

DOI: 10.20103/j.stxb.202408191954

辛浩瑀, 龙福强, 贾婷, 潘理, 王秀伟, 孙涛. 植食性土壤动物对我国 16 个温带、亚热带和热带森林细根生物量的影响. 生态学报, 2025, 45(9): - .

Xin H Y, Long F Q, Jia T, Pan L, Wang X W, Sun T. The impact of herbivores on fine root biomass in 16 temperate, subtropical and tropical forests in China. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(9): - .

植食性土壤动物对我国 16 个温带、亚热带和热带森林细根生物量的影响

辛浩瑀¹, 龙福强², 贾婷¹, 潘理¹, 王秀伟^{1,*}, 孙涛²

¹ 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

² 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016

摘要: 目前人们对植物地上生物量和地上食草昆虫之间的相互作用有了较为深入的了解, 然而对地下植食性土壤动物与细根生物量(FRB)相互作用的认知非常有限。以我国 16 个温带、亚热带和热带森林为研究对象, 在群落水平上进行为期 1 年的实验, 通过施用杀虫剂(毒死蜱, Chlorpyrifos)以控制植食性土壤动物对细根的取食, 采用根序分级法对细根分级后测定生物量, 探究植食性土壤动物对 FRB 的影响。结果表明: 施杀虫剂显著增加了 FRB, 使 16 个森林类型的 FRB 在 6 月、8 月和 10 月分别比对照组高 18.34%、9.82% 和 14.19%, 表明植食性土壤动物是影响 FRB 的重要因素; 根据层次聚类分析法对植食性土壤动物取食细根部位进行聚类, 确定 1—2 级细根为一类, 3 级细根为一类, 4 级细根为一类, 5 级细根为一类, 这与根序分级法定义的吸收根(AFR)与运输根(TFR)的分类一致; 杀虫剂处理下, 1—5 级细根生物量的平均增长率随根序增加呈逐渐下降趋势, 分别为 63.23%、36.53%、20.04%、12.17% 和 8.83%, 且杀虫剂处理主要使 AFR 生物量显著增加, 而 TFR 生物量增加较少但达到显著水平, 植食性土壤动物主要对 AFR 的生物量有较大影响, AFR 是植食性土壤动物摄取的关键资源; 16 个研究地点在不同取样时间下, 杀虫剂处理对 AFR 生物量的影响存在差别, 植食性土壤动物对 AFR 生物量的影响存在时间上和空间上的差异; 6 月份时杀虫剂处理对 AFR 生物量的影响随纬度降低而显著增加, 植食性土壤动物主要对我国寒温带、温带、暖温带北部、亚热带南部和热带地区的 AFR 生物量具有显著影响, 8 月份时植食性土壤动物对 AFR 生物量在各个温度带均具有显著影响, 10 月份时在除寒温带以外的其他气候区, 植食性土壤动物对 AFR 生物量均具有显著影响。本试验首次在我国大尺度范围内探究植食性土壤动物对 FRB 的影响。研究结果对深入理解森林生态系统地下过程、地上地下碳(C)分配特征、森林碳(C)收支以及森林可持续经营有重要意义, 为更精准估计森林地下净初级生产力等方面提供数据支撑。

关键词: 细根生物量; 植食性土壤动物; 根序分级法; 根钻法; 次生林

The impact of herbivores on fine root biomass in 16 temperate, subtropical and tropical forests in China

XIN Haoyu¹, LONG Fuqiang², JIA Ting¹, PAN Li¹, WANG Xiuwei¹, SUN Tao²

¹ School of forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

² CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

Abstract: Based on existing literature, interactions between aboveground plant biomass and herbivorous insects have been well explored, however, there are still limited knowledge regarding the interactions between herbivores and fine root biomass (FRB). In this research, a one-year experiment was carried out at the community level across 16 temperate, subtropical, as well as tropical forests in China, so to investigate the impact of herbivores on FRB. To control fine root-feeding, the

基金项目: 国家重点研发计划项目(2022YFD2201300)

收稿日期: 2024-08-19; 网络出版日期: 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wxgreat@nefu.edu.cn

insecticide (Chlorpyrifos) was applied, and the biomass of fine roots was measured after grading them using the segment order-based classification method. According to the results, the application of insecticide significantly increased FRB, which exceeded that of the control plots by 18.34%, 9.82%, and 14.19% in June, August, and October in the 16 forests, respectively, which indicates that herbivores are a key factor influencing FRB. By using the hierarchical cluster analysis method, the clustering of herbivorous feeding on fine root sites classified class 1—2 fine roots into one category, class 3 fine root into another, class 4 fine root into a separate one, and class 5 fine root into yet another. This classification is consistent with the division of absorptive fine root (AFR) and transport fine root (TFR) as defined by the root order hierarchy. Under insecticide treatment, the average growth rate of fine root biomass in classes 1—5 gradually decreased with increasing root order, at rates of 63.23%, 36.53%, 20.04%, 12.17%, and 8.83%, respectively. The insecticide treatment mainly enhanced AFR biomass, while the increase in TFR biomass was less pronounced yet significant, suggesting that herbivores primarily affect AFR biomass, which is a crucial resource for these herbivores. In addition, the impact of insecticide treatment on AFR biomass varied among the 16 sites over different sampling times, indicating temporal and spatial differences in the influence of herbivores on AFR biomass. In June, the influence of insecticide on AFR biomass increased significantly as latitude decreased, and herbivores had a significant impact on AFR biomass mainly in the cold temperate, temperate, northern warm temperate, southern subtropical, and tropical regions of China. In August, herbivores had a significant impact on AFR biomass in all temperature zones. In October, herbivores had a significant impact on AFR biomass in all climatic zones except the cold temperate zone. This experiment is the first to explore the impact of herbivores on FRB on a large scale in China. These findings have significant implications for a deeper understanding of belowground processes in forest ecosystems, aboveground-belowground carbon allocation patterns, forest carbon budgets, and sustainable forest management. Simultaneously, this research is also of great reference significance for more accurate estimation of forest below, namely, ground net primary productivity.

Key Words: fine root biomass; herbivorous soil animals; root rank classification method; root drilling method; secondary forest

细根 (Fine root) 是根系中最活跃、最具生理活性的组成部分^[1], 拥有较短的寿命和较快的周转率^[2], 在调节物种共存、影响地下空间生态位划分、影响更广泛的生态位空间动态、调节生态系统生产力和营养循环^[3–4]等过程中发挥重要作用。由于土壤表层养分丰富、有机质体积大、氮 (N) 含量高、微生物活性高, 细根生物量 (Fine root biomass, FRB) 往往在土壤上层较为丰富, 向深层逐渐减少^[5]。细根对陆地生产力影响极大, 其生产消耗全球陆地净初级生产力 (NPP) 三分之一以上, 呼吸也占土壤呼吸总量的 60%^[6]。细根虽然只占全球陆地生态系统林木总生物量的 10%—30%^[7], 但相对比例较小的细根却在陆地生态系统的碳 (C) 分布和养分循环中起着关键作用^[8], 被广泛认为是土壤有机碳 (Organic carbon) 形成的主要贡献者之一^[9]。

植食性土壤动物 (Herbivores) 在自然条件下的垂直分布格局也呈现出明显的表聚性^[10], 它们直接取食森林生态系统中地下植物细根, 造成的结果是加速细根的死亡和周转, 并且土壤动物对细根的植食活动可引起植物生产力和植物群落结构的巨大变化^[11]。如果忽略由植食性土壤动物引起的细根生产、死亡和周转等变化, 陆地生态系统的碳 (C) 分布和养分循环以及地下 NPP 将被大大低估。

根据传统的直径分级法 (Diameter-based classification), 细根被定义为直径 < 2 mm 的根^[12]。然而, 细根的传统定义方法未能捕捉到细根内部功能的多样性, 也未将碳 (C) 循环速率显著不同的静态和动态根群进行区分与分类^[13]。目前, 根序分级法 (Segment order-based classification) 把从根尖 (1 级根) 开始的前 5 级根定义为细根^[13–14], 末梢的根尖 (前 1—2 级或前 1—3 级取决于树种) 归为吸收根 (Absorptive fine root, AFR), 而高阶根被定义为运输根 (Transport fine root, TFR)^[15–16]。与 TFR 相比, AFR 呼吸速率较高, 释放的 CO₂ 浓度较高, 氮 (N) 元素含量较高^[17], 直径较细、纤维素含量较低, 更为幼嫩^[18]。这些综合特征表明细根内部存在着

一定程度的专业化,这可能会影响植食性土壤动物对细根取食部位的选择。

目前,国内外相关研究测得的 FRB 大部分都是被植食性动物消耗之后的,只有少部分研究考虑到植食性土壤动物带来的影响。然而这少部分研究结果明确表示,忽略植食性土壤动物对细根的影响会显著降低对地下 FRB 的测量结果^[19-20]。其次,我国森林类型非常丰富,但与植食性土壤动物对 FRB 的影响有关研究主要集中在北方的人工林,而我国亚热带和热带地区森林还缺少相关研究。此外,由于根序分级的复杂性,以及大尺度工作中任务的繁重性,以往相关研究很少通过实验方法,而多以 Meta 分析为主^[21-22]。

为了填补上述空缺,本试验在我国温带、亚热带和热带大尺度范围内,选取 16 个地点的天然次生林为研究对象,在群落水平上施用杀虫剂(毒死蜱,Chlorpyrifos)做对照试验,采用根序分级法对细根进行分级并测定 1—5 级根的生物量,以探究植食性土壤动物对 FRB 的影响等一系列科学问题。本研究可在全球陆地生态系统层面,对正确认识细根在碳(C)分布和养分循环中起到的作用、精准估计土壤有机质和地下 NPP 等方面提供有意义的数据以及更全面的参考资料。

1 研究地点与研究方法

1.1 样地设置

本研究共计 16 个研究地点,具体内容见表 1。在试验中选择地势平缓、树根较多、海拔相近、坡度坡向相近,林龄相似的林型。在每个研究地点设置施杀虫剂组(Insecticide treatment group)和对照组(Control group)各 4 个 6 m×6 m 样地,且每个样地之间间隔 3 m 以上距离,共设置 128 块样地,进行的是群落水平的试验。

1.2 施杀虫剂处理

自 2023 年 5 月到 2023 年 10 月,在每块施杀虫剂处理样地表土层一次性等量均匀喷洒有效成分含量为 45% 左右的毒死蜱(Chlorpyrifos)25 L,每月施一次(该杀虫剂在土壤下的药效时间持续 1 个月以上),喷洒间隔时间基本保持一致,施药前后确保不下雨,以免降低药效。在对照样地上,按同等体积浇水,时间与施杀虫剂处理样地相同。本试验中所使用的毒死蜱是一种广谱性有机磷杀虫剂,可以使植食性土壤动物的数量显著降低^[23-24]。

1.3 采样

FRB 的测定采用土钻法(Soil cores)。在 2023 年 6 月、8 月、10 月施用杀虫剂之后,在各样地重复 3 次以相同方法取土柱样品。Schenk 等^[25]进行的全球分析表明,0—20 cm 土层细根动态等参数基本能够满足一般研究的需要。因此,每次在样地(上述的 128 块样地内)内随机选取 5 个样点,在去除土壤表面的凋落物和腐殖质层之后,用内径 7 cm 的土钻采集深度为 0—20 cm 的土柱样品。之后分别装入有标签的封口袋中,运回实验室低温冷冻保存。

1.4 样品处理

在实验室内,把不含细根的土块从土柱样品中仔细挑出并去除草本植物根系,剩余的根系样品用去离子水浸泡、解冻、仔细清洗之后,放在直径为 15 cm 装有 1 ℃ 去离子水的培养皿中。参照 Pregitzer 等^[26]和王向荣等^[27]介绍的方法,利用根序分级法对细根进行分级。然后将样品置于 65 ℃ 烘箱内烘干(48 h)至恒重,称重(精确至 0.01 g),之后按照下式对 FRB 进行估算:

$$\text{细根生物量}(\text{g}/\text{m}^2) = \text{平均土柱细根干重}(\text{g}) / (3.14 \times 0.035^2)(\text{m}^2)$$

1.5 数据处理

将实验得到的所有数据利用 Microsoft Excel 进行处理,计算平均数和标准误差。利用多因素方差分析法(two-way ANOVA)分析植食性土壤动物、研究地点、采样季节等对 FRB 的影响;利用层次聚类分析法(Hierarchical clustering analysis)和单因素方差分析法(one-way ANOVA)分析植食性土壤动物是否对取食部位存在选择性;利用线性回归分析法(Linear regression analysis)分析植食性土壤动物对 AFR 生物量的影响与纬度的相关性。所有数据统计与分析过程均使用 Excel 2016、SPSS 26 和 R 4.3.1 软件完成,显著性水平设置为 $\alpha=0.05$ 。利用 Origin 2024、R 4.3.1 和 ArcGIS 10.8 软件作图。

表 1 16 个研究地点的基本信息
Table 1 Basic information on the 16 research sites in China

编号 Number	地点 Site	经纬度 Latitude and longitude	温度带 Temperature zone	省份等 Province, etc	年均温 MAT/°C	年降水 MAP/mm	林分平均胸径 DBH Average diameter at breast/m	海拔 H Altitude/m	优势树种 Dominant species
1	呼中	51°63'N 122°83'E	寒温带	黑龙江省大兴安岭地区	-0.81	541.5	11.65	1528	落叶松 (<i>Larix gmelinii</i>)、樟子松 (<i>Pinus sylvestris</i>)、白桦 (<i>Betula platyphylla</i>) 等
2	帽儿山	45°24'N 127°40'E	温带	黑龙江省哈尔滨市尚志市	5.18	833.6	12.94	808	白桦、水曲柳 (<i>Fraxinus mandshurica</i>)、春榆 (<i>Ulmus davidiana</i>) 等
3	老秃顶	41°11'N 124°41'E	温带	辽宁省本溪市	10.00	880.2	11.88	1367	紫椴 (<i>Tilia amurensis</i>)、水曲柳等
4	东灵山	39°58'N 124°41'E	暖温带	北京市门头沟区	12.64	548.4	7.79	2303	山杨 (<i>Populus davidiana</i>)、胡桃楸 (<i>Juglans mandshurica</i>) 等
5	昆嵛山	37°11'N 121°41'E	暖温带	山东省烟台市	14.18	524.9	7.93	923	赤松 (<i>Pinus densiflora</i>)、日本落叶松 (<i>Larix kaempferi</i>) 等
6	太岳山	36°40'N 112°04'E	暖温带	陕西省沁源县	13.09	635.3	17.25	2348	油松 (<i>Pinus tabulaeformis</i>) 等
7	三门峡	34°26'N 112°04'E	暖温带	河南省三门峡市	13.90	832.6	3.68	1884.64	山杨、油松、侧柏 (<i>Platycladus orientalis</i>) 等
8	火地塘	33°18'N 109°2'E	亚热带	陕西省宁陕县	15.81	1112.8	10.6	2474	红桦 (<i>Betula albosinensis</i>)、华山松 (<i>Pinus armandi</i>)、油松等
9	鹞落坪	30°40'N 116°03'E	亚热带	安徽省安庆市	17.12	1423.2	8.12	1200	茅栗 (<i>Castanea seguinii</i>)、鹅耳枥 (<i>Carpinus turczaninowii</i>) 等
10	后河	30°02'N 110°29'E	亚热带	湖北省五峰土家族自治县	17.53	1065.2	8.66	2252.2	水丝梨 (<i>Sycopsis sinensis</i>) 等
11	会同	26°48'N 109°3'E	亚热带	湖南省怀化市	18.51	1005.4	6.18	548	白栎 (<i>Quercus fabri</i>) 等
12	麻江	26°26'N 107°18'E	亚热带	贵州省黔东南苗族侗族自治州	17.59	817	2.94	949	马尾松 (<i>Pinus massoniana</i>) 等
13	普定	26°22'N 105°46'E	亚热带	贵州省安顺市	16.33	733.2	4.6	1176	安顺润楠 (<i>Machilus cavaleriei</i>)、滇鼠刺 (<i>Ilex yunnanensis</i>) 等
14	九连山	24°31'N 114°26'E	亚热带	江西省赣州市	20.75	1523.2	10.14	1430	木荷 (<i>Schima superba</i>)、润楠 (<i>Machilus nanmu</i>)、甜槠 (<i>Castanopsis eyrei</i>) 等
15	鼎湖山	23°09'N 112°3'E	亚热带	广东省肇庆市	20.59	1696.3	9.83	1000	马尾松、木荷等
16	尖峰岭	18°36'N 108°E	热带	海南省乐东黎族自治县	25.72	1213.6	10.53	820	厚皮树 (<i>Lannea coromandelica</i>) 等

编号为地点编号; MAT: 年均温 Mean annual temperature; MAP: 年降水 Mean annual precipitation; 数据来源: 中国气象数据网

2 结果与分析

2.1 植食性土壤动物对 FRB 的影响

在我国 16 个天然次生林中,施杀虫剂处理对 FRB 影响显著(表 2),不同的研究地点、不同季节以及两者之间的交互作用对 FRB 同样具有显著影响(表 2)。除此之外,施杀虫剂处理在大多数地点对 FRB 有增加的影响趋势(图 1)。

表 2 影响 16 个研究地点细根生物量的方差分析结果
Table 2 Results of ANOVA of affecting fine root biomass on the 16 research sites in China

变异 Source of variation	均方 Mean Square	统计量 F value	显著性水平 P values
杀虫剂 Pesticide	282264.442	7.952	0.005
研究地点 Site	1989740.149	56.054	0.000
季节 Season	1465856.591	41.295	0.000
杀虫剂×研究地点 Pesticide×Site	31142.126	0.877	0.596
杀虫剂×季节 Pesticide×Season	22451.115	0.632	0.532
研究地点×季节 Site×Season	284256.297	8.008	0.000
杀虫剂×研究地点×季节 Pesticide×Site×Season	21736.094	0.612	0.947

2.2 植食性土壤动物对 AFR 和 TFR 的影响

由图 2 可知,对 1—5 级细根进行层次聚类分析,得到的聚类分析结果为:1 级和 2 级根归为一类;3 级根一类;4 级根一类;5 级根一类。结合根序分级法^[13–16]的定义,我们把末梢前 1—2 级细根定义为吸收根(AFR),而 3—5 级细根为运输根(TFR)。

16 个天然次生林中,在第一次取样 6 月份,施杀虫剂处理使其中 9 个研究地点的 AFR 生物量显著增加($P<0.05$),而施杀虫剂处理对 16 个研究地点的 TFR 生物量影响均不显著($P>0.05$)(图 3)。在第二次取样 8 月份,施杀虫剂处理使其中 12 个研究地点的 AFR 生物量显著增加($P<0.05$),仅使老秃顶和尖峰岭 2 个研究地点的 TFR 生物量显著增加($P<0.05$)(图 3)。在第三次取样 10 月份,施杀虫剂处理使其中 11 个研究地点的 AFR 生物量显著增加($P<0.05$),仅使三门峡、会同和麻江 3 个研究地点的 TFR 生物量显著增加($P<0.05$)(图 3)。

其中,1—5 级细根生物量的平均增长率随根序增加呈逐渐下降趋势,分别为 63.23%、36.53%、20.04%、12.17%和 8.83%(图 4)。

2.3 植食性土壤动物对 AFR 生物量影响的时空分布格局

16 个研究地点在不同取样时间下,杀虫剂处理对 AFR 生物量的影响存在差别(图 3)。杀虫剂处理下,呼中的 AFR 生物量在 6 月和 8 月显著增加($P<0.05$);三门峡的 AFR 生物量仅在 8 月显著增加($P<0.05$);火地塘和鹞落坪的 AFR 生物量在 8 月和 10 月显著增加($P<0.05$);九连山的 AFR 生物量仅在 10 月显著增加($P<0.05$);帽儿山、老秃顶、东灵山、会同、麻江、普定、鼎湖山和尖峰岭的 AFR 生物量在 6 月、8 月和 10 月均显著增加($P<0.05$);昆嵛山、太岳山、后河的 AFR 生物量在 6 月、8 月和 10 月无显著增加趋势($P>0.05$)(图 3)。

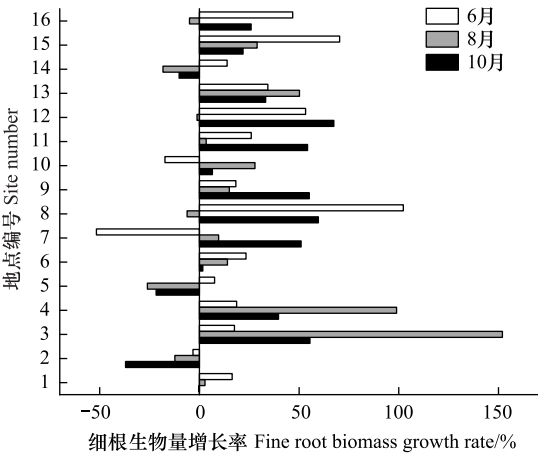


图 1 喷药处理下的细根生物量增长率
Fig.1 Fine root biomass growth rate under insecticide treatment
细根生物量增长率计算公式为:细根生物量(喷药处理)/细根生物量(喷水处理)-1

6 月份,杀虫剂处理对 AFR 生物量的影响呈现出明显的空间异质性,在我国东部约 27°N — 38°N 范围内的暖温带和北亚热带地区没有发现杀虫剂处理使 AFR 生物量显著增加(图 5)。6 月份,随着纬度降低喷药处理对 AFR 生物量的影响越来越大,二者呈显著负相关($P<0.05$)(图 6);8 月份,在我国各个温度带均发现了杀虫剂处理会使 AFR 生物量显著增加(图 5),此时喷药处理对 AFR 生物量的影响与纬度无显著相关关系($P>0.05$)(图 6)。10 月份,寒温带呼中地区未发现杀虫剂处理使 AFR 生物量显著增加,而其他温度带均发现了杀虫剂处理会使 AFR 生物量显著增加(图 5),此时喷药处理对 AFR 生物量的影响与纬度无显著相关关系($P>0.05$)(图 6)。

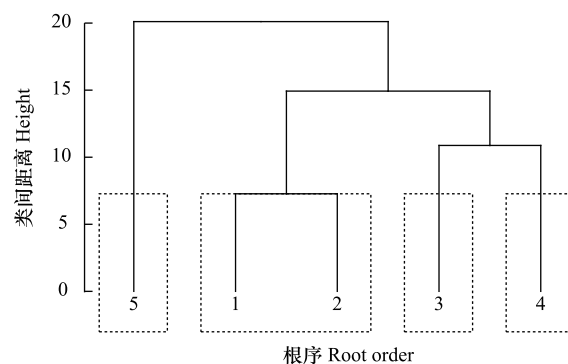


图 2 各级根序聚类树状图

Fig.2 Cluster dendrogram of different order roots

根序编号从左到右依次分别代表 5 级根、1 级根、2 级根、3 级根和 4 级根

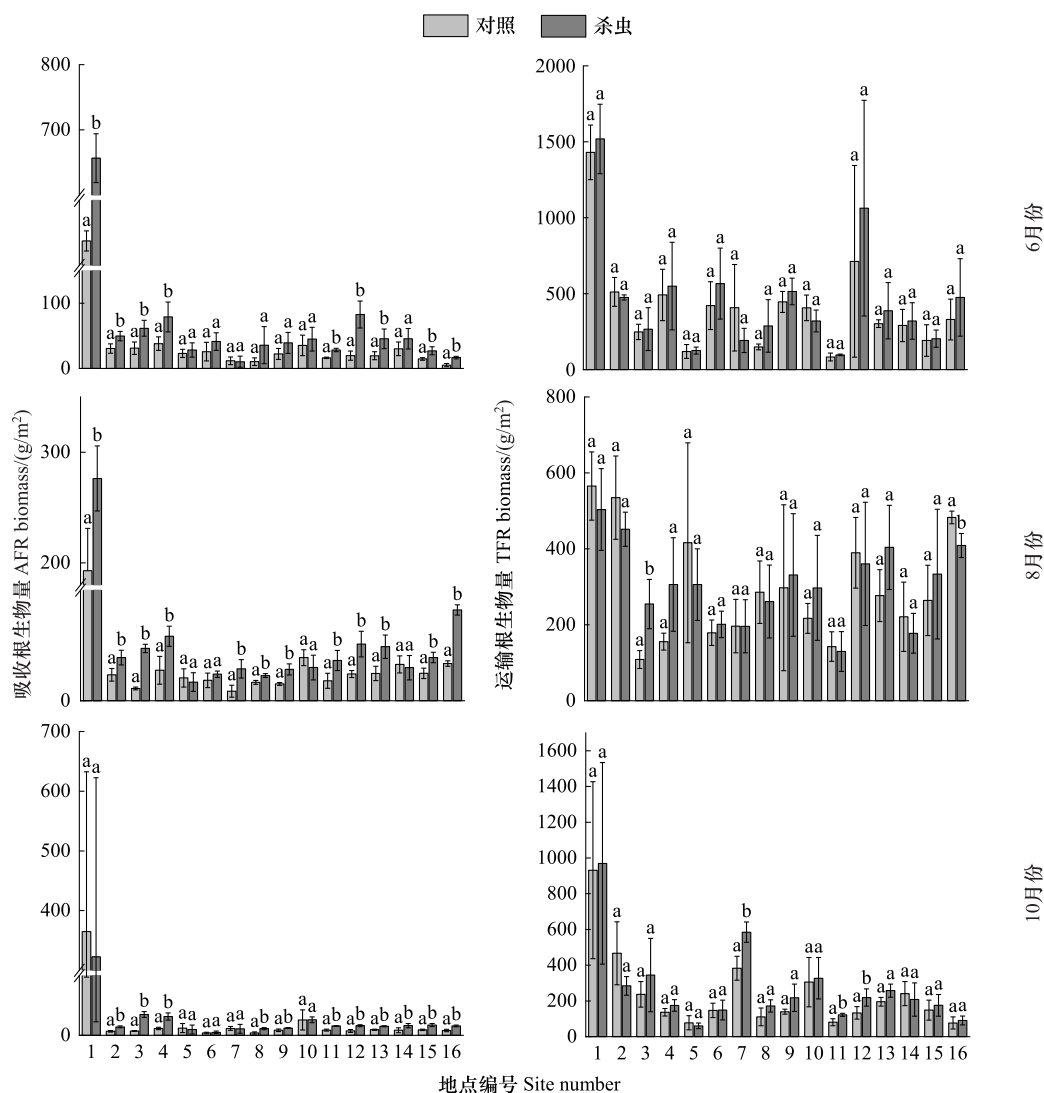


图 3 吸收根和运输根在对照处理和喷药处理下的生物量

Fig.3 The biomass of absorptive and transport fine roots under control and insecticide treatment was performed

AFR:吸收根 Absorptive fine root; TFR:运输根 Transport fine root

3 讨论

3.1 植食性土壤动物对 FRB 的影响

植食性土壤动物以地下细根为食^[28],导致地下 FRB 减少^[24]。而毒死蜱可以使土壤动物的数量显著下降^[23-24],进而缓解植食性土壤动物对 FRB 的影响。Stevens^[19]的研究表明,杀虫剂处理后直径<1.0 mm 的 FRB 增加一倍,细根是植食性土壤动物摄取的关键资源。Sun^[24]的研究表明,施杀虫剂(毒死蜱,20g/m²)处理导致水曲柳和落叶松林分土壤动物数量显著降低,FRB 增加是由于土壤动物的大量减少。而本研究结果表明,杀虫剂处理对 FRB 影响显著(表 2),主要表现为对大多数地点的 FRB 有增加的影响趋势(图 1)。结合前人的研究结果,本研究认为:植食性土壤动物是使地下 FRB 减少的一个至关重要的因素。

近年来,我国更侧重于在局部地区进行相关研究工作,与植食性土壤动物影响 FRB 的有关结论只适用于局部地区。而本试验是在我国大尺度范围内进行群落水平上的对照实验,最终的实验数据对局部地区的实验结论进行了完整、全面的验证,证明了森林生态系统中植食性土壤动物对 FRB 具有显著影响。

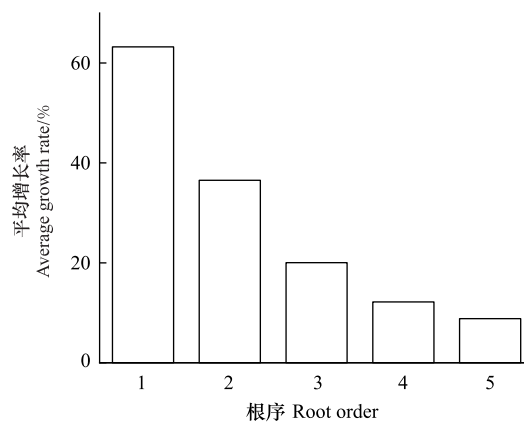


图 4 各级根序细根生物量在喷药处理下平均增长率

Fig.4 Average growth rate of fine root biomass of different order roots under insecticide treatment

根序编号从左到右依次分别代表 1 级根、2 级根、3 级根、4 级根和 5 级根;各级根序细根生物量平均增长率计算公式为:细根生物量(喷药处理)/细根生物量(喷水处理)-1

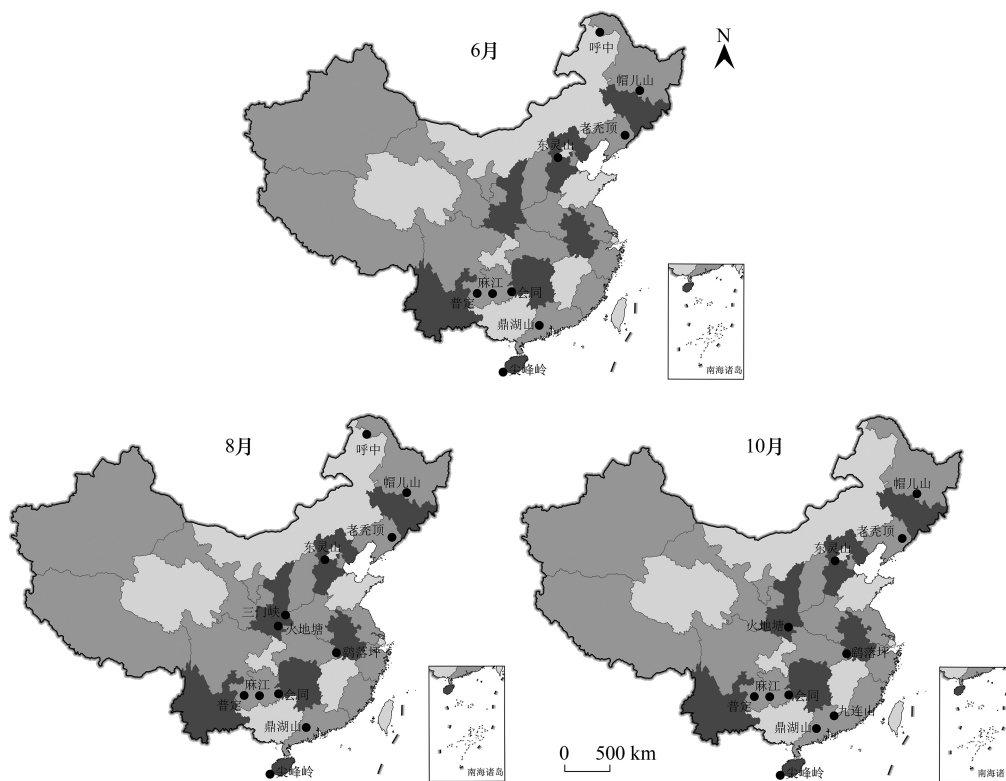


图 5 植食性土壤动物对吸收根生物量具有显著影响的地点分布图

Fig.5 Distribution of locations where herbivorous have a significant impact on absorptive fine roots biomass

Cairns 等^[29]指出,即使细根生长的微小变化也会极大地影响森林生态系统碳(C)动态和养分循环,并由此反馈给全球变化。植食性土壤动物以森林生态系统中植物地下细根为食,仅在本实验研究期间,植食性土壤动物使 16 个森林类型的 FRB 在 6 月、8 月和 10 月分别降低了 18.34%、9.82% 和 14.19% (图 1)。因此,我们可以认为植食性土壤动物对细根的取食活动会极大地影响森林生态系统碳(C)动态和养分循环。因为生态系统碳(C)循环对全球气候变化具有极为重要的调节作用^[30],因此,本试验对探讨全球生态系统的碳(C)循环以及全球气候变化均有重要意义。

3.2 植食性土壤动物对细根的取食部位存在选择性

以往许多研究表明,植食性土壤动物对细根释放的 CO_2 比较敏感^[31-32],它们通过 CO_2 浓度确定细根的分布范围,从而获取食物资源^[33-34]。除此之外,细根分泌的氨基酸为植食性土壤动物觅食提供线索^[33-34],而氮(N)沉降对 AFR 的影响大于对 TFR 的影响^[35],细根中的氮(N)元素含量随根序增加而降低^[17]。与 TFR 相比,AFR 呼吸速率较高、释放的 CO_2 浓度较高,氮(N)元素含量较高^[17],所以更容易被植食性土壤动物取食。除此之外,AFR 直径最细,比根长最高,纤维素含量较低,比 TFR 更为幼嫩;而 TFR 细胞逐渐趋于死亡,构成木质导管,相比于 AFR 不容易受到植食性土壤动物的取食^[18]。Sun^[24] 研究结果也表明,1—2 级细根对植食性土壤动物更具有吸引力。本研究结果表明,杀虫剂处理主要使 AFR 生物量显著增加(图 3),并使 1—5 级细根生物量的平均增长率随根序增加呈逐渐下降趋势(图 4)。结合前人的研究,我们认为植食性土壤动物主要消耗前两级细根,它们对 AFR 生物量的影响大于 TFR,AFR 是植食性土壤动物摄取的关键资源。

本试验对细根进行定义和采样的方式证明了:将森林群落地下末梢细根与高阶的多年生细根分开评估是很重要的,探究植食性土壤动物是否对取食部位存在选择性,需要建立在利用根序分级法对细根进行分级与分类的基础之上。重新定义细根,代表了我们在研究森林生态系统碳(C)动态和养分循环过程的重大进展,对探讨全球生态系统的碳(C)循环以及全球气候变化具有更广泛的意义。

3.3 植食性土壤动物对 AFR 生物量影响的时空分布格局

各个研究地点在不同取样时间下存在气候差异,为应对环境条件的变化细根存在季节性的动态反应^[36-37]。气候的季节变化同时也影响土壤动物的繁殖、生长和发育^[38],进而影响土壤动物对细根的取食活动。同一研究地点在不同的取样时间下,施杀虫剂处理对 AFR 生物量的影响存在差异(图 3),结合前面的研究,我们认为植食性土壤动物对 AFR 生物量的影响存在时间上的差异。

本研究结果显示,6 月份,杀虫剂处理对 AFR 生物量的影响呈现出明显的空间异质性,在我国约 27°N — 38°N 范围内的暖温带和北亚热带地区没有发现杀虫剂处理使 AFR 生物量显著增加(图 5)。由于 AFR 是植食性土壤动物获取食物的关键资源^[19,24],并且毒死蜱可以使土壤动物数量显著降低^[23-24]。我们认为,在我国大尺度范围内,植食性土壤动物在 6 月份对 AFR 生物量的影响存在空间上的差异,主要对我国寒温带、温带、暖温带北部、亚热带南部和热带地区的 AFR 生物量具有显著影响,具体表现为使 AFR 生物量显著减少。原因可能是,我国约 27°N — 38°N 范围内的暖温带和北亚热带地区相比于寒温带和温带地区早春降雪量少,缺乏早春融雪会使细根失去春季生长的环境条件^[39-40],进而影响了植食性土壤动物对细根的取食活动;并且该地区植物生长季较热带及南亚热带短,最终导致 6 月份植食性土壤动物对 AFR 生物量的影响并不显著。

8 月份,16 个天然次生林均处于植物生长季节,各研究地区的月均温较高,水热条件好。以往研究表明,

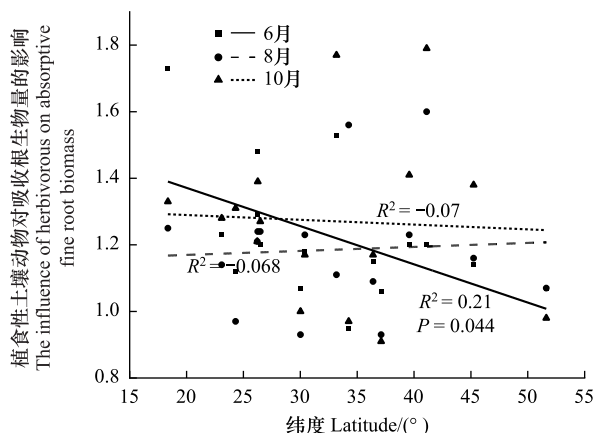


图 6 植食性土壤动物对吸收根生物量的影响随纬度的变化

Fig.6 The influence of herbivorous on absorptive fine roots biomass changed with latitude

植食性土壤动物对吸收根生物量的影响计算公式为: $\log(\text{吸收根生物量, 喷药处理}) / \log(\text{吸收根生物量, 喷水处理})$

增温使森林生态系统对细根投入更多的碳(C)用于细根生产,细根生产在土壤增温期显著增加^[41],这在一定程度上为植食性土壤动物提供了丰富的食物资源,有利于植食性土壤动物的取食活动以及生存和繁殖。最终结果表现为:8 月份,在不同温度带地区,土壤动物对 AFR 生物量均具有显著影响。

10 月份,寒温带呼中地区在采样期间温度低至 0℃以下,形成冻土,极大限制了土壤动物的繁衍和迁移,影响了植食性土壤动物的取食活动。虽然此时温带和暖温带地区的次生林进入植物生长末期,但森林地表枯落物及植物残体大量增加,经微生物分解后释放大量的矿质养分,养分的富集在一定程度上刺激细根的生长^[20],从而为植食性土壤动物提供了丰富的食物资源。其次,秋季土壤温度和水分更适合土壤动物的繁殖,干燥的气候条件有利于土壤动物的活动^[42]。亚热带和热带地区在第三次采样期间水热条件依然较好。综上,我们可以得出结论:10 月份,在除寒温带以外的其他气候区,土壤动物对 AFR 生物量均具有显著影响。

我们在取样过程中发现后河和昆崙山研究地区地下细根分布异质性较大。由于土壤动物体型较小,迁移能力弱,所以其活动范围有限^[43]。植食性土壤动物作为土壤动物的重要组成部分,细根分布的异质性较大会增加它们的取食难度,最终导致实验结果不显著。山西太岳山取样地点土质黏重,土壤水分饱和条件下引起缺氧,会导致土壤动物数量减少或多样性降低^[44],也会导致实验结果不显著。因此,后河、昆崙山以及太岳山在 3 次取样中并没有观测到植食性土壤动物对 AFR 生物量具有显著影响。

本实验结果显示,6 月份时,随着纬度降低喷药处理对 AFR 生物量的影响越来越大,二者呈显著负相关($P<0.05$) (图 6)。结合上述研究结果,我们认为随着纬度降低植食性土壤动物对 AFR 生物量的影响明显越来越大。Coley 和 Barone^[45]的综述中提到,热带纬度森林中更大的植食性动物种群数量解释了热带森林的植食率有时高于温带森林的现象,这一结论为本实验研究结果提供了依据。

本试验在全国大尺度范围内,首次探究了植食性土壤动物对 AFR 生物量影响的时空分布格局,旨在得出宏观尺度上的整体规律。值得强调的是,毒死蜱对不同类型土壤动物的致死剂量可能不同并且不同区域药效可能会存在差异,该杀虫剂连续使用也可能会形成累积效应以及使土壤理化性质发生改变。这可能会影响到我们的实验结果,因此,在今后的研究中,可以尝试使用其他新型方法对相关的研究工作进行验证,以加强结论。

4 结论

本试验利用根序分级法,在我国 16 个温带、亚热带和热带天然次生林中进行群落水平的对照实验,以探究植食性土壤动物对 FRB 的影响。研究发现,植食性土壤动物对 FRB 影响显著,AFR 是它们摄取的关键资源。在大尺度的研究下,植食性土壤动物对 AFR 生物量的影响存在时间和空间异质性。这些结论有助于我们更好地理解森林生态系统地下碳(C)动态和养分循环过程,为更进一步探测全球生态系统的碳(C)循环以及全球气候变化提供数据支撑及参考。

参考文献(References):

- [1] Li X W, Zhang C L, Zhang B B, Wu D, Zhu D D, Zhang W, Ye Q, Yan J H, Fu J M, Fang C L, Ha D L, Fu S L. Nitrogen deposition and increased precipitation interact to affect fine root production and biomass in a temperate forest: Implications for carbon cycling. *Science of the Total Environment*, 2021, 765: 144497.
- [2] Hu M Y, Zou B Z, Huang Z Q, Wang S R, Su X P, Ding X X, Zheng G C, Chen H Y H. Fine root biomass and necromass dynamics of Chinese fir plantations and natural secondary forests in subtropical China. *Forest Ecology and Management*, 2021, 496: 119413.
- [3] Valverde-Barrantes O J, Smemo K A, Feinstein L M, Kershner M W, Blackwood C B. Aggregated and complementary: symmetric proliferation, overyielding, and mass effects explain fine-root biomass in soil patches in a diverse temperate deciduous forest landscape. *The New Phytologist*, 2015, 205(2): 731-742.
- [4] Adams T S, Luke McCormack M, Eissenstat D M. Foraging strategies in trees of different root morphology: the role of root lifespan. *Tree Physiology*, 2013, 33(9): 940-948.
- [5] Manral V, Bargali K, Bargali S S, Jhariya M K, Padalia K. Relationships between soil and microbial biomass properties and annual flux of

- nutrients in Central Himalaya forests, India. *Land Degradation & Development*, 2022, 33(12): 2014-2025.
- [6] Adams T S, Eissenstat D M. On the controls of root lifespan: assessing the role of soluble phenolics. *Plant and Soil*, 2015, 392(1): 301-308.
- [7] Castañeda-Moya E, Twilley R R, Rivera-Monroy V H, Marx B D, Coronado-Molina C, Ewe S M L. Patterns of root dynamics in mangrove forests along environmental gradients in the Florida coastal Everglades, USA. *Ecosystems*, 2011, 14(7): 1178-1195.
- [8] Zhu H Q, Zhao J J, Gong L. The morphological and chemical properties of fine roots respond to nitrogen addition in a temperate Schrenk's spruce (*Picea schrenkiana*) forest. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 3839.
- [9] Barbhuiya, Arunachalam, Pandey, Khan, Arunachalam. Fine root dynamics in undisturbed and disturbed stands of a tropical wet evergreen forest in northeast India. *Tropical Ecology*, 2012, 53(1): 69-79.
- [10] 武海涛, 吕宪国, 杨青, 姜明, 佟守正. 三江平原湿地岛状林土壤动物群落结构特征及影响因素. *北京林业大学学报*, 2008, 30(2): 50-58.
- [11] Dunn J P, Frommelt K. Effects of below-ground herbivory by *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera) on biomass allocation and carbohydrate storage of maize. *Applied Soil Ecology*, 1998, 7(3): 213-218.
- [12] Liu C, Xiang W H, Zou L M, Lei P F, Zeng Y L, Ouyang S, Deng X W, Fang X, Liu Z L, Peng C H. Variation in the functional traits of fine roots is linked to phylogenetics in the common tree species of Chinese subtropical forests. *Plant and Soil*, 2019, 436(1): 347-364.
- [13] Luke McCormack M, Dickie I A, Eissenstat D M, Fahey T J, Fernandez C W, Guo D L, Helmisaari H S, Hobbie E A, Iversen C M, Jackson R B, Leppälammil-Kujansuu J, Norby R J, Phillips R P, Pregitzer K S, Pritchard S G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [14] 谷加存, 王东男, 夏秀雪, 王韶仲. 功能划分方法在树木细根生物量研究中的应用: 进展与评述. *植物生态学报*, 2016, 40(12): 1344-1351.
- [15] Guo D L, Li H, Mitchell R J, Han W X, Hendricks J J, Fahey T J, Hendrick R L. Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *The New Phytologist*, 2008, 177(2): 443-456.
- [16] Guo D L, Xia M X, Wei X, Chang W J, Liu Y, Wang Z Q. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *The New Phytologist*, 2008, 180(3): 673-683.
- [17] Aubrey D P, Teskey R O. Stored root carbohydrates can maintain root respiration for extended periods. *The New Phytologist*, 2018, 218(1): 142-152.
- [18] 常文静, 郭大立. 中国温带、亚热带和热带森林 45 个常见树种细根直径变异. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1248-1257.
- [19] Stevens G N, Jones R H. Patterns in soil fertility and root herbivory interact to influence fine-root dynamics. *Ecology*, 2006, 87(3): 616-624.
- [20] Dawson L A, Grayston S J, Murray P J, Cook R, Gange A C, Ross J M, Pratt S M, Duff E I, Treonis A. Influence of pasture management (nitrogen and lime addition and insecticide treatment) on soil organisms and pasture root system dynamics in the field. *Plant and Soil*, 2003, 255(1): 121-130.
- [21] Yuan Z Y, Chen H Y H. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analyses. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2010, 29(4): 204-221.
- [22] Wang S Z, Wang Z Q, Gu J C. Variation patterns of fine root biomass, production and turnover in Chinese forests. *Journal of Forestry Research*, 2017, 28(6): 1185-1194.
- [23] 魏佳佳, 邢鲲, 赵飞. 17 种杀虫剂对藜麦根蛆防治效果试验. *山西农业科学*, 2023, 51(3): 313-318.
- [24] Sun Y, Gu J C, Zhuang H F, Guo D L, Wang Z Q. Lower order roots more palatable to herbivores: a case study with two temperate tree species. *Plant and Soil*, 2011, 347(1): 351-361.
- [25] Schenk H J, Jackson R B. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, 2002, 72(3): 311.
- [26] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293.
- [27] 王向荣, 王政权, 韩有志, 谷加存, 郭大立, 梅莉. 水曲柳和落叶松不同根序之间细根直径的变异研究. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 871-877.
- [28] Brown V K, Gange A C. Differential effects of above- and below-ground insect herbivory during early plant succession. *Oikos*, 1989, 54(1): 67.
- [29] Cairns M A, Brown S, Helmer E H, Baumgardner G A. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 1997, 111(1): 1-11.
- [30] 王邵军, 阮宏华. 全球变化背景下森林生态系统碳循环及其管理. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2011, 35(2): 113-116.
- [31] Jones O T, Coaker T H. Oriented responses of carrot fly larvae, *Psila rosae*, to plant odours, carbon dioxide and carrot root volatiles. *Physiological Entomology*, 1977, 2(3): 189-197.
- [32] Strnad S P, Bergman M K, Fulton W C. First-instar western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) response to carbon dioxide. *Environmental Entomology*, 1986, 15(4): 839-842.

- [33] Brown V K, Gange A C. Insect herbivory insect below ground//Advances in Ecological Research Volume 20. Amsterdam: Elsevier, 1990: 1-58.
- [34] Johnson S N, Gregory P J. Chemically-mediated host-plant location and selection by root-feeding insects. *Physiological Entomology*, 2006, 31(1): 1-13.
- [35] Wang W J, Mo Q F, Han X G, Hui D F, Shen W J. Fine root dynamics responses to nitrogen addition depend on root order, soil layer, and experimental duration in a subtropical forest. *Biology and Fertility of Soils*, 2019, 55(7): 723-736.
- [36] Pregitzer K S, King J S, Burton A J, Brown S E. Research review: responses of tree fine roots to temperature. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 105-115.
- [37] Hendrick R L, Pregitzer K S. Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature*, 1993, 361: 59-61.
- [38] 林英华, 孙家宝, 刘海良, 张夫道, 孙龙, 金森. 黑龙江帽儿山土壤动物群落组成与多样性分析. *林业科学*, 2006, 42(4): 71-77.
- [39] Campbell J L, Soggiu A M, Templer P H. Increased nitrogen leaching following soil freezing is due to decreased root uptake in a northern hardwood forest. *Global Change Biology*, 2014, 20(8): 2663-2673.
- [40] Tierney G L, Fahey T J, Groffman P M, Hardy J P, Fitzhugh R D, Driscoll C T, Yavitt J B. Environmental control of fine root dynamics in a northern hardwood forest. *Global Change Biology*, 2003, 9(5): 670-679.
- [41] Xiong D C, Yang Z J, Chen G S, Liu X F, Lin W S, Huang J X, Bowles F P, Lin C F, Xie J S, Li Y Q, Yang Y S. Interactive effects of warming and nitrogen addition on fine root dynamics of a young subtropical plantation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 123: 180-189.
- [42] 尹文英, 沈嫚芬, 宋大祥. 中国亚热带土壤动物. 北京: 科学出版社, 1992: 126-158.
- [43] 殷秀琴, 陶岩, 王海霞, 马辰, 寇新昌, 许还, 崔东. 我国东北森林土壤动物生态学研究现状与展望. *生物多样性*, 2018, 26(10): 1083-1090.
- [44] Marx M T, Guhmann P, Decker P. Adaptations and predispositions of different middle European arthropod taxa (Collembola, Araneae, Chilopoda, Diplopoda) to flooding and drought conditions. *Animals*, 2012, 2(4): 564-590.
- [45] Coley P D, Barone J A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1996, 27: 305-335.