

地上植食性昆虫对土壤生态系统影响的研究进展^①

周佳卉, 吴纪华*

(复旦大学生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438)

摘要: 地上地下生态系统之间存在着密切的联系, 二者相互作用, 共同影响陆地生态系统过程。越来越多的研究表明, 地上地下之间的相互联系还受到植食性动物取食作用的调节。地上植食性昆虫不仅可以改变地上植物或动物群落, 还可以间接地影响土壤生态系统中的生物群落和相关的土壤过程, 进而对地上生态系统形成反馈。本文综述了地上植食性昆虫对土壤食物网中不同营养级的生物群落, 以及相关土壤过程的影响; 在已有研究报道的基础上, 分析并归纳了地上植食性昆虫影响土壤生态系统的途径和调控因素等, 旨在较为全面地总结地上植食性昆虫对土壤生态系统的间接影响以及相关的影响机制, 并对今后的研究方向作了初步展望。

关键词: 植食性昆虫; 土壤生物; 土壤过程; 陆地生态系统; 反馈

中图分类号: Q14 **文献标识码:** A

陆地生态系统包括了地上和地下两个部分, 而地上地下生态系统之间并不是相互独立的, 二者联系密切, 可以对彼此产生强烈的影响^[1]。近些年来, 有关地上和地下生态系统的联系以及相互作用得到了越来越多的关注^[2–3]。而一些研究表明, 这种地上地下生态系统间的相互联系还会受到植食性动物的调节^[4]。植食性动物不仅直接影响植物地上部分, 还通过改变植物的营养运输、分泌排泄物等方式对地下生态系统产生间接的影响, 从而改变地上地下生态系统间的相互关系, 最终影响陆地生态系统过程^[2]。

植食性昆虫是指主要取食植物的昆虫, 它们数量繁多且种类丰富, 是植食性动物群落中的重要组成部分。根据活动区域和取食部位, 植食性昆虫可分为地上植食者和地下植食者; 根据不同的取食方式, 它们又可分为咀嚼式、刺吸式以及虹吸式等。大量实验证明, 植食性昆虫的取食作用可以在植物个体水平或群落水平上影响植物的生物量^[5–6]、次生代谢物合成^[7–8]以及根系分泌^[8–9]等。植物作为初级生产者, 是土壤生态系统重要的资源供给来源, 可以强烈影响土壤生态系统中的生物群落及其相关生态过程^[1, 2, 10]。因此, 在植食性昆虫的取食压力下, 植物产生的变化会导致其向土壤输送的资源质量和数量发生变化, 从而间接影响土壤生态系统。事实上, 已有较多的文献报道,

地上植食性昆虫产生的影响不仅存在于地上部分, 还可以穿越土壤界面扩展到地下生态系统, 包括土壤生物^[6, 11–12]以及相关的生态系统过程^[13–15]。为了更好地了解地上植食性昆虫在陆地生态系统中的作用, 本文综述了地上植食性昆虫影响土壤生物以及某些土壤过程的研究进展, 探讨地上植食性昆虫影响土壤生态系统的途径, 以及植食性昆虫诱导的土壤变化对地上生态系统的潜在反馈作用。

1 地上植食性昆虫对土壤生物的影响

微生物是土壤生态系统中重要的分解者, 也是土壤食物网的基础组分^[16]。有研究显示, 地上植食性昆虫的取食作用可以对土壤微生物产生强烈的影响。例如, 蝗虫对玉米植株低强度的取食作用(每株 5 只), 可以诱导土壤微生物生物量增加 35%^[17]。同样, 褐飞虱对水稻低强度的取食(每株 4 头若虫), 也可以显著增加土壤微生物的生物量碳和生物量氮^[6]。但在褐飞虱高强度的取食压力下(每株 12 头若虫), 水稻根际微生物生物量碳和生物量氮含量却呈现出明显的降低趋势^[6]。一项在半干旱森林生态系统的研究也表明, 蚱壳虫对松树的吸食作用, 可导致土壤微生物生物量降低 80%, 且微生物酶活性也显著降低^[18]。

除了对土壤微生物总量的影响, 地上植食性昆虫

基金项目: 国家自然科学基金项目(31570513)资助。

* 通讯作者(jihuawu@fudan.edu.cn)

作者简介: 周佳卉(1991—), 女, 江苏南通人, 硕士研究生, 研究方向为地上地下生态系统的联系。E-mail: jennyzhoujh@sina.com

的取食作用还会影响植物根际菌根真菌的侵染率。有报道指出,斜纹夜蛾的嚼食性幼虫取食大豆叶片 5 天后,大豆植株根部的丛枝菌根真菌侵染率增加了 17%^[19]。而 Wearn 和 Gange^[20]在对英国南部两处低地草原的研究则发现,昆虫的取食作用虽然对植物菌根真菌总侵染率没有产生明显的影响,但会显著改变部分菌根真菌的数量。随着微生物研究方法的不断革新,研究者利用微生物群落水平的生理结构(community level physiological profiling, CLPP)、磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acid, PLFA)以及变性梯度凝胶电泳(denaturing gradient gel electrophoresis, DGGE)指纹图谱等分析方法^[21]进一步证明,地上植食性昆虫的取食作用还会对土壤微生物群落结构产生显著的影响,包括细菌真菌比^[13]、细菌群落中革兰氏阳性菌和阴性菌的相对比例^[18]以及菌根真菌的群落结构^[20]等。

植食性昆虫不仅可以影响土壤微生物,还会改变土壤中其他植食性动物的数量或群落结构。有文献报道,蚜虫对植物叶片的吸食作用可以显著降低土壤中植食性线虫的数量^[22],或者影响地下植食性线虫的群落结构^[23]。此外,昆虫的植食作用对土壤微生物和食根动物产生的影响,还可以通过食物网的上行控制作用进一步影响更高营养级的土壤动物,如线虫、线蚓以及一些节肢动物等^[12-13]。一项模拟野外草地植物群落的研究显示,蚜虫对植物的取食作用,可以影响土壤食物网中 3 个营养级的生物数量和群落结构,包括初级消费者中的微生物和植食性线虫,次级消费者中的食细菌、食真菌线虫和线蚓,以及三级消费者中捕食性线虫^[23]。另一项对蚜虫的温室实验则证明,蚜虫取食大麦植株后,植物根际土壤微生物、原生动物和食微线虫的数量均显著减少^[22]。此外,一些研究在野外条件下也获得了类似的结果。例如,在半干旱草原生态系统中,一种植食性的蚂蚁(*Messor andrei*)可以诱导土壤食物网中微生物、线虫以及小型节肢动物的数量显著增加,导致土壤生物群落多样性明显提高^[24]。在半干旱森林生态系统中,蚱壳虫的取食不仅改变了土壤微生物的群落结构,还影响了土壤动物群落,其中甲螨数量增加了 40%,前气门目螨类的数量则增加了 23%^[18]。对亚北极山地森林系统的研究也表明,两种飞蛾幼虫(*Operophtera brumata*, *Epirrita autumnata*)对树木叶片的爆发性取食,不仅导致土壤微生物群落中的细菌数量显著上升,也大幅增加了线蚓的数量^[13]。

综上所述,地上植食性昆虫不仅会对土壤微生物

和地下的植食性动物产生影响,这种影响也会通过食物网的级联作用扩展到更高营养级的土壤动物,从而对整个土壤生物群落产生显著的影响。

2 地上植食性昆虫对土壤生态系统过程的影响

土壤生物对于土壤生态系统功能具有重要的调节作用^[25]。比如,土壤微生物作为分解者,承担了土壤有机质的分解作用,可以吸收、固定并释放土壤养分,与土壤生态系统的营养状态紧密相关^[26]。某些土壤动物如线虫、原生动物等,可以通过取食微生物来释放微生物固定的营养物质,从而调节土壤生态系统的营养流动与循环^[27-28]。如食微线虫与微生物的相互作用有助于加快土壤氮营养循环速率^[29]。这主要是因为线虫的新陈代谢特点以及与微生物的碳氮比差异,会促使它将自身同化的大部分氮素以无机氮的形式释放到土壤中,促进了氮的矿化作用,进而影响土壤无机氮的有效性^[30]。因此,由地上昆虫植食作用诱导的土壤生物群落变化可能会进一步影响土壤有机质的分解速率以及土壤营养循环等生态系统过程。

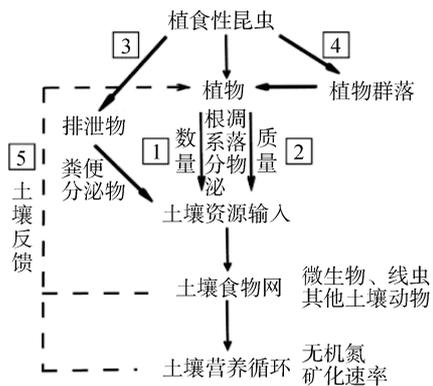
有研究表明,在农田生态系统中,褐飞虱对水稻低强度的植食作用(每株 4 头若虫)可以诱导土壤微生物数量显著增加,刺激微生物活性,因而增加了土壤中水溶性有机碳和有机氮的含量,提高了土壤资源的可利用性^[6]。植物在植食作用的诱导下,根系会分泌出大量的有机物,并间接促进土壤微生物的数量与活性,因此可以显著增强土壤有机质分解速率和无机氮营养的有效性^[31,55]。比如在亚北极山林生态系统中,斜纹夜蛾幼虫的爆发性取食显著增加了土壤关键分解者细菌以及线蚓的数量,从而导致土壤无机氮含量显著增加,土壤碳氮比降低 13%,土壤营养的周转率明显加快^[13]。同样,在温带荒原生态系统中,甲虫取食植物后,土壤氮矿化速率和净硝化速率明显加快,均为对照组的 2.1 倍^[15]。

但是,地上昆虫的取食作用也并不总对土壤有机质分解速率与营养循环产生促进作用。例如,在大麦植株的快速生长阶段,蚜虫对大麦的取食作用会抑制土壤原生动物以及食细菌线虫的活性,降低根系分泌物的分解速率,因此阻碍了土壤的氮矿化作用^[22]。另一项同质园研究也发现,蚜虫取食大豆叶片后,会导致土壤无机氮含量降低 86%,而造成这种结果的原因可能是土壤微生物在碳资源限制的条件下增强了氮的固定作用^[32]。在半干旱森林生态系统中,蚱壳

虫对树木长期的取食(36 ~ 54 年)导致土壤碳储量降低了 111%, 氮储量降低了 96%^[14]。同样, 对荒原生态系统的研究也获得了类似的结果, 即长期的昆虫取食作用(6 年)可能会降低土壤氮的可利用率^[15]。

3 地上植食性昆虫影响土壤生态系统的途径

已有的结果发现, 地上植食性昆虫的取食作用对土壤生物的影响可能是积极的^[13], 也可能是消极的^[22]; 对土壤营养循环可能有促进作用^[13], 也可能产生抑制作用^[14]。这些差异出现的主要原因可能与各研究所采用的生态系统和时空尺度不同有关, 同时, 也可能是因为植食性昆虫可以通过多种不同的途径来间接影响土壤生态系统, 而土壤生态系统最终的变化是特定条件下不同的途径之间相互平衡的结果^[2, 4]。本文概括了地上植食性昆虫影响土壤生态系统的可能途径, 如图 1 所示。



(1: 植食性昆虫改变植物输入土壤的资源数量; 2: 植食性昆虫改变植物输入土壤的资源质量; 3: 植食性昆虫向土壤输出额外氮源; 4: 植食性昆虫通过影响植物群落来改变植物输入土壤的资源数量和质量; 5: 昆虫植食作用诱导的土壤变化对地上植物产生潜在的反馈作用)

图 1 地上植食性昆虫影响土壤生态系统的途径

Fig. 1 Pathway through which aboveground herbivorous insects influence soil ecosystem

3.1 地上植食性昆虫改变植物输入土壤的资源数量

昆虫对植物的取食作用会诱导植物重新配置碳氮资源, 改变根系分泌或凋落物的数量, 从而影响植物对土壤的资源输出。同位素标记法可以很好地追踪昆虫取食后植物资源配置的变化, 比如 ¹⁴C 标记实验证实, 玉米在蝗虫的取食诱导下, 植株对地上茎叶部分的碳资源分配减少了 7%, 对地下根系部分则增加了 6%^[33]。由于植物将更多的碳资源分配到根系生物量以及分泌物中, 因而有利于提高土壤生物尤其是土壤微生物的群落丰富度^[34]。另一项 ¹³C 标记结果也显示, 植食作用会刺激植物根系的活碳流失, 增强根际

沉积作用, 植物根系分泌糖类、氨基酸、有机酸等化合物, 使得更多的资源由植物根系进入土壤^[31]。同时, 对半干旱森林系统的研究也发现, 蚱壳虫的取食作用可以诱导松树向土壤输送的地上凋落物数量增加 21%^[18]。但是, 昆虫植食作用对植物输入土壤的资源数量并不一定总是积极的促进作用, 有时候也可能是消极的抑制作用。比如, 蚜虫对大麦的高强度取食会导致植物减少向根系配置的光合产物数量, 并减缓根系分泌物的降解速率^[22]。同样, 蚜虫对水稻的高强度取食作用也会显著减少植物根系的生物量, 降低水稻根茎比, 降低土壤资源有效性, 从而抑制根际土壤微生物和线虫的数量以及活性^[6]。此外, 在森林生态系统中, 蚱壳虫的取食会降低松树的生长速率, 导致地上茎叶的生物量减少 30%, 因而地上凋落物的数量也随之减少 25%^[35]。

3.2 地上植食性昆虫改变植物输入土壤的资源质量

昆虫的植食作用会诱导植物组织内次级代谢物以及营养物的改变, 从而影响植物对土壤资源输出的质量。已有一些研究揭示了昆虫取食后植物组织含氮量的变化, 例如, 象甲(*Sitona flavescens*)取食三叶草后, 会诱导植物碳氮比显著增加, 根系含氮量降低, 并改变根系分泌物的组成成分^[9]。在松树林中, 蚱壳虫和飞蛾(*Dioryctria albovitella*)的取食作用会显著增加地上凋落物的氮含量, 并且降低其单宁/氮以及碳/氮比例, 从而提高地上凋落物的营养和质量, 进一步促进土壤营养循环^[36]。一项对美国北部森林的研究也发现, 蚱壳虫取食松树后, 松针凋落物的含氮量增加了 50%^[18]。此外, 有报道指出, 昆虫的植食作用也会诱导植物次生代谢物的组成或浓度发生变化, 从而影响凋落物的质量。比如昆虫对玉米的取食作用可以诱导植物体内某些与次级代谢物合成相关的基因表达, 使植物叶片组织合成茉莉酮酸酯等挥发化合物来抑制植食性昆虫的取食行为, 因而降低了叶片凋落物的质量^[37]。同样, 粉虱(*Bemisia tabaci*)取食辣椒叶片后, 会诱导辣椒根系合成某些诱导抗性基因表达的信号(如水杨酸和茉莉酸), 刺激了根际革兰氏阳性细菌和某些真菌数量的增加, 并进一步影响根际微生物群落结构^[8]。总之, 植食性昆虫的取食作用间接影响了植物对土壤输出的资源数量和质量, 改变了土壤资源有效性和可利用率, 从而进一步影响土壤生物群落和营养循环, 而这一途径也通常被认为是短期内植食作用影响土壤生态系统的最重要途径^[4, 38]。

3.3 地上植食性昆虫向土壤输入额外的氮源

植食性昆虫的排泄物,如粪便、蜜露等,对于土壤生态系统来说是丰富的资源输入。昆虫的粪便常常含有较高浓度的易分解碳(糖类)以及氮(铵态氮和硝态氮),这些排泄物的营养价值和易分解性通常要高于凋落物等传统的植物资源^[39]。当植食性昆虫的排泄物进入土壤后,可能在土壤表面形成高营养斑块,刺激土壤分解者(如微生物)数量的增加和活性的增强,进而影响土壤碳氮营养循环以及植物的营养吸收^[40]。比如在红橡林中,毒蛾(*Orygia leucostigma*)向土壤排泄的粪便会显著增加土壤总碳、总氮以及铵态氮含量,从而改变了土壤营养状态^[41]。同时,对一种食叶蚁(*M. andrei*)的研究结果也证实,在靠近蚁巢的土壤中,微生物、线虫以及微型节肢动物的丰度和多度均要显著高于非蚁巢区的土壤,这种结果可能源于蚁巢附近的土壤中含有较为丰富的蚂蚁排泄物^[24]。但对于蚜虫而言,它在取食植物时分泌的蜜露可以显著增加输入土壤的糖类数量,刺激土壤微生物的丰度与活性,使得土壤微生物大量固定土壤氮,反而导致土壤无机氮含量降低了 86%^[32]。因此,植食性昆虫对土壤生态系统的排泄物输入可能加快也可能减缓土壤氮矿化速率,具体的结果要取决于昆虫排泄物的碳氮比,若是含氮量高的排泄物会加速土壤氮矿化,增加土壤无机氮含量,含氮量低的排泄物则会刺激土壤微生物固定氮,从而降低氮矿化速率^[42]。

3.4 地上植食性昆虫导致植物群落水平的变化

Schädler 等人^[43]提取了 9 个实验中的 22 组数据,对其进行整合分析后得出结论,昆虫的取食作用会显著降低植物群落的生产力,减少植物对土壤输出的资源数量,从而对土壤生态系统产生潜在的消极影响。然而,他们进一步的野外实验结果却显示,昆虫的取食作用在植物群落水平上对生产力没有明显影响,但会导致植物根系碳氮含量显著减少,改变植物对土壤输出的资源质量,使得凋落物分解速率降低,土壤可利用氮含量减少,进而影响土壤微生物的数量和活动^[44]。此外,昆虫的取食作用也可能通过改变植物群落结构来影响土壤生态系统。例如,甲虫(*Trirhabda virgata*)对植物群落中加拿大一枝黄花的专性取食,可以显著提高植物群落物种丰富度,因而对土壤生态系统产生间接的积极影响^[45]。蚜虫的取食作用也可以通过诱导植物群落组成的改变,来进一步影响土壤食微线虫和线蚓的群落^[23]。综上所述,地上昆虫的植食作用可能在植物群落水平上改变生

产力或群落结构,从而改变植物对土壤资源输出的数量和质量,最终影响了土壤生物群落和营养循环。

4 影响土壤生态系统对昆虫植食作用响应的其他因素

研究表明,植食性昆虫的类型、取食的强度或时间,以及不同的植物品种也会影响土壤生态系统对昆虫植食作用的响应^[4]。例如,蚜虫的物种特性可以影响土壤生态系统对昆虫取食作用的响应,不同的蚜虫品种对土壤微生物、线虫以及线蚓群落的影响之间存在很大的差异^[23]。有实验发现,蚧壳虫和飞蛾的取食作用对松树林凋落物数量的影响不同,而这种影响会进一步扩展到土壤生态系统的变化中^[35]。此外,昆虫取食的强度或持续时间也会对土壤系统响应产生很大的影响,蚜虫低强度的取食作用可以诱导水稻根系生物量明显增加,根茎比增加,从而增加土壤微生物的生物量,刺激微生物活性;但是,蚜虫高强度的取食作用却会导致水稻根系生物量显著减少,抑制根际微生物的活动,因而降低了土壤可分解有机碳和有机氮的含量^[6]。同样,在温带荒原生态系统中,甲虫短期(1 年)的取食作用可以刺激土壤净氮矿化速率明显加快,而长期的取食(6 年)却会显著降低土壤氮有效性^[15]。这种土壤响应的差异也可能由于,短期内中低强度的植食作用可以刺激植物生产力的提高,使得植物输入土壤的碳资源增加,从而对土壤微生物的数量和活动产生积极的影响^[46-47]。对于同种地上植食性昆虫来说,不同植物品种也会诱导不同的土壤生物响应^[12]。比如在褐飞虱取食不同感抗品种的水稻后,土壤细菌、真菌和放线菌的数量变化在不同水稻品种间存在着明显的差异^[11],土壤线虫总数量和属数在水稻的感虫品种上显著增加,但在抗虫品种上却呈现明显降低的趋势^[48]。

除了生物因素,一些非生物因素也会改变植食作用对土壤系统的影响。在已有的研究中,这些非生物因素主要考虑了土壤的营养状态、含水率和温度等因子。以土壤的营养状态为例,在高营养的海洋苔原中,植食作用会刺激土壤微生物生物量的增加;而在低营养的陆地苔原中,植食作用对土壤微生物群落则是显著的抑制作用^[49]。这种差异性结果在同质园实验中得到了进一步证实,在高营养水平的土壤中,黑芥被菜粉蝶幼虫(*Pieris rapae*)取食后,可以比在低营养土壤中保持更高的叶片生长速率,对昆虫取食造成的损伤有更强的补偿生长能力,因而可以对土壤生物造成不同的影响^[50]。此外,在某些受水分和温度调节^[51]

影响较大的森林生态系统如半干旱森林中,土壤季节性的含水率、温度等差异,对土壤微生物数量和群落结构的影响可能要大于植食性昆虫产生的影响^[18]。

5 地上昆虫的植食作用与土壤反馈

植物-土壤反馈作用表明,土壤生态系统的变化对地上生态系统有着潜在的反馈作用^[3]。因此,昆虫植食作用诱导的土壤生态系统过程的改变可能会进一步影响地上生态系统^[4]。有实验发现,昆虫植食作用可能通过改变土壤致病菌或食根动物的取食压力来影响地上植物的生长^[52]。同样,对千里光草的研究则表明,经过昆虫取食诱导的土壤对地上植物生长的负反馈作用是最低的^[53]。然而,迄今为止,对于植食性昆虫诱导的土壤系统变化对地上植物反馈作用的研究并不充分。相反,对其他类型植食作用诱导的土壤反馈已有较多的研究,比如,哺乳动物的取食可以通过改变土壤食物网和植物营养的有效性来影响地上植物群落^[54];人工模拟的植食作用,可以通过刺激植物根系分泌来促进微生物生物量和活性增强,增加根际土壤的氮矿化速率,提高土壤无机氮可利用性,使得植物氮吸收增强,植物在被取食后地上组织的氮含量显著升高,从而有利于植物在植食压力下的补偿生长^[31, 55]。Mikola 等^[56]利用植物剪枝后的土壤来种植猫尾草幼苗,发现与对照相比,受人工模拟植食作用诱导的土壤中猫尾草含氮量更高,也就表明,植食作用诱导的土壤变化会进一步影响后期的植物生长。因此,由植食性昆虫诱导的土壤变化对地上生态系统的潜在反馈作用研究还有待进一步深入。

6 研究展望

随着对植食性昆虫研究的不断深入,地上植食性昆虫对地下生态系统的影响愈发得到关注。结合已有的研究,在不同系统和时空尺度上均可观察到地上植食性昆虫对土壤生物和生态系统过程的影响。但是,由于在自然条件下,植食性昆虫与土壤系统的相互关系还受到诸多生物和非生物因素的调节,因此,对于二者的相互作用以及潜在的影响还需要深入地进行探讨:

1) 昆虫取食作用诱导的土壤应对地上生态系统的反馈及其机制。已有较多文献报道了植食作用可以导致土壤系统的反馈^[55-56]。但正如本文所述,关于昆虫植食作用诱导的土壤变化对地上植物尤其是动物群落的影响的研究还较少^[53],因此,为了更好地预测植食性昆虫对地上地下生态系统的潜在影响力,今后需要更多的研究来验证昆虫植食作用改变了

土壤生态系统后,地上植物、动物所发生的变化及其影响途径。

2) 植食性昆虫取食不同植物物种后土壤系统响应的差异。不同的植物物种对昆虫取食作用的响应本身就会存在差异^[57],同时不同植物特性也会对土壤生态系统存在不同的影响^[58]。因此,在同种昆虫的取食压力下,不同植物物种间的土壤微生物和线虫变化存在着显著的差异^[11-12]。但是,还未有实验全面揭示不同植物在昆虫取食后,土壤生物以及生态系统过程的响应差异及其原因,而这也影响着植食昆虫对植物群落水平的影响。未来的研究需要更多地比较植物物种对昆虫诱导土壤响应的影响,从而更全面地考虑整个土壤生态系统的响应。

3) 在昆虫取食作用的调节下,入侵植物对土壤生态系统的影响。关于入侵植物与植食性昆虫,已有较多的研究证明了二者间的相互联系^[59]。同时,植食性昆虫取食入侵植物后,也可影响入侵植物与土著植物之间的似然竞争关系,从而影响外来植物的成功入侵^[60]。那么,这种由昆虫取食作用诱导的似然竞争是否与土壤生态系统的变化有所关联呢?迄今为止,还未有报道指出入侵植物在昆虫取食压力下对土壤系统的影响,也没有相关的研究证明入侵地昆虫的取食作用与植物入侵之间的潜在联系。对此,今后的研究可以将植食性昆虫、入侵植物与土壤生态系统三者联系在一起考虑,从而为外来植物的入侵机制提供更全面的科学依据。

4) 量化昆虫取食作用对土壤生态系统的影响。本文中列举了一些较为典型的地上植食性昆虫对土壤生物和生态系统过程影响的案例,并归纳了可能的影响途径。然而,从文中列举的不同研究中可以发现,地上昆虫对土壤生态系统的影响是纷繁复杂、趋势各异的。不同的生态系统类型、昆虫类型、取食强度、时空尺度条件下,各个实验往往得到迥异的结果。如果将不同的案例按照系统类型、昆虫类型等标准来划分,是否可以获得较为统一和具体的趋势呢?因此,后续的研究方向可以放在用统计学方法整合分析昆虫取食作用对土壤生物、碳氮状态的具体影响,使土壤响应有量化的指标。同时,也可以通过分组比较来更直观地得出影响土壤生态系统响应的诸多因素,为预测植食性昆虫产生的潜在影响提供更为严谨的统计依据。

参考文献:

- [1] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J].

- Science, 2004, 304(5677): 1629–1633
- [2] Bardgett R D, Wardle D A. Aboveground-belowground linkages[M]. New York: Oxford University Press, 2010: 113–161
- [3] van der Putten W H, Bardgett R D, Bever J D, et al. Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges[J]. Journal of Ecology, 2013, 101(2): 265–276
- [4] Bardgett R D, Wardle D A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities[J]. Ecology, 2003, 84(9): 2258–2268
- [5] Pastore A I, Russell F L. Insect herbivore effects on resource allocation to shoots and roots in *Lespedeza capitata*[J]. Plant Ecology, 2012, 213(5): 843–851
- [6] Huang J, Liu M, Chen X, et al. Intermediate herbivory intensity of an aboveground pest promotes soil labile resources and microbial biomass via modifying rice growth[J]. Plant and Soil, 2013, 367(1/2): 437–447
- [7] Gatehouse J A. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction[J]. New Phytologist, 2002, 156(2): 145–169
- [8] Yang J W, Yi H, Kim H, et al. Whitefly infestation of pepper plants elicits defence responses against bacterial pathogens in leaves and roots and changes the below-ground microflora[J]. Journal of Ecology, 2011, 99(1): 46–56
- [9] Murray P J, Hatch D J, Cliquet J B. Impact of insect root herbivory on the growth and nitrogen and carbon contents of white clover (*Trifolium repens*) seedlings[J]. Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique, 1996, 74(10): 1591–1595
- [10] 雷海迪, 尹云锋, 刘岩, 等. 杉木凋落物及其生物炭对土壤微生物群落结构的影响[J]. 土壤学报, 2016: 1–10
- [11] 苏婷, 徐红星, 韩海亮, 等. 褐飞虱胁迫对不同抗性水稻品种根际土壤酶活性和微生物含量的影响[J]. 中国水稻科学, 2014, (3): 322–326
- [12] Huang J, Liu M, Chen F, et al. Crop resistance traits modify the effects of an aboveground herbivore, brown planthopper, on soil microbial biomass and nematode community via changes to plant performance[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 49: 157–166
- [13] Kaukonen M, Ruotsalainen A L, Wali P R, et al. Moth herbivory enhances resource turnover in subarctic mountain birch forests?[J]. Ecology, 2013, 94(2): 267–272
- [14] Classen A T, Chapman S K, Whitham T G, et al. Long-term insect herbivory slows soil development in an arid ecosystem[J]. Ecosphere, 2013, 4(UNSP 525)
- [15] Uselman S M, Snyder K A, Blank R R. Impacts of insect biological control on soil N transformations in Tamarix-invaded ecosystems in the Great Basin, USA[J]. Journal of Arid Environments, 2013, 88: 147–155
- [16] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning[J]. Nature, 2014, 515(7528): 505–511
- [17] Holland J N. Effects of above-ground herbivory on soil microbial biomass in conventional and no-tillage agroecosystems[J]. Applied Soil Ecology, 1995, 2(4): 275–279
- [18] Classen A T, Demarco J, Hart S C, et al. Impacts of herbivorous insects on decomposer communities during the early stages of primary succession in a semi-arid woodland[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(5): 972–982
- [19] Tawarayama K, Shiozawa S, Ueda K, et al. Leaf herbivory by *Spodoptera litura* increases arbuscular mycorrhizal colonization in roots of soybean[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2012, 58(4): 445–449
- [20] Wearn J A, Gange A C. Above-ground herbivory causes rapid and sustained changes in mycorrhizal colonization of grasses[J]. Oecologia, 2007, 153(4): 959–971
- [21] 袁志辉, 王健, 杨文蛟, 等. 土壤微生物分离新技术的研究进展[J]. 土壤学报, 2014, 51(6): 1183–1191
- [22] Vestergård M, Bjørnlund L, Christensen S. Aphid effects on rhizosphere microorganisms and microfauna depend more on barley growth phase than on soil fertilization[J]. Oecologia, 2004, 141(1): 84–93
- [23] Wardle D A, Yeates G W, Williamson W M, et al. Linking aboveground and belowground communities: the indirect influence of aphid species identity and diversity on a three trophic level soil food web[J]. Oikos, 2004, 107(2): 283–294
- [24] Boulton A M, Jaffee B A, Scow K M. Effects of a common harvester ant (*Messor andrei*) on richness and abundance of soil biota[J]. Applied Soil Ecology, 2003, 23(3): 257–265
- [25] 邵元虎, 张卫信, 刘胜杰, 等. 土壤动物多样性及其生态功能[J]. 生态学报, 2015, 35(20): 6614–6625
- [26] 周丽霞, 丁明懋. 土壤微生物学特性对土壤健康的指示作用[J]. 生物多样性, 2007, (02): 162–171
- [27] Paterson E. Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity[J]. European Journal of Soil Science, 2003, 54: 741–750
- [28] Christensen S, Bjørnlund L, Vestergård M. Decomposer biomass in the rhizosphere to assess rhizodeposition[J]. Oikos, 2007, 116(1): 65–74
- [29] Ferris H, Venette R C, van der Meulen H R, et al. Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: Verification and measurement[J]. Plant and Soil, 1998, 203(2): 159–171
- [30] Ferris H, Venette R C, Lau S S. Population energetics of bacterial-feeding nematodes: Carbon and nitrogen budgets[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1997, 29(8): 1183–1194
- [31] Hamilton E W, Frank D A. Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from a grazing tolerant grass[J]. Ecology, 2001, 82(9): 2397–2402
- [32] Katayama N, Silva A O, Kishida O, et al. Herbivorous insect decreases plant nutrient uptake: The role of soil nutrient availability and association of below-ground symbionts[J]. Ecological Entomology, 2014, 39(4): 511–518
- [33] Holland J N, Cheng W X, Crossley D A. Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: Assessment of below-ground C fluxes using carbon-14[J]. Oecologia, 1996,

- 107(1): 87–94
- [34] 孙波, 廖红, 苏彦华, 等. 土壤-根系-微生物系统中影响氮磷利用的一些关键协同机制的研究进展[J]. 土壤, 2015, (02): 210–219
- [35] Schuster T D, Cobb N S, Whitham T G, et al. Relative importance of environmental stress and herbivory in reducing litter fall in a semiarid woodland[J]. *Ecosystems*, 2005, 8(1): 62–72
- [36] Chapman S K, Hart S C, Cobb N S, et al. Insect herbivory increases litter quality and decomposition: an extension of the acceleration hypothesis[J]. *Ecology*, 2003, 84(11): 2867–2876
- [37] Christensen S A, Nemchenko A, Borrego E, et al. The maize lipoxygenase, ZmLOX10, mediates green leaf volatile, jasmonate and herbivore-induced plant volatile production for defense against insect attack[J]. *The Plant Journal*, 2013, 74: 59–73
- [38] Bardgett R D, Wardle D A, Yeates G W. Linking above-ground and below-ground interactions: How plant responses to foliar herbivory influence soil organisms[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 14(30): 1867–1878
- [39] Wardle D A, Bonner K I, Barker G M. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores[J]. *Functional Ecology*, 2002, 16(5): 585–595
- [40] Belovsky G E, Slade J B. Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production[J]. *PNAS*, 2000, 97(26): 14412–14417
- [41] Frost C J, Hunter M D. Insect canopy herbivory and frass deposition affect soil nutrient dynamics and export in oak mesocosms[J]. *Ecology*, 2004, 85(12): 3335–3347
- [42] Kagata H, Ohgushi T. Carbon to nitrogen excretion ratio in lepidopteran larvae: Relative importance of ecological stoichiometry and metabolic scaling[J]. *Oikos*, 2012, 121(11): 1869–1877
- [43] Schädler M, Jung G, Auge H, et al. Does the Fretwell-Oksanen model apply to invertebrates?[J]. *Oikos*, 2003, 100(1): 203–207
- [44] Schädler M, Alpei J, Scheu S, et al. Resource dynamics in an early-successional plant community are influenced by insect exclusion[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(11): 1817–1826
- [45] Long Z T, Mohler C L, Carson W P. Extending the resource concentration hypothesis to plant communities: Effects of litter and herbivores[J]. *Ecology*, 2003, 84(3): 652–665
- [46] Bardgett R D, Jones A C, Jones D L, et al. Soil microbial community patterns related to the history and intensity of grazing in sub-montane ecosystems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(12/13): 1653–1664
- [47] Sankaran M, Augustine D J. Large herbivores suppress decomposer abundance in a semiarid grazing ecosystem[J]. *Ecology*, 2004, 85(4): 1052–1061
- [48] 刘满强, 黄菁华, 陈小云, 等. 地上部植食者褐飞虱对不同水稻品种土壤线虫群落的影响[J]. 生物多样性, 2009, (05): 431–439
- [49] Stark S, Grellmann D. Soil microbial responses to herbivory in an arctic tundra heath at two levels of nutrient availability[J]. *Ecology*, 2002, 83(10): 2736–2744
- [50] Meyer G A. Interactive effects of soil fertility and herbivory on *Brassica nigra*[J]. *Oikos*, 2000, 88(2): 433–441
- [51] 周桂香, 陈林, 张丛志, 等. 温度水分对秸秆降解微生物群落功能多样性影响[J]. 土壤, 2015, (05): 911–918
- [52] Wardle D A, Williamson W M, Yeates G W, et al. Trickle-down effects of aboveground trophic cascades on the soil food web[J]. *Oikos*, 2005, 111(2): 348–358
- [53] Bezemer T M, van der Putten W H, Martens H, et al. Above- and below-ground herbivory effects on below-ground plant-fungus interactions and plant-soil feedback responses[J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101(2): 325–333
- [54] Patra A K, Abbadie L, Clays-Josserand A, et al. Effects of grazing on microbial functional groups involved in soil N dynamics[J]. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1): 65–80
- [55] Hamilton E W, Frank D A, Hinchey P M, et al. Defoliation induces root exudation and triggers positive rhizospheric feedbacks in a temperate grassland[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(11): 2865–2873
- [56] Mikola J, Ilmarinen K, Nieminen M, et al. Long-term soil feedback on plant N allocation in defoliated grassland miniecosystems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(5): 899–904
- [57] Knolhoff L M, Heckel D G. Behavioral assays for studies of host plant choice and adaptation in herbivorous insects[J]. *Annual Review of Entomology*, 2014: 59, 263–278
- [58] Heil M. Plant-mediated interactions between above- and below-ground communities at multiple trophic levels[J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99(1): 3–6
- [59] Bezemer T M, Harvey J A, Cronin J T. Response of native insect communities to invasive plants[J]. *Annual Review of Entomology*, 2014, 59(1): 119–141
- [60] Recart W, Ackerman J D, Cuevas A A. There goes the neighborhood: apparent competition between invasive and native orchids mediated by a specialist florivorous weevil[J]. *Biological Invasions*, 2013, 15(2): 283–293

Effects of Aboveground Herbivorous Insects on Soil Ecosystem

ZHOU Jiahui , WU Jihua *

(Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438, China)

Abstract: Aboveground and belowground biota interact intimately and influence the terrestrial ecosystem process together. Numbers of studies have revealed that the aboveground herbivorous insects can not only influence the aboveground parts of vegetation and other animal communities, but also exert indirect strong effects on belowground biota community and ecosystem process, which may further feedback to aboveground ecosystems. To gain a better understanding of the effects of aboveground herbivorous insects on soil ecosystem and the associated mechanisms, this review summarized the effects of aboveground herbivorous insects on soil biota at different trophic levels of soil food web and the relevant soil nutrient dynamics, discussed the pathways through which the insects affect soil ecosystem and the regulatory factors, and also proposed the future research directions.

Key words: Herbivorous insects; Soil biota; Soil process; Terrestrial ecosystem; Feedback