

土壤原生动物

崔振东* 庞延斌 张作人

(华东师范大学生物学系)

土壤原生动物早已被认为是土壤有机整体的一部分,尤其是在陆地生态系统的物质分解过程中所起到的重要作用,日益引起广泛的关注。因此,本文仅从土壤原生动物的种类与分布,环境对土壤原生动物的影响和原生动物在土壤中的作用三方面做一简要综述。

一、土壤原生动物的种类与分布

全世界已描述的原生动物种类有六万八千多种,其中一半是化石种类,其余一半中自由生活的占三分之二,寄生的占三分之一。除寄生的孢子虫外,自由生活的种类在土壤中均有它们的代表。例如肉鞭虫门的鞭毛虫亚门在土壤中常见的属有:隐滴虫属(*Cryptomonas*)、唇滴虫属(*Chilomonas*)、屋滴虫属(*Oikomonas*)、滴虫属(*Monas*)、眼虫属(*Euglena*)、变形滴虫属(*Mastigamoeba*)和波豆虫属(*Boda*)、尾滴虫属(*Cercomonas*)、螺滴虫属(*Spiromonas*)等;土壤中的肉足虫主要是裸变形虫和壳变形虫两大类,常见的属有:棘变形虫属(*Acanthamoeba*)、变形虫属(*Amoeba*)、哈氏虫属(*Hartmannella*)、纳氏虫属(*Naegleria*)、筒变虫属(*Vahlkampfia*)、扇形虫属(*Vannella*)和砂壳虫属(*Difflugia*)、匣壳虫属(*Centropyxis*)、圆壳虫属(*Cyclapyxis*)、法帽虫属(*Phryganella*)、截口虫属(*Heleopera*)、梨壳虫属(*Nebela*)、鳞壳虫属(*Euglypha*)、三足虫属(*Trinema*)等;纤毛虫门在土壤中有许多属的种类出现,而最常见的是肾形虫属(*Colpoda*)、豆形虫属(*Colpidium*)、斜口虫属(*Enchelys*)、长颈虫属(*Dileptus*)、刀口虫属(*Spasidium*)、裸口虫属(*Holophrya*)、漫游虫属(*Litonotus*)、弹跳虫属(*Halteria*)、篮环

虫属(*Cyrtolophosis*)、尖毛虫属(*Oxytricha*)、侧毛虫属(*Pleurotrichs*)、瘦尾虫属(*Uroleptus*)、游扑虫属(*Euploes*)和钟虫属(*Vorticella*)。

已报道的土壤原生动物有300种以上。其中大部分种类属于土壤和淡水生活的共同种。一般来说,土壤中生活的原生动物的身体要比淡水或海水中生活的种类小一些(多数在100微米以下)。例如,一个属内的种类身体大小不同,往往最小的便是土壤居住者,大型的则出现于淡水或海水中。大型的种类在土壤中是极少见的。因为较小的体形有利于充分利用土壤间隙水和土壤颗粒表膜水。

按照麦克阿瑟-威尔逊(MacArthur-Wilson)的观点,土壤原生动物可分为两大类。第一类包括鞭毛虫、裸变形虫和纤毛虫,每天能分裂一到数次,并在大多数土壤中能发现它们存在。第二类是壳变形虫,大约一周分裂一次,绝大多数在枯枝落叶层和土壤中进行缓慢的分解。由于土壤水分的波动,水膜有时变浅,出现一个交界面,有利于壳变形虫运动。

裸变形虫如:纳氏虫、筒变虫、哈氏虫、棘变形虫、被变形虫和扇形虫是无所不在的,并且通常占土壤原生动物的50—90%。它们具有柔软的身体,能够进入其它原生动物所不能到达的微小孔隙内。几种大的变形虫、吮噬虫、*Gephyramaeba*、*Biomyxa*也可在土壤中找到。菌虫目(Mycetozoa)的种类在枯枝落叶层是典型的而且是大量的。最能适应枯枝落叶—土壤生态系统的是到处可见的小小动鞭类,如气球屋滴虫、跳侧滴虫、波豆虫、尾波豆虫、尾滴虫和变形鞭毛虫等,它们具有使水中有机质丰

* 现在中国科学院动物研究所。

富的共性，并在森林的枯枝落叶层数量极为丰富。

较大型的纤毛虫在进入微小孔隙时受到一定的限制，因而在土壤中比较活跃的纤毛虫，均是小型的种类。肾形虫是最常见的，往往要占土壤中纤毛虫数量的50—90%。所见到的纤毛虫大多数是水生性的种类，因此纤毛虫种类如果丰富，可以反映出生境水分的状况。随着土壤含水量的增加也许还会出现一些肉食性种类，如漫游虫、球吸管虫等。

壳变形虫类是交界面上运动的个体。以缩进壳内来代替包裹作用。象纤毛虫一样，显示出广泛的水生到土壤范围的类型。邦内特(Bonnet)根据壳的类型归纳出一个复杂的分类法，并与能指示各种类型土壤的特有种联系起来。按照他的分类法，可以将土壤壳变形虫概括为4种基本类型：(1)扁平状的“表壳类”是水生植物和潮湿土壤的象征，属于这一类的还有笠壳虫；(2)“端口壳类”的个体都有一个高高拱起的壳，在水生植被、苔藓、森林枯枝落叶层中经常可见到鳞壳虫、梨壳虫、截口虫、砂壳虫等；(3)楔形的“斜口壳类”如蛹壳虫、匣壳虫和无所不在的三足虫，在枯枝落叶层和较干旱的土壤中是很突出的，那里的水膜较薄并很短暂；(4)球形的“中轴对称类”是真正的土壤性种类，能忍受相当强的干旱环境，这些形态类型出现于水生的和土壤的种类里，但是形态类型在壳变形虫类群中的比例表明了枯枝落叶层或土壤层水分的特点。壳变形虫在干旱的土壤中是稀少的，但在森林和苔原土壤中十分丰富。

相当一部分土壤原生动物是属于世界性分布的种类，无论是热带、亚热带和温带地区土壤，还是南极和北极都可发现其存在。但有些地方只有单一的种类，而在另一些地方则包含有极其不同的类型。不同生态环境土壤中原生动物的数量分布是不均匀的，即使在同一地点由于微小环境的差别，其数量也会有所不同。例如在荒漠每克土壤中变形虫的数量为100个，而其它种类则少于10个；在湿润的森林，每克土壤中变形虫和鞭毛虫数量近万个，在枯枝落

叶层高达百万个，在同样土壤和枯枝落叶层中，纤毛虫分别达到 5×10^3 个和 5×10^4 个，壳变形虫的数量为数千个，但其在针阔林或针叶林枯枝落叶层却相当丰富，每克样品中超过 4×10^4 个。土壤原生动物数量的增加和种类的增多总是不一致的，例如在高山生态系统调查中，草地落叶层出现的纤毛虫，数量很大但种类较少，与其相邻的苔藓群落中，纤毛虫数量少而种类较多。就土壤原生动物垂直分布而言，在土壤表层数量最丰富，尤其是在表层15厘米的土壤里。以下各层土壤中几乎是成倍减少甚至没有。目前所知影响其生态分布的主要因素是土壤微域环境条件、以及有机质、微生物的分布、温度、湿度、通气量、pH等。

二、环境对土壤原生动物的影响

早期关于土壤原生动物分布机制的研究，还只是局限于了解广域环境因素的影响，其结果不甚理想。现在则从土壤微域环境方面着手深入探讨相关性。

在显微镜下，我们所看到的土壤是由矿物和有机颗粒构成的不均匀的混合物，其间交错地分布着大小不一的孔隙裂缝，这些微小空间充满了空气和水分，以及各种活跃的有机体(图1)。根据孔隙的大小、小气候及食物条件，有的孔隙有机体极少，有的则很多。这便是土壤微域环境的基本特征。通常将土壤孔隙分为三大类：微孔隙(直径小于30微米)，为水分的重要储存场所，微孔隙限制了大部分壳变形虫和纤毛虫进入，而适于小型变形虫和鞭毛虫；中孔隙(30—75微米)，对空气流通和水分的运转极为重要；大孔隙(大于75微米)，能使空气迅速进入土壤内。土壤孔隙的数量和性质是由土壤颗粒的大小、形状及排列来决定的，因此不同类型的土壤或不同的土壤层孔隙系统是有差别的。此外，生物或非生物因素对土壤结构和土壤团聚体的稳定性具有不断的影响。通常认为水分、温度和空气等广域环境因素很大程度上是通过土壤孔隙系统对原生动物产生影响的。土壤表层(即土壤剖面上的枯枝落叶层、半腐解枯

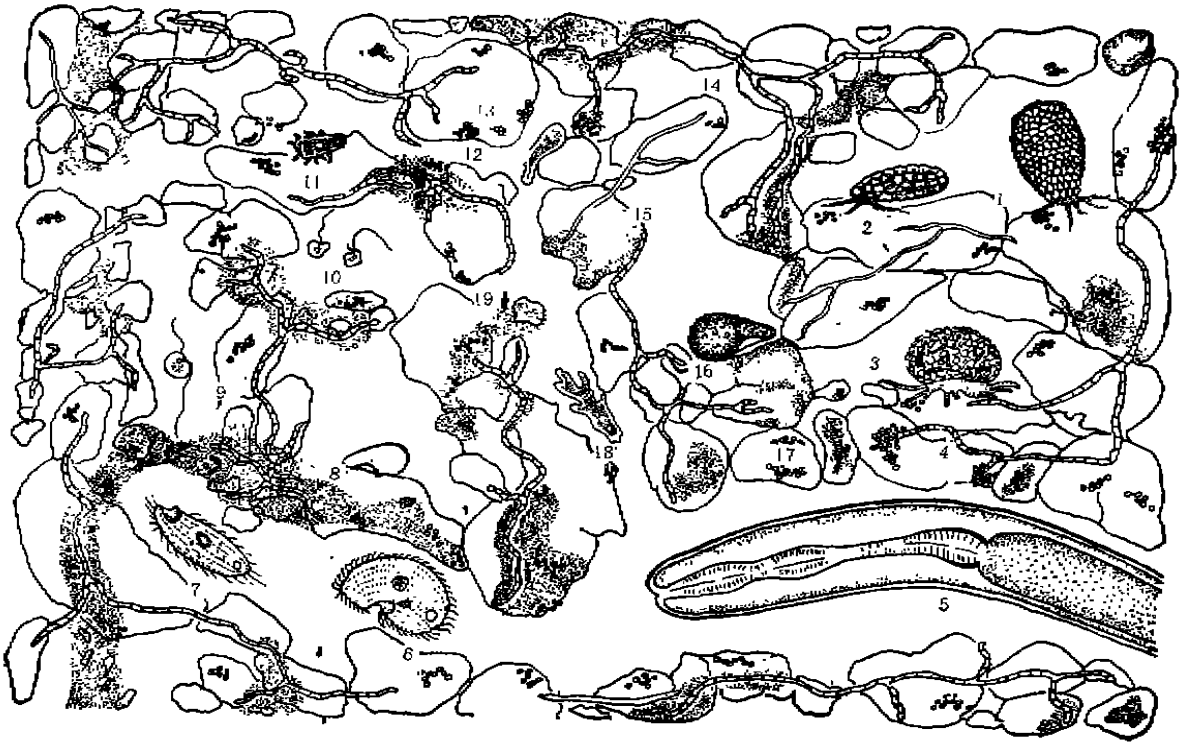


图1 土壤微域环境示意图

1. 鳞壳虫 2. 三足虫 3. 法帽虫 4. 细菌分解、真菌菌丝 5. 线虫 6. 肾形虫 7. 篮环虫
 8. 菌丝分解有机质 9. 被豆虫 10. 屋滴虫 11. 棘变形虫 12. 蛞蝓变形虫 13. 细菌
 14. 真菌 15. 放线菌 16. 匣壳虫 17. 细菌菌落 18. 变形虫 19. 有机质

枝落叶层和腐植质层)类似海棉疏松多孔,适于土壤有机体活动的大中小孔隙皆有,大团聚体内部有许多小孔隙,对保持水分非常有利,因此被认为是个“巨大的有机蓄水库”,实际含水量远远高于以下各土壤层。由于植被和凋落物层共同阻隔了一大部分辐射能,所以夏季土温也不高,在冬季又可减低土壤热散失的速度。所以土壤表层的湿度和温度变幅相当缓和。特别是在半腐解层与腐植质层的界面附近,具有相当复杂的微形态结构和各类不同分解程度的凋落物,是适于原生动物生存的最优微生境。因为在土壤表层15厘米范围内,原生动物的种类和数量都是最多的。

充足的食物对于土壤原生动物的生存具有决定性意义。在细菌特别多的土壤层中,原生动物个体密度最高。来自土壤表层可分解的有机质能使较多的微生物区系发展起来,植物根

系旺盛的发育直接刺激微生物,所以,这种环境也十分有利于原生动物。关于通气量、氢离子浓度对原生动物的影响还没有充分研究。一般土壤空气中比邻近地面的大气中的氧少而二氧化碳多。虽然土壤原生动物进行好气性代谢,但有些种类偶尔能在低氧分压或完全厌氧条件下生长。例如,僧帽肾形虫、齿脊肾形虫、粘液篮环虫、小口钟虫、银灰膜袋虫、僧帽斜管虫等,通常要比大多数普通淡水生活种类更具有对高二氧化碳的忍耐性。大多数原生动物对pH表现不敏感,但也常常可以确定一个最适的pH。有人认为在pH 3.5—4.8范围内最适于原生动物生活,有人则认为pH接近中性时原生动物最多。纳舍(Nasir)报道僧帽肾形虫的酸度界限为pH3.3,鞭毛虫类为pH 3.5,变形虫类为pH3.9。许多种类不能忍受过酸或过碱,当pH超过6到8范围就难以生存。

三、原生动物在土壤中的应用

原生动物数量多分布广，但对它们在土壤中的作用却知道的很少。野外直接试验的技术仍不完善，只能根据它们在室内培养的情况加以推测。

关于土壤原生动物作用的第一个假设是由罗素 (Russell) 和赫特勤森 (Hutchinson) 在 1909 年提出的，认为原生动物有选择的捕食细菌。罗素等通过一系列试验表明土壤一经加热或灭菌剂处理，虽然细菌数量一度降低，但过后细菌又会显著增加。这样处理使细菌的捕食者原生动物被消灭，因此使残存下来的为数不多的细菌不受任何限制而迅速增殖。后来卡特拉 (Cutler) 提出原生动物的消灭可以导致细菌增加的结论。如此结果是否说明原生动物将使维持土壤肥力的有益细菌降低了作用？事实未必这样。首先是原生动物在维持土壤微生物的动

态平衡上起重要作用。假如细菌不受任何制约无限增殖的话，植物凋落物将很快被分解，矿物养分淋失过快。只有将细菌控制在一定数量范围，才可能使养分的淋失在整个植物生长季节内缓和释放，有利于植物对矿物养分的吸收。此外，当固氮菌与豆形虫共存时，固氮能力比其单独存在时还高。原生动物还能增加土壤细菌的氨化作用、几丁质分解和二氧化碳的产生。还有报告说，当细菌与变形虫在一起时，细菌对糖的氧化能力有所增加。从实验室培养及微呼吸量测定来看，细菌与原生动物合起来所产生的代谢变化比任何一组单独做的更快。所以说细菌活动能力的提高应包括原生动物的功劳。由于原生动物的某些种类能够在没有微生物的培养液中生长，所以它们可能参予植物残体的分解而不是单纯依靠捕食细菌生存。

植物的根围是一个特殊的小生境。根的分分泌物及其它物质不断地渗入周围土壤，可溶性

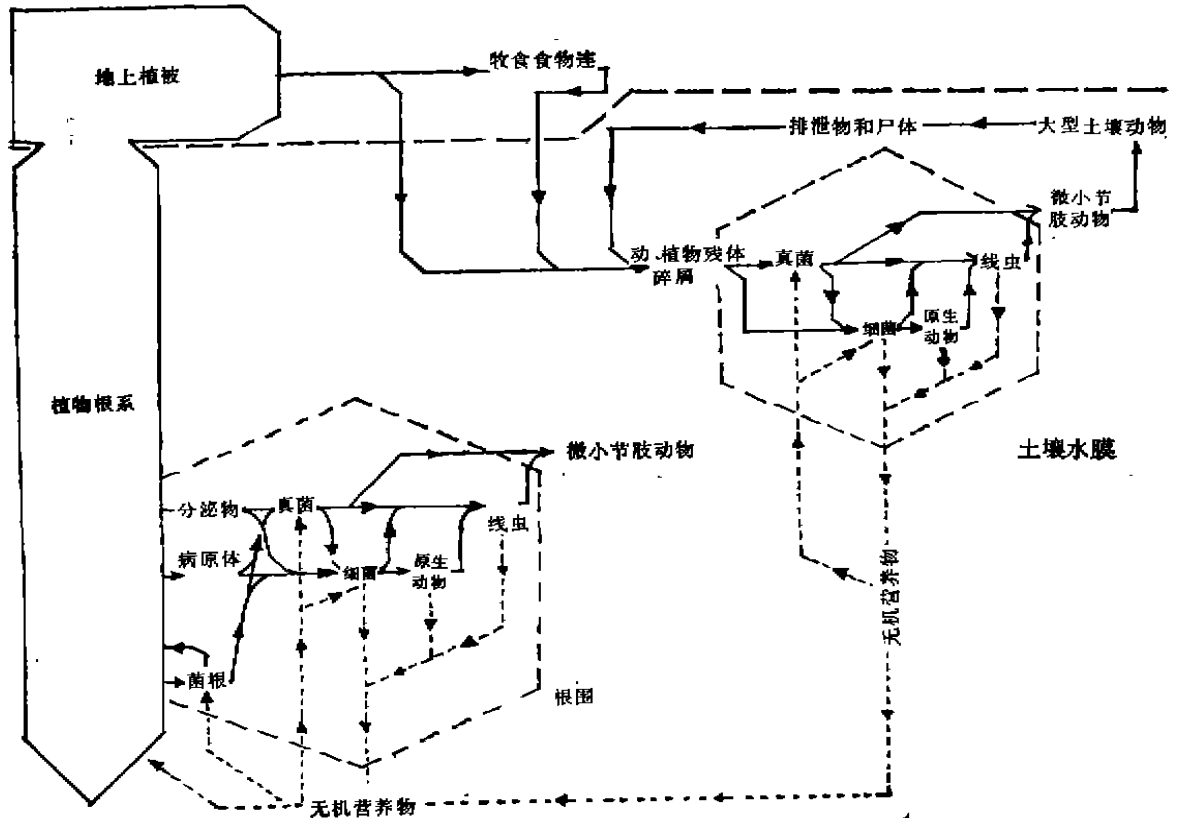


图 2 土壤、根围、有机体之间的关系

养分又通过根吸收到植物体内。微生物、原生动物在根围的数量要比其它土壤中的多几倍。在这里小型裸变形虫和鞭毛虫由于能够充分利用微小孔隙,所以它们数量上占优势。虽然对根围原生动物的确切作用还不十分清楚,但初步了解到根围原生动物与枯枝落叶层、土壤层中的原生动物一道,通过捕食细菌增加了营养物质的矿化作用,并使它们更适于植物吸收(图2)。线虫虽然也参加了这个过程,但原生动物特别是小型裸变形虫能进入微小孔隙捕食细菌,而线虫则不能。这样就会使矿化作用得以延续。因此原生动物(也包括线虫等)增加了对营养物质再循环的影响。

在具有更多关于各个原生物种在微域环境中如何活动的了解以前,除了包括对有机质的分解及对微生物的摄食控制其数量以外,来论及土壤原生动物任何其他特殊作用尚为时过早,还需要深入研究。今后能结合计算土壤微生物群体的现代方法进行总的生态研究似乎是将来原动物学研究很有希望的趋势。我国地大物博,陆地生态系统类型是很复杂的,可以想象,土壤原生动物的种类及其作用也可能是多种多样的。因此,开展土壤原生动物学的研究具有重要意义。

参 考 文 献

【1】 张荣祖 1980 生态系统中土壤动物国外研究动态

- 森林生态系统研究 (1)257—264。
- 【2】 张荣祖 1981 开展土壤动物学的研究 动物学杂志 (3)61—64。
- 【3】 张荣祖 崔振东 1983 土壤动物与陆地生态系统, 生态学杂志 (4)23—26。
- 【4】 崔振东 1983 长白山北坡森林生态系统土壤原生动物初步研究 森林生态系统研究 (3)144—153。
- 【5】 崔振东 1986 长白山北坡针阔混交林土壤原生动物的生态分布 生态学杂志 (2)1—5。
- 【6】 崔振东 1982 略谈土壤原生动物及其工作方法 生物学通报 (4)22—24。
- 【7】 Bamforth, S. S. 1971, Population dynamics of leaf-inhabiting Protozoa, *J. Protozool.*, 18, 24—28.
- 【8】 Bamforth, S. S. 1980, Terrestrial Protozoa, *J. Protozool.*, 27, 33—36.
- 【9】 Bamforth, S. S. 1981, Protist Biogeography, *J. Protozool.*, 28, 2—9.
- 【10】 Bamforth, S. S. 1985, The Role of Protozoa in Litters and Soils, *J. Protozool.*, 32, 404—409.
- 【11】 Darbyshire, J. F. 1972, Nitrogen fixation by *Azotobacter Chroococcum* in the presence of *Colpoda stanni*, *Soil Biology and Biochemistry*, 4: 359—369.
- 【12】 Darbyshire, J. F. 1974, A rapid micromethod for counting bacteria and protozoa in soil, *La Revue Ecologie et de Biologie du Sol*, 11, 465—475.
- 【13】 Lousier, J. D. 1974, Response of soil Testacea to soil moisture fluctuations, *Soil Biology & Biochemistry*, 6(4), 235—239.
- 【14】 Singh, B. N. 1964, Soil protozoa and their probable role in soil fertility, *Bull. Assn. Inss. Sci. India*, 26, 238—244.
- 【15】 Stout, J. D. 1962, An estimation of microfaunal populations in soils and forest litters, *J. Soil Sci.*, 13, 314—320.