

• 研究报告 •

长期施肥对水稻生长和抗虫性的影响: 解析土壤生物的贡献

蒋林惠¹ 罗 琰¹ 肖正高¹ 李大明² 陈小云¹ 刘满强^{1*} 胡 锋¹¹ (南京农业大学资源与环境科学学院土壤生态实验室, 南京 210095)² (江西省红壤研究所, 南昌 331717)

摘要: 合理施肥对保障土壤质量和粮食安全具有重要作用。有机肥促进土壤生物群落的发展已被认为是其优于化肥的重要方面, 然而有机肥影响下的土壤生物群落对作物生长的贡献却了解甚少。了解土壤生物因素对作物抗虫性的贡献不仅可以揭示施肥影响土壤功能的生物调控机制, 而且有助于制定土壤-作物的综合管理措施。本研究采集长期施用有机肥和化肥的水稻土, 通过制备灭活与否的土壤悬液, 在砂培条件下探究土壤生物群落对水稻生长及其抗虫性的影响。结果显示, 土壤生物群落和施肥措施均极显著地影响了土壤养分含量($P < 0.01$)。土壤生物的存在降低了土壤铵态氮含量、水稻生物量、茎叶全氮含量以及褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)生物量; 增加了土壤硝态氮含量、水稻的根冠比及水稻根系全氮、可溶性糖以及酚类含量($P < 0.05$); 同时, 有机肥处理的土壤生物群落还能够促进水稻茎叶可溶性糖和酚类的合成。接入褐飞虱后, 土壤生物群落的存在显著降低了水稻整体的全氮含量, 促进了酚类的合成($P < 0.05$)。研究结果表明, 土壤生物群落, 尤其是有机肥处理的土壤生物群落, 主要通过改变水稻养分向地下部的分配格局、增加根冠比、促进防御性代谢物质(如酚类)的合成来提高水稻地上部对害虫的抗性。

关键词: 土壤生物群落; 施肥; 地上部和地下部; 植食作用; 养分再分配; 抗虫性

Effects of soil biota influenced by long-term organic and chemical fertilizers on rice growth and resistance to insects

Linhui Jiang¹, Ling Luo¹, Zhenggao Xiao¹, Daming Li², Xiaoyun Chen¹, Manqiang Liu^{1*}, Feng Hu¹¹ Soil Ecology Laboratory, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095² Jiangxi Institute of Red Soil, Nanchang 331717

Abstract: Fertilization plays an important role in soil quality, food supply and security. Although promoting soil biological development is considered as one of the most critical components that organic fertilizers exert on soil compared with chemical fertilization, less attention has been paid to the fertilization-derived influence on crop growth and insect-resistance via soil biota. Understanding the role of soil biota in crop growth and resistance to insects would not only help explain the biological mechanisms of the fertilization effects on soil functions, but also help identify integrative management techniques for soils and crops. Soil suspension was extracted from long-term organically fertilized soils and chemically fertilized soils. Then, the soil suspension was sterilized or non-sterilized to investigate the soil biota's effects on rice growth and insect-resistance through a soil-free cultured method. Results showed that soil biota and fertilization significantly affected soil nutrient status ($P < 0.01$). Soil biota decreased soil ammonium content, rice biomass, shoot nitrogen content and the biomass of *Nilaparvata lugens*, but increased soil nitrate content, rice root-shoot ratio and the contents of root nitrogen, soluble sugar and phenolics ($P < 0.05$). Meanwhile, soil biota from organically fertilized soils promoted the synthesis of shoot soluble sugar and shoot phenolics. With the addition of *Nilaparvata lugens*, soil biota significantly reduced rice nitrogen uptake and promoted phenolic synthesis ($P < 0.05$).

收稿日期: 2016-04-08; 接受日期: 2016-05-19

基金项目: 国家自然科学基金(31170487)、中央高校基本科研业务费项目(KYTZ201404)和江苏省高校优势学科建设工程项目(PAPD)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liumq@njau.edu.cn

Collectively, soil biota, especially from organically fertilized soils, promoted rice resistance traits by altering the nutrient allocation of rice between aboveground and belowground, and by increasing the root-shoot ratio and the synthesis of phenols.

Key words: soil biota; fertilization; aboveground-belowground; herbivory; nutrient allocation; insect-resistance

地上和地下部的生物通过植物生长和植株资源分配而相互影响(Soler et al, 2012; Bardgett & van der Putten, 2014)。以往的研究更多地关注地上部植食者与植物之间的相互关系及其进一步对土壤生物的影响,例如,地上部植食者通过影响植物体养分以及防御物质的含量而作用于土壤生物(Erb, 2012)。然而有关土壤生物对地上部植食者影响的研究还非常缺乏,且相关研究均主要集中在诸如食根害虫、菌根和蚯蚓等土壤生物上。尽管这些研究对于探讨土壤食物网内的关键种地位非常重要,但土壤生物群落之间以及与植物之间的相互影响、相互作用也发挥着重要的生态功能,因此探讨土壤生物群落整体对植物地上部的影响已经成为深入揭示地上和地下部关系的热点(Bardgett & Wardle, 2010)。土壤生物作为一个整体在植物发展和免疫防御等研究中发挥着重要的作用(Berendsen et al, 2012; Martinuz et al, 2012),它们不仅能够促进作物的生长,还能够诱导植物产生防御机制来抵挡植食者的侵害(Pineda et al, 2012; Roger et al, 2013; Shavit et al, 2013; D'Alessandro et al, 2014),并且促进生物资源永续利用以及社会的可持续发展(蒋志刚等, 2015)。

土壤生物群落特征与气候、土壤类型、植被和人为活动等因素有关(Bissett et al, 2013)。农业生产中化肥的大量施用虽然能在短期内满足人们对作物产量的追求,但这些集约管理措施会带来一系列的副作用,如土壤退化、水体富营养化、生物多样性丧失等(Megali et al, 2015)。伴随人们对土壤生物多样性及其功能重要性的认识(傅声雷, 2007; 时雷雷和傅声雷, 2014),集约农业对土壤生物多样性和群落结构产生的强烈影响(Lazcano et al, 2013)以及土壤生物在集约农业可持续发展中的重要作用(Bakker et al, 2012)逐渐得到更多的关注。施肥能够改变植物体元素含量或化学组成,尤其是氮含量的增加对植食者有明显的促进作用(江涛等, 2011),但化肥的过量施用也通常被认为是促进害虫种群暴发的重要原因之一(Phelan et al, 1995; Altieri &

Nicholls, 2003)。然而,有关施肥措施与作物抗虫性的关系仍未受到足够的重视。有机无机肥配施在提高土壤生态系统的结构和功能方面均优于单施化肥,因此逐渐被认为是平衡作物生长和土壤健康发展的重要措施(查燕等, 2015)。与化肥相比,有机肥有利于维持土壤生物活性和复杂的群落组成,可能更有利于作物抗虫性的维持。有机肥和化肥对作物生长特别是抗虫性的影响可能不仅仅局限于养分调控的范畴,土壤生物在其中可能发挥着非常重要的作用。因而,了解有机肥影响下的土壤生物群落在作物抗虫性方面的贡献对于了解有机肥的综合效应和调控机制具有重要的意义。

水稻(*Oryza sativa*)作为世界主要粮食作物长期遭受着多种病虫害的威胁,其中褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)是威胁水稻生产的主要害虫。其地下部生物群落对水稻地上部抗虫性的影响如何,特别是有关有机肥对植物生长及其抗虫性的影响机制怎样仍少有关关注。本研究将采集长期定位施肥处理下有机肥和化肥影响的土壤,借助灭活和接入土壤生物悬液的方式(Philippot et al, 2013),探究施肥导致的土壤生物群落的变化对水稻生长和地上部抗虫性的影响,旨在为进一步认识土壤生物的功能及今后优化施肥措施、强化害虫防控意识提供参考。

1 材料与方法

1.1 土壤采集和预处理

供试土壤采自江西省红壤研究所1981年建立的化肥定位试验田(116°20'24" E, 28°15'30" N)中化肥和有机肥2个处理,分别是施用氮磷钾肥(N: 90 kg/ha, P₂O₅: 45 kg/ha, K₂O: 75 kg/ha)及氮磷钾肥配施猪粪(N: 90 kg/ha, P₂O₅: 45 kg/ha, K₂O: 75 kg/ha, 猪粪: 22,500 kg/ha)的土壤。土壤为典型的第四纪红粘土发育的潯育型水稻土。从每个处理的三个重复小区采集耕层土壤(0–20 cm)后混合,而后过5 mm筛并置于4℃下待用。无土壤生物群落的土壤悬液通过高温高压灭活制得。测定的土壤理化性质见表1。

表1 初始土壤及灭活后土壤的理化性质(平均值±标准差, n = 4)
Table 1 Physicochemical properties of original and sterilized soils (mean ± SD, n = 4)

	对照 Non-sterilized		灭活 Sterilized	
	化肥 Chemical fertilizer	有机肥 Organic fertilizer	化肥 Chemical fertilizer	有机肥 Organic fertilizer
铵态氮 NH ₄ ⁺ -N (mg/kg)	4.34 ± 0.73	2.19 ± 0.53	18.36 ± 0.63	27.35 ± 0.38
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N (mg/kg)	75.97 ± 9.73	147.13 ± 3.53	73.12 ± 3.65	143.23 ± 2.65
可溶性有机碳 DOC (mg/kg)	43.86 ± 11.90	34.27 ± 5.56	712.86 ± 4.71	1,074.73 ± 21.17
速效磷 AP (mg/kg)	135.34 ± 1.26	101.01 ± 0.68	21.88 ± 0.00	10.02 ± 0.39
速效钾 AK (mg/kg)	21.03 ± 0.00	34.96 ± 1.51	38.68 ± 1.38	67.00 ± 2.57
pH (H ₂ O)	6.01 ± 0.21	6.25 ± 0.26	5.77 ± 0.22	5.93 ± 0.23

1.2 研究方法

采用3因子(2 × 2 × 2)完全交互的盆栽实验设计。设置生物因素(灭活与对照)、施肥因素(化肥和有机肥)、地上部害虫因素(有无褐飞虱)3种处理, 每处理4个重复。

为了避免土壤本身所含的大量养分的干扰, 以装有420 g高温灭活石英砂的500 mL烧杯作为盆栽容器, 烧杯用锡箔纸包好以遮光。水稻品种为‘台中1号(TN1)’, 不带抗褐飞虱基因。种子用30%的双氧水消毒20 min后, 再用清水冲洗干净, 置于培养箱中催芽, 以10株/盆的密度移栽到盆栽容器中, 并分别接入150 mL来自施用化肥或有机肥处理土壤的菌悬液。土壤菌悬液按照水土比2 : 1振荡30 min后制成。水稻移栽后定期添加无菌水, 保持约3 mm的淹水层。整个操作过程在无菌操作台上完成, 套上30 cm × 40 cm透明PVC无菌密封袋后均匀摆放在温室内, 28℃光照条件下16 h, 25℃黑暗条件下8 h, 每周3次重新随机排列。

供试褐飞虱在室内以感虫品种‘TN1’水稻苗饲养。当水稻长至30天苗龄时, 按8头/株的密度接入二龄若虫。用吸虫管将大小一致的二龄若虫按相应密度移入供试稻株上。接种后第二天检查若虫存活状态, 如有死亡则进行相应补充, 之后不再进行补充。盆栽期间每日检查水稻生长和褐飞虱的存活情况, 当接种后第7天水稻出现明显危害症状时即进行破坏性采样。褐飞虱用吸虫管收集后计数和称重(Cohen et al, 1997)。水稻茎叶、根系以及土壤样品分别进行破坏性采样, 并置于-80℃冰箱保存。样品经过预处理后主要测定褐飞虱的生物量、植株和根系生长性状及土壤资源有效性指标。

1.3 分析方法

土壤铵态氮、硝态氮的测定: 称取新鲜土样置于塑料瓶中, 加入蒸馏水振荡之后立即过滤, 用流

动分析仪(SKALAR San++, Holland)测定。土壤可溶性有机碳的测定采用超纯水浸提法, 将滤液过0.45 μm滤膜后用TOC (Elementar, Germany)分析仪测定。土壤速效磷的测定采用Bray-1提取剂(0.03 mol/L NH₄F - 0.025 mol/L HCl)浸提钼锑抗比色法, 速效钾的测定采用NH₄OAc(1 mol/L)浸提火焰光度法。土壤pH测定时水土比为5 : 1。测定水稻地上部茎叶和根系的鲜重和含水量。植株全氮采用H₂SO₄ - H₂O₂消解, 凯氏定氮法测定(鲁如坤, 2000)。植株可溶性糖的测定采用苯酚-硫酸比色法(Dubois et al, 1956)。酚类的测定采用福林酚比色方法(Ainsworth & Gillespie, 2007)。

1.4 数据分析

采用Statistica软件进行数据分析, 分别利用Kolmogorov-Smirnov和Levene方法检验数据的正态分布及方差异质性。采用多因素方差分析估计生物因素、施肥因素以及地上部害虫因素对水稻生长的影响, 采用单因素方差分析评价处理之间的差异显著性, 平均值多重比较统计学检验采用最小显著极差法(LSD)。利用基于变量之间相关性的主成分分析方法(PCA)揭示土壤生物、施肥措施和植食者作用下植物-土壤性质的整体差异。

2 结果

2.1 土壤性质

土壤生物处理(对照和灭活)和施肥措施(化肥和有机肥)显著影响了土壤养分(NH₄⁺-N、NO₃⁻-N、DOC)的含量(表2)。无论是否有褐飞虱, 土壤生物群落的存在均降低了土壤铵态氮及可溶性有机碳含量, 提高了硝态氮的含量, 特别是有机肥处理, 生物群落的影响程度更大。在缺乏生物群落作用时, 褐飞虱显著降低了硝态氮含量。褐飞虱和生物群落共同作用显著降低了土壤铵态氮含量和pH值(图1)。

表2 土壤生物因素(对照和灭活)、施肥因素(化肥和有机肥)及地上部害虫因素(接入和不接入褐飞虱)对土壤铵态氮、硝态氮、可溶性有机碳、pH、茎叶重、根系重和根冠比影响的方差分析结果

Table 2 ANOVA results showing the effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized), fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) and brown planthopper (with vs. without planthoppers) on content of soil $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, dissolved organic carbon (DOC), pH, shoot mass, root mass, R/S ratio.

	自由度	铵态氮	硝态氮	可溶性有机碳	pH	茎叶重	根系重	根冠比
	df	$\text{NH}_4^+\text{-N}$	$\text{NO}_3^-\text{-N}$	DOC	(H_2O)	Shoot mass	Root mass	R/S ratio
灭活 Sterilization (S)	1	427.12**	62.10**	108.76**	60.98**	151.95**	47.66**	28.22**
施肥 Fertilization (F)	1	11.48**	16.70**	22.65**	27.48**	9.28**	0.10 ^{NS}	1.24 ^{NS}
飞虱 Planthopper (P)	1	2.08 ^{NS}	7.89**	0.05 ^{NS}	0.07 ^{NS}	210.59**	10.66**	101.71**
灭活×施肥 Sterilization × Fertilization (S × F)	1	7.16*	0.28 ^{NS}	11.46**	0.94 ^{NS}	9.44**	3.77 ^{NS}	8.18**
灭活×飞虱 Sterilization × Planthopper (S × P)	1	0.25 ^{NS}	3.60 ^{NS}	0.17 ^{NS}	6.05*	20.62**	2.39 ^{NS}	0.30 ^{NS}
施肥×飞虱 Fertilization × Planthopper (F × P)	1	1.13 ^{NS}	2.51 ^{NS}	0.60 ^{NS}	0.17 ^{NS}	1.89 ^{NS}	5.06*	1.51 ^{NS}
灭活×施肥×飞虱 Sterilization × Fertilization × Planthopper (S × F × P)	1	0.19 ^{NS}	1.66 ^{NS}	1.52 ^{NS}	1.41 ^{NS}	1.99 ^{NS}	2.53 ^{NS}	2.74 ^{NS}
Error	24							

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, ^{NS}: $P > 0.05$ 。

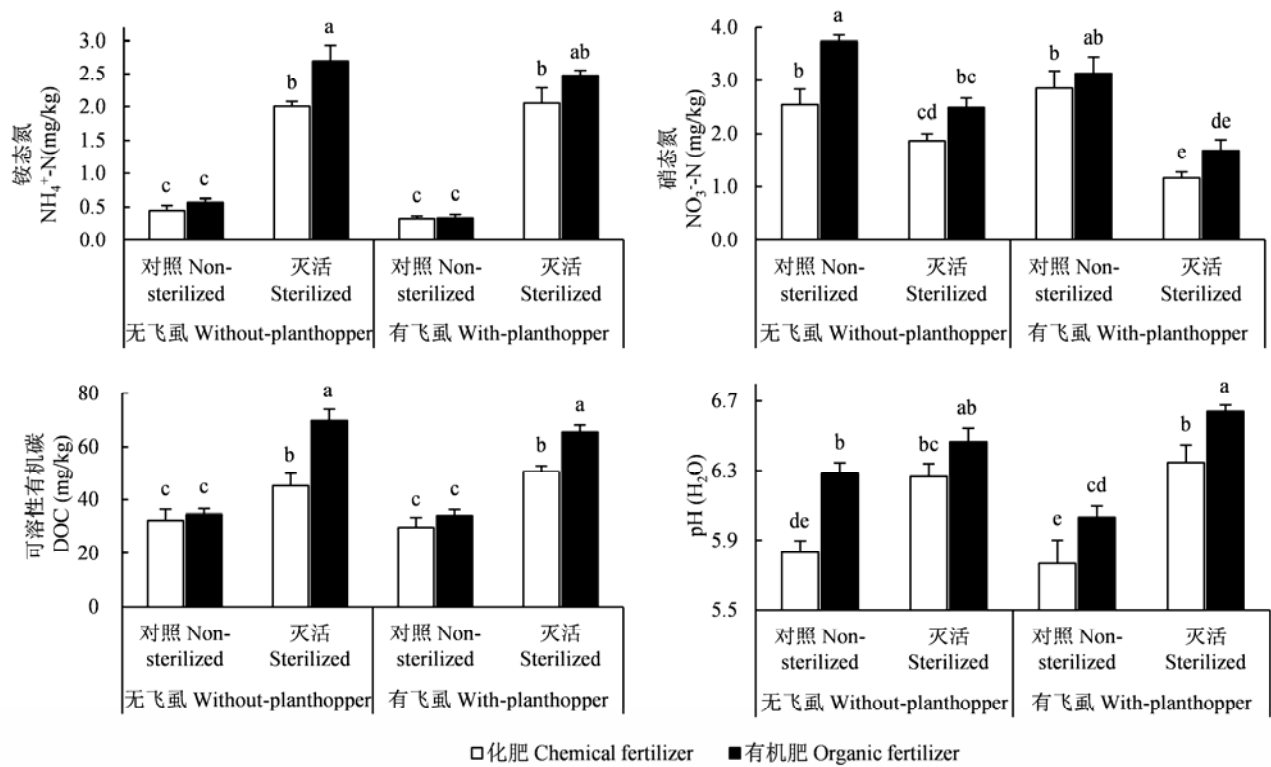


图1 土壤生物因素(对照和灭活)、施肥因素(化肥和有机肥)及地上部害虫因素(接入和不接入褐飞虱)对土壤铵态氮、硝态氮、可溶性有机碳和pH的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著, $P < 0.05$ 。

Fig. 1 Effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized), fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) and brown planthopper (with vs. without planthoppers) on the content of soil $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, DOC and pH. Different letters among the treatments mean significant differences, $P < 0.05$.

2.2 水稻生长和养分及次生防御物质含量

土壤生物和褐飞虱因子均显著影响了水稻茎叶重、根系重以及根冠比, 施肥措施仅对茎叶重的

影响达到了显著水平(表2)。无论褐飞虱存在与否, 土壤生物群落的存在都显著降低了水稻生物量(尤其是地上部茎叶, $P < 0.05$)。有机肥处理的灭活土壤

悬液能促进茎叶的生长, 降低根系的生物量以及根冠比(图2)。褐飞虱显著降低了茎叶生物量但增加了根冠比($P < 0.05$)。

土壤生物、施肥措施和褐飞虱因子均显著影响了茎叶和根系全氮、茎叶可溶性糖含量, 其中土壤生物还显著影响根系可溶性糖、茎叶和根系的酚类含量, 并与施肥措施和褐飞虱在多数情况下有显著的交互作用(表3)。无论是否有褐飞虱, 土壤生物群落的存在都显著降低了茎叶全氮含量, 但增加了根

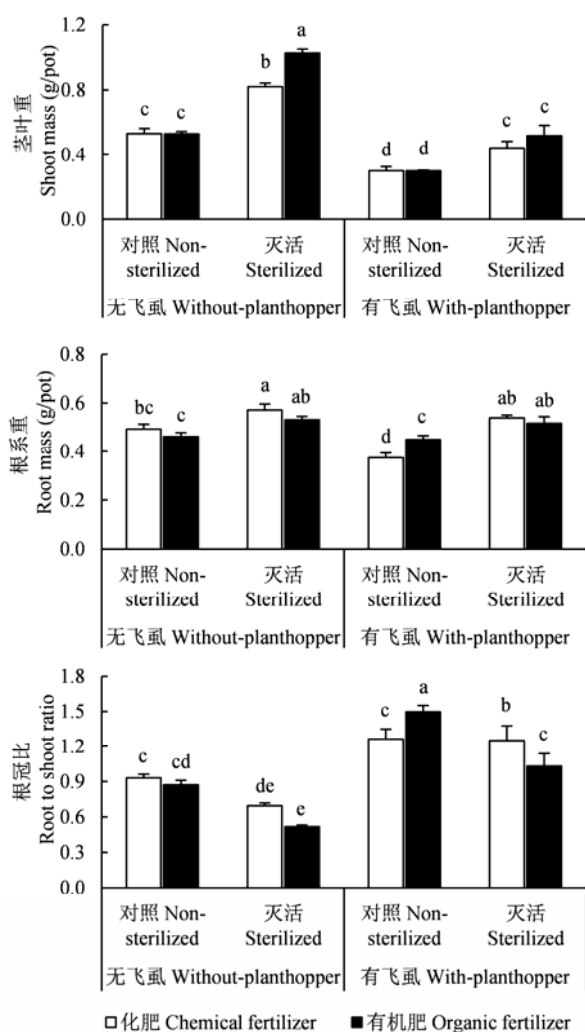


图2 土壤生物因素(对照和灭活)、施肥因素(化肥和有机肥)及地上部害虫因素(接入和不接入褐飞虱)对植株茎叶重、根系重和根冠比的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著, $P < 0.05$ 。

Fig. 2 Effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized), fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) and brown planthopper (with vs. without planthoppers) on shoot mass, root mass and root to shoot ratio. Different letters among the treatments mean significant differences, $P < 0.05$.

系全氮、可溶性糖以及酚类含量; 其中有机肥处理影响的土壤生物能够提高茎叶可溶性糖和酚类的含量(图3)。褐飞虱的接入也显著降低了水稻茎叶及根系的全氮含量, 增加了水稻茎叶可溶性糖的含量(图3)。土壤生物降低了水稻茎叶中酚类含量, 但对根系酚类的合成有促进作用, 尤其是来自有机肥影响下的群落有更强的促进作用(图3)。

2.3 褐飞虱的响应

有机肥处理的褐飞虱的生物量要高于化肥处理, 土壤生物群落的存在能够降低褐飞虱的生物量, 特别是化肥处理下的生物群落能够显著降低褐飞虱的生物量(图4)。

2.4 褐飞虱、植物和土壤生物群落之间的关系

主成分分析中变量如茎叶重、根系重、茎叶酚、根系酚、根冠比、茎叶氮和土壤DOC对因子1有较大影响; 而根系氮、根系和茎叶糖及根冠比对因子2有较大的影响(图5)。土壤生物群落能够提高水稻根系氮、糖以及DOC的含量; 有机肥处理能够增加水稻茎叶酚的含量; 褐飞虱的侵害则能够增加水稻的根冠比以及茎叶糖、根系酚的含量。

3 讨论

3.1 土壤性质的变化

研究结果发现灭活处理(无土壤生物)后导致活性养分资源显著上升, 这主要是因为高温使土壤生物残体和土壤易分解的碳被释放出来(Liu et al, 2012)。此外, 土壤生物的存在促进了硝化作用, 尤其是施用有机肥处理的土壤生物的硝化能力比施用化肥的更强, 这是由于长期施有机肥的土壤中的硝化细菌群落结构更为丰富, 有更强的硝化能力(辜运富等, 2008; Wang et al, 2015)。

3.2 水稻生长和养分及次生防御物质含量的变化

灭活处理中的水稻生物量均高于存在土壤生物的处理, 主要是因为土壤灭活后植物有效养分含量得到提高, 特别是有机肥处理下植物的有效养分含量高于化肥处理。本研究中植物养分含量的趋势也佐证了养分的决定性作用。此外, 土壤生物也会与植物竞争土壤中的养分而加剧水稻在养分吸收能力方面的相对缺乏(Zhu et al, 2016), 迫使植物加强对土壤养分的吸收, 从而导致水稻根冠比的增加。同时, 土壤生物的存在促进水稻茎叶全氮及可溶性糖向根部运输, 这也可能是水稻根冠比增加的

表3 土壤生物因素(对照和灭活)、施肥因素(化肥和有机肥)及地上部害虫因素(接入和不接入褐飞虱)对植株茎叶和根系全氮、可溶性糖及总酚影响的方差分析结果

Table 3 ANOVA results showing the effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized), fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) and brown planthopper (with vs. without planthoppers) on the content of nitrogen, soluble sugar, phenolic in shoot and root, respectively.

	自由度 <i>df</i>	茎叶氮 Shoot N	根系氮 Root N	茎叶糖 Shoot sugar	根系糖 Root sugar	茎叶酚 Shoot phenolic	根系酚 Root phenolic
灭活 Sterilization (S)	1	151.95**	35.50**	9.56**	39.27**	20.41**	15.22**
施肥 Fertilization (F)	1	9.28**	27.93**	31.76**	0.39 ^{NS}	7.71*	10.49**
飞虱 Planthopper (P)	1	210.59**	72.93**	83.24**	2.73 ^{NS}	1.59 ^{NS}	0.57 ^{NS}
灭活×施肥 Sterilization × Fertilization (S × F)	1	9.44**	50.35**	0.02 ^{NS}	0.023 ^{NS}	0.62 ^{NS}	10.82**
灭活×飞虱 Sterilization × Planthopper (S × P)	1	20.62**	2.00 ^{NS}	11.45**	0.42 ^{NS}	5.31*	0.53 ^{NS}
施肥×飞虱 Fertilization × Planthopper (F × P)	1	1.89 ^{NS}	5.42*	3.18 ^{NS}	2.65 ^{NS}	0.30 ^{NS}	2.06 ^{NS}
灭活×施肥×飞虱 Sterilization × Fertilization × Planthopper (S × F × P)	1	1.99 ^{NS}	6.18*	0.06 ^{NS}	12.86**	4.68*	0.73 ^{NS}
Error	24						

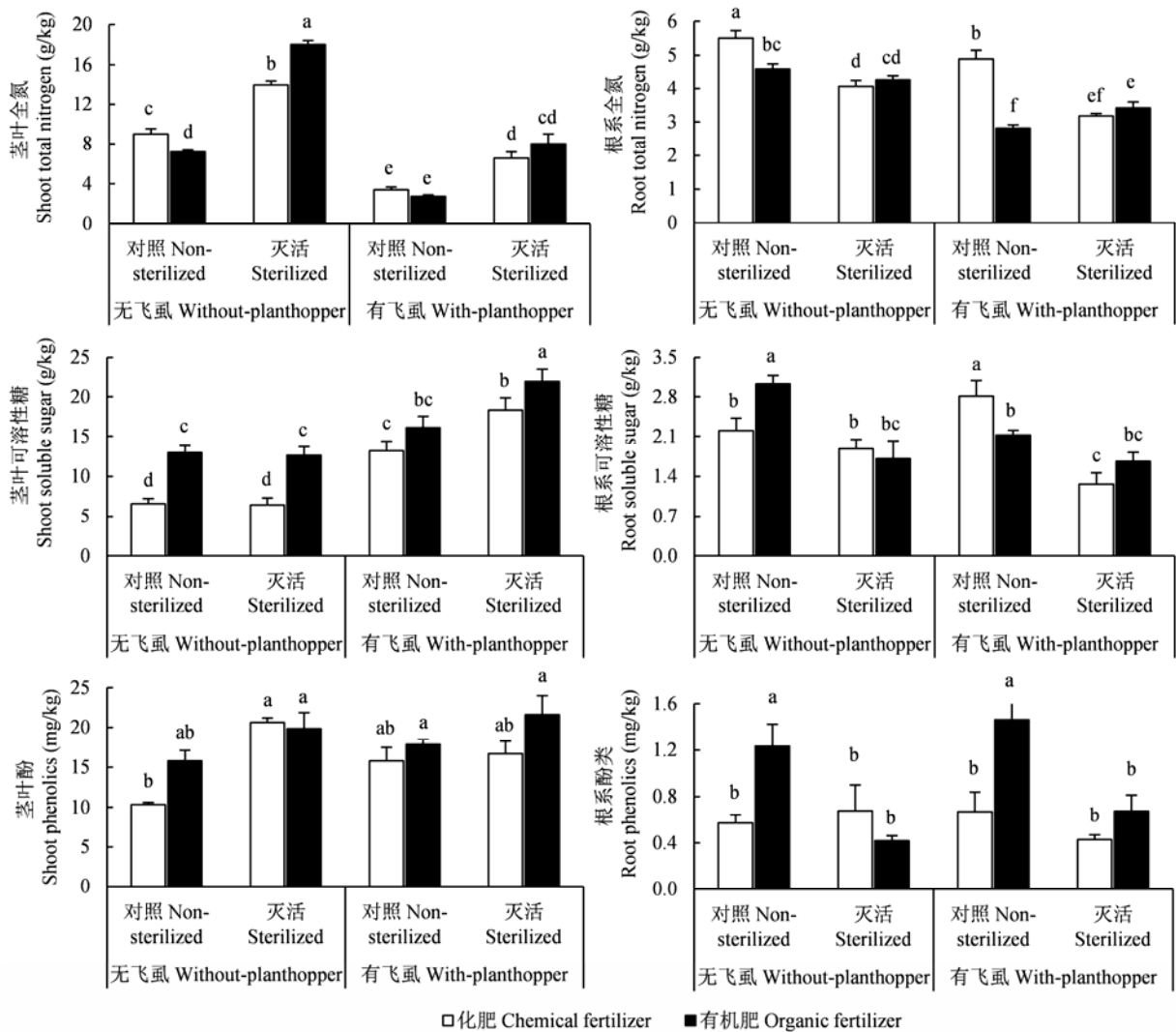


图3 土壤生物因素(对照和灭活)、施肥因素(化肥和有机肥)及地上部害虫因素(接入和不接入褐飞虱)对植株茎叶全氮、根系全氮、茎叶可溶性糖、根系可溶性糖、茎叶总酚和根系总酚的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著, $P < 0.05$ 。

Fig. 3 Effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized), fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) and brown planthopper (with vs. without planthoppers) on the content of shoot total nitrogen, root total nitrogen, shoot soluble sugar, root soluble sugar, shoot phenolics and root phenolics. Different letters among the treatments mean significant differences, $P < 0.05$.

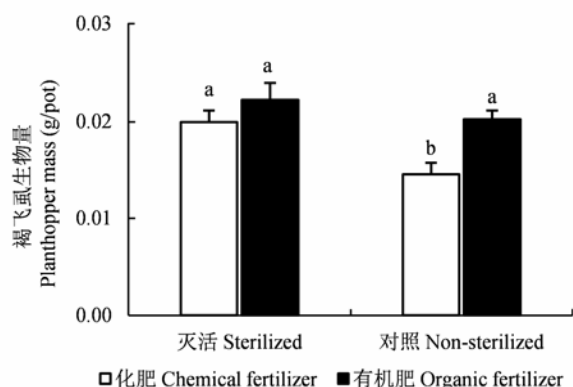


图4 土壤生物因素(对照和灭活)及施肥因素(化肥和有机肥)对褐飞虱生物量的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著, $P < 0.05$ 。

Fig. 4 Effects of soil biological factor (non-sterilized vs. sterilized) and fertilization management (chemical vs. organic fertilizer) on planthopper mass. Different letters among the treatments mean significant differences, $P < 0.05$.

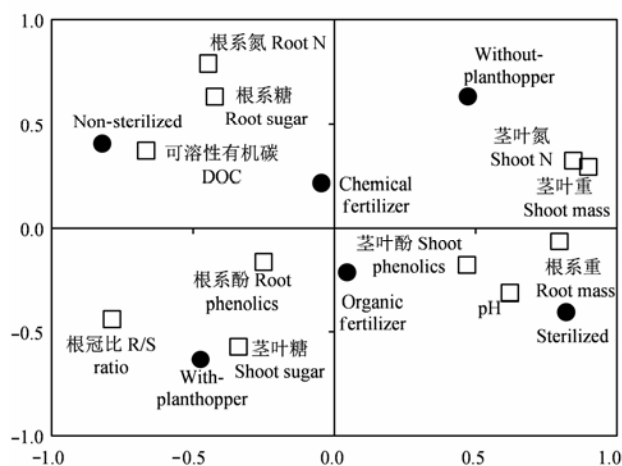


图5 植株代谢产物和土壤理化性质在土壤生物因素、施肥因素和地上部害虫因素影响下的主成分分析。□代表植株代谢产物和土壤理化性质指标, ●代表不同的处理。

Fig. 5 Principle component analysis (PCA) of plant and soil properties affected by soil biological factor, fertilization management and planthopper. □ plant metabolome and soil physicochemical property; ● different treatments.

原因。其中, 在土壤生物存在与否时, 有机肥与化肥处理中水稻全氮含量的趋势正好相反, 即土壤生物存在时, 有机肥处理中水稻全氮含量低于化肥处理, 而无土壤生物时, 有机肥处理中水稻全氮含量要高于化肥处理, 表明有机肥处理下的土壤生物由于数量多而对养分的竞争能力可能更强。土壤生物降低了水稻茎叶酚类物质的含量, 促进了根系酚类的合成, 且这一趋势在有机肥处理下较化肥处理下更明显, 说明有机肥对土壤生物合成酚类的促进作用

用更强, 这也进一步暗示有机肥处理下的土壤生物在诱导植物产生防御机制方面有更好的效果。

3.3 褐飞虱的响应及影响

对照处理中褐飞虱生物量低于灭活处理, 说明土壤生物的存在能够抑制褐飞虱的侵害。有机肥处理中的褐飞虱生物量高于化肥处理, 这是由于有机肥处理中的养分(氮、可溶性糖)要高于化肥处理, 使得水稻的生长较好, 从而为褐飞虱提供更多的食物来源。研究表明, 自20世纪70年代初期褐飞虱成为水稻的主要害虫以来, 化肥的过度施用是引起褐飞虱持续暴发的主要原因(Senthil-Nathan et al, 2009), 其中最主要的因素就是水稻中高浓度的氮含量, 过量的氮改善了褐飞虱的营养条件, 促进了其种群数量的增加, 因此, 褐飞虱的生物量与水稻茎叶中的全氮含量呈正相关关系。同时, 有机肥处理中水稻茎叶可溶性糖含量也较高, 增加了水稻的适口性, 促使褐飞虱生物量提高。

研究结果发现对照处理中褐飞虱的接入导致土壤pH降低, 这可能是由于褐飞虱与土壤生物的共同作用能够诱导水稻根系产生更多的有机酸, 苏婷等(2014)认为这是水稻地下部产生的防御反应。同时, 地上部的植食者可以通过改变植株向地下部输送的资源数量和质量进而对土壤产生重要的影响(Bardgett & Wardle, 2003), 例如导致硝态氮含量的降低。我们前期的研究中也发现褐飞虱能够引起土壤活性碳氮水平的变化(刘满强等, 2009; 汤英等, 2010)。此外, 褐飞虱的侵害导致水稻茎叶重明显下降, 引起严重的水稻地上部损伤, Kenmore (1980)研究认为, 这可能是由于褐飞虱能够吸取水稻韧皮部的汁液以及营养物质, 阻碍光合作用及其产物的分配。本研究还发现, 褐飞虱增加了水稻的根冠比, 同时与化肥相比, 有机肥处理下的土壤生物在接入褐飞虱后都明显提高了根系重及根冠比, 暗示土壤生物与水稻对褐飞虱的抗性机制有关, 能够改变水稻光合作用产物向地下部的分配格局, 其中有机肥影响下的土壤生物效果更强。同时, 有机肥和化肥对植物氮供给的吸收难易程度也决定了有机肥处理中水稻需要更多的地下分配。

此外, 褐飞虱还引起了水稻全氮的再分配, 将较多的氮向根系运移, 这是水稻遭受侵害后自身的一个防御机制。同时本研究也发现, 土壤生物的存在促使了水稻全氮由茎叶向根系的运输, 暗示土壤

生物在水稻防御机制中发挥着重要作用。土壤生物存在时接入褐飞虱,抑制了水稻茎叶可溶性糖含量的增加,说明土壤生物可以降低水稻的适口性,从而达到抑制褐飞虱为害的作用。在本研究中,虽然土壤生物存在的处理中茎叶总酚含量较低,但接入褐飞虱后,其总酚增加量要高于无土壤生物的处理,说明土壤生物促进了水稻对抗性物质的合成。Badri等(2013)运用气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)分析也发现,土壤生物群落显著影响了植物叶片的代谢物组分,进而影响昆虫对叶片的取食行为。同时,存在土壤生物的施用有机肥土壤中的水稻总酚含量明显高于施用化肥的土壤,说明有机肥处理的土壤生物对水稻酚类物质的合成有更好的促进作用。

4 结论

本研究表明土壤生物群落的存在和有机肥的施用均能显著增加植物根系生物量和根冠比,并且在受到植食者侵食后,土壤生物群落和有机肥能够促进植物体内养分的再分配(例如改变光合作用产物分配格局、抑制茎叶可溶性糖含量的升高)以及次生防御物质的合成。因此,合理施肥后优化的土壤生物会缓慢而稳定地发挥作用,更好地维持土壤生态系统的稳定性,促进植物生长及其地上部的抗虫性。此外,在植物合成防御物质的过程中,一些起传递作用的信号物质如水杨酸、茉莉酸等激素也参与到了这个过程,它们的产生也是由特定的土壤生物群落引起的,今后应进一步研究阐明土壤生物对水稻生长及其抗虫性的影响机制并在田间进行验证。

致谢: 感谢南京农业大学植物保护学院陈法军教授惠赠褐飞虱,以及资源与环境科学学院郭瑞华同学的帮助。

参考文献

Ainsworth EA, Gillespie KM (2007) Estimation of total phenolic content and other oxidation substrates in plant tissues using Folin-Ciocalteu reagent. *Nature Protocols*, 2, 875–877.

Altieri MA, Nicholls CI (2003) Soil fertility management and insect pests: harmonizing soil and plant health in agroecosystems. *Soil and Tillage Research*, 72, 203–211.

Badri DV, Zolla G, Bakker MG, Manter DK, Vivanco JM (2013) Potential impact of soil microbiomes on the leaf metabolome and on herbivore feeding behavior. *New Phytologist*, 198, 264–273.

Bakker MG, Manter DK, Sheflin AM, Weir TL, Vivanco JM (2012) Harnessing the rhizosphere microbiome through plant breeding and agricultural management. *Plant and Soil*, 360, 1–13.

Bardgett RD, Wardle DA (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84, 2258–2268.

Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.

Bardgett RD, Wardle D (2010) Biotic interactions in soil as drivers of ecosystem properties. In: *Aboveground-Belowground Linkages, Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change* (eds Bardgett RD, Wardle D), pp. 15–61. Oxford University Press, New York.

Berendsen RL, Pieterse CM, Bakker PA (2012) The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 17, 478–486.

Bissett A, Brown MV, Siciliano SD, Thrall PH (2013) Microbial community responses to anthropogenically induced environmental change: towards a systems approach. *Ecology Letters*, 16, 128–139.

Cohen MB, Alam SN, Medina EB, Bernal CC (1997) Brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, resistance in rice cultivar IR64: mechanism and role in successful *N. lugens* management in Central Luzon, Philippines. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 85, 221–229.

D'Alessandro M, Erb M, Ton J, Brandenburg A, Karlen D, Zopfi J, Turlings TC (2014) Volatiles produced by soil-borne endophytic bacteria increase plant pathogen resistance and affect tritrophic interactions. *Plant Cell & Environment*, 37, 813–826.

Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers P, Smith F (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28, 350–356.

Erb M (2012) The role of roots in plant defence. In: *Plant Defence: Biological Control* (eds Mériton JM, Ramawat KG), pp. 291–309. Springer Netherlands Press, Berlin.

Fu SL (2007) A review and perspective on soil biodiversity research. *Biodiversity Science*, 15, 109–115. (in Chinese with English abstract) [傅声雷 (2007) 土壤生物多样性的研究概况与发展趋势. *生物多样性*, 15, 109–115.]

Gu YF, Zhang XP, Tu SH, Sun XF (2008) Effect of long-term fertilization on nitrification and nitrobacteria community in a purple paddy soil under rice-wheat rotations. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 2123–2130. (in Chinese with English abstract) [辜运富, 张小平, 涂仕华, 孙锡发 (2008) 长期定位施肥对紫色水稻土硝化作用及硝化细菌群落结构的影响. *生态学报*, 28, 2123–2130.]

Jiang T, Zhao JL, Cheng JJ, Xu S, Su W, Bao SW, Liu F (2011) Effects of rice varieties and nitrogen fertilizer application rates on the occurrence of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* under field conditions. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48, 1359–1368. (in Chinese with English abstract) [江涛, 赵俊玲, 程建军, 徐帅, 苏文, 包善微, 刘芳 (2011) 水稻品种与氮肥施用水平对田间褐

- 飞虱发生的影响. 应用昆虫学报, 48, 1359–1368.]
- Jiang ZG, Qin HN, Liu YN, Ji LQ, Ma KP (2015) Protecting biodiversity and promoting sustainable development: in memory of the releasing of Catalogue of Life China 2015 and China Biodiversity Red List on the International Day for Biological Diversity 2015. Biodiversity Science, 23, 433–434. (in Chinese) [蒋志刚, 覃海宁, 刘忆南, 纪力强, 马克平 (2015) 保护生物多样性, 促进可持续发展——纪念《中国生物物种名录》和《中国生物多样性红色名录》发布. 生物多样性, 23, 433–434.]
- Kenmore PE (1980) Ecology and Outbreaks of a Tropical Insects Pest of the Green Revolution, the Rice Brown Planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stal). PhD dissertation, University of California, Berkeley.
- Lazcano C, Gómez-Brandón M, Revilla P, Domínguez J (2013) Short-term effects of organic and inorganic fertilizers on soil microbial community structure and function. Biology and Fertility of Soils, 49, 723–733.
- Liu M, Bjørnlund L, Rønn R, Christensen S, Ekelund F (2012) Disturbance promotes non-indigenous bacterial invasion in soil microcosms: analysis of the roles of resource availability and community structure. PLoS ONE, 7, e45306.
- Liu MQ, Huang JH, Chen XY, Wang F, Ge C, Su Y, Shao B, Tang Y, Li HX, Hu F (2009) Aboveground herbivory by the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) affects soil nematode communities under different rice varieties. Biodiversity Science, 17, 431–439. (in Chinese with English abstract) [刘满强, 黄菁华, 陈小云, 王峰, 葛成, 苏昱, 邵波, 汤英, 李辉信, 胡锋 (2009) 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. 生物多样性, 17, 431–439.]
- Lu RK (2000) Analysis Method of Soil Agricultural Chemistry. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [鲁如坤 (2000) 土壤农业化学分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Martinuz A, Schouten A, Menjívar RD, Sikora RA (2012) Effectiveness of systemic resistance toward *Aphis gossypii* (Hom., Aphididae) as induced by combined applications of the endophytes *Fusarium oxysporum* Fo162 and *Rhizobium etli* G12. Biological Control, 62, 206–212.
- Megali L, Schlau B, Rasmann S (2015) Soil microbial inoculation increases corn yield and insect attack. Agronomy for Sustainable Development, 35, 1511–1519.
- Phelan PL, Mason JF, Stinner BR (1995) Soil-fertility management and host preference by European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hübner), on *Zea mays* L.: a comparison of organic and conventional chemical farming. Agriculture, Ecosystems & Environment, 56, 1–8.
- Philippot L, Spor A, Hénault C, Bru D, Bizouard F, Jones CM, Maron PA (2013) Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. The ISME Journal, 7, 1609–1619.
- Pineda A, Zheng SJ, van Loon JJA, Dicke M (2012) Rhizobacteria modify plant-aphid interactions: a case of induced systemic susceptibility. Plant Biology, 14, 83–90.
- Roger A, Getaz M, Rasmann S, Sanders IR (2013) Identity and combinations of arbuscular mycorrhizal fungal isolates influence plant resistance and insect preference. Ecological Entomology, 38, 330–338.
- Senthil-Nathan S, Choi MY, Paik CH, Seo HY, Kalaivani K (2009) Toxicity and physiological effects of neem pesticides applied to rice on the *Nilaparvata lugens*, the brown planthopper. Ecotoxicology and Environmental Safety, 72, 1707–1713.
- Shavit R, Ofek-Lazar M, Burdman S, Morin S (2013) Inoculation of tomato plants with rhizobacteria enhances the performance of the phloem-feeding insect *Bemisia tabaci*. Frontiers in Plant Science, 4, 1–12.
- Shi LL, Fu SL (2014) Review of soil biodiversity research: history, current status and future challenges. Chinese Science Bulletin, 59, 493–509. (in Chinese) [时雷雷, 傅声雷 (2014) 土壤生物多样性研究: 历史, 现状与挑战. 科学通报, 59, 493–509.]
- Soler R, van der Putten WH, Harvey JA, Vet LE, Dicke M, Bezemer TM (2012) Root herbivore effects on aboveground multitrophic interactions: patterns, processes and mechanisms. Journal of Chemical Ecology, 38, 755–767.
- Su T, Xu HX, Han HL, Yang YJ, Wang GY, Zheng XS, Lü ZX (2014) Soil microbe quantities and enzyme activities in rhizosphere of different rice varieties fed by brown planthoppers. Chinese Journal of Rice Science, 28, 322–326. (in Chinese with English abstract) [苏婷, 徐红星, 韩海亮, 杨亚军, 王桂跃, 郑许松, 吕仲贤 (2014) 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. 中国水稻科学, 28, 322–326.]
- Tang Y, Liu MQ, Wang F, Chen FJ, Shao B, Su Y, Ge C, Huang JH, Li HX, Hu F (2010) Herbivory by the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) affects rice seeding growth and belowground soil labile organic carbon and nitrogen fractions. Acta Ecologica Sinica, 30, 2890–2898. (in Chinese with English abstract) [汤英, 刘满强, 王峰, 陈法军, 邵波, 苏昱, 葛成, 黄菁华, 李辉信, 胡锋 (2010) 褐飞虱对水稻苗期生长及地下部土壤活性碳氮的影响. 生态学报, 30, 2890–2898.]
- Wang J, Zhu B, Zhang J, Müller C, Cai Z (2015) Mechanisms of soil N dynamics following long-term application of organic fertilizers to subtropical rain-fed purple soil in China. Soil Biology and Biochemistry, 91, 222–231.
- Zha Y, Wu XP, Zhang HM, Cai DX, Zhu P, Gao HJ (2015) Effects of long-term organic and inorganic fertilization on enhancing soil organic carbon and basic soil productivity in black soil. Scientia Agricultura Sinica, 48, 4649–4659. (in Chinese with English abstract) [查燕, 武雪萍, 张会民, 蔡典雄, 朱平, 高洪军 (2015) 长期有机无机配施黑土土壤有机碳对农田基础地力提升的影响. 中国农业科学, 48, 4649–4659.]
- Zhu Q, Riley WJ, Tang J, Koven CD (2016) Multiple soil nutrient competition between plants, microbes, and mineral surfaces: model development, parameterization, and example applications in several tropical forests. Biogeosciences, 13, 341–363.

(责任编辑: 吴东辉 责任编辑: 闫文杰)