

土壤食物网及其生态功能研究进展^{*}

陈国康 曹志平^{**}

(中国农业大学资源与环境学院生态科学与工程系 北京 100094)

摘要 土壤食物网可定义为不同功能土壤生物类群之间形成的消费者-资源关系网络,包括腐食食物链和捕食食物链。简述了土壤食物网的研究意义及国内外研究现状,阐明了土壤食物网各结构成分在土壤生态系统中的功能作用。

关键词 土壤 食物网 生态功能

Food web in soil and its ecological function .CHEN Guo-Kang, CAO Zhi-Ping(Department of Ecology and Ecological Engineering, College of Resources and Environmental Science, China Agricultural University, Beijing 100094, China,) *CJEA*, 2006,14(2): 126 ~ 130

Abstract The food web in soil, with two types of detrital food chain and predator food chain, is defined as a relationship of resource and consumer formed by functional groups of soil organisms. The study significance and status of food web in soil are analyzed and the function of soil food web in soil ecosystem is also stated.

Key words Soil, Food web, Ecological function

(Received Dec .30,2004;revised Feb .16,2005)

1 土壤食物网的研究意义及其功能表现

自然生态系统中有机质矿化是植物生长的主要来源,且矿化和营养吸收间存在一平衡。常规农业系统中除使用动物粪肥外,大量使用化肥作为营养供给,农业外源营养投入的增加极大地提高了作物产量,但造成富余营养流失环境中,N损失因过量投入而日趋严重。由常规农业带来的环境问题,也刺激了有关矿质营养在不同农业生态系统循环过程的生物系统研究,其最终目的是对减少营养和化学投入的农业生态系统作出评价。如1985~1992年荷兰罗温克霍夫试验农场对常规农业系统和有机农业系统进行比较研究^[6],有机农业是将直接供给植物矿质营养方式,转变为通过向土壤生物供给有机质使其被土壤生物矿化而间接供给养分的方式,即意味着使用有机粪便、堆肥和矿质N肥并与植物残体管理相结合,通过稳定向土壤投入有机肥以增加缓释性土壤胡敏酸库,该项目所开展的有机农业试验减少了土壤翻耕,通过施用有机粪便和堆肥约减少40%N投入,部分取代了化肥,并降低保护作物的化学品投入,如不使用土壤熏蒸剂防治植物寄生线虫。土壤食物网与农业生态系统的营养循环具有密切关系,土壤食物网可定义为不同功能土壤生物类群之间形成的消费者-资源关系网络,包括腐食和捕食2种类型食物链,植物残体、腐烂根、死亡微生物、根分泌物和动物粪便形成土壤有机质,细菌和真菌则是有机质的最初消费者。N、P等营养元素矿质化过程既有微生物参与,又有取食微生物和其他生物的捕食者参与。由分解者释放的矿质营养被植物吸收,也被微生物吸收并生产出自身新的生物量,因此营养是通过生态系统循环而流动。研究食物网各结构成分在土壤生态系统中的功能作用,对土壤生态系统的健康和可持续发展,对发展以减少使用化肥农药、增加秸秆还田和增施有机肥为特征的有机农业模式具有重大意义。植物对土壤环境的响应主要表现在植物根际效应,植物根通过产生分泌物和形成巨大的根表面积而有利于微生物定殖及其生长,植物与微生物和其他土壤生物的关系主要表现在土壤食物网对C、N、P等营养元素循环作用,从而影响植物长势和控制植物病害,抑制寄生性病原的活动。健康的土壤生态系统增加C、N循环率,提高有机肥施用效果,并对作物增收、抵御病虫害

^{*} 国家自然科学基金重点项目(39630070)资助

^{**} 通讯作者

收稿日期:2004-12-30 改回日期:2005-02-16

侵染、减少化学农业对人类及整个生态系统的负面效应均有积极意义。土壤食物网是土壤生态学研究的重要内容,其目的旨在阐明土壤各生物类群相互关系及其相互作用的功能意义。土壤生物是土壤生态系统的核心,是土壤物理、化学及生物 3 大过程的调节中心。因此研究土壤食物网对丰富土壤生态学内容、弄清土壤生物多样性特点、维持和提高土壤肥力,保持土壤健康及土壤资源可持续利用、生物多样性保护方面将产生巨大的实践应用价值,并最终实现土地利用和农业可持续发展。土壤生物类群间的关系错综复杂,这些关系的总和构成食物网。

1.1 微生物之间相互关系

土壤微生物间可能存在的相互作用^[7]包括中性,二者既无益也无害;共生,互相依赖,均受益,如营养方面的;共栖,存在共生作用但不是必须通过共生才能生存;单利现象,一方受益而另一方不受影响;竞争关系,主要对基质的竞争,单方或二者均受影响;毒害作用,由于产生抗体或有毒物质,一方受害而一方不受影响;寄生或捕食,一种被另一种侵染或取食,如细菌被原生动动物捕食等。一些细菌可产生抑制真菌的物质或与真菌竞争营养,后一作用在二者与植物根作用方面尤为剧烈,因此利用一些竞争性强的细菌有助于控制植物病原真菌。细菌还可直接寄生真菌,如利用假单胞杆菌、土壤农杆菌的细胞成分抑制某些真菌。也有真菌捕食细菌的形式,特别是当土壤中营养供给有限时真菌更易寄生细菌菌落。

1.2 土壤动物与微生物相互关系

土壤中原生动物通过取食、消化细菌和真菌促进土壤 C、N、P 的矿化,提高土壤的硝化作用,将 C、N、P 固定在其生物量中。同时参与土壤呼吸,并作为弹尾目昆虫和线虫食物资源。鞭毛虫、纤毛虫和肉足虫主要采食细菌及有机质,一部分肉足虫主要进行捕食活动。但原生动物并非对所有加入土壤的细菌产生反应,有的表现为种群增长,有的则无增长表现,其原因是原生动物取食细菌可能表现为食性专一。土壤翻耕使土壤细菌和原生动物种群更易相互接触,因而二者在农业土壤中的关系更为密切^[8]。自由生活腐食性原生动物可能难以区分土壤粘粒和细菌,故二者都被摄取,因为有些粘性颗粒直径为 0.3~1 μm 恰好是多数细菌细胞的大小,Fenchel T.^[9]认为这种尺寸选择是由原生动物口腔大小所决定。原生动物无选择地摄食土壤粘粒和细菌,可能减少其食物吸收效率和降低其繁殖潜力,但土壤粘粒可为细菌提供更多的微型生境而使细菌免遭原生动物取食。原生动物能增加有机碳、氮的转化和矿化率,主要通过取食细菌和释放 N 素化合物方式进行。细菌种群的增加可引起细菌代谢 C 量的增加,即土壤中细菌和原生动物相互作用对土壤营养循环的意义在于其能促进这些循环过程。Griffiths B. S. 等^[10]阐述了土壤食菌类无脊椎动物与微生物的相互作用。与土壤微生物相比,无脊椎动物对整个土壤的呼吸作用一直被认为很低,但近年来有关这方面的认识有所提高,即土壤无脊椎动物通过影响土壤微生物群落的组成和活性对有机质分解及土壤营养循环过程具有重要调节作用。土壤动物通过取食真菌和细菌直接破碎有机质,传播或扩散微生物繁殖体或改变营养有效性而间接影响微生物种群。土壤层生物相互作用的总和即导致营养和能量经食物网进行流动与传递。无脊椎动物的作用通常直接或间接促进营养转化并提高其有效性,直接作用是排泄不用于生产的富余养分,原生动物摄食 N 的 60%,食细菌线虫摄食 N 的 90%,不用于生产而被排泄到土壤环境中,这些 N 主要以 NH_4^+ -N 形式存在并可直接被生物利用,但线虫排泄的主要是氨基酸态氮^[11],直接作用对总净矿化 N 的贡献率为 30%。间接作用主要是改变微生物群落、加速微生物细胞运转并将其带入新的基质环境。由对微生物的捕食作用释放营养的数学模型中计算得出取食作用在活性区域能释放 N $100 \sim 700 \mu\text{g/g} \pm$ 。对微生物活性的间接刺激造成大量处于对数生长期的新微生物细胞,实验表明被取食细菌在细菌过程和生产率方面的活性高于未被取食细菌^[12,13]。土壤微型动物(包括线虫、原生动物、螨类和弹尾目等)对微生物的捕食有一定作用,提高实验系统的复杂性则清晰论证食菌类土壤动物能促进土壤营养流动,如研究证明当存在线虫或原生动物时单一物种微生物及其取食者在无菌土壤中促进净矿化率^[14]。实验表明由微小动物取食活动所释放的 N 随后被植物吸收,如有原生动物和线虫存在时作物所含 N 量高于这 2 种动物空缺时^[15]且其干物质量也增大^[16]。对植物有效的 N 源一是来自于细菌细胞直接释放,二是来自于土壤有机质矿化 N,从而导致更高的 N 转化率。捕食作用可释放固定于微生物量中 30%~50% 的 N 并为植物所吸收,特别是与相对稳定的土壤湿度比较,土壤含水量的波动可明显促进 N 向植物体转化^[17]。土壤微型动物取食具有选择性,其捕食种类亦较复杂,研究证明有捕食者原生动物存在时细菌能维持而不至于被完全消灭,这一结论在液体培养和土壤中均被证实^[18]。有研究表明原生动物对不同大小细菌有选择性取食现象,根际线虫更喜欢取食土壤溶液中细菌而非土壤颗粒中细菌^[7]。这种选择性取食减少了微生物在该区域的定殖,因而很

大程度影响微生物群落的结构。有关原生动物和线虫取食土壤微生物非常值得研究,取食对细菌类群形态的改变是否影响其生态功能,初步研究表明这种影响是存在的。利用主成分分析可清晰地将被捕食类群和不被捕食类群分离开。因此利用原生动物改变微生物群落结构而控制微生物活性亦是可能的^[19],如在瘤胃中^[20]。土壤动物则可能被一些专性细菌寄生,这些细菌在开放的土壤环境中不能独立生存。许多无脊椎动物内外表面都可能被微生物寄生如蚂蚁与真菌的互利关系,又如细菌大量存在于蚯蚓内脏和粪便中,这种寄生作用主要是营养性的,即细菌可从粪便基质中获得生长所需养分,将细菌加入土壤后即可在蚯蚓体内和粪便中检测到。蚯蚓可提高土壤 N、P 循环率,其主要原因是蚯蚓促进细菌对这些成分的矿化作用,并在体内将其混合最终形成蚯蚓粪便。蚯蚓有益于提高土壤稳定性并为土壤水分运输提供通道,将植物残片翻入土层进而被微生物酶作用分解。研究表明大于 150 种的真菌可捕食线虫及其虫卵,它们通过产生一捕获器官将活体线虫缠住,之后菌丝穿透线虫表皮将其破坏使营养释放出来。而内生真菌在线虫体内不产生扩展到体表的菌丝,如轮枝菌仅在体内发展。线虫、原生动物与细菌有许多共生现象,但对土壤中的共生关系目前尚不清楚。线虫也可作为细菌在土壤中传播的载体^[21],其本身亦可被螨类与弹尾目运输和传播^[22]。

1.3 土壤动物之间相互关系

土壤动物之间相互作用包括共存、竞争和共生等,食细菌的鞭毛虫和纤毛虫虽取食同种食源但可以共存,这是因为鞭毛虫占据 2 种营养水平,一是取食细菌,二是摄食土壤溶液中有机养分^[23]。而竞争主要发生在同时具备 r-对策与 k-对策的原生动物和线虫之间,对食物细菌的竞争线虫很快被原生动物胜出^[24],但二者仍能共存于活性土壤中^[25],这可能是线虫本身就可捕食原生动物,或者捕食性线虫能在不同土壤孔隙中藏身。当根际有许多食植物线虫时,食细菌线虫亦很多,因为存在巨大的土壤食物资源分配机制,即时空分隔机制^[26]。而关于蚯蚓和线虫的作用可能更为复杂,如有蚯蚓或蚓粪时食菌线虫多、食植物线虫少^[27,28],但农业土壤中蚯蚓可降低线虫数量^[29]。

2 国内外研究现状与亟待解决的问题

1985 ~ 1992^[30]年荷兰开展的可耕地土壤生态系统综合研究项目具有指针性标志,其研究内容包括土壤微生物、原生动物、小型节肢动物、线虫和蚯蚓相互关系及其在土壤 C、N 循环中的功能意义,常规农业与有机农业(投入水平层次上的定义)2 种农业模式对土壤生物的影响,着重模拟分析了土壤生物动态过程及 N 素矿质化过程,并分析了土壤结构的生物调节机理,得出许多有意义的结论^[31,32],为工业化国家在现存环境影响下如何保护土壤肥力和实现农业可持续利用寻求了有效途径。该项目还与美国、加拿大和瑞典等国家有关项目进行广泛合作,并取得可喜成果。农业措施可改变土壤不同生物和营养物质数量及其动态,且影响整个食物网结构和动态。对不同实验地块系统的长期研究表明^[33],与未受干扰自然土壤相比,农田土壤物种多样性和功能多样性更低,精耕农业比减耕农业和有机农业对生物多样性的影响更大;自然土壤或同一土壤中不同强度耕作管理措施之间土壤食物网的平均长度差异较小,有些证据表明捕食者可能在当地灭绝或者变得十分稀少,这与理论相一致;与其他系统相比,农业系统的关联度与期望值无偏差;常规农业比减耕农业和有机农业其土壤食物网时空划分程度低。这些研究已经论证了农业干扰和破坏作用对土壤有机质动态、营养有效性和食物网结构与功能的改变^[34],但有关物种多样性、食物网结构如何与其生态学功能相关联仍待研究。理解农业管理措施如何作用于耕地可持续肥力和生产力需要了解土壤食物网结构和功能,特别应关注其时间动态,长期试验结果表明^[35]一些土壤耕作重要方式可造成土壤食物网结构和功能的变化,并有助于弄清以真菌或细菌为基础的食物网调节土壤过程的关键机制。常规翻耕措施下细菌为基础的食物网在调节土壤有机质动态和营养元素循环中发挥更大作用。与施于土表植物残体相比,与混入土壤中植物残体高分解率一致的是其残体中分布有更大类群的一级和二级消费者。与传统耕作系统相比,减耕与仅在土表覆盖秸秆处理土壤食物网和土壤过程时空动态差异很大,如免耕系统中覆于土表的植物残体主要是以真菌为主食物网,真菌菌丝体发挥着固定矿质 N 的关键作用,它们与其捕食者之间相互作用决定着腐解残体中 N 的释放时间和数量。且土壤食物网垂直特征非常明显,即免耕系统中食物网垂直变化趋势是由靠近土表以真菌为基础食物网转变为土层深处以细菌为基础食物网。在真菌集中的矿质表层小型节肢动物和蚯蚓通过产生微型或大型粪粒活动而发挥着形成稳定土壤团聚体作用,从而提高对有机质的物理保护和储存。免耕系统中微生物和动物群落也特别表现为季节性制约,冷季表现为细菌基础食物网,暖季则为真菌基础食物网(由生物量比较定义)。与传统耕作系统中细菌基础食物网相比,这一向真菌基础食物网转变的特征有助于降低 N 的矿化,增加 N 素在土壤中存储和滞留,其土壤矿化 N 明显垂直分层作用有助于

减小 N 的淋失。农业管理措施决定土壤食物网结构和功能的差异程度,反之亦可预测农业管理措施的可持续性,这一领域仍是未来的重要研究课题。食物网模型用于比较各食物网总 N 流速及各类群生物对 N 矿化的贡献大小,已被应用于一系列农业系统土壤食物网研究并使用 1 套参数值^[36,37],包括美国科罗拉多浅草草场、荷兰罗温克霍夫冬小麦常规农业和有机农业系统、美国乔治亚使用宽模犁地常规翻耕和秸秆覆盖免耕系统、瑞典阿普沙拉未施 N 肥和施 N 肥(120kg/ hm² · a)大麦系统共 7 个农业系统^[37~40]。目前我国土壤食物网方面的研究则相对滞后,由于忽视了土壤生物在培肥地力、改善土壤质量和防治植物病虫害方面的积极作用,因而忽略了对土壤生物特别是农田土壤生态系统食物网的研究。20 世纪 50~60 年代我国侧重于土壤微生物区系的研究,后集中于固 N 微生物分类及固 N 机制的研究,直至 80 年代末开始对亚热带土壤动物进行系统研究^[1],至 90 年代才较深入地开展该方面研究^[2,3],但总体其研究较少且深度不够,未统一制定适宜的标准化研究程序,在土壤生物食性分类及最终组建食物网方面研究尚很欠缺。倘若通过简化和整合手段,并抓住土壤食物网结构中优势类群,突出重要功能类群之间相互关系以探索其规律性可能有实质性突破。

土壤中微生物相互作用是土壤微生物生活史基本组成部分,其作用结果均与营养元素循环密切相关,并对生物圈的维持和土壤生物多样性发挥重要作用。为此,亟需重点研究农业耕作管理措施对土壤微生物多样性及其功能的影响,农业措施对土壤生物区系、土壤生物多样性的影响已成为土壤生态学领域研究的重要课题。土壤生物以不同方式改变土壤物理、化学和生物学特性,某等级层次上土壤生物群落的组成和结构可对其他等级层次上资源空间异质性产生影响。梁文举等^[4,5]评价了土壤生物区系在土壤生态系统过程中的作用,论述了土壤生物多样性与生态系统功能的关系。但这方面的研究尚存在许多争议,一种观点是农业耕作措施影响土壤生物区系的结构和功能,另一种观点则坚持认为这种影响不显著,其依据为土壤本身是一巨大的缓冲系统,当耕作措施改变时土壤复合体可通过生物的、化学的、物理的调节作用对外部影响产生响应并维持或恢复土壤自身原有肥力和生产力。为理解各功能类群及其相互关系在营养循环中的作用,具体深入的实验研究被证明是有用亦非常必要的,但需要有关土壤生物大量数据是食物网模型方法的极大障碍。农业系统中微生物数量十分重要,这可能使对系统的研究分析仅局限于微生物和原生动物。食物网模型分析结果对基质 C/N 值、生物量大小、细菌和原生动物 C/N 值、特殊死亡率和生产效率指标特别敏感,而准确测定这些重要参数仍需进一步改进方法,其目标是为更准确测定有效基质数量和质量,准确获得细菌和原生动物生物量数量、组成及其转化率,且有必要确定数量占主导地位的微生物生物量中各功能类群,但至今研究仍将后者同视为 1 个库。分子生物学的新方法可被应用于微生物生态学,以定性和定量描述与营养循环功能相关的各微生物类群,如 PCR 扩增技术和应用 RNA 荧光标记探针检测个体细胞技术均可与自动成像分析系统结合应用,这些方法的应用都将提供测定田间变化的机会,即田间生长慢细菌与高矿化率、生长快细菌与低矿化率间的变化关系。随着分子生物技术不断渗透和应用,必将为土壤食物网的研究开辟更广阔天地。

参 考 文 献

- 1 尹文英.中国亚热带土壤动物.北京:科学出版社,1992.339
- 2 胡 锋,李辉信,武心齐等.接种线虫对土壤-作物系统中肥料¹⁵N 去向的影响.南京农业大学学报,1998,21(4):125~127
- 3 胡 锋,李辉信,史玉英等.两种基因型小麦根际土壤生物动态及根际效应.土壤通报,1998,29(3):133~135
- 4 梁文举,葛亭魁,段玉玺.土壤健康及土壤动物生物指标的研究与应用.沈阳农业大学学报,2001,32(1):70~72
- 5 梁文举,闻大中.土壤生物及其对土壤生态学发展的影响.应用生态学报,2001,12(1):137~140
- 6 Brussaard L., Ferrera-Cerrato R. Soil Ecology in Sustainable Agriculture Systems. LLC: CRC Press, 1997
- 7 Alexsander M. Soil Microbiology. New York: John Wiley and Sons, 1977
- 8 Wood M. Soil Biology. New York: Chapman and Hall, 1989
- 9 Fenchel T. Ecology of Protozoa: The Biology of Free-living Phagotrophic Protists. New York: Springer-Verlag, 1987
- 10 Griffiths B. S., Bardgett R. D. Modern Soil Microbiology: Interactions Between Microbe-feeding Invertebrate and Soil Microorganisms. New York: Marcel Dekker Inc., 1997. 165~182
- 11 Anderson R. V., Gould W. D., Woods L. E., et al. Organic and inorganic nitrogenous losses by microbivorous nematodes in soil. Oikos, 1983, 40(1): 75~80
- 12 Sundin P., Valeur A., Olsson S., et al. Interactions between bacteria-feeding nematodes and bacteria in the rape rhizosphere: effects on root exudation and distribution of bacteria. FEMS Microbiology Letters-Federation of European Microbiological Societies, 1990, 73(1): 13~22

- 13 Verhagen F .J .M , Duyts H , Laanbroek H .J .Competition for ammonium between nitrifying and heterotrophic bacteria in continuously percolated soil columns .Appl .Environ .Microbiol .,1992,58(10) : 3303 ~ 3311
- 14 Rutherford P .M , Juma N .G .Influence of soil texture on protozoa-induced mineralization of bacterial carbon and nitrogen .Can .J .Soil Sci ., 1992,72(3) : 183 ~ 200
- 15 Griffiths B .S .Soil Protozoa .Wallingford, England: CAB International, 1994 65
- 16 Clarholm M .Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen .Soil Biol .Biochem .,1985,17(2) : 181
- 17 Kuikman P .J , Veen Van J .A . The impact of protozoa on the availability of bacterial nitrogen to plants .Biology and Fertility of Soils, 1989, 8(1): 13 ~ 18
- 18 Heynen C .E ., Elsa Van J .D , Kiukman P .J ., et al .Dynamics of *Rhizobium leguminosarum* biovar *trifolii* introduced into soil: the effect of bentonite clay on predation by protozoa .Soil Biol .Biochem .,1988,20(4): 483 ~ 488
- 19 McGinness S , Johnson D .B .Grazing of acidophilic bacteria by a flagellated protozoan .Microb .Ecol .,1992,23(1) : 75 ~ 86
- 20 Nagaraja T .G , Towne G , Beharka A .A .Moderation of ruminal fermentation by ciliated protozoa in cattle fed a high-grain diet .Appl . Environ .Microbiol .,1992,58(8) : 2410 ~ 2414
- 21 Cayrol J .C , Frankowski J .P , Quiles C .*Cephalobus parvus* as a carrier of *Rhizobium japonicum* in field experiment on soybean cultures . Rev .Nematol .,1987,10(1) : 57 ~ 59
- 22 Epsky N .D , Walter D .E , Capinera J .L .Potential role of nematophagous microarthropods as biotic mortality factors of entomogenous nematodes (*Rhabditida*: *Steinernematidae*, *Heterorhabditidae*) . J Eco .Entomol .,1988,81(3) : 821 ~ 825
- 23 Umorin P .P .Competition between bacterivorous flagellates and bacterivorous ciliates for food resources .Oikos,1992,63(2) : 175 ~ 179
- 24 Griffiths B .S .Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the ciliate protozoan *Colpoda steinii*, the nematode *Rhabditis* spp .and the bacterium *Pseudomonas fluorescens* . Soil Biol .Biochem .,1986,18(6) : 637 ~ 641
- 25 Griffiths B .S ., Ekelund F , Ronn R ., et al .Protozoa and nematodes on decomposing barley roots .Soil Biol .Biochem .,1993,25(9) : 1293
- 26 Ingham R .E , Coleman D .C .Effects of an ectoparasitic nematode on bacterial growth in gnotobiotic soil .Oikos,1983,41(2) : 227 ~ 232
- 27 Senapati B .K .Biotic interactions between soil nematodes and earthworms .Soil Biol .Biochem .,1992,24(12) : 1441 ~ 1444
- 28 Russom Z , Odihirin R .A , Mature M .M .Comparison of population density of plant parasitic and free-living nematodes in earthworm casts and adjacent soils of fallow and cultivated land in south eastern Nigeria .Ann .Appl Biol .,1993,123(2) : 331 ~ 336
- 29 Yeates G .W .Nematode populations in relation to soil environmental factors: a review . Pedobiologia,1981,22(5/6) : 312 ~ 338
- 30 Brussaard L , Veen Van J .A , Kooistra M .J , et al .The dutch programme on soil ecology of arable farming systems I: Objectives, approach and some preliminary results .Ecol Bull .,1988,39: 35 ~ 40
- 31 Vereijken P . Maintenance of soil fertility on biological-dynamic farms in Nagele, the Netherlands .Neth .J .Agric .Sci .,1986,34: 387
- 32 Edwards C .A .Sustainable Agricultural Systems . Ankeny I .A: Soil and Water Conservation Society, 1990 249
- 33 Moore J .C .Impact of agriculture practices on soil food web structure: Theory and application .Agric .Ecosyst .Environ .,1994,51: 239 ~ 247
- 34 Bolem J , Lebbink G , Zwart K .B ., et al .Dynamics of microorganisms, microbiovores and nitrogen mineralization in winter wheat fields under conventional and integrated management . Agric .Ecosyst .Environ .,1994,51: 129 ~ 143
- 35 Brussaard L .An appraisal of the Dutch programme on soil ecology of arable farming system(1985 ~ 1992) .Agric .Ecosyst .Environ .,1994,51: 1 ~ 6
- 36 De Ruiter P .C ., Veen Van J .A ., Moore J .C ., et al .Calculation of nitrogen mineralization in soil food webs .Plant Soil,1993,157(2) : 263 ~ 273
- 37 Hunt H .W ., Coleman D .C , Ingham E .R ., et al .The detrital food web in a shortgrass prairie .Biol .Fertil Soils,1987,3: 57 ~ 68
- 38 Zwart K .B , Bloem J , Bouman L .A , et al .Population dynamics in the belowground food webs in two different agricultural systems .Agric .Ecosyst . Environ .,1994,51: 187 ~ 198
- 39 Hendrix P .F ., Parmelee R .W , Crossley Jr D .A ., et al .Detritus food webs in conventional and no-tillage agroecosystems .Bioscience,1986, 36(6) : 374 ~ 380
- 40 House G .J , Parmelee R .W .Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no-tillage agroecosystems .Soil Tillage Res ., 1985,5(4) : 351 ~ 360