

The Soil Habitat and Soil Ecology

Janice E Thies Julie M Grossman

土壤棲息地與土壤生態學

回顧土壤生物群體的關鍵功能及其在維持土壤肥力方面的作用，將土壤視為生物體的棲息地，確定了對土壤生物群體來說重要的能量和營養來源，並描述了從地上到地下的能量流動和物質循環。下一章將對能量流動進行更詳細的討論。土壤社區的營養結構，即其中營養物的有序流動，以及土壤食物網的各種生物間相互作用在這裡得到考慮。突出強調了地上和地下過程之間的聯繫，以說明它們的相互關聯性，並表明土壤不是一種惰性介質，而是承載著各種各樣的生物體，共同執行著重要的生態系統服務。土壤系統的功能涉及植物根系和植物殘體、各種動物及其殘留物、極其豐富的微生物和土壤的物理結構和化學組成之間的許多相互作用。要有效地管理土壤系統，

我們需要知道什麼樣的做法可以改善有益土壤生物體的生存和功能，同時阻止致病生物體的活動。本文提供了各種例子，說明了如何增強土壤系統的生物功能，以提高其肥力和可持續性。在這裡，我們提出了土壤作為陸地生態系統的基本組成部分的綜合觀點，具有明確但各不相同的結構和複雜的生物關係。這說明了土壤生物體對維持土壤肥力的貢獻，以及通過管理和增強生物相互作用來改善土壤系統的肥力。本節所討論的土壤系統的基本因素和動態提供了理解後續章節的基礎。本書的寫作方式使非土壤科學專業的讀者能夠輕鬆地瞭解相關內容。已經熟悉土壤科學的人士應該會欣賞到它在土壤系統上所提供的視角變化，將生物體和它們產生的有機物置於中心舞臺。

1. 微生物的土壤棲息地

土壤是地球上較為複雜和高度變化的棲息地之一。任何在土壤中安家的生物體都必須設計多種機制來應對濕度、溫度和化學變化的多樣性，以便生存、發揮功能和複製。在不到 1 毫米的距離內，環境條件可以從酸性到鹼性，從濕潤到乾燥，從需氧到厭氧，從還原到氧化，從富營養到貧營養等發生變化。除了空間變異性外，時間上也存在變異性，因此生活在土壤中的生物體必須能夠迅速適應不同和變化的條件。因此，土壤的物理和化學性質的變異是土壤生物群體存在和持久的重要因素。

1.1 土壤層次之間的差異

典型的土壤剖面具有水準和垂直結構。在任何土壤剖面的基底是基岩或母質，即上面的土壤是由其與下面的土壤形成的地質形成類型。基岩之上是 C 層，它直接由

基岩下方的土壤形成的改變形成。這個 C 層是可識別的層次中最未風化（變化）的，積累了從上面的層次釋放出來的碳酸鈣（Ca）和鎂碳酸鹽。該 C 層中的微生物活動通常非常低，部分原因是由於氧氣（O₂）和有機物質的限制。



1.2 土壤發生的因素

1941 年，漢斯·詹尼（Hans Jenny）提出了以下土壤形成因素，至今仍在使用：

- 地區的母質或底層地質構造；
- 氣候，主要指該地區的溫度和降水量以及它們之間的相互作用，通過凍融循環影響土壤形成；
- 地勢，指土壤在景觀中的位置，位於山頂、中部或山坡底部，這對土壤形成的結果有重要影響；
- 生物體，如占主導地位的植物群落和相關的土壤生物體，通過沉積有機物和聚集土壤礦物質強烈影響土壤形成；

時間的流逝與其他因素的關係，時間是從基岩形成以來的累積。這些因素共同解釋了區分土壤類型的複雜特徵混合。土壤類型在短距離內可以有相當大的差異，這說明生物群落在土壤形成中的重要作用，因為其他因素在更大的空間和時間尺度上變化。

1.3 土壤系統的物理組成

典型的土壤由礦物質部分和有機質部分組成。這兩個部分構成了土壤固體，剩餘的土壤容積由一定組合的空氣和/或水填充。當土壤被水飽和時，其孔隙空間中的空氣將被替代；相反，乾燥的土壤中的空隙只有空氣存在。

土壤有機質含量、礦物質部分的性質以及空氣和水的相對比例是影響微生物活性和功能的關鍵因素。孔隙空間主要由水佔據的土壤是厭氧的。這種條件會限制微生物的活動，僅限於厭氧菌和兼性厭氧菌，即在缺氧（O₂）情況下能進行新陳代謝的生物。發酵這一厭氧過程在能量效率上比好氧新陳代謝低，其最終產物通常是有機酸和醇，這些對植物和許多微生物來說可能有毒。因此，大部分時間內孔隙空間被水佔據的土壤將是一個產量較低的土壤，儘管水是植物的重要需求之一。

孔隙空間約一半被空氣佔據，另一半被水佔據的平衡狀態更有利於植物生長和微生物代謝。根系需要氧氣進行呼吸，好氧微生物（能夠進行好氧呼吸的微生物）通過這一過程可以從中獲得遠遠超過發酵或厭氧呼吸所能獲得的能量。

礦物質部分的性質決定了土壤的質地、礦物元素含量和濃度，以及重金屬的存在，這些可能對植物和/或動物生命產生一些不良影響。磷（P）、鉀（K）和鎂（Mg）是植物從土壤礦物部分中獲取的必需植物大量營養素。因此，任何土壤的生產能力都非常依賴其礦物質組成。

1.4 土壤物理特性及其對土壤生物學的影響

其他重要的土壤物理特性包括質地、容重、溫度、聚集和結構。每個特性對土壤生物群落的組成和活動都有重要影響。

質地指的是土壤中沙、粉砂和黏土的比例，它將強烈影響土壤的保水能力以及陽離子和陰離子交換能力。土壤保水能力的重要性在於微生物依賴土壤水作為細胞成分的溶劑，並作為溶解養分傳輸到它們的細胞表面的介質。此外，水還有助於鞭毛細菌、纖毛蟲和線蟲等微生物的運動。質地因此直接影響土壤中的生物活動。

容重是指單位體積土壤固體的重量。容重小於1克/立方釐米的土壤是較輕或疏鬆的土壤，通常具有良好的通氣性，根系容易穿透，微生物容易移動。容重大於1克/立方釐米的土壤被認為越來越重或緊實。隨著容重的增加，土壤孔隙度減小，空氣和水的流動受限。這會阻礙土壤排水和根系穿透。這樣的土壤往往容易出現積水，形成厭氧條件。

溫度對微生物活動有不同的影響，取決於不同生物的耐受範圍。嗜冷微生物在低於-10°C的寒冷土壤中生長得很好；溫生菌在10°C至30°C之間的溫度範圍內活性最高；而嗜熱菌在40°C以上的溫度下更為活躍。溫帶地區的土壤每年在這些溫度最適宜的範圍內經歷長時間的週期性變化。這導致微生物群落在一年中不同季節發生

顯著變化，有機質的周轉率和微生物生物量也隨之改變。熱帶土壤中的微生物群落也會隨季節變化，但這受溫度的影響較小。

土壤團聚是許多相互作用因素的結果。在土壤聚集模型中，蒂斯代爾和奧德斯（Tisdall and Oades, 1982）描述了聚集的過程，它始於粘土片層之間的相互作用，尺度為 0.2 毫米。微生物對土壤顆粒的寄生作用發生在 2 毫米的尺度上，這是一個數量級更大的範圍，細菌和真菌代謝產物起到將粘土顆粒粘結在一起的作用。在 20mm 的尺度上，真菌菌絲和細菌產生的各種多糖成為主要的聚結因素。然後在 200mm 的尺度上，根系和真菌菌絲將這些顆粒綁在一起。產生的土壤是由各種嵌套尺度上的生物材料將礦物質顆粒結合在一起形成的 2mm 尺度的宏團聚土壤。

土壤結構描述了土壤微觀和宏觀聚集的程度。良好的聚集土壤對雨水和風蝕有較強的抵抗力。此外，它通常排水良好，更有利於好氧群落的生長。因此，對於植物和土壤生物來說，這往往是一種更具生產力的土壤。正如前面的討論所看到的，聚集的過程是植物根系和土壤生物的活動的結果，這在不同尺度上形成了土壤系統物理和生物特性之間的內在聯繫。

1.5 土壤化學性質的影響

土壤化學性質強烈影響著土壤生物的活動，並且同時也受到這些活動的影響。對生物活動影響較大的土壤化學性質主要包括：

- pH，即土壤的酸鹼性
- 陽離子和陰離子交換能力
- 礦物質含量和溶解度
- 緩衝能力
- 土壤中養分元素的濃度
- 土壤大氣中氧氣（O₂）、二氧化碳（CO₂）、氮氣（N₂）和其他氣體的濃度
- 土壤水含量
- 鹽分或鹼度

植物和土壤生物對土壤 pH 的極端值有不同的耐受能力。大多數生物更喜歡接近中性 pH 值，即 6 至 7.5 之間。許多土壤養分在這個 pH 範圍內對植物根系的吸收最有效。當土壤更酸性時，金屬元素鐵（Fe）、錳（Mn）、鋅（Zn）和銅（Cu）的溶解度增加，而大多數主要養分元素（氮（N）、磷（P）、鉀（K）、鈣（Ca）、鎂（Mg）和硫（S））的溶解度下降。高 pH 下，磷、鈣、鎂和硼（B）的有效性降低，而氮、鉀、硫和鉬（Mo）的有效性不受影響。總體而言，真菌和放線菌（形態和生長習性類似真菌的細菌）在高低 pH 值下相對耐受性較強，而許多自養細菌和其他異養細菌在低 pH 下受到抑制。因此，在酸性土壤中，真菌和放線菌往往占主

導地位。對於對不同非生物環境條件有更大耐受限度的生物體來說，它們會具有競爭優勢，這可以通過底物競爭影響其他生物的活動，並進一步抑制其生長。

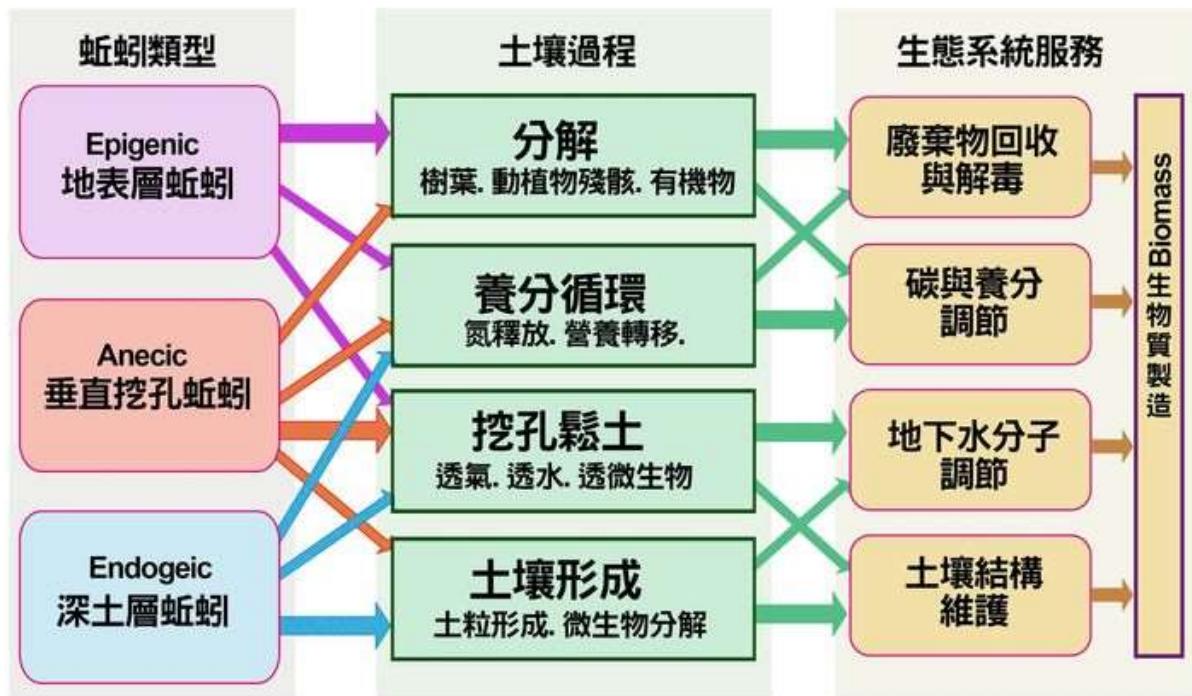
生物體需要一系列營養元素來維持生存。植物從大氣中獲取碳（來自 CO_2 ）、氫（ H_2 ）和氧（ O_2 ），而其他元素必須從土壤溶液中獲取。對於大多數土壤微生物而言，情況有所不同，因為它們主要通過分解植物和動物殘渣以及有機質來獲取能量和細胞生物量碳。值得注意的例外包括藍藻和其他光合細菌，它們利用光能直接將 CO_2 轉化為細胞生物量碳，以及利用還原化合物（如 NH_4 ）中的鍵能量將 CO_2 合成細胞生物量碳的化能細菌。

土壤生物體獲得能量、細胞生物量碳和營養元素的途徑多種多樣。土壤微生物從土壤溶液或土壤礦物質中獲取許多其他所需的元素，它們通過溶解來獲得必需的營養物質，或從土壤大氣中獲取。氮是一個特殊的情況。近 80% 的大氣由氮氣（ N_2 ）組成。然而，空氣中的 N_2 對植物來說在經過還原處理之前是不可利用的，還原處理可以通過工業、自然或通過生物固氮過程實現。許多細菌和藍藻都具有固氮的能力，但最著名的是與寄主豆科植物共生固氮的根瘤菌。固氮細菌，如彎曲桿菌（*Azospirillum*）和氮固氮菌（*Azotobacter*），還在植物根際內或與植物根部密切關聯的地方形成內生或關聯關係，還有許多自由生活的固氮細菌物。土壤大多數動物從食用其他生物中獲取能量、細胞生物量碳和礦物質養分。

養分元素的可用性不僅僅是重要的因素，養分元素的相對比例或比例與生物體需求相關也同樣重要。例如，一個土壤可能富含磷、鎂、鈣和硫，但如果氮的可用性較低，那麼土壤生物的生長將受到這一元素的限制。這個概念被稱為李比希的"最低限度法則"，即任何生物的生長都受制於環境中相對於其需求最短缺的營養元素。這個概念對於我們來說非常重要。無論在土壤中添加多少某種礦物質養分，如果這不是限制產量的因素，那麼這不會改善作物產量或微生物生長。

蚯蚓的土壤生態功能

www.epa.url.tw



1.6 應對壓力的適應性

由於土壤性質的高度空間變異性，生活在土壤中的微生物必須能夠快速適應不斷變化的環境。土壤生物體通過改變氧氣利用、形成休眠結構、增加細胞內溶質濃度、產生多元醇和熱休克蛋白，以及改變膜結構等方式來應對壓力，這只是可能的機制中的幾個例子。

微生物在對氧氣的需求或耐受性上存在差異。我們在前面提到過兩大組微生物與氧氣的功能關係：好氧菌和厭氧菌。好氧菌是能夠在大氣中的氧氣濃度（21%）下生長的物種，它們通常將氧氣用作呼吸鏈中的末端電子受體。好氧菌主要分為三種類型：嚴格好氧菌、兼性好氧菌和微好氧菌。嚴格好氧菌需要氧氣的存在才能生存；它們的新陳代謝方式是好氧呼吸。而兼性好氧菌雖然不需要氧氣，但如果氧氣存在，它們的生長要好得多。這些多才多藝的細菌可以進行好氧或厭氧呼吸。微好氧菌需要氧氣，但它們可以在比大氣濃度低得多的水準下發揮作用。它們的代謝方式是好氧呼吸。

另一方面，厭氧菌不能或不使用氧氣作為末端電子受體。厭氧菌主要分為兩種基本類型：耐氧厭氧菌和嚴格厭氧菌。耐氧厭氧菌不使用氧氣進行新陳代謝，但其存在不會受到氧氣的傷害。這些生物依靠發酵型代謝獲取能量。相比之下，嚴格厭氧

菌在氧氣的存在下會受到傷害。這些生物通過發酵或厭氧呼吸代謝各種底物來獲得能量。

兼性好氧菌、微好氧菌和耐氧厭氧菌能夠更好地適應土壤環境，因為它們能夠適應土壤中經常發生的氧氣可用性的快速變化。例如，兼性好氧菌具有在厭氧呼吸中使用除氧氣以外的化合物作為末端電子受體的能力，使它們能夠在氧氣供應減少或中斷時繼續呼吸碳底物，並通過呼吸鏈產生儲能分子 ATP。硝酸鹽（ NO_3^- ）和硫酸鹽（ SO_4^{2-} ）通常被用作厭氧呼吸中的替代電子受體。

形成孢子或囊腫的能力是另一種適應性，可以增強微生物在土壤中在水分可利用性低的時期的存活能力。細菌內孢子是在細菌細胞內部形成的非常耐用的厚壁脫水體。它們在釋放到環境中後能夠在極端高溫、乾燥和有毒化學物質暴露下存活。在土壤群落中，常見的能夠形成內孢子的細菌（如芽孢桿菌和梭菌）以及放線菌和真菌常常通過孢子和囊子繁殖。它們形成孢子的能力使得這些物種在土壤環境中具有明顯的生存優勢。更大的原生動物和線蟲（第 10 章）以細菌和真菌為食的能力，也能形成囊或厚壁休眠結構，在條件不利於生長時存活。一旦條件變得有利，例如在降雨後或者捕食者數量增加時，囊會發芽，這些原生動物和線蟲將恢復進食、生長和繁殖。

其他適應性也增強了生物在不斷變化的土壤環境中存活的能力。例如，產生多元醇（具有三個或更多羥基的醇）和熱休克蛋白；增加細胞內溶質濃度；如許多與細菌不同的原核生物門埃及細菌中所見，改變膜成分；在嗜熱菌中看到的產生耐熱蛋白。在過去的二十年裡，我們對土壤生物的存活策略和機制的認識有了很大提高，這使得我們現在通過分子方法逐漸瞭解到土壤中存在著眾多物種。

1.7 修護好土壤，生物自會蓬勃發展

當土壤的物理和化學特性處於最佳範圍內時，生物活動通常會隨之而來。例如，如果土壤的質地和結構能夠在充足的排水和保水以及足夠的氣體交換之間保持良好的平衡，那麼條件通常會有利於微生物的生長和活動。如果土壤被壓實或過度濕潤，很快就會變成厭氧環境。在這種情況下，發酵代謝可能占主導地位，並產生有機酸和醇。改善土壤有機質含量、水穩定聚集和排水能力的做法，例如種植覆蓋作物和保留殘留物、施用堆肥和減少耕作，都有助於促進豐富的、活躍的土壤生物群落。

2. 食物網中的生物分類

2.1 土壤食物網作為一個系統

當人們想到任何一個生態系統時，通常首先想到的是生活在其中並提供各種生態系統服務的生物體，包括植物、動物和微生物。從生態學的角度來看，它們被分類

為生產者（植物、藻類和自養細菌）或消費者（食草動物、捕食者和分解者）。主要生產者，通常是陸地生態系統中的植物，形成了食物鏈，更準確地說是食物網——一個由系統內的生物體之間的廣泛的食物相互作用構成的龐大網路。初級生產者通過光合作用過程從陽光中捕獲能量。這種儲存在化學鍵中的能量為食物網中的大多數其他生物體提供能量。

食物相互作用可以非常複雜，尤其是在地下。初級生產者（通常是植物）被食草動物消費，這些動物是主要消費者。食草動物又被捕食者消費，被視為系統內的二級消費者。捕食者然後被更高級的捕食者，即系統內的三級消費者所消費。食

攝食是一個能量效率低下的過程。一個經驗法則是，第一個營養級中包含的能量只有 10% 能夠在下一個營養級中保留為可用能量。因此，被消費的初級生產者中多達 90% 的能量變得不可用於代謝工作，大部分以熱的形式從系統中喪失。能量從一個營養級流向下一個營養級的效率低下對生態系統的結構有重要影響。任何特定營養級上能夠支持的生物量取決於其下面的營養級中有機體的生物量的數量和可用性，它們作為其食物來源。

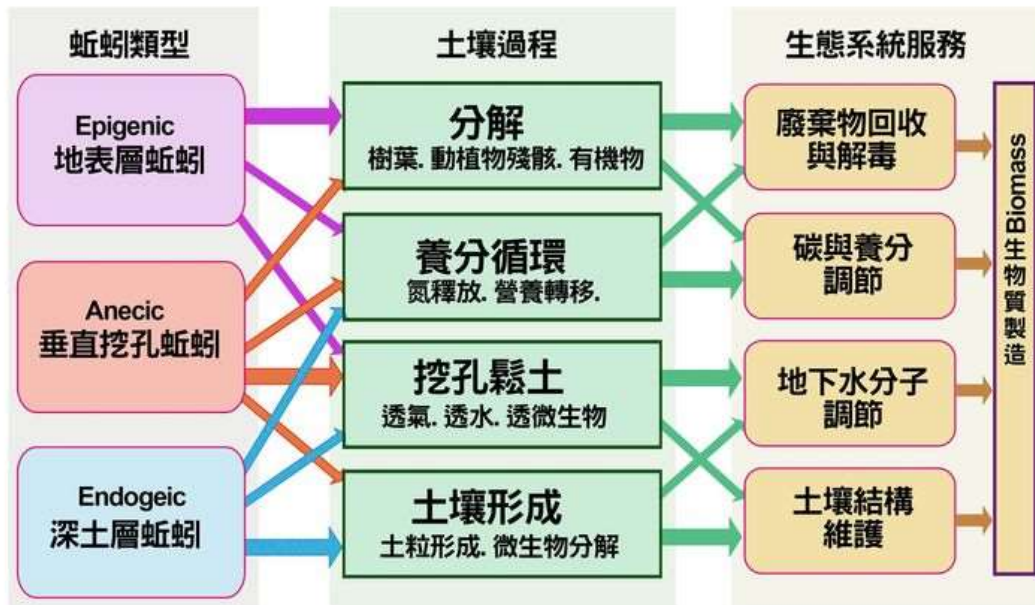
在地上系統中，最大的生物量將是初級生產者的生物量。隨著食物網向更高的營養級發展，支持的生物量和通常能夠支援的個體數量都會減少。這導致了生物量金字塔或能量金字塔的概念。這種形狀暗示了在任何食物網中連續群體的大小，即它們的數量和生物量將會減少。食物網將有限的營養級數量，因為在更高級別的總能量連續逐漸以熱的形式耗散。

所有生態系統中的生物體都依賴於能夠捕獲能量以進行代謝工作的能源。無論它們自己通過光合作用還是依賴於來自其他生物體（如植物或動物組織）的預形成有機化合物，這一區別在考慮生態系統的土壤子系統中變得非常重要。地下土壤表面的生物系統與地上系統遵循相同的原則，但存在一些明顯且重要的差異。主要的區別在於地下的初級生產受到能量的極大限制，因為它不受豐富的太陽能驅動。這使得整個地下子系統受到能量限制。根系產生的可溶性 C 化合物、根細胞脫落和死亡

以及上面投入的枯落物和動物排泄物是地下群落的主要能源來源。

蚯蚓的土壤生態功能

www.epa.url.tw



2.2 能量和碳作為關鍵限制因素

任何生物體的必要目標是獲得足夠的能量、細胞生物量 C 和礦質營養物，以產生維持生存、生長和繁殖所必需的細胞成分。代謝是指在活體細胞內發生的生化過程，使生物體能夠進行維持生命所必需的工作。基於三個重要的代謝需求，微生物可以根據以下方式進行區分和分類：（1）能源來源；（2）細胞生物量 C 的來源；（3）電子或還原等價物的來源。

光營養生物從光中獲取能量，而化學營養生物從還原的有機化合物或無機化合物的化學鍵中獲取能量。

自營養生物的細胞碳來自 CO_2 或 HCO_3^- ，而異營養生物的細胞 C 來自有機化合物。

岩石營養生物從還原的無機化合物（如 NH_4^+ ）中獲得電子，而有機營養生物從還原的有機化合物中獲得電子。

根據它們能源和細胞 C 的來源，通常可以將其分為四個主要群體：光自養生物、光異養生物、化學自養生物和化學異養生物。如上所述，光自養生物包括植物、藍藻和其他光合細菌，它們利用光合作用過程將太陽能轉化為化學能。捕獲的化學能隨後用於固定碳。

利用氮 (NH_4) 作為能源和還原電位將 CO_2 固定為細胞生物量的硝化細菌等細菌被稱為化學自養生物。依靠植物和動物殘留物和土壤有機質作為能源和細胞生物量 C 來源的細菌、真菌、原生動物和土壤動物被歸類為化學異養生物或簡稱為異養生物。光異養生物是一小部分不尋常的光合細菌，如綠色非硫細菌和紫色非硫細菌，它們利用光能作為能源，有機化合物作為細胞 C 的來源。

異養生物的活動取決於可降解有機 C 化合物的可用性。由於地下的初級生產受到光的限制，土壤異養生物必須依賴於地上光合自養生物（主要是植物）的活動和成功來維持生存。在健康的土壤中，異養生物通過持續添加植物和動物殘留物、植物根系分泌的有機化合物以及包括持續死亡的微生物生物量在內的緩慢土壤有機質周轉來滿足其能量和細胞生物量 C 的需求。

3. 土壤中初級生產者

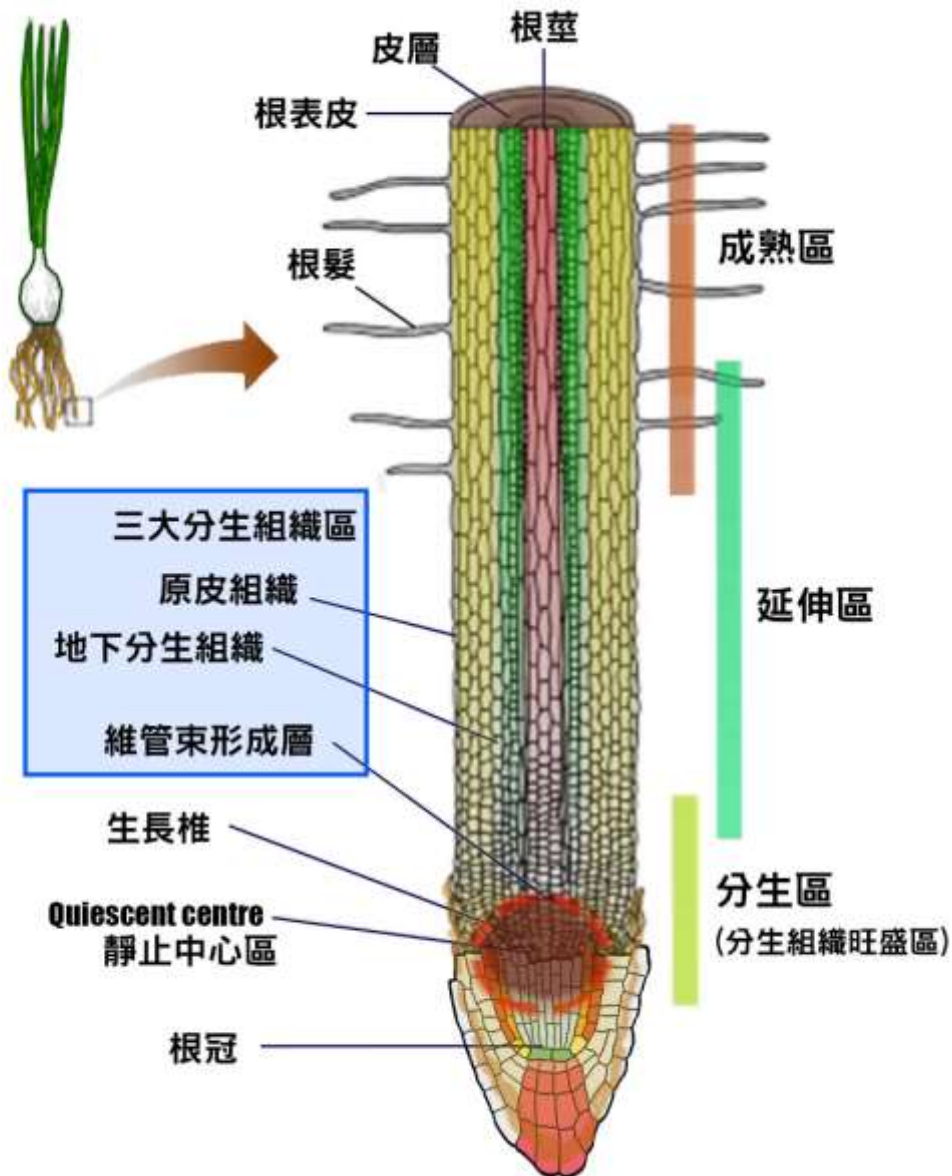
3.1 植物中的能量捕獲推動土壤群落

作為初級生產者，植物通過其地上葉片系統捕獲能量，並將其中大部分能量通過韌皮部傳輸到地下的根系，韌皮部是專門用於這一目的的植物維管系統的一部分。植物根系為與其周圍土壤中的微生物共生生活的微生物提供了一個特殊而高度充能的棲息地，這個棲息地被稱為根際，下面將對此進行討論。一些微生物是內生的，它們棲息在根系內部組織中，作為互利共生體而非寄生體存在。因此，很難界定植物根系的邊界和土壤微生物體的開始。

植物根系通過根系吸收所需的水分和營養物質來獲得生存所需。植物根系不是 passively 吸收營養物質和水分的，而是通過活躍調節來維持根系和地上部分之間的複雜信號關係。一個活躍生長的根系，根毛和根冠在控制根際微生物種群方面非常重要。根毛極大地增加了植物在土壤中的探測範圍和提取營養和水分的能力。根毛通常只延伸到土壤中不到 10mm 的深度，直徑範圍為 20-70 微米 μm 。它們生長在結構根和較細的側根上。根毛最初是直生的，但當它們遇到土壤顆粒時，它們會捲曲、彎曲，並經常分支，從而在其中微生物可以棲息的微生態環境中形成。根毛通常是與菌根真菌和固氮根瘤菌等共生關係建立的細胞。

生長中的植物根系具有三個不同的區域：分裂區、即細胞分裂區，新的根細胞在此處形成；伸長區，這些細胞擴展和延長；成熟區或根毛區，這些細胞成熟，並從中形成根毛。隨著根系的生長，根冠細胞不斷脫落到土壤中，被延伸的根系的分裂區細胞所取代。根冠細胞分泌出一種由多糖組成的稠密黏液，具有幾個重要的作用，包括為根系在土壤中生長提供潤滑劑，並保持水分，從而保護根系組織免受乾燥。不斷濕潤和乾燥的黏液有助於形成土壤聚集體，給土壤提供更好的結構和耕作性能。

脫落的根冠細胞和黏液留在土壤中，覆蓋在繼續生長到土壤中的成熟根表面上。一些最新的證據表明，這些脫落的根冠細胞有時可能充當誘餌，潛在的病原體會在這些脫落細胞上定殖，而不是完整的根冠細胞，當根尖遠離該區域生長時。這個脫落根細胞的過程等有助於保護分裂區免受病原體入侵。



3.2 根際

根部表面被稱為根際面，而根際則是圍繞根部的土壤的生物活躍區域，其在化學、能量和生物學上與周圍的大塊土壤有所不同。通過根系代謝活動，如呼吸和排泄富含碳化合物的化合物，或通過非代謝介導的過程導致細胞內容物釋放到周圍土壤中，植物對其土壤環境產生最直接的影響，如細胞磨損或脫落。根際可以向外延伸到根部表面附近的 1 釐米甚至更遠，這取決於植物類型以及土壤濕度和質地。在

這裡，我們從土壤食物網的角度來討論根際。關於根際的組成和功能的詳細內容將在第 7 章中提供，在考慮能量流動後，將在第 6 章中介紹。在第 39 章中可以看到實際應用。

根際和根際面共同為各種微生物提供了多樣化的棲息地。根際表面的棲息地受到濕度、溫度、光照、植物年齡、根系結構和根系壽命的影響。然而，植物通過根系產生的根源化合物是影響棲息在根際中的微生物群落的主要方式。這些化合物被歸類為根分泌物（被動過程）、分泌物（主動過程）、根粘液（根/微生物副產品混合物）和溶菌物（破裂細胞的內容物）。

所有這些不同物質在土壤中的積累被稱為根源沉積，它代表了將碳從活植物轉移到更大生態系統的土壤子系統的關鍵過程。根源沉積增加了周圍土壤的能量狀態，從而增加了棲息在根際中的土壤微生物和動物的品質和活性。這在 R/S 比例中得到了體現，即根際中微生物生物量（R）與大塊土壤中微生物生物量（S）之比。這個比例通常大於 1。

微生物在根際中進行各種活動。有益的相互作用包括固氮、溶解或增強對較不可移動養分的吸收、促進植物生長、共生、生物防治、抗生素作用、聚集和穩定土壤，以及改善保水性。中性或可變的相互作用包括釋放自由酶、細菌附著、養分競爭和養分通量。有害的活動包括化感作用、植物毒性和感染或致病。

根際微生物的許多活動對植物有益。實際上，一些研究結果表明，植物可能選擇支持其根際中存在的某些分類群或功能群的生物；然而，實驗室和田間實驗的結果並不一致。

土壤生態學研究中的一個核心問題是增強或操縱根際中的微生物群落，包括物種豐度和差異分佈。許多接種計畫旨在改變根際中的物種分佈，以增強特定過程或抑制植物病原體的發生。接種具有特定根瘤菌菌株的豆科植物旨在增加固氮或提供其他益處，而接種菌根則旨在增加植物對難以移動的養分的吸收。接種 *Trichoderma*、促進植物生長的根際細菌或施用堆肥可能有助於抑制許多系統中的植物病原體。管理來增強根際中的有益群落以及總體上提高土壤生物活性可以顯著提高植物生產力和土壤品質。然而，有利的結果取決於許多因素以特定方式對齊。

3.2.1 土壤中消費者

土壤生物群體在消費者方面有許多重要的功能角色，包括 C 礦化和有機物轉化、營養循環、與植物和彼此的重要共生關係、引起和抑制植物和動物疾病、改善土壤結構、生物修復受污染的土壤以及產生和消耗溫室氣體。多年來，人們一直專注於測量養分或有機底物庫，而不考慮負責在不同庫之間轉變的生物體。近年來，隨著關注點轉向評估群落、種群、個體和感興趣的基因序列的豐度、活性和多樣性，情況發生了很大變化。

3.2.2 分解者、食草動物、寄生蟲和病原體

土壤食物網中的第一個消費者群體是初級消費者，包括分解者（即以根分泌物和植物和動物殘渣為食的生物）以及許多食草動物、寄生蟲和以根部組織為食的病原體。這個營養級別涵蓋了許多異養性土壤細菌和真菌。這些包括重要菌根真菌和共生根瘤菌，以及幾種病原真菌、卵菌和以根部為食的線蟲。它還包括以土壤中進行根部和莖部的生活週期的昆蟲的幼蟲和成蟲階段。

異養性土壤細菌在土壤中有幾種功能作用，最重要的是作為死有機物的分解者。它們也可以是與植物和土壤中的其他生物共生或以其他生物為代價的病原體。以死有機物為食的腐生細菌是分解者中最多的類型。這些細菌作為群體產生許多不同的酶，使它們具備廣泛的降解有機物的能力，從而能夠代謝各種碳化合物以獲得能量和細胞生物量 C。許多異養細菌促進完成元素循環的各種營養元素的關鍵轉化。一個主要的例子是氮固定細菌從大氣中固定 N_2 ，並通過厭氧呼吸中的兼性厭氧菌將土壤溶液中的硝酸鹽（ NO_3^- ）順序還原為土壤氣氛中的 N_2 氣體，從而返回大氣。

土壤細菌和真菌對於土壤結構和聚集的發展和維持非常重要。細菌通過產生胞外多糖和其他代謝產物來改善土壤結構，幫助將土壤顆粒黏合在一起。真菌通過產生一系列的菌絲絲網路也有助於穩定土壤團聚體。

一些土壤細菌是重要的植物病原體，它們寄生於活的植物組織並引起疾病。常見的例子是由根瘤農桿菌引起的冠瘻病和由十字花科黑腐病菌引起的十字花科黑腐病。某些寄生於根際的植物病原細菌產生會抑制植物生長的代謝物。在某些土壤條件下被認為對植物生長有益的細菌，在環境條件改變時可能對植物造成危害。例如，從需氧呼吸轉變為缺氧條件下的發酵，會導致新陳代謝產物從 CO_2 轉變為酸和醇，這可能對根部有害。

土壤真菌與植物之間的重要共生關係是菌根真菌。外生菌根主要與樹種相關聯，棲息在根表面並從那裡延伸其菌絲，而內生菌根則與大多數作物植物形成關聯，實際上穿透並寄生在它們的皮層根細胞中。在這種真菌與寄主植物的關係中，植物通過提高營養狀態受益，主要來自磷和微量營養元素的吸收增加，通過增加水分吸收保護植物免受乾旱的影響，並通過佔據相同的生境或在根表面形成保護層來保護植物免受病原體和有毒金屬的影響。真菌則通過直接從寄主植物獲取能量和固定碳而受益。

在這裡考慮的最後一個初級消費者是植物食性線蟲。寄生線蟲的侵染每年導致數百萬美元的作物損失。許多有益的土壤生物群體-腐生和共生細菌和真菌以及自由生活的線蟲物種-的大量存在是減少和防止寄生線蟲傳播的一種有希望的手段，因為它們都在競爭基質和根際空間。

3.2.3 有機物分解

腐生細菌和真菌這一初級分解者群體的最重要功能之一是通過外源酶將複雜的有機物分解為其組成部分。酶是由活細胞產生的蛋白質，通過降低啟動這些過程所需

的能量來促進（催化）化學反應。大多數酶的特點是 haute 異性，這在很大程度上取決於酶活性位點的差異。

不同的土壤細菌和真菌產生了大量不同的酶，這些酶分泌到周圍環境中，例如脫氫酶、蛋白酶和纖維素酶。這些外源酶將有機分子還原並分解蛋白質和纖維素等物質的組分在細胞外部。然後，產物通過細胞壁和細胞膜吸收以用於代謝反應。產生外源酶對細菌和真菌來說代表著很高的碳代謝成本；因此，它們對其所定居的表面非常投資。細菌通常在表面形成生物膜，使它們能夠更有效地降解有機化合物。

釋放的養分被分解者吸收，這可能導致養分在微生物生物量內的固定。超過其需求的無機營養元素，如氮、磷、硫、鉀和鎂，被釋放回土壤環境，並再次可供植物吸收。由於大多數植物無法吸收有機形式的養分，有機物的分解對於它們來說是無機養分的重要來源。通過呼吸，土壤分解者還將 CO₂ 釋放回大氣中，使其再次對植物進行光合作用捕獲，從而完成碳循環。

分解的速率和程度與被分解的有機物的性質直接相關。不同組成和能量狀況的材料將以不同的速率分解，因此有機物在完全分解之前在土壤中停留的時間會有所差異。許多植物和動物殘渣，如根分泌物、落葉、蟲糞和糞便，在土壤中的停留時間非常短，幾周、幾個月或最多幾年就會完全分解。這種形式的碳被稱為易消化 C 分數的一部分。微生物代謝產物、腐殖酸和高度木質化的材料在相對於碳含量的無機養分含量較低或需要高度專門的酶進行分解。這種形式的碳在土壤中的停留時間在數年、數十年甚至更長時間的數量級上，被稱為頑固碳分數。

有機物輸入的品質代表著影響腐生生物生長和繁殖的主要限制因素。如果可用的碳形式能量高且容易分解（高品質），例如許多植物殘渣，那麼分解者很可能活躍且豐富。然而，當土壤有機質含量低，或者有機物輸入包括更難降解的材料，如木質素和多酚類物質（品質較低），微生物活性將受到限制，整個生態系統的功能將受到影響。

土壤有機質具有許多關鍵的功能作用。作為土壤生物的主要碳和能源來源，它成為控制微生物活性的主要因素。它還影響土壤的持水能力、透氣性、養分可用性和水滲透速率。土壤有機質含量對土壤管理實踐非常敏感。例如，耕作暴露了以前在聚合體內部隱蔽的有機質。一旦暴露，有機質就會被定殖的微生物迅速礦化，從而降低土壤的整體有機質含量。第三部分的許多章節側重於可以幫助保護和增加土壤有機質數量和品質的管理實踐，作為增強土壤系統功能和可持續性的基本策略。

3.2.4 食藻者、碎屑動物和捕食者

下一個營養級的生物是次級消費者，包括原生動物、以細菌和真菌為食的線蟲，以及蟎和彈尾目等微型節肢動物。這些生物主要以土壤細菌和真菌為食，但也會攝取土壤有機物。以活細菌和真菌為食通常被稱為放牧。放牧者在礦物養分循環中具有至關重要的作用，因為當它們以含氮豐富的細菌為食時，會在土壤中排泄大量的無機氮。放牧者已經適應了各種各樣的捕食方法。以細菌為食的原生動物吞噬其獵

物，而以細菌和真菌為食的線蟲則具有專門的口器用於刺穿或滲透。以細菌為食的線蟲可以掃掠或吸走根和土壤顆粒表面的細菌，而以真菌為食的線蟲通常具有細小的口器，可以穿透真菌的細胞壁並攝取細胞內容。不論是哪種機制，放牧都會導致更快的營養物質轉化和釋放，因為被攝取的量通常超過放牧生物的需求。

與植物寄生線蟲不同，以細菌和真菌為食的線蟲在土壤系統中非常有益。它們的放牧活動有助於調節細菌和真菌種群的規模和結構，並加速養分循環，使它們成為土壤線蟲世界中的“好傢伙”。當使用土壤線蟲殺蟲劑或薰蒸劑時，所有線蟲都會被殺死，包括有益的和有害的物種。這破壞了游離線蟲的功能，損害了它們在促進養分轉化方面的作用。需要更有選擇性的方法來處理植物寄生線蟲，例如開發能增強有益線蟲種群的抑制性土壤，同時控制植物寄生物種。通過多種機制，增強有益線蟲的種群可以幫助控制有害線蟲，包括通過增強養分供應促進植物的誘導系統抗性（ISR）以及爭奪空間和其他資源。這是土壤生態學當前研究的一個活躍領域。

碎屑動物和捕食者位於多個營養級，取決於它們攝食的底物或獵物。蟎和彈尾目會分解（碎裂）和攝食有機物，因此它們是初級消費者，但其中一些也會以真菌為食，使它們成為次級消費者。蚯蚓和刺尾蠕蟲會分解和攝食有機物，因此它們也是初級消費者，但這些有機物通常帶有細菌和真菌，因此它們同時也是次級消費者。隨著食物鏈的升級，我們發現攝食關係並不簡單或明確。許多生物在多個營養級上攝食，這增加了營養物質的高效轉化和淨營養物質的釋放。

總的來說，碎屑動物對於控制微生物種群、分解有機物和循環養分非常重要。碎屑，也稱為粉碎，通過將細菌和真菌與殘渣混合在一起並增加這些分解者可以定植的表面積，加速了殘渣分解過程。中小型動物（土蟎、彈尾蟲、白蟻和刺尾蠕蟲）和大型動物（土虱、蜈蚣、馬陸、甲蟲、螞蟥、蚯蚓、蝸牛和蛞蝓）都對有機殘渣的破碎和循環做出了貢獻。碎屑動物還會在土壤中沉積部分消化的殘渣，稱為渣滓或昆蟲糞便。渣滓富含能量，是分解者的優質底物。除了沉積富含養分的渣滓之外，蚯蚓的活動還將礦質土壤的上層與表面殘渣（生物轉化）混合在一起，並形成水和根系通過的生物孔道或通道。

土壤食物網中更高的營養級（三級消費者及以上）包括以捕食線蟲和捕食性節肢動物為代表，例如偽蠍、蜈蚣和蜘蛛、甲蟲和螞蟥的物種。從土壤生態學的角度來看，捕食者的生活史和功能非常重要，因為它們可以幫助調節重要植物害蟲種群。較大的土壤動物（如地鼠）雖然是土壤子系統的重要成員，但在這裡不予考慮，但它們的生態角色具有重要位置。

3.2.5 它們共同相互作用

通過連續而高度相互關聯的食物關係，土壤生物對於釋放植物可利用養分在根際中起著關鍵作用。如果沒有土壤生物的活動，有機物中固定的養分將保持不動，養分循環將受到極大限制。相反，土壤生物將有機物礦化，從而促進無機養分元素的釋放和持續循環。

這個過程的效果並不簡單，因為被釋放的養分也可供細菌、真菌、原生動物、線蟲和微型節肢動物等根附近或附近生活的生物攝取。所有這些生物都與根系競爭攝取這些無機養分。細菌與其碳需求相比需要更多的礦質養分。因此，細菌更有可能固定礦質養分，而真菌、原生動物、線蟲和微型節肢動物的活動很可能會導致更多可用的礦質養分釋放到土壤溶液中。

因此，土壤食物網是一組相互關聯的複雜關係，包括廣泛多樣的生物。這種相互作用網路顯著影響土壤環境的各個方面。如果沒有活生物和其他土壤有機物，土壤只是一堆礦物質、氣體和水。養分元素將無法循環利用，整個系統將迅速降至較低的肥力水準，除非所有元素不斷地從外部補充。綠色革命採取的策略基本上對土壤生物的角色和貢獻漠不關心，這導致了許多地區土壤生物和有機物的貧化。保持健康的土壤食物網意味著保護一個能夠維持植物長期生產力的自我更新生態系統。忽視和削弱土壤中豐富的生物多樣性是有代價的。更好地理解這個極其複雜的社區，以便以更可持續的方式管理土壤資源。

3.3 生物多樣性與土壤肥力

關於增加土壤中細菌和真菌物種多樣性是否會導致更長期的生態系統可持續性，仍存在持續的爭論。特別是，關於管理實踐如何影響植物群落多樣性和生產力，進而間接影響土壤生物群落及其功能的問題。目前還不清楚土壤生物多樣性對於可持續土壤系統需要多少，或者僅具備功能多樣性的代表性生物是否足夠。眾所周知，植物凋落物在決定土壤物理特性以及對微生物的品質和可用性方面起著關鍵作用。儘管存在強烈的相關性，但許多研究表明，只要保持凋落物的品質，增加植物凋落物的物種豐富度對分解速率或生物活性沒有可預測的影響。

確定土壤生物多樣性與肥力之間的關係的重要性將非常有價值。瞭解這些關係可以說明生態系統管理者鼓勵在用於農作物和動物生產的土壤系統中存在有益於土壤的生物，並有助於整體生態系統的健康。