

土壤动物在土壤有机质形成中的作用^①

董炜华，李晓强，宋扬

(长春师范大学城市与环境科学学院，长春 130032)

摘要：作为土壤生态系统重要组成部分的土壤动物，在土壤元素循环转化和迁移过程中发挥着重要的作用。土壤动物是凋落物分解的“微型粉碎机”，通过体内“特殊转换器”，影响土壤有机质的转化、腐殖质的形成。本文从土壤动物对地表枯落物分解入手，分析了影响土壤动物对凋落物分解的因素，土壤动物通过刺激土壤酶活性，与土壤微生物群落一起，加快土壤有机物的分解，促进土壤腐殖质的转化。旨在拓宽土壤动物生态功能，丰富土壤腐殖质形成机理学说，对保护土壤生物多样性、提高土壤地力、保障粮食安全具有重要的科学意义。

关键词：土壤动物；土壤有机质；形成

中图分类号：S154；Q958

土壤动物是指定期或有一段时间在土壤中生活，对土壤形成、发育和演化产生影响的动物，它们与土壤微生物构成了地下生物群落，是陆地生态系统重要组成部分。土壤动物的活动能够改变土壤的通气状况、养分有效性以及微生物活性，在土壤形成、演化及土壤肥力形成演变中发挥重要作用^[1]。土壤动物如蚯蚓、蚂蚁等动物在土壤中掘穴、筑穴及取食活动等可以混合不同层次土壤，增加土壤孔隙度、减小土壤体积质量、改善土壤结构、促进土壤结构形成和养分循环^[1-2]。此外，土壤动物通过直接取食、携带传播、改变土壤环境等方式，影响土壤微生物群落的多样性和功能^[1-2]。土壤动物的日常分泌物、粪便等富含矿质元素，能够增加土壤有机养分的有效性。土壤动物影响有机质在土壤剖面的分布，同时直接或间接影响土壤参数(土壤含水量、养分有效性)^[3]。土壤动物在土壤形成演化中的作用可以概况为通过刺激土壤酶活性，与土壤微生物群落一起，加快凋落物的破碎分解，促进土壤中腐殖质的转化。

1 土壤动物在土壤有机质转化中的作用

凋落物的养分分解与释放是土壤养分形成的主要来源^[4]。陆地生态系统中植物所吸收的矿质营养养分都来自于凋落物归还给土壤的营养元素的循环。凋落物分解速度影响陆地生态系统养分循环的速度，控

制着土壤养分含量的高低。土壤动物为调控凋落物分解速度的重要生物因素，通过对凋落物的啃食、咀嚼，使凋落物破碎，增加凋落物和土壤环境接触的比表面积，利于更多的土壤微生物在其上定居而加速凋落物的分解。土壤动物对凋落物的摄食选择具有专一性，其排泄的粪便、分泌物富含养分，为微生物的生长提供蛋白质来源，刺激微生物活性。土壤动物选择性摄食凋落物的同时取食细菌、真菌等微生物，携带微生物及繁殖体运移、传播，改变土壤中有效营养物质分布，影响微生物群落的生物量和活性，进而调控凋落物的分解、养分释放及土壤中物质循环的速率和方向^[4-10]。众多相关实验指出排除土壤动物的凋落物分解试验，凋落物的分解损耗速率与有土壤动物参加的对照相比明显降低^[5-9]。土壤动物被誉为凋落物分解的“微型粉碎机”。

国内外学者用不同孔径凋落物分解网袋和灭菌处理来区分不同类型土壤动物和微生物对凋落物的分解作用，结果表明大型和中、小型土壤动物与微生物共同作用>中、小型土壤动物与微生物共同作用>微生物单独作用>无生物作用^[12-13]。在温带地区土壤动物对森林凋落物和枯木的分解因树种而异，至少在5年以上。土壤动物对森林枯木分解作用强度最高出现在每年的6—10月，3年内枯木分解仅达20%~50%，针叶树凋落物年分解消耗率小于阔叶树凋落

基金项目：国家自然科学基金项目(31200407、41201248、41161040)、吉林省科技厅自然科学基金项目(20130101109JC)、吉林省教育厅十二五科学技术研究项目(吉教科合字[2015]第357号)和长春师范大学科研创新团队项目(T2013-3)资助。

作者简介：董炜华(1978—)，女，河北唐山人，博士，副教授，研究方向为土壤动物生态及自然地理。E-mail: dongwh78@126.com

物。参与凋落物分解的微生物中，细菌占优势，尤其是分解进行到第三、四周的时候，细菌的数量达到最大^[10]。凋落物种类不同，进行分解的微生物种类和数量也存在差异。有些学者研究发现白蜡树凋落物分解过程中的微生物数量要高于山毛榉，白蜡树凋落物的失重率高于山毛榉^[10]。在凋落物的分解过程中，细菌和真菌共同作用时，凋落物的分解速率明显高于仅细菌或真菌单独作用。通常条件下，细菌的数量占微生物总量的一半以上，细菌在凋落物的分解过程中起主要作用。细菌和真菌间的协同效应能够加速地表凋落物的分解^[11]。针叶林凋落物分解过程中氮等主要元素相对贫乏，增加氮源，能够明显促进凋落物的分解^[14]。

1.1 主要土壤动物类群在凋落物分解过程中的作用

国内外学者研究土壤动物对凋落物分解过程的作用主要集中在白蚁、蚯蚓、马陆、螨类和跳虫等几类土壤动物，它们参与到凋落物的分解过程中，彼此之间协同作用在凋落物分解的过程中发挥作用(表 1)。大型土壤动物能够促进凋落物分解破碎及与土壤中矿物质的混合，刺激中小型土壤动物的分解及土壤中有机质的形成，被称为土壤有机质含量高低的生物指示者^[2,15]。廖崇惠和陈茂乾^[16]在白蚁对小良人工阔叶混交林中枯枝落叶的消耗作用研究中发现正常条件下硬质叶子如大叶相思，其叶质硬、富有纤维，分解速

率相对较慢，原因为大叶相思叶较难被微生物分解，也较难被一般土壤动物所摄食，但白蚁能大量摄食大叶相思叶，枯枝落叶年消耗量与白蚁的数量呈正相关，白蚁消耗的凋落物量分别占 3 个实验区总凋落量的 40.8%、24.5% 和 16.3%。在夏秋干旱少雨季节，福建杉木产区杉木林凋落物为白蚁主要食物来源^[17]。Suárez 等^[18]报道在纽约中南部北方阔叶林中，不同蚯蚓群落组成对凋落物分解作用存在差异，入侵蚯蚓的活动明显提高凋落物分解消耗速率。张雪萍等^[19-20]分别对马陆和蚯蚓在我国东北地区针阔混交林凋落物分解过程的作用进行研究，指出马陆是帽儿山森林生态系统主要分解者。据已有实验数据，初步估算马陆对林区凋落物的分解量约占该区年均凋落物量的 0.21%。蚯蚓对落叶凋落物的消耗随其生物量增大而增大，摄食量随温度的升高而增大。蚯蚓也是森林生态系统的重要分解者。大型土壤动物由于生物量大，在土壤动物群落中为优势类群，在凋落物分解过程中发挥重要作用。蚯蚓在土壤团聚体形成和 C、N 稳定性中产生显著影响，与之相比，白蚁的贡献相对有限。蚯蚓被称为与土壤相关的理化特征如营养物质富集、土壤扰动和土壤污染的潜在生物指示^[21]。等足动物鼠妇在土壤表层凋落物分解中作用明显，它们能将土壤表层凋落物中的 C 转移到土壤的矿物质层，使矿质层的 pH、P、K 和 NO₃⁻ 含量增加^[3]。

表 1 土壤动物参与不同类型生态系统凋落物的分解率

Table 1 Litter decomposition rate in various ecosystem by soil fauna

气候带	生态系统类型	凋落物种类及分解率	主要土壤动物类群	参考文献
热带	森林(雨林、常绿阔叶林、次生林)	雨林 40% ~ 85%、常绿阔叶林 60% ~ 71%、次生林 30%	弹尾目和蜱螨目	[12, 22]
亚热带	森林(常绿阔叶林)	木荷 5% ~ 32%、板椎(<i>Castanopsis sieboldii</i>) 54%、红木荷(<i>Schima wallichii</i>) 46%、日本杜英(<i>Elaeocarpus japonicus</i>) 59%、奥氏虎皮楠(<i>Daphniphyllum teijsmannii</i>) 61%	鳞翅目、膜翅目、弹尾目和双翅目	[23-24]
温带	森林(红松针阔混交林、针叶林和岳桦林)	红松 30.8%、水曲柳 65.1%、紫椴 47.3%、鱼鳞云杉 44.1%、臭冷杉 46.4%、岳桦 43.52%、牛皮杜鹃 34.19%、星叶蟹甲草 63.02%	弹尾目和蜱螨目	[25-27]
	草原	贝加尔针茅 23.00% ~ 25.12%、燕麦芨芨草 23.56% ~ 24.8%、兴安胡枝子 11.72% ~ 18.49%、冰草 31.68% ~ 34.01%	前气门亚目、啮虫科、甲螨亚目	[28]
寒带	森林(红松阔叶林、云冷杉针叶林)	红松阔叶林 29.48% ~ 31.01%、云冷杉针叶林 24.68% ~ 25.60%	甲螨亚目和节跳虫科	[29]

中型土壤动物中螨类和跳虫，数量最多，为优势种类，在凋落物营养元素分解释放中的作用不可忽视。Endlweber 等^[30]研究表明跳虫在植物的根际范围起主要的分解作用。柯欣等^[31]在我国亚热带灵隐保护区青冈、马尾松和麻栎 3 种落叶凋落物分解过程的

研究中指出跳虫对凋落物的分解作用及其不同种类在分解过程中出现的规律，某些种类的跳虫主要在分解前期集聚，而另些种类则在分解中期和后期集聚。在不同种类凋落物分解过程中，不同种类跳虫存在明显不同的集聚规律。Wickings 和 Grandy^[32]的研究发

现甲螨群落在 C 循环上发挥重要作用。甲螨为促进凋落物分解的主要类群,它们对凋落物取食具有专一性及在凋落物分解过程中的聚集。甲螨通过粉碎植物凋落物碎屑,改变微生物数量,影响着凋落物化学性质变化和土壤中营养物质循环过程。土壤中有多种微型土壤节肢动物-微型植物之间的交互作用,包括节肢动物对真菌的选择性摄食、促进孢子扩散和传播及刺激真菌生长和细菌活性。甲螨与其他土壤动物一样无法离开这样的土壤生物群整体环境背景而单独发挥作用。Rohan 和 Richard^[9]研究发现处于同一营养级的不同土壤动物类群,如螨类和弹尾类对凋落物分解和养分循环的作用明显不同。Verhoeven^[33]在小型动物在海岸沙丘原始砂质土施有机肥过程中的响应研究中发现,在土壤有机质形成过程中线虫和纤毛虫大量繁殖。以上研究多集中于土壤动物对凋落物分解的促进作用,是否存在抑制作用甚至不发生作用的相关报道不多。

1.2 调控土壤动物对凋落物分解的因素

土壤的水热组合状况影响土壤中分解者土壤动物和微生物群落密度、结构、多样性以及土壤生物间的相互作用,进而影响凋落物分解速度的快慢^[34]。土壤水热组合状况好的地区凋落物的分解速率高于土壤水热组合状况差的地区。水分通过影响土壤动物多样性、密度和活动强弱直接或间接影响凋落物的分解速率。当凋落物和土壤中的含水量适宜时,土壤生物的种类多、活动活跃,凋落物的分解速率高。对于水分较少的荒漠地区植物凋落物的分解过程中,生物因素作用相对较小,非生物因素(光降解、物理破碎等)所起的作用相对较大^[35]。热量对于凋落物分解的影响主要表现为提高土壤生物新陈代谢活动,加速凋落物的分解。在一定温度范围内,凋落物的分解速率与温度呈正相关^[36]。通常地表温度比土壤层高,地表

凋落物分解速率高于土壤层中凋落物分解速率^[37]。不同气候带上温度差异明显,凋落物在不同气候带常会呈现不同的分解速率:热带>亚热带>温带>寒温带>寒带^[38]。土壤动物在热带湿润地区对凋落物分解的作用最为明显。

凋落物的组成、性质和土壤动物间的相互作用,影响凋落物的分解过程^[39]。针叶凋落物比阔叶凋落物分解速度慢的原因在于针叶中木质素含量较高,限制了土壤生物群落的活动,进而影响凋落物的分解速率。土壤生物贯穿凋落物分解的整个过程,土壤动物在凋落物分解前期贡献较大,微生物在有机养分无机化过程发挥重要作用^[10-11]。凋落物后期阶段分解速率慢的原因是木质素、纤维素等难溶性物质开始大量累积,氮与木质素形成了较难分解的复合物,减缓凋落物的分解速率。凋落物分解研究多集中于单一类型凋落物,而实际上森林、草原和农田等生态系统凋落物分解是多种类凋落物的混合。对凋落物混合分解的研究中发现在凋落物混合分解过程中存在促进效应、抑制效应和无效应^[40]。但从不同草本植物混合分解、不同阔叶树种的混合分解、针阔树种混合分解以及不同树种根系的混合分解的结果看,凋落物的混合促进了凋落物的分解,为土壤动物和微生物提供了多样性的食物来源^[41-45]。

1.3 土壤动物对凋落物分解研究方法比较

土壤动物对凋落物分解作用的研究较多,研究方法各具特色(表 2)。目前尼龙网袋法在凋落物分解实测研究中被广泛采用,此方法操作简单,效果相对较好。该方法通常采用网孔大于 1 mm 的尼龙网袋,允许所有土壤动物进入,0.1~1.0 mm 的尼龙分解袋仅允许中小型土壤动物进入,小于 0.1 mm 的网袋基本排除土壤动物,尼龙分解网袋一般为 15 cm × 20 cm(长×宽)。Gonzalez 等^[13]研究用两种不同网孔(3 mm ×

表 2 土壤动物对凋落物分解研究方法比较

Table 2 Investigation methods for litter decomposition rate by soil fauna

方法	原理	方法简介	局限性	来源
尼龙网袋法	根据土壤动物体型大小,设计网孔径。	通常采用网孔大于 1 mm 的尼龙网袋,允许所有土壤动物进入,0.1~1.0 mm 的尼龙分解袋仅允许中小型土壤动物进入,小于 0.1 mm 的网袋排除土壤动物。	网袋的隔离限制了土壤动物和微生物的活动,使凋落物的分解速率比实际结果偏小。	[13, 41]
化学试剂法	根据化学试剂对某些土壤动物有杀伤作用,设计施用量。	杀虫剂、樟脑球、甲苯、HgCl ₂ 、DDT、甲基对硫磷、碳呋喃等化学试剂排除某些土壤动物,研究不同土壤动物在凋落物分解贡献。	影响到其他生物和土壤的生态属性;某些化学试剂刺激了微生物的活性,低估了土壤动物对凋落物分解作用。	[32, 38]
电击法	根据电流刺激对某些土壤动物有杀伤作用,设计用电量,去除土壤动物。	设置钢棒,钢棒之间用电线连接;电击样地时,将钢棒插入地中,与汽油发电机产生的电压相连;将从土壤中驱赶出来的土壤动物收集并且拿出样地。不影响土壤的自然属性。	耗电量大,野外实验操作局限性大。对蚯蚓的去除效率较高,对小型节肢动物或线虫没有明显的作用。	[36-37]

4 mm, 1.8 mm × 1.6 mm) 的分解网袋 , 其中小网孔能够允许小型节肢动物进入 , 排除大型节肢动物 , 结果表明凋落物的分解速率随凋落物的性质及网孔的差异而变化。尼龙分解袋网孔的选择必须考虑分解枯枝落叶的类型 , 网眼过大会造成枯枝落叶从袋中脱落 , 过小将影响凋落物分解。虽然用不同网孔的分解袋可以研究不同体型大小土壤动物在凋落物分解中的作用 , 但网孔阻隔无法完全排除某些土壤动物在凋落物分解中的作用^[41]。网孔越小、通气性越差 , 越妨碍土壤生物的进入及活动 , 网袋的隔离限制了土壤动物和微生物的活动 , 使凋落物的分解速率比实际结果偏小。样品数量、环境的异质性和测定手段导致实验误差 , 尼龙网实测的为具体年份凋落物的分解率^[41-42]。

为使研究手段尽量反映野外实际 , 以获得接近自然状态的结果 , 除野外试验方法外 , 缩微试验也得到了广泛应用。使用杀虫剂、樟脑球、甲苯、HgCl₂、DDT、甲基对硫磷、碳呋喃等化学试剂排除某些土壤动物 , 是研究不同土壤动物在凋落物分解贡献中的一种常用有效手段。Gonzalez 和 Seastedt^[13, 38]的实验结果显示用萘处理样地凋落物的分解速率比没有用萘处理的样地慢 , 有蚯蚓存在的样地的凋落物分解率比用萘排除蚯蚓的对照样地的分解率高。化学试剂排除法能够排除土壤动物的作用 , 而也有报道指出某些化学试剂刺激了微生物的活性 , 低估了土壤动物对凋落物分解作用^[32]。

电击法对土壤的干扰最小 , 不会像化学药剂一样影响到其他生物和土壤的生态属性 , 对蚯蚓的去除效率较高 , 对小型节肢动物或线虫没有明显的作用。通过电击法使农业生态系统中样地的蚯蚓数量明显减少 67%^[44]。Liu 和 Zou^[45]用电击法测定了外来蚯蚓对草地和森林生态系统凋落物分解的作用 , 发现电击过的草场和森林样地中的蚯蚓数量与对照样地相比减少 , 蚯蚓数量的减少显著地降低了草地和森林凋落物的分解率 , 但对根系凋落物分解的影响不大。

2 土壤营养元素的“特殊转换器”

土壤动物取食地表凋落物 , 加速凋落物破碎 , 增大土壤微生物活动的接触面积 , 促进凋落物随降水、动物移动等淋溶、下渗到土壤中 , 加速凋落物中营养元素的分解释放^[46]。土壤动物群落在养分动态中扮演十分重要的角色 , 它们通过体内“特殊转换器” , 对土壤有机质矿化、营养元素循环和平衡产生重要影响^[47]。腐屑型食物链的重要性 , 很早就被生态学界所承认 , 然而蚯蚓、蚂蚁等这些大型土壤动物在此食

物链中的重要作用则缺乏定量研究。由于野外实验测定的困难 , 该方面的研究大部分仅在实验室基础上开展。土壤动物和土壤营养元素之间的关系研究较多 , 土壤动物对土壤营养元素的转化作用缺乏深入系统研究。

土壤动物类群越丰富 , 土壤结构改善 , 土壤肥力增强 , 土壤中营养元素含量升高明显^[4]。一些学者先后进行了单一类群和多类群土壤动物对土壤有机质矿化影响相关实验探索^[4, 6]。有学者进行的控制实验研究了中型土壤动物的密度和物种丰富度对营养矿化和植物生长的影响 , 结果显示土壤动物密度差异比物种丰富度对土壤有机质矿化影响大^[10]。

土壤动物与微生物之间相互协同作用 , 对土壤理化性质和元素循环转化产生很大影响^[11]。潮湿的热带草原 , 蚯蚓是土壤动物群落的优势类群 , 它们以土壤中特定的有机物为食 , 具有专一的消化过程且消化率高 , 促进土壤有机质的矿化^[48]。Bradford 等^[49]指出蚯蚓新陈代谢的产物排泄到土壤中 , 导致了土壤中养分和微生物富集 , 改变了土壤中微生物量和营养元素含量 , 加剧土壤中营养元素循环和有机质矿化。Scullion^[50]指出蚯蚓的活动使土壤中碳水化合物、土壤聚合体增加且变得更加稳定。蚯蚓丰富的地区土壤聚合体数量多。蚯蚓存在地区 , 土壤表层微生物量多于下部 , 矿质化常数呈现由表层向下层递减趋势。Suzuki 等^[51]将研磨过筛的矿物质、石英砂与人工合成的无矿物质颗粒的腐殖质混合 , 测定爱胜蚓和金龟科幼虫共同作用对土壤矿物颗粒分解的影响 , 结果经这些土壤动物摄食、消化和吸收后排出粪便中的矿物颗粒结构变圆变细。Mika 和 Veikko^[52]研究发现蚯蚓和土壤 pH 对线虫和线蚓种群的消涨及矿物质的矿化作用产生重要影响。蚯蚓摄食落叶过程中 , 因自身增重、呼吸、活动、蚓粪等新陈代谢活动转化的有机碳量和全氮量存在差异 , 蚯蚓活动增加土壤中有机碳和全氮含量 , 降低了土壤和凋落物中的 C/N , 蚯蚓和微生物共同作用 , 促进凋落物和土壤有机质中碳和氮的循环转化 , 增加土壤中的可给态碳和氮^[53]。

Laakso 和 Setala^[54]研究发现某些土壤动物在凋落物分解过程中的生态功能具有不可替代性 , 同一营养级土壤动物种类的变化比不同营养级间土壤动物种类变化对凋落物分解的影响小。Vetter 等^[34]研究土壤动物对土壤碳元素流动循环所产生的影响中发现由土壤动物和微生物等组成的土壤食物网具有强大功能。土壤动物中关键类群推动土壤过程进行 , 促进土壤有机质转化 , 调控土壤中营养元素的有效性。温度对小型土壤节肢动物氮矿化率影响较大 , 湿度变化

对其影响不大。相关研究指出分解者土壤动物与凋落物化学性质、全碳和全氮等之间相互作用对凋落物分解产生影响^[55]。一些学者陆续研究发现在凋落物分解过程中，土壤动物作用能够使纤维素、半纤维素、木质素、丹宁酸、碳、氮等成分含量发生变化，加快土壤中氮、磷循环的作用^[56-57]。

3 土壤腐殖质形成的“催化剂”

不同土壤腐殖质(Humus substance)的含量存在差异。土壤中腐殖质的比例能达到10%甚至更大。国内外学者对土壤腐殖质形成进行了全面系统研究^[58-61]。

Ponge^[58-59]指出土壤腐殖质可分为粗腐殖质(mor)、中腐殖质(moder)和细腐殖质(mull)，其中细腐殖质的形成与高产的草地、垂直结构复杂的森林及丰富的生物多样性密切相关，该系统中营养物质能够快速循环和交换。中腐殖质和粗腐殖质与低产的森林和低生物多样性密切相关。土壤腐殖质是植物和土壤之间的联系纽带，是地上和地下生物多样性相互作用的产物，也是联系地上和地下生态系统的重要桥梁^[59]。对于影响腐殖质形成的生物因素主要集中在土壤微生物，微生物和土壤动物之间存在紧密的食物网关系，土壤生物在土壤腐殖质形成中的作用不可忽视。土壤动物中蚯蚓和线蚓，在寒温带土壤层次的形成过程中发挥重要作用，水稳定性团聚体的尺寸变化受土壤动物排泄物尺寸的影响，土壤结构的形成受一些特殊类群土壤动物排泄物的影响。土壤团聚体主要由土壤动物的排泄物形成，其中的碳不容易被土壤微生物分解^[50]。蚯粪表面土壤微生物的(细菌和真菌)种类丰富、多样性高，为土壤团聚体、腐殖质的形成提供基础。

某些土壤动物体内拥有完整的酶系统，释放的酶能够分解根、落叶和其他有机质，具有一定的专一性，其消化道分泌淀粉酶、脂肪酶、蛋白酶、纤维素酶及甲壳素酶等各种生物酶，在这些酶的作用下可将其吞食有机残落物质和土壤转化为植物易于利用的碳酸、氨和易矿化的尿素、尿嘌呤以及速效性的磷钾矿质养分^[61]。土壤酶是由土壤中动植物、微生物活体分泌及由动植物残体分解释放于土壤中的具有催化能力的生物活性物质，是土壤的组成成分，参与土壤生物化学过程在内的自然界物质循环。土壤酶使土壤具有同生物体相似的活组织代谢能力，其酶促作用通常在土壤颗粒、植物根系和微生物细胞表面发生。1898年，Woods从土壤中检测出过氧化物酶活性，之后很多学者开始关注土壤酶与土壤环境的关系。近年来研究者更加关注土壤动物(蚯蚓、白蚁、蜗牛和线虫

等)与土壤酶活性的相关性研究，揭示其参与土壤形成演化及在土壤生态系统物质循环、能量流动和信息传递中的作用机制^[61-64]。土壤酶活性高低可作为土壤质量好坏的指示指标，土壤动物分泌物和粪便能够增强土壤酶活性^[65]。土壤酶与土壤动物在物质代谢中发挥重要作用。苏永春等^[66]报道了农田土壤动物、微生物的季节动态与土壤脱氢酶、过氧化氢酶、无机磷转化和枯枝落叶分解速率之间具有明显的相关性。土壤动物能够产生特定土壤酶，激活土壤微生物的活性，因此加快土壤有机物质的分解作用及促进土壤中腐殖质的形成^[61-65, 67]。

有关土壤动物对土壤腐殖质影响的研究比较少，影响机制不清楚。目前由于技术手段及研究方法的限制^[68]，大部分研究集中在土壤动物对凋落物分解的影响，而土壤动物在土壤腐殖质形成和转化的作用，土壤动物对腐殖质的3个组分胡敏酸、富里酸和胡敏素形成和转化的作用机制未解释清楚；不同类群土壤动物对土壤腐殖质形成和转化是否存在差异？是否存在相互作用？这些问题没有清楚的解释，土壤动物和土壤腐殖质关系等很多问题还亟需解决。

4 未来研究展望

大型土壤动物如蚯蚓、蚂蚁等在土壤形成及演化过程中的作用研究相对较多，而其他类群土壤动物的定量研究相对较少，这些动物在土壤有机质形成演化中的作用不可小视。结合现有研究，今后可在以下方面进一步深入开展相关工作：

- 1) 深入开展利用荧光和同位素示踪等技术，跟踪土壤中营养元素在土壤、土壤动物体内转化、迁移过程，引入近红外光谱分析技术(NIRS)定量测试化学成分含量和特性，揭示土壤动物在凋落物分解转化中的作用。
- 2) 进一步强化室内实验与野外控制样地相结合进行模拟试验研究，利于阐明自然状态下，土壤生态系统中元素的迁移、转化动态变化过程。
- 3) 继续加强不同类群土壤动物形成的腐屑食物网在凋落物分解过程中的作用研究，拓展土壤生物多样性生态功能。
- 4) 增强土壤生物间相互作用及与土壤酶的关系研究，揭示土壤自肥能力形成的机制。
- 5) 深入加强土壤动物在土壤形成和演化过程中作用机理研究，探讨土壤动物对土壤腐殖质的3个组分胡敏酸、富里酸和胡敏素形成和转化的影响，完善土壤腐殖质形成的生物因素学说，揭示生物因素如何

影响土壤腐殖质形成与转化的机理。

参考文献：

- [1] 尹文英. 中国土壤动物[M]. 北京: 科学出版社, 2000: 11-198
- [2] Mbau S K, Karanja N, Ayuke F. Short-term influence of compost application on maize yield, soil macrofauna diversity and abundance in nutrient deficient soils of Kakamega County, Kenya[J]. Plant and Soil, 2015, 387: 379-394
- [3] Frouz J, Lobinske R, Kalcík J, et al. Effects of the exotic Crustacean, *Armadillidium vulgare* (Isopoda), and other macrofauna on organic matter dynamics in soil microcosm in a hardwood forest in central Florida[J]. Florida Entomologist, 2008, 91(2): 328-331
- [4] Berg B, Mc Claughey C. Plant litter: Decomposition, humus formation, carbons sequestration[M]. New York: Springer Verlag, 2007: 21-68
- [5] Ouédraogo E, Mando A, Brussaard L. Soil macrofaunal-mediated organic resource disappearance in semi-arid West Africa[J]. Applied Soil Ecology, 2004, 27: 259-267
- [6] Wang S J, Ruan H H, Wang B. Effects of soil microarthropods on plant litter decomposition across an elevation gradient in the Wuyi Mountains[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2009, 41: 891-897
- [7] Meyer W M III, Ostertag R, Cowie R H. Macro-invertebrates accelerate litter decomposition and nutrient release in a Hawaiian rainforest[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2011, 43: 206-211
- [8] Vos V C A, van Ruijven J, Berg M P, et al. Macro-detritivore identity drives leaf litter diversity effects[J]. Oikos, 2011, 120: 1 092-1 098
- [9] Rohan G C, Richard D B. How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2001, 33: 2 073-2 081
- [10] Bjørnlund L, Christensen S. How does litter quality and site heterogeneity interact on decomposer food webs of a semi-natural forest[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2005, 37: 203-213
- [11] Wright M S, Covich A P. Relative importance of bacteria and fungi in a tropical headwater stream: Leaf decomposition and invertebrate feeding preference[J]. Microbial Ecology, 2005, 49: 536-546
- [12] 杨效东, 邹小明. 西双版纳热带季节雨林凋落叶分解与土壤动物群落: 两种网孔分解袋的分解实验比较[J]. 植物生态学报, 2006, 30(5): 791-801
- [13] Gonzalez G, Seastedt T R, Donato Z. Earthworms arthropods and plant litter decomposition in aspen (*Populus tremuloides*) and lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests in Colorado USA[J]. Pedobiologia, 2003, 47: 863-869
- [14] Pausas J G, Casals P, Romay J. Litter decomposition and faunal activity in Mediterranean forest soils: Effects of N content and the moss layer[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2004, 36: 989-997
- [15] Frouz J. The effect of litter type and macrofauna community on litter decomposition and organic matter accumulation in post-mining sites[J]. Biologia, 2008, 63(2): 249-253
- [16] 廖崇惠, 陈茂乾. 小良人工阔叶混交林中白蚁对枯枝落叶的消耗作用[J]. 生态学报, 1990, 10(2): 173-176
- [17] 何宗明, 陈光水, 刘剑斌, 等. 杉木林凋落物产量、分解率与储量的关系[J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(4): 352-356
- [18] Suárez E R, Fahey T J, Yavitt J B, et al. Patterns of litter disappearance in a northern hardwood forest invaded by exotic earthworms[J]. Ecological Applications, 2006, 16: 154-165
- [19] 张雪萍, 黄初龙, 李景科. 赤子爱胜蚓对森林凋落物的分解效率[J]. 生态学报, 2001, 21(1): 75-79
- [20] 张雪萍, 李春艳, 张思冲. 马陆在森林生态系统物质转化中的功能研究[J]. 生态学报, 2005, 25(9): 2 427-2 433
- [21] Karanja N, Mutua G K, Ayuke F, et al. Dynamics of soil nematodes and earthworms in urban vegetable irrigated with wastewater in the Nairobi River Basin, Kenya[J]. Tropical and Subtropical Agroecosystems. 2010, 12: 521-530
- [22] Yang X D, Chen J. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2009, 41: 910-918
- [23] 罗媛媛, 袁金凤, 沈国春, 等. 常绿阔叶林片段中木荷凋落叶分解速率及中小型土壤节肢动物群落的结构动态[J]. 应用生态学报, 2010, 21(2): 265-271
- [24] Alhamd L, Arakaki S, Haghara A. Decomposition of leaf litter of four tree species in a subtropical evergreen broad-leaved forest, Okinawa Island, Japan[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 202: 1-11
- [25] Jiang Y F, Yin X Q, Wang F B. The influence of litter mixing on decomposition and soil fauna assemblages in a *Pinus koraiensis* mixed broad-leaved forest of the Changbai Mountains, China[J]. European Journal of Soil Biology, 2013, 55: 28-39
- [26] Wang Z H, Yin X Q, Li X Q. Soil mesofauna effects on litter decomposition in the coniferous forest of the Changbai Mountains, China[J]. Applied Soil Ecology, 2015, 92: 64-71
- [27] Li X Q, Yin X Q, Wang Z H, et al. Interaction of decomposing litter and soil fauna of *Betula ermanii* forest floor of the Changbai Mountains, China[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2014, 44(12): 1 507-1 514
- [28] Xin W D, Yin X Q, Song B. Contribution of soil fauna to litter decomposition in Songnen sandy lands in northeastern China[J]. Journal of Arid Environments, 2012, 77: 90-95
- [29] 殷秀琴, 仲伟彦, 王海霞, 等. 小兴安岭森林落叶分解与土壤动物的作用[J]. 地理研究, 2002, 21(6): 689-699
- [30] Endlweber K, Ruess L, Scheu S. Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2009, 41: 1 151-1 154

- [31] 柯欣, 赵立军, 尹文英. 三种乔木落叶分解过程中跳虫群落结构的演替[J]. 昆虫学报, 2001, 44(2): 221–226
- [32] Wickings K, Grandy A S. The oribatid mite *Scheloribates moestus* (Acari: Oribatida) alters litter chemistry and nutrient cycling during decomposition[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2011, 43: 351–358
- [33] Verhoeven R. Response of soil microfauna to organic fertilisation in sandy virgin soils of coastal dunes[J]. Biology and Fertility of soils, 2001, 34: 390–396
- [34] Vetter S, Fox O, Ekschmitt K, et al. Limitations of faunal effects on soil carbon flow: Density dependence, biotic regulation and mutual inhibition[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2004, 36(3): 387–397
- [35] Zhao H M, Huang G, Ma J, et al. Decomposition of aboveground and root litter for three desert herbs: Mass loss and dynamics of mineral nutrients[J]. Biology and Fertility of Soils, 2014, 50: 745–753
- [36] Liski J, Nissinen A, Erhard M, et al. Climatic effects on litter decomposition from arctic tundra to tropical rainforest[J]. Global change biology, 2003, 9: 575–584
- [37] Sulkava P, Huhta V. Effects of hard frost and freeze-thaw cycles on decomposer communities and N mineralization in boreal forest soil[J]. Applied Soil Ecology, 2003, 22: 225–239
- [38] Gonzalez G, Seastedt T R. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests[J]. Ecology, 2001, 82: 955–964
- [39] Hector A, Beale A J, Minns A, et al. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment[J]. Oikos, 2000, 90: 357–371
- [40] Gartner T B, Cardon Z G. Decomposition dynamics in mixed species leaf litter[J]. Oikos, 2004, 104: 230–246
- [41] Heneghan L. Soil microarthropod contributions to decomposition dynamics: tropical-temperate comparisons of a single substrate[J]. Ecology, 1999, 80(6): 1 873–1 882
- [42] Gonzalez G, Seastedt T R. Comparisons of the abundance and composition of litter fauna in tropical and subalpine forests[J]. Pedobiologia, 2000, 44: 545–555
- [43] Barajas-Guzman G, Alvarez-Sanchez J. The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest[J]. Applied Soil Ecology, 2003, 24: 91–100
- [44] Blair J M, Bohlen P J, Edwards C A, et al. Manipulation of earthworm populations in field experiments in agroecosystem[J]. Acta Zoologica Fennica, 1995, 196: 48–51
- [45] Liu Z G, Zou X M. Exotic earthworms accelerate plant litter decomposition in a Puerto Rican pasture and a wet forest[J]. Ecological Application, 2002, 12(5): 1 406–1 417
- [46] Andrén O, Kätterer T, Hyvönen R. Projecting soil fauna influence on long-term soil carbon balances from faunal exclusion experiments[J]. Applied Soil Ecology, 2001, 18: 177–186
- [47] Keith A M, van der Wal R, Brooker R W, et al. Birch invasion of heather moorland increases nematode diversity and trophic complexity[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2006, 38(12): 3 421–3 430
- [48] Kisand V, Tanmert H. Bacterioplankton strategies for leucine and glucose uptake after a cyanobacterial bloom in an eutrophic shallow lake[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2000, 32: 1 965–1 972
- [49] Bradford M A, Jones T H, Bardgett R D, et al. Impacts of soil faunal community composition on model grassland ecosystems[J]. Science, 2002, 298: 615–618
- [50] Scullion M J A. Earthworm activity affecting organic matter, aggregation and microbial activity in soils restored after opencast mining for coal[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2000, 32: 119–126
- [51] Suzuki Y, Matsubara T, Hoshino M. Breakdown of mineral grains by earthworms and beetle larvae. Geoderma, 2003, 112(1): 131–142
- [52] Mika R, Veikko H. Earthworms and pH affect communities of nematodes and enchytraeids in forest soil[J]. Biology and Fertility of Soils, 2003, 38(1): 52–58
- [53] Dong W H, Yin X Q. Transformation of carbon and nitrogen by earthworms in decomposition processes of broad-leaved litters[J]. Chinese Geographical Science, 2007, 17(2): 166–172
- [54] Laakso J, Setala H. Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs[J]. Oikos, 1999, 87: 57–64
- [55] Schadler M, Brand R. Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures?[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2005, 37: 329–337
- [56] Hunter M D, Adl S, Pringle C M. Relative effects of macroinvertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition[J]. Pedobiologia, 2003, 47(2): 101–115
- [57] Ulrich I. Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests[J]. Pedobiologia, 2000, 44(2): 105–118
- [58] Ponge J F. Humus forms in terrestrial ecosystems: A framework to biodiversity[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2003, 35: 935–945
- [59] Ponge J F. Plant-soil feedbacks mediated by humus forms: A review[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2013, 57: 1 048–1 060
- [60] 窦森, 于水强, 张晋京. 不同 CO₂ 浓度对玉米秸秆分解期间土壤腐殖质形成的影响[J]. 土壤学报, 2007, 44(3): 458–466
- [61] Merino-Trigo A, Sampedro L, Rodríguez-Berrocal F J, et al. Activity and partial characterization of xylanolytic enzymes in the earthworm *Eisenia andrei* fed on organic wastes[J]. Soil Biology & Biochemistry, 1999, 31: 1 735–1 740
- [62] Gavin M H, Lattaud C, Trigo D, et al. Activity of glycolytic enzymes in the gut of *Hormogaster elisae* (Oligochaeta Hormogastridae) [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2000, (32): 929–934

- [63] Tillinghast E K, O'donnell R, Eves D, et al. Water-soluble luminal contents of the gut of the earthworm *Lumbricas terrestris* L. and their physiological significance[J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 2001, 129A: 345–353
- [64] Frouz J, Elhottová D, Šustr V, et al. Preliminary data about compartmentalization of the gut of the saprophagous dipteran larvae *Penthetria holosericea* (Bibionidae) [J]. European Journal Soil of Biology, 2002, 38: 47–51
- [65] Flegel M, Schrader S. Importance of food quality on selected enzyme activities in earthworm casts (*Dendroboena octaedra*, Lumbricidae) [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2000, 32: 191–196
- [66] 苏永春, 勾影波, 王立新. 农田土壤动物和微生物与生物化学动态关系的研究[J]. 生态学杂志, 2004, 23(3): 134–137
- [67] 孙波, 廖红, 苏彦华, 等. 土壤—根系—微生物系统中影响氮磷利用的一些关键协同机制的研究进展. 土壤, 2015, 47(2): 210–219
- [68] 吴才武, 夏建新, 段峰嵘. 土壤有机质测定方法述评与展望[J]. 土壤, 2015, 47(3): 453–460

Role of Soil Fauna on Soil Organic Matter Formation

DONG Weihua, LI Xiaoqiang, SONG Yang

(College of Urban and Environmental Sciences, Changchun Normal University, Changchun 130032, China)

Abstract: As an important component of soil ecosystems, soil fauna play an important role in the process of soil element cycling, transformation and migration. Soil fauna is regarded as litter decomposition “micro-muller”, and through the body “special converter”, it can accelerate the formation of soil humus. Based on the soil fauna on the earth's surface litter decomposition, this paper summarized the influential factors of soil fauna on litter decomposition, transformation and migration of soil elements and formation of humus in soils. Soil fauna combined with microbes accelerated the decomposition of soil organic matter, and transformation of soil humus by stimulating soil enzyme activities. The purposes of this paper are to broaden the soil fauna ecological functions and to expand the theory of soil humus formation. The contents of the paper will provide important references for protecting soil biodiversity, improving soil fertility, and safeguarding grain security.

Key words: Soil fauna; Soil organic matters; Formation of soil humus