蚓和白蚁外,其它土壤动物也有类似的作用。如线虫能明显地调节 N 矿化率^[11,13,29]。取食细菌的变形虫在植物根端表面极薄的水膜上运动,当它们吞食了细菌后,其中 N 素的 1/3 结合到自身,1/3 排出体外,其余的 1/3 则以游离 N 的形式释放到根的表面,供给根端吸收;在北方林区小生境中,接种跳虫或多足动物等能够增加 2~4 倍 NO_3^- 和 NH_4^+ 两种形式的 N 素释放量^[8]。可见,土壤动物对生态系统中的 N 素循环有重要影响。

1.2 土壤动物在 N 矿化中的作用

1.2.1 土壤动物在 N 矿化中的意义 N 矿化是指土壤有机质碎屑中的 N 素,在土壤动物和微生物的作用下,由难以被植物吸收利用的有机态转为可被植物直接吸收利用的无机态(主要为铵态 N)的过程。N 矿化速率决定了土壤中用于植物生长的 N 素的可利用性^[30]。该领域的有关研究对于揭示生态系统功能、生物地球化学循环过程的本质有重要意义。土壤动物和微生物的种类、数量和活动是 N 矿化最直接的决定因素,其生物量也是重要的 N 库^[9]。例如,线虫能大量取食细菌,约折合 $\text{N}20\text{kg}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$,而其同化率较低(15%~40%),多数养分通过排泄释放到土壤中,增加了土壤养分的可利用性^[27]。白虫的生物量则与土壤中铵态 N 数量显著正相关^[31]。据统计,约有 30% N 矿化归因于土壤动物的作用^[32],而在有大型土壤动物存在的情况下,对 N 矿化的贡献率更高。Smith 等^[33]提出 Marion 岛上 88% 的 N 矿化在大型土壤动物的作用下完成。

1.2.2 土壤动物与 N 矿化的试验研究 关于土壤动物在 N 矿化中的作用,国外已进行了许多试验探索。由于野外测定的困难,这些研究绝大多数只在小尺度的试验种群基础上开展,即或者利用土壤中原有的类群或者通过先清除再导入某些特定类群的方法人为构建一系列不同多样性水平的试验土壤动物群落进行研究。国内尚没有类似工作。下面是他们取得的一些主要成果:

(1)单一土壤动物类群或仅与微生物结合作用的研究 Ferris 等^[34]用沙柱培养的方法比较对照了不同线虫对 N 矿化的影响,认为线虫能显著增加 N 矿化率。Clarholm^[35]报道,生长在灭菌后接种细菌和原生动物的土壤中的植株比生长在无原生动物的土壤中多 75% 的 N 素。将不同种线虫与微生物混和,结果各种处理都提高了土壤 NH_4^+ 的浓度^[12]。Verhoef 等^[36]也指出,跳虫 *Tomocerus minor* 能够促进 N 素从凋落物层回归到土壤。中、大型土壤动物对 N 矿化的促进作用更加显著。例如线蚓 *Cognettia sphagnetorum* 能明显提高凋落物 N 释放量^[11,37],而蚯蚓在大量试验中都被证明能提高土壤 N 矿化率^[38~41]。

单一类群的研究可以知道不同类土壤动物的作用。根据已有的试验结果可知,大多数土壤动物类群对 N 矿化都有正向促进作用,而中、大型类群由于具有较大的生物量及较强的活动性,作用更为明显。但在自然系统中,不同生物群落之间并非简单的组合,互相制约或促进的作用必然存在,因此,不同类群的混和群落的研究有助于进一步揭示土壤动物的生态功能。

(2)多类群混和群落对 N 矿化影响的研究 Bengtsson 等^[42]构建了一个包括多种小型节肢动物和线蚓的混和土壤动物群落,8 星期后,观察到它们刺激了 NH_4^+ 的大量释放;而包括线虫、线蚓及其它小型节肢动物的群落,与单独的微生物群落相比,在 20 星期的试验进程中的大部分时间内都提高了 NH_4^+ 含量^[43,44]。Persson^[45]利用线虫和微生物群落做实验,在不同温度和湿度条件下,得出土壤动物的存在均提高了 N 矿化率。Huhta 等^[46],Setälä 等^[23],Setälä^[47]等也支持这个结论。实验所用的分解基质的种类存在一定的影响。例如利用桦叶凋落物为基质的研究在所有试验中都能得出一致的结果,但利用云杉针叶凋落物则会出现例外情况^[23,48]。将多种土壤动物类群混和研究对 N 矿化的影响还存在另一个问题,即组分生物之间的相互作用及不同的土壤动物组合可能导致不同的结果。Setälä 等^[47,49]证实多样化的土壤动物群落能明显促进桦树和松树幼苗对 N 的吸收和生长,但在一次实验中发现由于土壤动物对微生物的过度消耗,结果尽管提高了土壤 N 矿化量,但却抑制了幼苗的生长。Vedder 等^[50]通过先清除再导入土壤动物的方法研究不同土壤动物群落的作用,最后提出,与单一微生物群落相比,加入中型土壤动物对 N 矿化无明显影响,只有在同时加入中型和大型土壤动物后才提高了 N 矿化率。但是,也有与上述研究完全相反的结论。Sulkava 等^[31]认为多样化的小型动物群落在各种温湿度条件下对 N 矿化率都无明显影响,而在干燥的土壤中完全的土壤动物群落反而会抑制 N 矿化。

混和土壤动物群落表现的是功能团水平上的作用。不同功能团由于受内部作用及外部各因素的影响,表现出的生态功能存在一定的差异,这比单一类群的作用复杂得多。但目前,人们只能对少数土壤动物类群进行组合研究,而且对其功能类型的划分也还没有明确的标准。

(3)分类学多样性在 N 矿化研究中的意义 Faber 等^[51]选择了 3 种跳虫,通过单独利用、两两组合和三者并存 3 种处理,观察比较它们对凋落物 N 损耗和 NO_3^- 淋失的影响,结果并未发现存在差异。Laakso 等^[52]专门设计了一个试验,即利用同一个营养级的 1~5 个物种,研究物种的多样性对幼苗的生长有无影响,结论也是否定的。然而,这些实验设计未免过于简单。于是,最近有人构建了一个“复杂”的群落,它包括 10 种细菌、10 种真菌、一种食细菌线虫、一种食真菌线虫和一种捕食性线虫,最后得出:相对于物种多样性,不同功能型的组合更能影响系统的功能^[12]。由此,可以得出这样的结论,与地上生物不同,分类学意义上的物种多样性在土壤动物生态系统功能研究中具有局限性,它可能与土壤动物的多食性有关,因为这使得某个物种可以轻易地找到可以利用的资源和在生态系统中拥有较多的替代者,在缺失的情况下不会影响整个系统的功能。

(4)关键种的影响 小型节肢动物中的跳虫和螨类能在各种湿度条件下促进 N 素矿化,即使在干旱天气,微生物活动受抑制的情况下也能保证植物根对一定量无机 N 的需求^[45]。很明显,线蚓也是一个影响土壤 N 矿化的关键种,而且可以说许多包含线蚓的多样性土壤动物群落对 N 矿化表现出的正效应,从根本

上来说,也可能源于线蚓的存在^[11,42,44,47]。Sulkava 等^[31]甚至认为通过控制线蚓的数量和生物量可以调节小型节肢动物对 N 矿化的影响。例如,当将线蚓加入微生物+食菌线虫群落时,很明显地提高了幼苗对 N 的吸收力及生物量;然而,通过加入线蚓的捕食者减少其数量后,植物对 N 的吸收随之减少。据此,Huhta 等^[53]提出线蚓是针叶林土壤动物调节 N 矿化的关键种。关键种在生物群落功能中有决定性的作用,显然,它可以为研究提供某种捷径。但在土壤动物学领域,仅仅对欧洲针叶林中线蚓的关键种地位有较明确的认识,而在其它地区,不仅没有相关研究,甚至还没有得到相应的关注。

(5)捕食者的影响 Setälä 等^[41]将捕食性线虫加入微生物和食菌线虫构成的群落中,结果捕食效应没有对 N 矿化产生影响。把食线虫螨加入微生物和食菌线虫群落中,虽然可以发现线虫数量减少,但也没有发现对 N 矿化的影响^[54]。为了进一步研究捕食者的影响,Setälä 等^[55]利用顶级捕食者 Carabids 和 Centipedes 进行试验,结果虽然捕食者显著减少了猎物的生物量,但这种影响并未反应到有机物的分解率和幼苗的生长上。在一个包含 3 个营养级:微生物(10 种细菌和 10 种真菌)、植食性线虫(1 种食细菌和 1 种食真菌)和一种捕食性线虫的“复杂”群落中,只在试验最后才表现出 N 矿化受到轻微抑制作用^[12]。与上述结果不同的是,在 Laakso 等^[52]的研究中,虽然在 4 种甲螨、4 种跳虫和微生物构成的群落中捕食效应对 N 动态无影响,但有选择地加入一种捕食螨后能使 N 矿化减少。由此可见,捕食者对 N 循环的影响不大。这在以杂食性为主的土壤动物群落的生态功能中是否为一普遍现象,值得进一步探讨。

1.3 土壤动物对 N 吸收的影响

早就有人指出,假如没有土壤动物的活动,单由大量繁殖的微生物进行作用,土壤 N 化合物分解和淋失过程将进行得很快,并明显地受气候干湿季的影响,而土壤动物的存在可使矿化物质在整个植物生长季节内缓和地(呈线性)释放,即在植物生长期土壤动物活动加强提高植物 N 吸收率,在非生长期土壤动物活动减弱抑制 N 素的释放^[4]。Faber 等^[51]提出,在有土壤动物存在的情况下,N 矿化率提高,淋失减少,植物根吸收 N 量显著增加。近年来的许多研究也证实了这个结论。蚯蚓的活动能促进植物幼苗叶生长量及含 N 量都显著增加^[38]。与单独微生物群落的作用比较,在多样化的土壤动物群落作用下,桦树和松树幼苗对 N 的吸收及生长量明显提高^[11,47]。实际上,要深入研究土壤动物对 N 吸收的影响,必须了解植物根部土壤动物之间及与微生物和根之间的相互作用^[32,56]。Alpei 等^[57]认为蚯蚓能提高植物对 N 素的吸收和生长,部分因为蚯蚓的存在减少了根的生物量,而根生长的补偿能力促使其吸收 N 能力加强;同时,他也提出了一些挑战性的结论,如尽管原生动物的存在使根生物量提高 21%,但根含 N 量并不发生变化;线虫也有类似情况。对此,他的解释是,原生动物的存在增加根生物量和吸 N 能力的同时也由于大量消耗固 N 细菌的生物量使土壤 N 淋失显著增加。Setälä 等^[49]在一次试验中发现,由于土壤动物使真菌过度减少反而抑制了松树幼苗的营养吸收和生长。

总的来说,尽管已观察到土壤动物的存在能促进植物的 N 吸收力,但对其中的机理还不甚了解,今后需要更细致地研究土壤动物在根圈生物中的作用、N 素在土壤与植物根之间转移机制和土壤动物对根吸收能力的影响。这应该引起重视,因为它直接关系到植物对营养物质的利用效率和生长状况。

2 土壤动物对 N 沉降的响应

2.1 N 沉降影响土壤动物的理论依据

在森林生态系统中,土壤动物、微生物和土壤环境之间形成一种相对动态平衡,额外因素的介入必然影响这种动态的平衡,引起系统的变化。国外近年利用 FACE(Free-Air CO₂ Enrichment)开放式 CO₂ 系统对土壤动物在 CO₂ 浓度升高下的反应进行了比较深入的研究^[58~61]。理论上,N 沉降也将对土壤动物群落产生重要影响,其根据为:

(1)酸性沉降物可以直接接触引起土壤动物死亡和通过摄入使其机体衰弱,成长速度、繁殖能力减退、数量减少^[62]。

(2)改变土壤的理化性质。如长期较高浓度的 N 沉降能造成土壤酸化^[14],而 pH 值是土壤动物分布的限制性因素,大多数土壤动物适宜在微酸和中性条件下生活,土壤 PH 值的变化将影响土壤动物的丰度^[63~65];另外,土壤其它特性的改变也对土壤动物有重要影响,如水解 N 是影响蛭蟥类动物和土壤动物总

数的最主要因素^[66];而铵态 N 与土壤白虫的生物量直接相关^[31]。

(3)改变分解基质的质量,通过食物适应性产生选择性影响。例如,N 沉降增加可以增加凋落物中 N 素含量,使凋落物 C:N 值降低^[67]。

(4)改变土壤生物群落之间的关系和作用,影响群落结构和功能。例如,土壤 N 素额外增加后能使蚯蚓生物量减少,原因之一是 N 素增加直接刺激微生物数量大增,而蚯蚓在与微生物对 N 的竞争中处于劣势^[68]。Wolter 等^[69]提出全球变化能削弱地上、地下生物群落之间的联系及其功能性关系,从而导致生态系统效能降低。

2.2 N 沉降影响土壤动物的实践根据

在试验研究上,虽然目前还没有特定的全球变化实验来评价 N 沉降对土壤动物的影响,但国外已有的一些关于 N 素变化对土壤动物影响的小尺度研究可以初步地认识 N 沉降的影响。

一般来说,土壤中 N 素的额外增加对土壤动物群落的影响都是消极的。在著名的 NITREX 试验中发现部分土壤动物对 N 沉降产生了负面反应^[15]。在 N 沉降过程中,由于单一营养物质高量输入,通过群落嗜好性的不同及种间竞争作用使群落趋向单一,多样性减少,但总体数量可能增加。例如,在施 N 处理下,弹尾目数量在施 N 地要高于未施 N 地 1 倍^[70];但只在铵态 N 浓度较低时,弹尾目昆虫的多样性达到最高^[71];另外,N 素增加也会导致某些土壤动物数量大减,如施 N 后马陆(millipedes)密度减少了 46%^[68]。

N 沉降对土壤动物的影响也存在复杂的互动机制,它受地理条件、植被、土壤状况和 N 沉降浓度等诸因素的影响。在碱性土壤中,土壤动物类群数与 pH 值呈负相关^[65],但在微酸性环境中则呈现正相关^[72]。高浓度的 N 沉降对土壤动物有消极影响,但低浓度的 N 沉降却能提高生物多样性^[15,36]。另外,土壤动物群落对外界干扰也并不是完全被动的,它还具有一定的抵御能力,在土壤层较厚的情况下愈能削弱外界的干扰,这不仅由于土壤本身的缓冲作用,还归因于土壤动物的多食性,可以找到较多替代食物源和栖息所^[5]。

总之,目前人们对 N 沉降下土壤动物的反应还所知甚少,而人类正面临着日益严重的 N 沉降。开展较大尺度的专类研究以了解土壤动物的响应机制,全面评价 N 沉降对其的影响已成为迫切需要。

3 问题讨论与展望

3.1 关于研究方法

至今,国内只是在进行土壤动物野外调查的基础上提出过它们与土壤 N 素含量之间的相关关系。然而国外早在 10 多年前就开始在室内人工控制环境下进行研究。他们一般是选择一定的作用基质(如特定的凋落物,包含/不包含微生物等),然后导入土壤动物的不同种类、功能团、营养级,通过比较分析 N 素的变化得出土壤动物的影响。这种方法在量化研究土壤动物的生态系统功能方面意义重大。不过,已有的研究工作也存在缺陷,即它们几乎都属于室内小尺度的试验,其包括的土壤动物类群少得可怜。如 Faber 等^[51]的研究中只有 3 种跳虫;Laako 等^[52]利用了 4 种甲螨、4 种跳虫和 1 种捕食螨;在一个最“复杂”的群落里包括 10 种细菌、10 种真菌、1 种食细菌线虫、1 种食真菌线虫和 1 种捕食性线虫^[12]。相对于结构复杂,数量众多的土壤动物群落,如此小尺度的试验对于研究它的生态系统功能来说显然过于简单,结果往往会夸大实验动物的实际作用^[73],而不能代表真正意义上的土壤动物多样性及其对生态系统的影响。但它为进一步的研究打下了良好的基础。

3.2 关于土壤动物群落在 N 循环中的作用机制

与地上生物不同,物种水平上的多样性在 N 循环研究中并不重要。根据现有明确将物种多样性与物种组合群影响区分开的 3 个研究结果,无论 C 还是 N 循环都与后者相关而非物种丰度的问题^[12,51,52];在原营养级的基础上再加入其它营养级的动物,几乎总能促进 N 矿化和植物生长^[11,49],即营养级的变化将影响 N 循环动态。这受到土壤动物多食性的影响。已有足够的证据表明,大多数土壤动物都不选择性取食而具高度的多食性^[74],例如线蚓、蚯蚓等许多生态功能显著的类群都是杂食性的^[75,76]。这种特性使得土壤动物只要具备一定类型的营养群体,即使种类丰富度极低,也能完成其生态系统功能^[53],而在同一营养级中,单个物种拥有较多的生态替代者,它的缺失对整个土壤系统的功能没有影响^[5]。

同一营养类型的物种形成的群体可以认为是功能团(functional group)的一种形式。人们早就认识到

一些物种在生态系统中起着相似的作用,当一个物种数量减少时,可由另一物种代替其位置,不影响生态系统的功能,Root^[77]最早将这些以相似方式利用相同环境资源的物种群称为“协同体”(guild),现在人们广泛称之为功能团。以功能团为基本单位研究土壤动物多样性、生物量及动态与生态过程的关系,了解土壤动物的生态系统功能看来是个比较理想的选择,因为它不仅可以使庞大的土壤动物群体简化,而且还可避免分类学多样性研究面临的困难及其局限性。目前,限于对土壤动物的了解,人们对其功能团的划分还相当粗糙,而且缺乏明确的标准。为了深入研究土壤动物的生态功能,首先迫切需要解决这个问题。

另外,值得注意的还有关键种的问题。例如线蚓(*Cognettia sphagnetorum*)就能发挥比包含多个小型节肢动物群落更明显的生态效应^[11,31],因此,在北欧针叶林中,这种线蚓的存在与否对 N 矿化的影响,至少与一个典型的小型节肢动物群落相当^[53]。这说明关键种在土壤生态系统中的重要作用。明确土壤动物群落中的关键种,不仅可以使研究工作事半功倍,而且对生态系统的保护和管理、质量评价提供依据。今后,应加强对各种不同地理、气候、植被、土壤条件下土壤动物关键种的研究。

3.3 热带地区急需开展土壤动物与 N 循环间的研究

由于经济和历史的原因,土壤动物与 N 素循环的相关研究几乎都集中在北欧国家,所利用的试验材料和研究对象都具当地特色,而且其研究的尺度也很小,不能说明热带条件下土壤动物的生态系统功能。加强热带地区土壤动物在 N 循环中的作用研究,不仅是基于地域的不同,而且因为在湿润条件下,土壤动物对 N 矿化的影响比干燥条件下更显著^[19]。在热带湿润条件下,土壤动物密度更高,具有更丰富的功能团,包含各种类型的小型、中型和大型动物,所以具有更重要的生态系统功能。在热带,大型土壤动物对凋落物分解的调控作用比气候的影响更重要^[19]。所以,北欧发展起来的土壤动物与 N 循环研究在热带地区的应用受到很大限制。在充分建立“热带条件”概念的基础上,从热带需求出发,研究土壤动物的生态系统功能具有显著的意义。

国内对森林生态系统中土壤动物的结构和功能已做了许多宏观上的研究和探索^[78~81]。但限于实验条件,在利用室内试验种群进行定量研究及对土壤动物在营养元素循环过程中的作用机理等方面还几乎是空白。如营养元素 N,国内仅在野外调查的基础上提出过土壤动物与土壤 N 素含量之间的相关关系。中国地大物博,气候、地理条件多样,其中属于热带、亚热带的区域广大,随着经济的发展,实验条件的改善,结合工业发展造成日益严重的 N 沉降问题,开展土壤动物在 N 素回归、矿化和吸收等方面的研究更显急需。

3.4 N 沉降下土壤动物的响应

几十年来,大气氮化合物的沉降量已明显增加,欧洲和北美的情况最为严重,我国酸雨中 N 的比重也持续增加,而且在一些区域已出现很高的氮沉降量^[82];1994 年广东全省降雨 pH 年均值为 4.86,较 1993 年降低了 0.07 个 pH 单位,酸雨频率 46.4%,较 1993 年增加了 3%,其中 NH_4^+ 浓度比美国酸雨区高出 5~10 倍^[83]。高浓度 N 沉降形成的酸雨对环境的影响是很严重的,20 世纪 80 年代初期,欧洲出现大面积的欧洲冷杉(*Abies alba* Mill.)和欧洲云杉(*Picea abies* Karst.)死亡现象,其后迅速波及到欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)和山毛榉(*Fagus sylvatica* L.),我国南方重酸雨区也发现了一些严重的森林衰亡现象^[83]。

森林、树木的消失是可见的,但土壤动物的变化则不易觉察。目前,虽然没有专门的 N 沉降下土壤动物响应的研究报道。但 N 作为一种重要的营养元素及其几乎完全依赖生物过程循环的特性,结合土壤动物在生态系统中的重要功能及已有的关于土壤动物与 N 素循环的相关关系,可以预言,日益严重的 N 沉降必对土壤动物造成明显影响,进而削弱整个生态过程的运行效率。

要全面、深入地了解 N 沉降下土壤动物的动态,开展大尺度的野外试验是必要的。恰如 20 世纪 90 年代初国际上出现的 FACE(Free Air CO_2 Enrichment)开放式 CO_2 系统在大气 CO_2 浓度升高对生物影响研究中所取得的成果^[58~61]。在著名的 NITREX 试验中,利用人工模拟 N 沉降研究其对生物区系的影响,发现弹尾目和甲螨亚目两个土壤动物类群发生了负面反应,但基于这样的数据基础显然无法对 N 沉降下土壤动物群落的响应作出评价^[15]。所以针对 N 沉降下土壤动物研究的专门的实验设计及全面的分析已成为下一步工作的需要。

此外,长期的定位研究对 N 沉降的影响也很重要,这可以理解为大时间尺度上的研究。长期地对大气

N 沉降状况及土壤动物群落动态进行记录、分析,建立土壤动物数据库和信息系统,不仅可以通过生物变异情况促进生物多样性保护,更重要的是为土壤健康评价提供土壤动物学指标,为生态系统的可持续发展做出贡献。

References:

- [1] Copley J. Ecology goes underground. *Nature*, 2000, **406**: 452~454.
- [2] Zhao Q G, Zhou J M. Contribution to development and innovation for soil science in 21century. *Soil*, 2002, **34** (5):237~256.
- [3] Workgroup of Research Methods of Soil Fauna. *Handbook of research methods of soil fauna*. Beijing: Chinese Forest Press, 1998.
- [4] Zhang R Z. Research situation of soil fauna of ecosystem in foreign countries. *Forest Ecosystem Research*, 1980, (1):257~264.
- [5] Haimi J, Fritze H and Moilanen. Responses of soil decomposer animals to wood-ash fertilization and burning in a coniferous forest stand. *Forest Ecology and Management*, 2000, **129**:53~61.
- [6] Jones C G, Lawton J H and Shachak M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 1994, **69**: 373~386.
- [7] Lavelle P. Faunal activities and soil processes; adaptive strategies that determine ecosystem function. In: Etchevers J D, Aguilar A, Nunez R, et al. Eds. *Trans. 15th world Cong. Soil Sci.* 1, 1994. 189~220.
- [8] Yin W Y. Recent research situation of soil animal. *Life Sciences*, 1993, **5**(3):1~4.
- [9] Li G C, Han X G, Huang J h, et al. A review of affecting factors of soil nitrogen mineralization in forest ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(7):1187~1192.
- [10] Regional Office for Europe. Effects of airborne nitrogen pollutants on vegetation; critical loads. Available from www.who.dk/Activities/. 2000. 17~24.
- [11] Setälä H and Huhta V. Soil fauna increase *Betula pentula* growth; laboratory experiments with coniferous forest floor. *Ecology*, 1991, **72**:665~671.
- [12] Mikola J and Setälä H. No evidence of trophic cascades in an experimental microbial-based soil food web. *Ecology*, 1998, **79**:153~164.
- [13] Heneghan L, Coleman D C, Zou X, et al. Soil microarthropod contributions to decomposition dynamics; tropical-temperate comparisons of a single substrate. *Ecology*, 1999, **80**:1873~1882.
- [14] Xiao H L. Effects of atmospheric nitrogen deposition of forest soil acidification. *Forest Sinica*, 2001, **37**(4):111~116.
- [15] Boxman A W, Blanck K and Brandrud T, et al. Vegetation and soil biota response to experimentally-changed nitrogen inputs in coniferous forest ecosystems of the NITREX project. *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**:65~79.
- [16] Lawton J H, Bignell D E, Bloemers G F, et al. Carbon flux and diversity of nematodes and termites in Cameroon forest soils. *Biodiversity and Conservation*, 1996, **5**: 261~273.
- [17] Wall D H and Moore J C. Interactions underground; Soil biodiversity, mutualism, and ecosystem processes. *BioSci*, 1999, **49**:109~117.
- [18] Huang L X, Sheng S H. A study of the effects of soil animals on soil nutrients in non-tillage ecosystem. *Rural Eco-Environment*, 1996, **12**(4):8~10.
- [19] Gonzalez G, Seastedt T R. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. *Ecology*, 2001, **82**(4):955~964.
- [20] Edwards C A, Bohlen P J. *Biology and ecology of earthworms*. Chapman and Hall, London, 1996. 425.
- [21] Martin A and Marinissen J C Y. Biological and physicochemical processes in excrements of soil animals. *Geoderma*, 1993, **56**:331~347.
- [22] Hendrix P F, Ed. *Earthworm ecology and biogeography in North America*. Lewis, Boca Raton, 1995. 244.
- [23] Setälä H and Huhta V. Evaluation of the soil fauna impact on decomposition in a simulated coniferous forest floor. *Biol. Fertil. Soils*, 1990, **10**:163~169.
- [24] Li X Z, Chen Z Z. Nitrogen loss and management of grazed grassland. *Climatic and Environment Research*, 1997,

- 2(3):241~250.
- [25] Zhu X. The role of forest animal in forest ecosystem. *Forest Ecosystem Research*, 1985. 46~49.
- [26] Knight D, Elliot P W, Anderson J M, et al. The role of earthworms in managed, permanent pastures in Devon, England. *Soil Biology and Biochemistry*, 1992, **24**: 1511~1517.
- [27] Anderson J M, Huish S A, Ineson P, et al. Interactions of invertebrates, micro-organisms and tree roots in nitrogen and mineral element flux in deciduous woodlands. Pages 377~392 in Fitter AH, ed. *Ecological Interactions in Soil*. London: Blackwell Scientific, 1985.
- [28] Word T G. The role of termite (Isoptera) in decomposition processes. In: Anderson. J. M. and A. Mac Fadyen eds. *The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes*. Oxford: Blackwell, 1976.
- [29] Heneghan L and Bolger T. Effects of component of "acid" rain on soil microarthropods' contribution to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology*, 1996, **33**:1329~1344.
- [30] Koblberg R L, Rouppet B, Westfall D G, et al. Evaluation of an insitunet soil nitrogen mineralization method in dry-land agroecosystem. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1997, **61**(3):504~508.
- [31] Sulkava P, Huhta V and Laakso J. Impact of soil faunal structure on decomposition and N-mineralization in relation to temperature and soil moisture in forest soil. *Pedobiologia*, 1996, **40**:505~513.
- [32] Griffiths B S. Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil: their effects on microbial activity and nitrogen mineralization in decomposition hotspots and the rhizosphere. *Plant Soil*, 1994, **164**:25~33.
- [33] Smith V R and Steenkamp M. Soil macrofauna and nitrogen on a sub-Antarctic island. *Oecologia*, 1992, **92**:201~206.
- [34] Ferris H, Venette R C and Meulen H R, et al. Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil*, 1998, **203**(2):159~171.
- [35] Clarholm M. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biol. Biochem.*, 1985, **17**(2):181~187.
- [36] Verhoef H A, Dorel F G and Zoomer H R. Effects of nitrogen deposition on animal-mediated nitrogen mobilization in coniferous litter. *Biol. Fertil. Soils*, 1989, **8**:255~259.
- [37] Williams B L and Griffiths B S. Enhanced nutrient mineralization and leaching from decomposition Sitka spruce litter by enchytraeid worms. *Soil Biol. Biochem.*, 1989, **21**:183~188.
- [38] Haimi J, Einbork M. Effects of endogeic earthworms on soil and plant growth in coniferous forest soil. *Biol. Fertil. Soils*, 1992, **13**:6~10.
- [39] Haimi J, Huhta V and Boucelham M. Growth increase of birch seedlings under the influence of earthworms—a laboratory study. *Soil Biol. Biochem.*, 1992, **24**:1525~1528.
- [40] Robinson C H, Ineaon P, Pearce T, et al. Nitrogen mobilization by earthworms in limed peat soils under *Picea sitchensis*. *J. Appl. Ecol.*, 1992, **29**:226~237.
- [41] Scheu S and Parkinson D. Effects of earthworms on nutrient dynamics, carbon turnover and microorganisms in soils from cool temperate forests of the Canadian Rocky Mountains—laboratory studies. *Appl. Soil Ecol.*, 1994, **1**:113~126.
- [42] Bengtsson G, Berden M and Rundgren S. Influence of soil animals and metals on decomposition processes; a microcosm experiment. *J. Environ. Quality*, 1988, **17**:113~119.
- [43] Setälä H, Haimi J and Huhta V. A microcosm study on the respiration and weight loss in birch litter and raw humus as influenced by soil fauna. *Biol. Fertil. Soils*, 1988, **5**:282~287.
- [44] Huhta V, Setälä H, Haimi J. Leaching of N and C from birch leaf litter and raw humus with special emphasis on the influence of soil fauna. *Soil Biol. Biochem.*, 1988, **20**:875~878.
- [45] Persson T. Role of soil animals in C and N mineralization. *Plant and Soil*, 1989, **115**:241~245.
- [46] Huhta V, Setälä H. Laboratory design to simulate complexity of forest floor for studying the role of fauna in the soil processes. *Biol. Fertil. Soils*, 1990, **10**:155~162.
- [47] Setälä H. Growth of birch and pine seedlings in relation to grazing by soil fauna on ectomycorrhizal fungi. *Ecology*, 1995, **76**:1844~1851.
- [48] Setälä H, Martikainen E, Tynismäa M, et al. Effects of soil fauna on leaching of nitrogen and phosphorus from experimental systems simulating coniferous forest floor. *Biol. Fertil. Soils*, 1990, **10**:170~177.

- [49] Setälä H, Rissanen J and Markkola A. Conditional outcomes in the relationship between pine and ectomycorrhizal fungi in relation to biotic and abiotic factors. *Oikos*, 1997, **80**:112~122.
- [50] Vedder B, Kampichler C, Bachmann G, *et al.* Impact of faunal complexity on microbial biomass and N turnover in field mesocosms from a spruce forest soil. *Biol. Fertil. Soils*, 1996, **22**:22~30.
- [51] Faber J H, Verhoef H A. Functional differences between closely-related soil arthropods with respect to decomposition processes in the presence or absence of pine tree roots. *Soil Biol. Biochem.*, 1991, **23**:15~23.
- [52] Laakso J, Salminen J and Setälä H. Effects of abiotic conditions and microarthropod predation on the structure and function of soil animal communities. *Acta Zool. Fennica*, 1995, **196**:162~167.
- [53] Huha V, Persson T and Setälä H. Functional implication of soil fauna diversity in boreal forests. *Applied Soil Ecology*, 1998, **10**:277~288.
- [54] Martikainen E and Huhta V. Interactions between nematodes and predatory mites in raw humus soil; a microcosm experiment. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 1990, **27**:13~20.
- [55] Setälä H, Marshall V and Trofymow T. Influence of body size of soil fauna on litter decomposition and ¹⁵N uptake by poplar in a pot trial. *Soil Biol. Biochem.*, 1996, **28**:1661~1675.
- [56] Kuikman P J, Jansen A G, van Veen J A, *et al.* Protozoan predation and the turnover of soil organic carbon and nitrogen in the presence of plants. *Biol. Fertil. Soils*, 1990, **10**:22~28.
- [57] Alphe J, Bonkowski M and Scheu S. Protozoa, Nematoda and Lumbricidae in the rhizosphere of *Hordelymus europaeus* (Poaceae); faunal interactions, response of microorganisms and effect on plant growth. *Oecologia*, 1996, **106**:111~126.
- [58] Runion G B, Curl E A and Rogers H H, *et al.* Effects of CO₂ enrichment on microbial populations in the rhizosphere and phyllosphere of cotton. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, **70**:117~130.
- [59] Treonis A M and Lussenhop J F. Rapid response of soil protozoa to elevated CO₂. *Biology and Fertility of Soils*, 1997, **25**:60~62.
- [60] Yeates G W, Tate K R and Newton P C D. Response of the fauna of a grassland soil to doubling of atmospheric carbon dioxide level. *Biology and Fertility of Soils*, 1997, **25**:305~317.
- [61] Yeats G W, Newton P C and Ross D J. Response of soil nematode fauna to naturally elevated CO₂ levels influenced by soil pattern. *Nematology*, 1999, 285~293.
- [62] Hu C H, Zheng L Z. The effect of acid deposition on soil fauna. *HuBei Forest Technology*, 1999, (2):41.
- [63] Qian F S, Wang Z Y. Relationship between soil fauna and soil environment in Jujube garden of Shuidong, Anhui Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1995, **6**(1):44~50.
- [64] Shun B. Soil quality and last environment. *Soil*, 1997, (5):225~235.
- [65] Yin X Q, Li J D. Diversity of soil animals community in *Leymus chinensis* grassland. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1998, **9**(2):186~188.
- [66] Su Y C, Gou Y B, Zhang Z H, *et al.* Ecology characters of soil faunas and microorganisms in the north-east heavy frigid region of China. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(10):1613~1619.
- [67] Thimmayya A. The effects of fertilization on soil and litter fauna in Oak Forest. Available from <http://courses.mbl.edu/SES/data/project/1998/thimmayya.pdf>.
- [68] Scheu S, Schaefer M. Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources. *Ecology*, 1998, **79**:1573~1585.
- [69] Wolters V, *et al.* Effects of global changes on above-and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: Implications for ecosystem functioning. *BioScience*, 2000, **50**:1089~1098.
- [70] Rodgers Denis. Soil collembolan (Insecta: Collembola) assemblage structure in relation to understorey plant species and soil moisture on a eucalypt woodland site. *Memoirs of the Museum of Victoria*, 1997, **56**(2):287~293.
- [71] Boxman A W, Van Dam D and Van Dijk H F G, *et al.* Ecosystem responses to reduced nitrogen and sulphur inputs into two coniferous forest stands in the Netherlands. *For. Ecol. Manage.*, 1995, **71**:7~29.
- [72] Zhang X P, Cui G F, Cheng P. Biomass of soil animals in larch plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1996, **7**(2):150~154.
- [73] Brown V K, Gange A C. Insect herbivory below ground. *Ad. Ecol. Res.*, 1990, **20**:1~58.

- [74] Visser S. Role of the invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. In: Fitter A H, Atkinson D, Read D J, *et al*, Eds. *Ecological Interactions in Soil*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1985. 297~317.
- [75] Walter D E. Trophic behaviour of mycophagous microarthropods. *Ecology*, 1987, **68**:226~229.
- [76] Didden W A M. Ecology of terrestrial Enchytraeidae. *Pedobiologia*, 1993, **37**:2~29.
- [77] Root R B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Mon.*, 1967, **37**. 317~350.
- [78] Zhang L Z. Primary investigation of soil fauna in north slope forest ecosystem of ChangBai Mountain. *Research of Forest Ecosystem*, 1980, (1):133~142.
- [79] Cheng P, Fu D Y. Primary studies on the role of soil fauna in material turnover. *Acta Ecologica Sinica*, 1984, **4** (2):172~179.
- [80] Liao C H, Li J X, Huang H T. Soil animal community diversity in the forest of the southern subtropical region, China. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17**(5):549~555.
- [81] Zhang X P, Zhang Y, Hou W L, *et al*. Decomposition of coniferous litter and the function of soil animals in the Xiao Hinggan Mountains. *Scientia Geographica Sinica*, 2000, **20**(6):552~556.
- [82] Ma X H. Effects of rainfall on the nutrient cycling in man-made forests of *cunninghamia lanceolata* and *pinus massoniana*. *Acta Ecologica Sinica*, 1989, **9**:15~20.
- [83] Chou R L, Wu Q. Study on the sensitivity to terriecosystem to acid precipitation. *Advances in Environmental Science*, 1997, **5**(4):8~22.

参考文献:

- [2] 赵其国, 周健民. 为 21 世纪土壤学的创新发展作出新的贡献. *土壤*, 2002, **34**(5):237~256.
- [3] 土壤动物研究方法编写组. *土壤动物研究方法手册*. 北京: 中国林业出版社, 1998.
- [4] 张荣祖. 生态系统中土壤动物国外研究动态. *森林生态系研究*, 1980, (1):257~264.
- [8] 尹文英. 土壤动物学的研究近况. *生命科学*, 1993, **5**(3):1~4.
- [9] 李贵才, 韩兴国, 黄建辉, 等. 森林生态系统土壤 N 矿化影响因素研究进展. *生态学报*, 2001, **21**(7):1187~1192.
- [14] 肖辉林. 大气氮沉降对森林土壤酸化的影响. *林业科学*, 2001, **37**(4):111~116.
- [18] 黄伦先, 沈世华. 免耕生态系统中土壤动物对土壤养分影响的研究. *农村生态环境*, 1996, **12**(4):8~10.
- [24] 李香真, 陈佐忠. 放牧草地生态系统中氮素的损失和管理. *气候与环境研究*, 1997, **2**(3):241~250.
- [25] 朱曦. 森林动物在森林生态系统中的作用. *森林生态系统研究*, 1985. 46~49.
- [62] 胡春华, 郑玲哲. 酸性沉降物对土壤动物的影响. *湖北林业科技*, 1999, (2):41.
- [63] 钱复生, 王宗英. 水东枣园土壤动物与土壤环境的关系. *应用生态学报*, **6**(1):44~50.
- [64] 孙波. 土壤质量与持续环境. *土壤*, 1997, (5):225~235.
- [65] 殷秀琴, 李健东. 羊草草原土壤动物群落多样性的研究. *应用生态学报*, 1998, **9**(2):186~188.
- [66] 苏永春, 勾影波, 张忠恒, 等. 东北高寒地区土壤动物和微生物的生态特征研究. *生态学报*, 2001, **21**(10):1613~1619.
- [72] 张雪萍, 崔国发, 陈鹏. 人工落叶松林土壤动物生物量的研究. *应用生态学报*, 1996, **7**(2): 150~154.
- [78] 张荣祖. 长白山北坡森林生态系统土壤动物初步调查. *森林生态系研究*, 1980, (1):133~142.
- [79] 陈鹏, 富德义. 长白山土壤动物在物质循环中作用的初步探讨. *生态学报*, 1984, **4**(2):172~179.
- [80] 廖崇惠, 李健雄, 黄海涛. 南亚热带森林土壤动物群落多样性研究. *生态学报*, 1997, **17**(5):549~555.
- [81] 张雪萍, 张毅, 侯威岭. 小兴安岭针叶凋落物的分解与土壤动物的作用. *地理科学*, 2000, **20**(6):552~556.
- [82] 马雪华. 在杉木林和马尾松林中雨水的养分淋溶作用. *生态学报*, 1989, **9**(1):15~20.
- [83] 仇荣亮, 吴甬. 陆地生态环境酸沉降敏感性研究. *环境科学进展*, 1997, **5**(4):8~22.