



•综述•

# 陆地生态系统中马陆的生态功能

王梦茹 傅声雷 徐海翔 王美娜 时雷雷\*

(河南大学环境与规划学院, 河南开封 475004)

**摘要:** 马陆是陆地生态系统中物种多样性极高的大型土壤无脊椎动物类群。作为营腐生动物, 马陆在陆地生态系统中具有不可替代的重要功能。通过大量取食及随后的肠道过程, 马陆在很大程度上决定着陆地生态系统凋落物的破碎、转化和分解过程, 从而驱动碳和关键养分元素的循环周转。然而, 目前对马陆生态功能的研究还非常有限, 远远落后于其他土壤动物类群(如蚯蚓等)。本文初步总结了马陆的生态功能: (1)通过破碎、取食凋落物来加速凋落物的分解。马陆偏好取食半分解的凋落物, 其同化效率受到凋落物来源、温度和凋落物中微生物含量的影响。(2)主要通过取食和排泄等活动影响养分循环。但对于马陆如何影响土壤碳循环, 存在两种不同的观点: 一是马陆粪球的分解速率比凋落物更快, 加速了碳的循环; 二是马陆粪球更难分解, 有助于碳的固存和稳定。马陆破碎凋落物后, 凋落物释放氮素进入土壤。此外, 马陆的活动也影响土壤磷的循环, 提高土壤中有效磷的含量。(3)调控微生物特性, 与蚯蚓也有互作关系。通过以上三个方面的总结, 展望了未来马陆的主要研究方向, 以期引起更多思考和研究。

**关键词:** 马陆; 土壤动物; 陆地生态系统; 生态功能

## Ecological functions of millipedes in the terrestrial ecosystem

Mengru Wang, Shenglei Fu, Haixiang Xu, Meina Wang, Leilei Shi\*

College of Environment and Planning, Henan University, Kaifeng, Henan 475004

**Abstract:** Millipedes (Diplopoda) are a highly diverse group of soil invertebrates and play vital roles in terrestrial ecosystems. Millipedes contribute to the cycling of carbon and nutrients through their feeding activities and gut processes that help decompose litter. However, the functions of millipedes have been poorly researched compared to other groups of soil animals such as earthworms. Here, we briefly summarize the ecological functions of millipedes: Millipedes can fragment, consume and transform litter to accelerate its decomposition. Millipedes prefer large amounts of semi-decomposed litter and the efficiency of millipedes in assimilating litter can vary with litter source, temperature and microbial biomass in the litter. Millipedes can regulate the cycling of soil carbon and other key nutrients through feeding and excretion activities. Nitrogen enters to the soil when litter is fragmented by millipedes, but there are different views on how millipedes affect the soil carbon cycle. Millipede faeces decompose more rapidly than the pre-ingested litter. Such a transformation of litters to faeces would accelerate carbon cycling. However, other studies have suggested a relatively low decomposition rate of millipede faeces when compared with un-ingested litter, which could contribute to soil carbon sequestration and stabilization. In addition, the survival of millipedes affects soil phosphorus cycle. They can increase the content of available phosphorus in soil. Millipedes interact with other soil animals such as earthworms and also can regulate the abundances of soil microorganisms. Our review indicates that further studies are required to better understand and document the role of millipedes in ecosystem functioning.

**Key words:** millipede; soil fauna; terrestrial ecosystem; ecological functions

收稿日期: 2018-03-26; 接受日期: 2018-07-17

基金项目: 国家自然科学基金(31700416, 31600434)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shileilei1985@163.com

马陆俗称“千足虫”，是节肢动物门多足类倍足纲(Dipolopoda)动物的统称。马陆是节肢动物门继昆虫纲和蛛形纲之后物种多样性最丰富的无脊椎动物类群(Shelley, 2003)。目前已经报道的马陆有12,000多个物种，分属16目147科1,868属(Adis, 2002; Shelley, 2003; Sierwald & Bond, 2007)。马陆在陆地生态系统中的分布非常广泛，在森林、草地、农田以及城镇绿地和居民区皆可发现，并且数量丰富(Hopkin & Read, 1992; Hashimoto et al, 2004)。然而，目前人们对马陆的研究非常有限，国内更是鲜有报道(张雪萍等, 2001; Marek & Bond, 2006)，国际上目前仅对几种常见马陆，如欧洲球马陆(*Glomeris marginata*)的生物学和生态学有一定的研究(Anderson & Bignell, 1980; Marek & Bond, 2006; Rawlins et al, 2006)。

自20世纪50年代以来，作为土壤动物的重要类群，马陆的生态功能逐渐受到生态学家的关注。作为营腐生的大型土壤动物，马陆喜欢阴暗潮湿的环境，主要生活在陆地土壤和凋落物层(Drift, 1975)。大部分马陆主要以凋落物为食，通过取食和随后的肠道过程，把凋落物破碎转化为粪球，从而加速了凋落物的分解、周转以及土壤表层腐殖质的形成，在土壤关键元素的循环、土壤结构形成以及健康维持方面起着不可替代的重要作用(Shelley, 2003)。因此，马陆被称为陆地生态系统中的模式分解者，是土壤食物网不可或缺的组成部分，也是生态系统能量流动和物质循环周转的重要驱动者。由于马陆物种的多样性和复杂性，科学界对它们的研究目前还主要停留在分类描述方面，只有少数学者关注马陆的生态功能，并且在研究的深度和广度方面远远不及其他土壤动物类群(如蚯蚓、线虫和跳虫等)(Coleman & Crossley, 1996; Shelley, 2003; Ashwini & Sridhar, 2005)。

随着当今国内外科学界对土壤生物学的重视，以及从地上和地下互作的角度来研究生态系统的结构和功能(Wang et al, 2017)，马陆作为陆地生态系统中的分解者和养分周转的调控者，被越来越多的研究者关注。同时，考虑到马陆的多样性以及分布的广泛性，有必要加强对马陆生态功能的深入研究。鉴于此，本文基于国内外现有的有限文献，初步总结了当前对马陆生态功能的认识(图1)。主要关注马陆在生态系统中的3个关键功能：(1)在凋落物

破碎、转化和分解方面的作用；(2)对土壤碳和关键养分元素生物地球化学循环的调控作用；(3)与其他土壤生物的互作关系。拟通过这些总结，展望未来马陆的研究方向，以期引起更多思考和研究。

## 1 马陆在凋落物破碎、转化和分解方面的作用

邵元虎等(2015)认为，土壤动物的生态功能主要通过取食作用和非取食作用来实现。马陆作为大型土壤动物之一，其丰富度较高，在森林生态系统中除了可以破碎分解凋落物外，还能通过自身活动影响土壤结构、养分循环和植物生长发育。马陆在生态系统中被认为是凋落物转换者，对凋落物的分解分为直接作用和间接作用两个方面(Lavelle & Spain, 2001)。直接作用指马陆取食消耗凋落物。与新鲜凋落物相比，马陆更偏好取食半分解的凋落物。原因包括：第一，马陆体内缺乏分解酶，而新鲜凋落物中富含的单宁和多酚不易被马陆消化。半分解的凋落物中酚类物质的含量较低，糖类物质的含量较高，且其中的酚类物质通过淋溶作用和微生物代谢被去除，易被马陆同化吸收(Sakwa, 1974; Devi & Prabhoo, 1990; Ashwini & Sridhar, 2005)。第二，半分解的凋落物通常会被微生物定殖，马陆取食这类凋落物，能够通过消化大量的真菌增加对钙的吸收，这对于马陆完成生活史十分重要(Lyford, 1943; Reichle et al, 1969)。间接作用表现为马陆通过破碎凋落物，增大凋落物与微生物接触的表面积，同时加速了其他土壤动物对凋落物的分解(Kheirallah, 1990; Bonkowski et al, 1998)。此外，马陆将部分未完全消化的凋落物残质转化为粪球后，微生物继续进行分解(Tajovský et al, 1992; Wolters, 2000; Bardgett & Wardle, 2010)。马陆的这些特点使其在凋落物分解方面所起的作用与其他大型土壤动物有明显的区别。比如与蚯蚓相比，马陆主要通过肠道过程把凋落物转化为粪球，改变凋落物的形态，而蚯蚓主要把凋落物与土壤混合，深栖类蚯蚓能将凋落物拖入洞穴，改变了凋落物所处的位置(Edwards & Hendrix, 2004; 张卫信等, 2007; Bardgett & Wardle, 2010)。

马陆对凋落物的消耗率较高，同化率较低。在不列颠哥伦比亚大学马尔科姆·纳普森林中，带马陆目的物种*Harpaphe haydeniana*，每天消耗的凋落

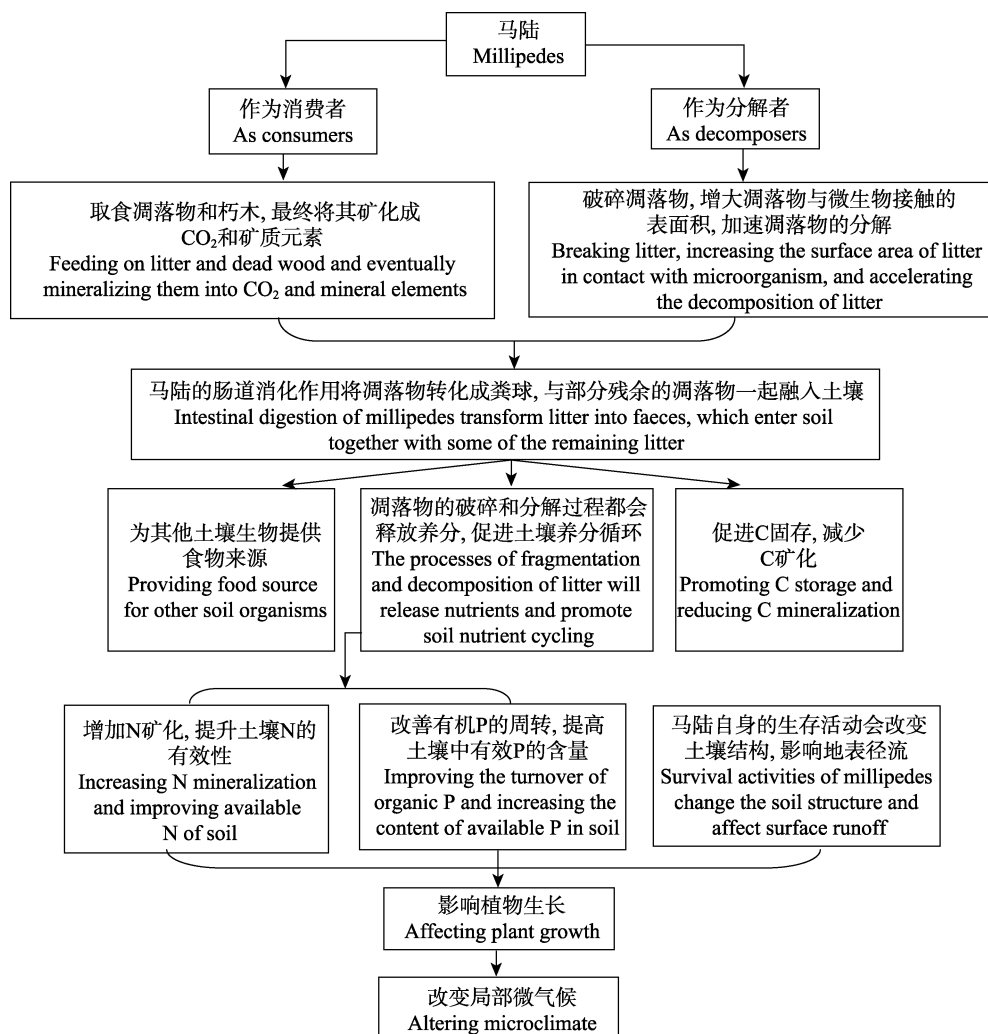


图1 马陆的生态功能

Fig. 1 Ecological functions of millipedes

物是其自身生物量的10–20%。在不列颠哥伦比亚省沿海温带森林, 每年凋落物输入量的36%被马陆所消耗, 但是其同化率低于10% (Cárcamo et al, 2000)。也有研究发现马陆每年约可以消耗温带森林里10–15%的凋落物 (Golovatch & Kime, 2009)。David 和 Gillon (2002)认为, 马陆对凋落物的消耗率和同化率受马陆物种、体型大小、雌雄状况、季节变化及凋落物分解程度的影响。随着马陆体型的增大, 其消耗率和同化率也增加。成虫阶段的雌性马陆的体型和重量大于雄性马陆, 因而两者消耗率和同化率也有差异。一年中, 春季时马陆对凋落物的消耗率与同化率较高, 且对分解程度高的凋落物的同化率高于分解程度低的凋落物。马陆在摄食时又会表现出取食偏好 (Barlow, 1957; Ashwini & Sridhar, 2005; Buch et al, 2018), 其所偏好的凋落物

与凋落物的化学性质相关 (Sakwa, 1974)。Ashwini 和 Sridhar (2005)通过设置不同植物凋落物研究了 *Arthrosphaera magna* 对凋落物的取食, 发现在大叶相思 (*Acacia auriculiformis*)、槟榔 (*Areca catechu*)、香蕉 (*Musa nana*)、腰果 (*Anacardium occidentale*) 和椰子 (*Cocos nucifera*) 5种植物中, *Arthrosphaera magna* 最偏好槟榔凋落物, 其次为香蕉、大叶相思、腰果和椰子凋落物。由于马陆体内缺少酚氧化酶, 不易消化酚类含量较高的凋落物 (张雪萍等, 2001; Ashwini & Sridhar, 2005), 且其生长需要摄入大量的钙 (Lyford, 1943; Reichle et al, 1969), 而槟榔、香蕉等凋落物中的总酚含量比另外3种植物低, 钙含量相对较高, 适宜马陆生长。

有关马陆同化效率研究的结果差异较大 (表1)。Drift (1975)测得 *Glomeris marginata* 对夏栎 (*Quercus*

表1 马陆的同化效率  
Table 1 Assimilation efficiency of millipedes

目 Order	科 Family	属 Genus	种 Species	生存地点 Locality	凋落物 Litters	同化效率 Assimilation efficiency (%)	参考文献 References
球马陆目 Glomerida	Glomeridae	<i>Glomeris</i>	<i>G. marginata</i>	荷兰栎树林 Oak forests in the Netherlands	夏栎 <i>Quercus robur</i>	9%	
球马陆目 Glomerida	Glomeridae	<i>Glomeris</i>	<i>G. marginata</i>	法国南部蒙彼利埃西北 25 km的冬青栎森林 <i>Q. ilex</i> forest of Puechabon, 25 km north-west of Montpellier (southern France)	冬青栎 <i>Quercus ilex</i>	6%	David & Gillon, 2002
带马陆目 Polydesmida	Xystodesmidae	<i>Harpaphe</i>	<i>H. haydeniana</i>	加拿大马尔科姆·纳普研究森林 —— 温哥华不列颠哥伦比亚大 学校园附近的成熟混合林 Malcolm Knapp Research Forest, near the University of British Columbia campus in Vancouver	北美乔柏 <i>Thuja plicata</i> 西加云杉 <i>Picea sitchensis</i> 异叶铁杉 <i>Tsuga heterophylla</i> 花旗松 <i>Pseudotsuga menziesii</i>	10%	Cárcamo et al, 2000
异蛩目 Spirostreptida	Spirostreptidae	<i>Orthoporus</i>	<i>O. ornatus</i>	美国德克萨斯州大弯国家公园 Big Bend National Park, Texas, USA	麻黄属 <i>Ephedra</i> 蜂蜜牧豆树 <i>Prosopis glandulosa</i>	20–37%	Wooten & Crawford, 1975
山蛩目 Spirobolida	Pachybolidae	<i>Trigoniulus</i>	<i>T. lumbricinus</i>	古巴 Cuba	咖啡属 <i>Coffea</i> 木槿 <i>Hibiscus</i> 黍属 <i>Panicum</i>	55%	Pobozsny et al, 1992

*robur*)凋落物的同化效率为9%, David 和 Gillon (2002)发现*G. marginata*对冬青栎(*Q. ilex*)凋落物的同化效率为6%, Cárcamo等(2000)研究表明, 基于凋落物的干质量计算, 马陆对凋落物的同化效率约为10%, 较低的同化效率致使马陆需通过大量取食来满足营养需求。而Wooten和Crawford (1975)测定*Orthoporus ornatus*的同化效率为20–37%, 且具有温度依赖性, 会随着温度的升高而增加。Pobovsny等(1992)发现*Trigoniulus lumbricinus*的同化效率高达55%。马陆同化效率的高低可能受到食物来源和温度的影响。易同化的营养物质, 如糖和蛋白质, 其浓度越高, 同化效率越高。微生物组织很容易被马陆同化, 同化效率可达70–90%。所以当凋落物中微生物的生物量增大时, 马陆的同化效率也随之增加(Crawford, 1975; Bailey, 1989; Byzov et al, 1998a)。可见, 当食物来源、温度、凋落物的分解程度或凋落物上微生物定殖状况不同时, 马陆的同化效率就会不同。

2 马陆对土壤碳和关键养分元素生物地化循环的调控作用

2.1 马陆对土壤碳循环的影响

马陆取食凋落物后, 通过肠道消化吸收及大量

粪球的排泄而影响碳的循环过程(Scheu & Wolters, 1991; Cárcamo et al, 2000; Makoto et al, 2014)。目前关于马陆如何影响土壤碳循环存在两种截然不同的观点。传统的观点认为, 马陆破碎凋落物, 将其转化为粪球, 增加了凋落物的比表面积, 同时粪球能激发微生物活性, 从而加速碳的矿化过程(Scheu & Wolters, 1991)。而最近10年来的研究发现马陆把凋落物转化为粪球后并未加速碳的矿化过程, 反而促进了土壤碳的稳定性。Rawlins等(2006)研究了球马陆(*Glomeris narginata*)把凋落物转化为粪球后凋落物化学成分的变化以及对土壤碳的影响, 发现凋落物中的可溶性部分被马陆吸收, 留下了难分解的木质素等物质, 使粪球更难分解, 从而促进了土壤碳的稳定性。随后Suzuki等(2013)在加拿大海岸森林研究了带马陆(*Harpaphe haydeniana*)粪球和凋落物分解速率的差异, 发现粪球的分解速率比凋落物更慢。同样, Frouz等(2014)的研究也发现, 马陆将凋落物转化为粪球, 促进了土壤中的碳固存, 减少了碳矿化。马陆促进土壤碳稳定性和累积的过程还与其食性密切相关, 比如日本列车马陆(*Parafontaria laminata*)在成虫阶段取食土壤和凋落物的混合物, 产生的粪球能够把凋落物包裹起来, 从而增加土壤层中的碳积累, 尤其是在马陆密度较高的情况下效



果更显著(Toyota et al, 2006)。

马陆对土壤碳循环和稳定性的影响受到它们所取食凋落物的性质以及气候、土壤等因素的作用, 是一个很复杂的过程。但是最近的研究都表明马陆在土壤碳稳定性方面起着重要的作用。在全球变化导致CO<sub>2</sub>排放增加的背景下, 充分理解马陆在土壤碳稳定性方面的作用对促进陆地生态系统碳固存意义深远。

## 2.2 马陆对土壤氮、磷循环的影响

土壤动物在养分循环, 尤其是氮、磷元素的循环中具有重要作用(殷秀琴等, 2007)。马陆作为凋落物转换者, 通过取食凋落物影响土壤氮循环(Anderson et al, 1983; Fujimaki et al, 2010)。Hopki 和Read (1992)及Brogden等(2018)的研究发现, 马陆能增强土壤的硝化作用。当其排泄的粪球中富含的NH<sub>4</sub><sup>+</sup>进入土壤后, 经硝化作用使土壤中NO<sub>3</sub><sup>-</sup>增多(Iwashima et al, 2011)。Makoto等(2014)研究表明, 当温度升高时, 马陆增加了土壤中无机氮的含量。生存在热带的*Glyptius granulatus*, 其种群密度增加能使土壤中的氮含量增加(Silva et al, 2017)。*Harpaghe haydeniana*在取食凋落物后, 排泄的粪球可以增加凋落物分解率和氮矿化, 并且影响沿海森林土壤中微生物活动和多样性(Cárcamo et al, 2000)。造成以上结果的原因包括: 首先, 马陆取食作用能够破碎凋落物, 促进氮的释放(Anderson et al, 1983); 其次, 马陆消化凋落物时, 肠道微生物开始矿化氮, 导致马陆粪球中NH<sub>4</sub><sup>+</sup>增加, 进而影响土壤中NH<sub>4</sub><sup>+</sup>含量(Iwashima et al, 2011), 且粪球能激发土壤微生物的活性, 又进一步促进氮的矿化(Cárcamo et al, 2000)。然而, Fujimaki等(2010)研究发现, 尽管马陆粪球中总氮含量较高, 但在培养实验中增加*Parafontaria laminata*个体的数量却导致土壤总氮的平均含量减少。这可能是因为有机氮的固定增加, 凋落物中的氨基酸在马陆肠道中被同化, 使粪球中总氮含量减少, 所以进入土壤中的总氮降低(Rawlins et al, 2006)。值得注意的是, 马陆对土壤氮的影响具有一定的时间滞后效应, 马陆活动过的土壤, 在随后几周内, 氮的周转速率将发生显著变化(Anderson & Ineson, 1984; Kaneko, 1999; Cárcamo et al, 2000)。

相比于土壤氮, 目前很少有研究关注马陆对磷转化的影响(Silva et al, 2017)。Smit和Aarde (2001)发现在马陆活动过的土壤中, 磷的有效性明显升

高。Silva等(2017)在巴西的研究发现当马陆*Glyptius granulatus*密度较高时, 其活动能提高土壤中有磷的含量。以上两项研究表明, 马陆在土壤磷循环转化方面有重要作用, 但是具体的影响机理还有待进一步研究。

## 3 马陆与其他生物之间的关系

### 3.1 马陆对微生物的调控作用

马陆自身就是传播微生物的载体。在取食凋落物时, 马陆的口器会破坏凋落物上的微生物群落(Köiuhler & Alberti, 1990)。在凋落物被破碎后, 其表面积增大, 扩大了与微生物的接触面积, 加速了凋落物的分解(Kheirallah, 1990)。凋落物经马陆肠道过程转化为粪球。粪球主要由未完全消化的凋落物、矿物颗粒和微生物组成(Tajovský et al, 1992)。马陆的肠道环境改变了凋落物中微生物的特性, 使粪球中微生物的特性与凋落物中产生差异。

凋落物在通过马陆肠道后, 微生物的数量表现为细菌增加, 真菌减少。Anderson和Bignell (1980)研究了微生物对于凋落物转化成马陆粪球之后的响应。将12只马陆*Glomeris marginata*培养24 h后, 计算了马陆粪球中细菌的数量, 结果显示凋落物在通过肠道后细菌数量增加了10–100倍。Maraun和Schew (1996)的研究表明, 真菌在通过*Glomeris marginata*肠道时比细菌更彻底地被消化。Ambarish和Sridhar (2016)发现, 粪球中的异养细菌、放线菌和根瘤菌数量增多, 真菌数量下降。虽然在马陆肠道内, 凋落物中大部分真菌和多数细菌都会被杀死, 但剩余的细菌可以在后肠中以高的生长速率再繁殖(Byzov et al, 1996, 1998b), 因而粪球中细菌数量增加。粪球中微生物的特性会随粪球产生时间的推移而发生变化, 食物来源和质量也可对粪球中的微生物特性有较大影响(Joly et al, 2015)。

### 3.2 马陆与蚯蚓的互作关系

蚯蚓是常见的大型土壤无脊椎动物, 通过取食、消化、排泄、分泌及掘穴等活动在生态系统中发挥其功能, 并与蚂蚁、白蚁等一起被称为“生态系统工程师”(Holdsworth et al, 2007)。在同一生境中, 马陆和蚯蚓既可能存在正相互作用, 又可能出现负相互作用, 这主要取决于生境中的物种类型。

在欧洲山毛榉(*Fagus longipetiolata*)林中, 蚯蚓*Octolasion lacteum*取食马陆*Glomeris marginata*的粪

球,并将凋落物与矿物土壤混合(Scheu, 1987; Scheu & Wolters, 1991)。Bonkowski等(1998)推测蚯蚓 *Octolasion lacteum* 与马陆 *Glomeris marginata* 是森林中凋落物分解和腐殖质形成的重要因素,二者的联合对于山毛榉林土壤的形成和维持不可或缺。另一项研究发现,将蚯蚓 *Amyntas agrestis* 和马陆 *Sigmoria ainsliei* 放置在一起或者隔离开的实验表明,当没有蚯蚓时,马陆存活状态较好;当没有马陆时,蚯蚓的繁殖能力会提高;若这两种土壤动物共同利用有限的资源,二者对资源产生竞争,蚯蚓可能会分泌粘液杀死马陆(Snyder et al, 2013)。

#### 4 未来展望

马陆在生态系统中扮演着重要角色,是整个生态系统中不可缺少的一员。然而,当前对大型土壤动物的研究虽多,但与马陆相关的研究并不多见(廖崇惠等, 1992; 张雪萍等, 2001)。由于马陆数量庞大,种类繁多,对凋落物的分解转化具有重要作用,排泄的粪球是土壤食物网中重要的环节,影响生态系统中的养分循环,因而必须引起重视(Scheu & Wolters, 1991; Shelley, 2003)。结合当前土壤生态学和生态系统的热点问题和发展趋势,未来对马陆的研究应考虑以下几个方向:

##### 4.1 马陆的分类鉴定

马陆种类繁多,数量巨大,目前所记载的数量仅占全球种类的15%,大多数马陆种类在分类学上仍是未知(Naveed et al, 2014; Oeyen & Wesener, 2018)。马陆在森林生态系统中的多样性、分布、鉴定和作用对很多研究者来说是一个瓶颈(Shelley & Shear, 2005; Marek & Bond, 2006; Choudhari et al, 2014)。物种实际数量与估计数量之间的差异使我们对马陆的了解十分有限(Brewer et al, 2012)。除了有关的分类学知识不够充分之外,在鉴定方法和技术层面依然需要提升。邵元虎等(2015)研究表明,分子技术可能对土壤动物多样性的研究起到巨大的推动作用。可以将分子生物学鉴定技术与马陆传统分类和形态鉴定技术相结合,提高对马陆物种鉴定的准确性和效率。

##### 4.2 马陆的生态功能

近30年来,学者们对土壤动物生态功能的研究日益加强(贺纪正等, 2015)。根据其他土壤动物类群的研究以及当前突出的问题,以下领域可能成为马

陆生态功能研究的热点:

(1)马陆肠道对所摄取凋落物的影响。马陆肠道会选择性地降解有机物、同化营养物质。Rawlins等(2006)利用湿化学方法和气相色谱法研究了凋落物在经马陆肠道转化为粪球后生物分子组成的变化。结果表明,马陆粪球中甾醇、三酸甘油酯、可溶解的碳水化合物和蛋白质的浓度均降低。Ambarish和Sridhar (2016)发现,马陆粪球中粗蛋白、有机碳、总氮和总酚的含量比凋落物中的含量低。在分子水平上关于马陆肠道消化对凋落物的化学效应即马陆肠道如何对凋落物进行选择性的化学转化,凋落物的化学性质如何变化,其中的机理需要深入研究。

(2)马陆如何调控土壤中养分元素的循环。当前的相关研究中,对磷和钾关注较少,其他中量和微量元素更是很少涉及(贺纪正等, 2015)。因而将室内实验与野外控制样地相结合,研究马陆如何通过取食代谢活动促进养分循环,对土壤中养分元素在短期和长期内的影响是否具有的一致性,如何调控中量和微量元素,对于土壤生态学的发展也具有重要意义。

(3)马陆对土壤结构的影响。土壤均衡的孔隙和团聚结构组合可能是其他土壤生态功能正常发挥的基础。土壤动物的生物扰动可直接形成土壤生物孔隙结构,其排泄物和分泌物对土壤结构的形成具有重要作用。此外,土壤动物的活动影响植物根系生长、有机物分解及微生物活性,这会直接改变土壤结构的形成过程(贺纪正等, 2015)。已有研究表明,马陆使土壤中大颗粒团聚体含量增加(Makoto et al, 2014; Silva et al, 2017)。然而,马陆对于团聚体的影响是否仅限于特定大小、是否与肠道活动或凋落物材质有关,仍未有定论(Silva et al, 2017)。此外,当前依然缺乏在较大时空尺度上土壤动物对土壤侵蚀等过程的关注,因而对于马陆的研究可以向这些方向扩展。

(4)马陆与其他生物的互作。研究表明,土壤动物与土壤微生物的关系并非单向,土壤动物的取食可干扰微生物,而土壤微生物也能对土壤动物主动进行防御(Jousset et al, 2008)。另一方面,土壤动物与植物生长过程的关系也是个热点问题(贺纪正等, 2015)。未来应更加注重马陆与其他生物的互作、马陆在土壤食物网内的营养级及其上行效应和下行效应的研究。如马陆在取食凋落物时,凋落物中微

生物是否也会主动防御, 这能否影响马陆的取食率和同化效率? 马陆通过营养级间的相互作用如何调节植被生长? 即马陆在取食凋落物时, 通过破碎凋落物而释放氮, 这个过程是否影响植物的生长及初级生产? 此外, 应关注马陆与哪些土壤动物在生态功能上具有相似性。当马陆受到自然或者人为因素的干扰时, 这些功能相似的土壤动物类群是否可以充分发挥其生态功能, 从而维护生态系统的协调稳定?

(5) 马陆与生态系统服务。物种是功能性状的集合, 物种功能性状通过影响生态系统的属性和过程等影响生态系统服务, 尤其是对生物地球化学过程造成影响(范玉龙等, 2016)。鉴于马陆在生态系统中的重要作用, 其对生态系统服务带来的影响应受到更多的关注。

### 4.3 马陆的生态结构与全球变化

目前有关土壤生物响应和反馈全球变化的研究还很匮乏(Allison & Treseder, 2010)。毋庸置疑的是, 极端气候事件会对生态系统和生物多样性产生强烈影响(邵元虎等, 2015; 韩会庆等, 2018)。近年来, 大气氮沉降的问题越来越严重, 而我国有关土壤动物对氮沉降响应的研究报道甚少(荣海等, 2011), 有关氮沉降对马陆影响的研究也有限。在全球变化背景下, 马陆的生存范围如何变化, 其种群密度是否改变, 生理特征是否受到影响以及是否存在其他潜在的效应, 我们不得而知。

### 参考文献

- Adis J (2002) Taxonomical classification and biodiversity. *ACM Transactions on Graphics*, 33, 1–10.
- Allison SD, Treseder KK (2010) Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology*, 14, 2898–2909.
- Ambarish CN, Sridhar KR (2016) Chemical and microbial characterization of feed and faeces of two giant pill-millipedes from forests in the western Ghats of India. *Pedosphere*, 26, 861–871.
- Anderson JM, Bignell DE (1980) Bacteria in the food, gut contents and faeces of the litter-feeding millipede *Glomeris marginata* (Villers). *Soil Biology & Biochemistry*, 12, 251–254.
- Anderson JM, Ineson P (1984) Interactions Between Microorganisms and Soil Invertebrates in Nutrient Flux Pathways of Forest Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Anderson JM, Ineson P, Huish SA (1983) Nitrogen and cation mobilization by soil fauna feeding on leaf litter and soil organic matter from deciduous woodlands. *Soil Biology & Biochemistry*, 15, 463–467.
- Ashwini KM, Sridhar KR (2005) Leaf litter preference and conversion by a saprophagous tropical pill millipede, *Arthrospira magna*, Attems. *Pedobiologia*, 49, 307–316.
- Bailey PT (1989) Millipede parasitoid *Pelidnoptera nigripennis* (F.) (Diptera: Sciomyzidae) for the biological control of the millipede *Ommatoiulus moreleti* (Lucas) (Diplopoda: Julida: Julidae) in Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 7, 381–391.
- Barlow CA (1957) A factorial analysis of distribution in three species of Diplopods. *Tijdschrift Voor Entomologie*, 100, 349–426.
- Bardgett RD, Wardle DA (2010) Aboveground-belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change. Oxford University Press, Oxford.
- Bonkowski M, Scheu S, Schaefer M (1998) Interactions of earthworms (*Octolasion lacteum*), millipedes (*Glomeris marginata*) and plants (*Hordelymus europaeus*) in a beechwood on a basalt hill: Implications for litter decomposition and soil formation. *Applied Soil Ecology*, 9, 161–166.
- Brewer MS, Spruill CL, Rao NS, Bond JE (2012) Phylogenetics of the millipede genus *Brachycybe* Wood, 1864 (Diplopoda: Platydesmida: Andrognathidae): Patterns of deep evolutionary history and recent speciation. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 64, 232–242.
- Brogden MC, Cortes C, Vandevort AR, Snyder BA (2018) Soil nitrification analysis and millipede contribution. *Georgia Journal of Science*, 76, 117.
- Buch AC, Sisinnio CLS, Correia MEF, Silva-Filho EV (2018) Food preference and ecotoxicological tests with millipedes in litter contaminated with mercury. *Science of the Total Environment*, 633, 1173–1182.
- Byzov BA, Tretyakova EB, Zvyagintsev DG, Claus H, Filip Z (1996) Effects of soil invertebrates on the survival of some genetically engineered bacteria in leaf litter and soil. *Biology and Fertility of Soils*, 23, 221–228.
- Byzov BA, Kurakov AV, Tretyakova EB, Thanh VN, Luu ND, Rabinovich YM (1998a) Principles of the digestion of microorganisms in the gut of soil millipedes: Specificity and possible mechanisms. *Applied Soil Ecology*, 9, 145–151.
- Byzov BA, Thanh VN, Babeva IP, Tretyakova EB, Dyvak IA, Yam R (1998b) Killing and hydrolytic activities of the gut fluid of the millipede *Pachyiulus flavipes* C. L. Koch on yeast cells. *Soil Biology & Biochemistry*, 30, 1137–1145.
- Cárcamo HA, Abe TA, Prescott CE, Holl FB, Chanway CP (2000) Influence of millipedes on litter decomposition, N mineralization, and microbial communities in a coastal forest in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 817–826.
- Choudhari CR, Dumbare YK, Theurkar SV (2014) Diversity of millipedes along the Northern Western Ghats, Rajgurunagar



- (MS), India (Arthropod: Diplopod). Journal of Entomology and Zoology Studies, 2, 254–257.
- Coleman DC, Crossley DA (1996) Fundamentals of Soil Ecology. Academic Press, San Diego, CA.
- Crawford CS (1975) Food, ingestion rates, and assimilation in the desert millipede *Orthoporus ornatus* (Girard) (Diplopoda). Oecologia, 20, 231–236.
- David JF, Gillon D (2002) Annual feeding rate of the millipede *Glomeris marginata*, on holm oak (*Quercus ilex*) leaf litter under Mediterranean conditions. Pedobiologia, 46, 42–52.
- Devi DS, Prabhoo NR (1990) Studies on food and feeding habits, food preference and feeding mechanism in the millipede *Jonespeltis splendidus* Verhoeff in captivity. Uttar Pradesh Journal Zoology, 10, 48–56.
- Drift JVD (1975) Progress in Soil Zoology. Springer, the Netherlands.
- Edwards CA, Hendrix PF (2004) Earthworm Ecology, 2nd edn. St. Lucie Press, Boca Raton.
- Fan YL, Hu N, Ding SY, Liang GF, Lu XL (2016) Progress in terrestrial ecosystem services and biodiversity. Acta Ecologica Sinica, 36, 4583–4593. (in Chinese with English abstract) [范玉龙, 胡楠, 丁圣彦, 梁国付, 卢训令 (2016) 陆地生态系统服务与生物多样性研究进展. 生态学报, 36, 4583–4593.]
- Frouz J, Špaldoňová A, Fričová K, Bartuška M (2014) The effect of earthworms (*Lumbricus rubellus*) and simulated tillage on soil organic carbon in a long-term microcosm experiment. Soil Biology & Biochemistry, 78, 58–64.
- Fujimaki R, Sato Y, Okai N, Kaneko N (2010) The train millipede (*Parafontaria laminata*) mediates soil aggregation and N dynamics in a Japanese larch forest. Geoderma, 159, 216–220.
- Golovatch SI, Kime RD (2009) Millipede (Diplopoda) distributions: A review. Soil Organisms, 81, 337–346.
- Han HQ, Zhang JY, Ma G, Zhang XD, Bai YM (2018) Advances on impact of climate change on ecosystem services. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 42, 184–190. (in Chinese with English abstract) [韩会庆, 张娇艳, 马庚, 张新鼎, 白玉梅 (2018) 气候变化对生态系统服务影响的研究进展. 南京林业大学学报 (自然科学版), 42, 184–190.]
- Hashimoto M, Kaneko N, Ito MT, Toyota A (2004) Exploitation of litter and soil by the train millipede *Parafontaria laminata* (Diplopoda: Xystodesmidae) in larch plantation forests in Japan. Pedobiologia, 48, 71–81.
- He JZ, Lu YH, Fu BJ (2015) Frontiers of Soil Biology. Science Press, Beijing. (in Chinese) [贺纪正, 陆雅海, 傅伯杰 (2015) 土壤生物学前沿. 科学出版社, 北京.]
- Holdsworth AR, Frelich LE, Reich PB (2007) Regional extent of an ecosystem engineer: Earthworm invasion in northern hardwood forests. Ecological Applications, 17, 1666–1677.
- Hopkin SP, Read HJ (1992) The Biology of Millipedes. Quarterly Review of Biology. Oxford University Press, Oxford.
- Iwashima N, Kaneko N, Sato K, Wakatsuki T, Masunaga, T (2011) Comparison of the faecal chemical properties of two geophagous millipede species *Parafontaria laminata* and *Parafontaria tonominea* (Xystodemidae) considering effects of habitat density and type of food. Edaphologia, 88, 43–53. (in Japanese with English summary)
- Joly FX, Coulis M, Gérard A (2015) Litter-type specific microbial responses to the transformation of leaf litter into millipede feces. Soil Biology & Biochemistry, 86, 17–23.
- Jousset A, Scheu S, Bonkowski M (2008) Secondary metabolite production facilitates establishment of rhizobacteria by reducing both protozoan predation and the competitive effects of indigenous bacteria. Functional Ecology, 22, 714–719.
- Kaneko N (1999) Effect of millipede *Parafontaria tonominea* Attems (Diplopoda: Xystodesmidae) adults on soil biological activities: A microcosm experiment. Ecological Research, 14, 271–279.
- Kheirallah AM (1990) Fragmentation of leaf litter by a natural population of the millipede *Julus scandinavicus* (Latzel 1884). Biology and Fertility of Soils, 10, 202–206.
- Köihler HR, Alberti G (1990) Morphology of the mandibles in the millipedes (Diplopoda, Arthropoda). Zoologica Scripta, 19, 195–202.
- Lavelle P, Spain AV (2001) Soil Ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Liao CH, Chen MQ, Chen JH (1992) Population ecology of two species of terrestrial isopods and their role in litter decomposition. Acta Zoologica Sinica, 38, 23–29. (in Chinese with English abstract) [廖崇惠, 陈茂乾, 陈锦华 (1992) 两种陆栖等足类的种群及其分解落叶的作用. 动物学报, 38, 23–30.]
- Lyford WH (1943) Palatability of freshly fallen leaves of forest trees to millipedes. Ecology, 24, 252–261.
- Makoto K, Arai M, Kaneko N (2014) Change the menu? Species-dependent feeding responses of millipedes to climate warming and the consequences for plant-soil nitrogen dynamics. Soil Biology & Biochemistry, 72, 19–25.
- Maraun M, Scheu S (1996) Changes in microbial biomass, respiration and nutrient status of beech (*Fagus sylvatica*) leaf litter processed by millipedes (*Glomeris marginata*). Oecologia, 107, 131–140.
- Marek PE, Bond JE (2006) Phylogenetic systematics of the colorful, cyanide-producing millipedes of appalachia (Polydesmida, Xystodesmidae, Apheloriini) using a total evidence Bayesian Approach. Molecular Phylogenetics & Evolution, 41, 704–729.
- Naveed M, Moldrup P, Arthur E, Holmstrup M, Nicolaisen M, Tuller M, Herath L, Hamamoto S, Kawamoto K, Komatsu T, Vogeland H, Jonge L (2014) Simultaneous loss of soil biodiversity and functions along a copper contamination gradient: When soil goes to sleep. Soil Science Society of America Journal, 78, 1239–1250.



- Oeyen JP, Wesener T (2018) A first phylogenetic analysis of the pill millipedes of the order glomerida, with a special assessment of mandible characters (Myriapoda, Diplopoda, Pentazonia). *Arthropod Structure & Development*, 47, 214–228.
- Pobozsny M, Gonzales Oliver R, Rodriguez ME (1992) The role of *Trigonoilulus lumbricinus* Gerst. (Diplopoda) in the decomposition of leaf litter in some plant communities of Cuba. *Opuscula Zoologica Budapest*, 25, 89–93.
- Rawlins AJ, Bull ID, Poirier N, Ineson P, Evershed RP (2006) The biochemical transformation of oak (*Quercus robur*) leaf litter consumed by the pill millipede (*Glomeris marginata*). *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 1063–1076.
- Reichle DE, Shanks MH, Crossley DA (1969) Calcium, potassium, and sodium content of forest floor arthropods. *Annals of the Entomological Society of America*, 62, 57–62.
- Rong H, Fan HL, Li Q, Li J, Hong W, Wu CZ (2011) Effects of simulated nitrogen deposition on soil macrofauna in agroecosystem. *Journal of North East Forestry University*, 39(1), 85–88. (in Chinese with English abstract) [荣海, 范海兰, 李茜, 李键, 洪伟, 吴承祯 (2011) 模拟氮沉降对农田大型土壤动物的影响. *东北林业大学学报*, 39(1), 85–88.]
- Sakwa WN (1974) A consideration of the chemical basis of food preference in millipedes. *Symposium of Zoological Society of London*, 32, 329–346.
- Scheu S, Wolters V (1991) Influence of fragmentation and bioturbation on the decomposition of  $^{14}\text{C}$ -labelled beech leaf litter. *Soil Biology & Biochemistry*, 23, 1029–1034.
- Scheu S (1987) The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil. *Oecologia*, 72, 192–196.
- Shao YH, Zhang WX, Liu SJ, Wang XL, Fu SL (2015) Diversity and function of soil fauna. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6614–6625. (in Chinese with English abstract) [邵元虎, 张卫信, 刘胜杰, 王晓丽, 傅声雷 (2015) 土壤动物多样性及其生态功能. *生态学报*, 35, 6614–6625.]
- Shelley RM (2003) Taxonomy of extant Diplopoda (Millipeds) in the modern era: Perspectives for future advancements and observations on the global Diplopod community (Arthropoda: Diplopoda). *Zootaxa*, 1668, 343–362.
- Shelley RM, Shear WA (2005) A new millipede of the genus *Stenozoneum* Shelley 1998 from Washington State, U.S.A.: First record of the genus and family from North of the Columbia River (Polyzoniida: Polyzoniidae). *Zootaxa*, 1017, 25–32.
- Sierwald P, Bond JE (2007) Current status of the Myriapod class Diplopoda (Millipedes): Taxonomic diversity and phylogeny. *Annual Review of Entomology*, 52, 401–420.
- Silva VMD, Antonioli ZI, Jacques RJS, Ott R, Andrade FV, Passos RR (2017) Influence of the tropical millipede, *Glyphiulus granulatus* (Gervais, 1847), on aggregation, enzymatic activity, and phosphorus fractions in the soil. *Geoderma*, 289, 135–141.
- Smit AM, Van Aarde RJ (2001) The influence of millipedes on selected soil elements: A microcosm study on three species occurring on coastal sand dunes. *Functional Ecology*, 15, 51–59.
- Snyder BA, Callahan MAJ, Lowe CN, Hendrix PF (2013) Earthworm invasion in North America: Food resource competition affects native millipede survival and invasive earthworm reproduction. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 212–216.
- Suzuki Y, Grayston SJ, Prescott CE (2013) Effects of leaf litter consumption by millipedes (*Harpaphe haydeniana*) on subsequent decomposition depends on litter type. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 116–123.
- Tajovský K, Santruckova H, Hanel L, Balik V, Lukesova A (1992) Decomposition of faecal pellets of the millipede *Glomeris hexasticha* (Diplopoda) in forest soil. *Pedobiologia*, 36, 146–158.
- Toyota A, Kaneko N, Ito MT (2006) Soil ecosystem engineering by the train millipede *Parafontaria laminata*, in a Japanese larch forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 1840–1850.
- Wang MN, Lu XL, Ding SY, Ren JY, Bian ZQ, Xu Z (2017) Pollinator diversity in different habitats of the agricultural landscape in the middle and lower reaches of the Yellow River based on the three-color pan trap method. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 148–155.
- Wolters V (2000) Invertebrate control of soil organic matter stability. *Biology and Fertility of Soils*, 31, 1–19.
- Wooten RC, Crawford CS (1975) Food, ingestion rates, and assimilation in the desert millipede *Orthoporus ornatus* (Girard) (Diplopoda). *Oecologia*, 20, 231–236.
- Yin XQ, Song B, Qiu LL (2007) Dynamic characteristic of N, P, K in the litter-soil fauna-soil system of mixed *Pinus koraiensis* and broad-leaved forest. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 128–134. (in Chinese with English abstract) [殷秀琴, 宋博, 邱丽丽 (2007) 红松阔叶混交林凋落物-土壤动物-土壤系统中N、P、K的动态特征. *生态学报*, 27, 128–134.]
- Zhang WX, Chen DM, Zhao CC (2007) Functions of earthworm in ecosystem. *Biodiversity Science*, 15, 142–153. (in Chinese with English abstract) [张卫信, 陈迪马, 赵灿灿 (2007) 蚯蚓在生态系统中的作用. *生物多样性*, 15, 142–153.]
- Zhang XP, Li CY, Zhang SC (2001) Study of the function of millipedes in substance decomposition. *Acta Ecologica Sinica*, 21, 75–79. (in Chinese with English abstract) [张雪萍, 李春艳, 张思冲 (2001) 马陆在森林生态系统物质转化中的功能研究. *生态学报*, 21, 75–79.]

(责任编辑: 吴纪华 责任编辑: 黄祥忠、周玉荣)