



•研究报告•

# 不同土壤线虫功能团对水稻生长及地上部植食者的影响

朱柏菁 薛敬荣 夏 蓉 靳苗苗 吴 攸 田善义  
陈小云\* 刘满强 胡 锋

(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)

**摘要:** 探明土壤生物多营养级相互作用是了解生态功能调控机制的核心。本研究通过调控土壤线虫的典型功能团的完全交互设计(食微线虫有无、植食线虫有无、捕食线虫有无)探索了线虫功能团对水稻(*Oryza sativa*)生长及褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)数量的影响。结果表明, 与不接种线虫相比, 植食线虫显著增加水稻根系生物量( $P < 0.05$ ), 显著增加其茎叶总酚含量( $P < 0.05$ ); 单独的食微线虫增加了褐飞虱数量( $P < 0.05$ ), 但显著降低水稻根系生物量( $P < 0.05$ ); 捕食线虫促进水稻茎叶生长, 降低了褐飞虱数量; 当食微、植食和捕食线虫同时存在时, 植物茎叶及根系总酚含量均处于较高水平, 暗示其抗虫潜力更强。总之, 处于较高营养级的捕食线虫能够通过调控植食和食微线虫的数量, 提高植物的防御能力, 暗示土壤生物调控措施在植物地上部病原物防控方面有重要的前景。

**关键词:** 土壤生物多样性; 生物相互作用; 植物化学组成; 地上和地下部; 植物防御

## Effect of soil nematode functional guilds on plant growth and aboveground herbivores

Baijing Zhu, Jingrong Xue, Rong Xia, Miaomiao Jin, You Wu, Shanyi Tian, Xiaoyun Chen\*, Manqiang Liu, Feng Hu

Soil Ecology Laboratory, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095

**Abstract:** Soil multitrophic interactions are the keystone of understanding mechanisms of ecological function. In order to test the effect of nematode functional guilds on rice growth and *Nilaparvata lugens* abundance, a pot experiment was conducted by growing rice with a complete factorial design manipulating microbivores (microbivorous nematodes), herbivores (herbivorous nematodes) and omnivore-carnivores (omnivore-carnivorous nematodes). Results showed that compared with no nematodes, herbivores significantly increased rice root biomass ( $P < 0.05$ ) and total shoot phenolic content ( $P < 0.05$ ). The microbivores significantly increased *N. lugens* abundance and significantly reduced root biomass ( $P < 0.05$ ). Omnivore-carnivores promoted rice shoot growth ( $P < 0.05$ ), decreased the number of *N. lugens* ( $P < 0.05$ ). Higher total phenolic content occurred in treatment receiving all three nematode functional guilds, suggesting stronger potential for insect resistance. In conclusion, organisms at higher trophic levels, such as omnivore-carnivores, could promote plant defense and suppress aboveground herbivory via regulating the herbivores and microbivores. Soil biota managements play central roles in control of trophic level diversity.

**Key words:** soil biodiversity, biotic interactions, plant chemistry, aboveground-belowground, plant defense

了解陆地地上和地下部亚系统之间的联系对于揭示陆地生态系统过程机制具有重要作用

(Wardle et al, 2004)。土壤生态系统内丰富的生物多样性和复杂的群落结构能够调节养分循环和能量

收稿日期: 2019-01-08; 接受日期: 2019-03-14

基金项目: 国家自然科学基金(41877056; 31170487)、中央高校业务费(KYYJ201604; KYYJ201702)和南京农业大学 SRT 项目(1713A02)

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

流动,是整个陆地生态系统服务功能发挥的基础(Bender & van der Heijden, 2015)。地上和地下部的生物群落以茎叶-根系作为桥梁,通过直接和间接的联系与植物成为整体,因而改变土壤生物活性和群落结构可以影响植物生产力(Bardgett et al, 2014)。相比有关土壤生物对植物生长的影响,越来越多的研究开始关注地上和地下部之间的相互关系,特别是植物面临大量的生物和非生物胁迫(Johnson et al, 2012),土壤生物可诱导植物防御植食线虫的侵害,在植物生长和免疫防御过程中发挥着重要作用(王邵军和阮宏华, 2008; Bernaola et al, 2018)。已有关于微生物和植物相互作用的研究证实了土壤生物与植物生长密不可分的关系(Pineda et al, 2017),但是土壤生物群落的食物网结构却没有受到足够的重视。

越来越多的研究表明,与物种多样性相比,生物的功能性状多样性与生态功能的联系更密切(Milcu et al, 2013; Moretti et al, 2017)。将生物营养类群或者功能团作为分类单元来认知土壤生物多样性的功能机制是有效的途径之一(Barrios, 2007; Faucon et al, 2017)。进一步来说,与物种多样性相比,土壤食物网内的生物相互作用是土壤生态功能的基础,也是揭示生态功能机制的核心(Wardle, 2006)。其中,土壤线虫作为地下部食物网的重要组成部分,在食物网中占据多个主要的营养级(李琪等, 2007)。不同营养级生物的相互作用对土壤有机质的分解、养分转化和能量传递起到关键的作用(Yang & Chen, 2009; Zhang et al, 2017),尤其是线虫营养类群的区分相对于其他动物更简单,因此适用于土壤多营养级相互作用的研究。不同营养类群的土壤线虫对植物生长的影响不同:植食线虫取食根系而影响植物生长(Wurst et al, 2010),但同时也会刺激根系沉积物数量增加,为土壤微生物提供能量(Gebremikael et al, 2016);食微线虫通过取食微生物等提高土壤有效养分并促进植物生长(吴纪华等, 2007)。

关于土壤中高营养级捕食者的研究较少,且主要是通过调节较低营养类群的级联效应发挥生态系统功能(Thakur et al, 2015)。土壤生物通过复杂的食物网相互作用影响植物生长(图1),以往的研究更多地关注单个线虫功能群或生态系统所有线虫功能群与植物之间的相互关系。然而不管是了解线虫

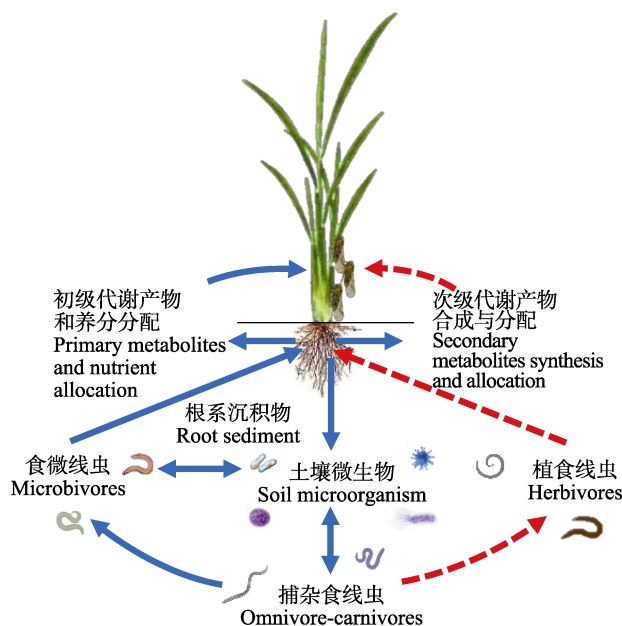


图1 线虫功能团对褐飞虱影响途径的概念思路框架,实线箭头代表正面影响,虚线箭头代表负面影响。

Fig. 1 Conceptual framework showing the main pathways of how nematode functional guilds affect brown planthopper via nutrient and defense effects. Solid arrows represent positive impact and dotted arrows represent negative impact.

群落的功能还是更好地完善线虫群落分析的指示者指标,都需要了解各个功能群在整个群落中的功能及其相互作用,但前人的研究往往只关注在养分循环中发挥功能的有益食微线虫或者取食根系的植食线虫,少有结合两个类群的有益有害作用进行总体功能评价的研究(Sackett et al, 2010)。

农作物在其生长期常常遭受大量地上部害虫的为害,在实验室控制条件下有利于植物生长及养分吸收的措施在自然环境下不一定能增加作物产量,即不能忽视自然界中生物群落的复杂关系(Bakker et al, 2012)。典型的例子是化肥长期过量施用成为害虫暴发的重要诱因(Altieri & Nicholls, 2003),化肥刺激的害虫数量会抵消植物生长的增加量。全面判断土壤食物网结构对作物生长的影响,不仅需要控制条件下植物生物量的变化,更应涵盖植物生长和营养物质含量在植食害虫影响下的变化(Chakraborty et al, 2012)。大部分研究往往排除了各种病虫害的影响,使得植物的生长表现与其实际生物胁迫下的情况相差较大。结合植物地上部害虫的研究更接近实际情况下土壤生物对植物的综合影响(图1)。

水稻(*Oryza sativa*)在其生育期内会遭受大量植

食害虫的威胁,而褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)是当前水稻的首要害虫。基于土壤线虫主要功能团在土壤生态过程中发挥的不同作用,我们提出如下假说:(1)单独的植食线虫抑制植物生长,但改变初级产物的分配和诱导植物抗性而降低褐飞虱的数量;而自由生活线虫(食微线虫和捕杂食线虫)加速养分周转,因而促进植物生长及褐飞虱的数量的增加(Bezemer et al, 2005)。(2)复合线虫处理下,如植食线虫和食微线虫作用方向相反,可能导致影响相互抵消;植食线虫和捕杂食线虫虽然作用方向相反,但是后者由于能够取食和抑制前者,因此二者共存倾向于对植物和褐飞虱有促进作用;食微线虫和捕杂食线虫共存及三种线虫共存应更多地体现对植物的正效应(图1, Kulmatiski et al, 2015)。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试土壤

供试土壤采自江西省红壤研究所红壤稻田化肥长期定位试验中的氮磷钾化肥施用处理。土壤为典型的第四纪红黏土发育的潴育型水稻土,质地为粉砂质黏土,砂粒(0.02–2.00 mm)含量19.66%,粉粒(0.002–0.02 mm)含量48.53%,黏粒(< 0.002 mm)含量31.81%。初始土壤pH值6.9,有机碳16.30 g/kg,全氮1.49 g/kg,全磷0.48 g/kg,全钾10.39 g/kg,有效磷4.15 mg/kg,速效钾80.52 mg/kg。该样地每年化肥(尿素、过磷酸钙、硫酸钾)施肥量分别为: N: 90 kg/ha、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>: 45 kg/ha和K<sub>2</sub>O: 75 kg/ha,分早稻和晚稻两季施用。土壤采集于2014年11月晚稻收获期耕层土壤(0–20 cm),过5 mm筛后混匀。

### 1.2 无线虫土壤的准备

称取50.0 g新鲜土壤,加100 mL无菌水振荡30 min,依次过0.25 mm和0.053 mm网筛,最终制备成100 mL悬液,然后过10 μm滤膜(滤泵抽滤)制备菌液(Wagg et al, 2014);预备实验的菌液镜检未发现有线虫出现。另取部分过筛后的新鲜土壤置于若干个玻璃杯中,用无菌滤膜封口,放置于灭菌锅中,121℃高温灭菌3 h;取出后室温培养7 d,培养结束后检查确认无线虫。随后将所有的灭菌土壤回接过10 μm滤膜的原土菌悬液,继续培养3周以恢复微生物群落,接入线虫前重复3次取土检查确保无任何线虫。

### 1.3 线虫分离

新鲜供试土壤首先用浅盘法分离线虫,随机通过体视显微镜结合倒置显微镜鉴定(Bongers, 1988; 尹文英, 1998)。原土壤中线虫总数为520条/100 g干土,各类群线虫数量占土壤线虫总数的比例如下:(1)食微线虫(食细菌线虫和食真菌线虫)。盆咽属(*Panagrolaimus*) 41.47%、头叶属(*Cephalobus*) 7.83%、绕线属(*Plectus*) 0.46%、连胃属(*Chronogaster*) 1.38%、滑刃属(*Aphelenchoides*) 0.92%、丝尾垫刃属(*Filenchus*) 9.68%、茎属(*Ditylenchus*) 0.46%。(2)植食线虫。矮化属(*Tylenchorhynchus*) 5.07%、潜根属(*Hirschmanniella*) 20.74%、短体属(*Pratylenchus*) 1.84%。(3)捕杂食线虫。托布利属(*Tobrilus*) 0.92%、前矛线属(*Prodorylaimus*) 0.46%、颚针属(*Belondira*) 0.46%、中矛线属(*Mesodorylaimus*) 3.23%、微矛线属(*Microdorylaimus*) 1.38%、孔咽属(*Aporcelaimus*) 0.92%、矛线属(*Dorylaimus*) 2.30%、拟矛线属(*Dorylaimoides*) 0.46%。用200 μL移液器分别吸出3种营养功能类群的优势种,即食微线虫的盆咽属、头叶属、丝尾垫刃属,植食线虫的矮化属、潜根属,捕杂食线虫的中矛线属、矛线属,分别放入无菌水中,4℃保存待用。

### 1.4 供试水稻

供试水稻品种为‘湘农98’(湖南省水稻所),褐飞虱采自稻田,在室内培养箱中以感虫品种TN1水稻苗饲养数代备用。接种时选择4龄若虫作为接种虫源(郭瑞华等, 2017)。

### 1.5 实验设计

采用三因子交互设计,即食微线虫(有和无) × 植食线虫(有和无) × 捕杂食线虫(有和无)共8个处理,随机排列,每个处理设8个重复(其中一半用来破坏性采样测定土壤和植物性质,另外一半用来分析褐飞虱在植物上的存活,即评估水稻植株的抗虫性),总共2 × 2 × 2 × 4 × 2 = 64盆。

实验开始于2015年1月,用PVC塑料盆钵(直径20 cm,高22 cm)装入相当于3 kg干土重的上述除去线虫的培养土壤。基于原土不同功能团线虫的数量,将分离获得的不同功能团线虫按照相应数量接入盆钵,建立不同的处理。具体如下:将定量好的3种不同营养功能团的线虫分别放入5 mL无菌水中,水稻种植前,在盆钵中分别接入不同的线虫群落,以



保证线虫不同功能群的数量和原土中线虫数量一致。待水稻经催芽露出胚根后(蒋林惠等, 2016), 以 30 株/盆的密度在盆钵中播种, 一个星期后开始保持浅的淹水层(约 1 cm 左右)。盆钵在温室大棚内随机排列, 每周 3 次重新排列顺序。实验期间正午棚内温度为 25–30℃, 自然光照条件。当水稻长至 30 d 苗龄时, 随机选取一半盆钵进行水稻地上地下部采样及土壤样品采集。另一半盆钵用顶部带有 60 目透气网纱的透明塑料虫罩罩住盆体, 按 10 头/株的密度接上褐飞虱 4 龄若虫。接虫时先用吸虫管将虫体大小一致的褐飞虱吸入试管中, 立即移入供试稻株上, 抖动稻株使得褐飞虱分布均匀。接虫后第 2 天, 检查若虫存活情况, 若有死亡, 进行相应补充, 使各处理中所有盆钵的褐飞虱密度都严格遵循接种密度, 之后不再进行褐飞虱补充。接虫后第 11 天进行破坏性采样。

### 1.6 采样及分析方法

采样时沿土表剪去水稻植株地上部分, 并迅速分离根系与土壤, 茎叶、根系及土壤样品分别保存。褐飞虱从稻株基部拍入瓷盘中, 再用吸虫管收集。

褐飞虱数量采用直接计数法; 同时记录水稻地上部茎叶和根系的鲜重及烘干重(60℃, 72 h), 并计算其含水量; 水稻可溶性糖和游离氨基酸采用超纯水浸提, 过 0.45 μm 滤膜后分别用苯酚–硫酸比色法(Dubois et al, 1956)和茚三酮比色法(Yemm et al, 1955)测定; 水稻总酚采用甲醇浸提, 福林酚比色方法测定(Ainsworth & Gillespie, 2007)。

土壤线虫采用改进的浅盘分离–浮选连续提取法进行分离(Liu et al, 2008), 在体式显微镜下进行计数, 然后随机抽取 150–200 条, 在光学显微镜下鉴定到属(Bongers, 1988; 尹文英, 1998)。

### 1.7 数据分析

运用 R 3.3.2 软件进行数据分析与作图, 利用 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene 方法检验数据的正态分布及方差异质性。采用多元线性回归分析估计不同线虫营养功能团数量对水稻生物量、化学组成及抗虫性的影响, 采用单因素方差分析检验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)。通过 Pearson's 相关性计算线虫数量与水稻生物量、化学组成及抗虫性之间的关系。

## 2 结果

### 2.1 不同线虫功能团对植物生长的影响

茎叶生物量受到捕杂食线虫的显著影响(表 1,  $P < 0.05$ , 下同)。捕杂食线虫增加水稻茎叶生物量, 且在植食线虫存在时达到显著(图 2A)。根系生物量则受到植食线虫的显著影响, 且其对根系生物量的影响还依赖于捕杂食线虫的存在与否: 在无捕杂食线虫的情况下, 植食线虫显著增加水稻根系生物量。与无线虫处理相比, 只接种食微线虫显著降低了根系生物量(图 2B)。根系可溶性糖受到植食线虫和捕杂食线虫二者交互作用的显著影响: 单独的植食线虫和捕杂食线虫均显著降低根系可溶性糖含量, 但二者共存则有促进作用(图 2D)。

表1 植食线虫、食微线虫和捕杂食线虫数量对水稻茎叶和根系生物量、化学组成含量及褐飞虱数量影响的多元线性回归分析结果

Table 1 Multivariate linear regression results showing the effects of herbivores, microbivores and omnivore-carnivores abundance on the biomass and chemical composition contents of rice shoots and roots and the abundance of brown planthoppers

变异来源 Source of variation	茎叶 Shoot				根系 Root				褐飞虱数量 Brown planthoppers abundance
	生物量 Biomass	可溶性糖 Sugars	游离氨基酸 Amino acids	总酚 Phenolics	生物量 Biomass	可溶性糖 Sugars	游离氨基酸 Amino acids	总酚 Phenolics	
植食线虫 H	0.06	0.15	-0.03	0.36**	0.29**	-1.15	-0.23	0.21*	-0.22
食微线虫 M	-0.13	-0.28	0.06	-0.23	-0.19	0.33	-0.34	-0.41*	-0.93**
捕杂食线虫 O	0.23**	-0.10	-0.04	-0.02	-0.03	0.81	-0.55	0.40**	-1.07**
H × M	0.14	-0.23	0.15	0.26	-0.51	2.39	0.41	-0.13	1.48
H × O	0.69	-0.62	0.23	0.57	-0.56*	7.32**	0.89	-0.21	1.46
M × O	0.00	-0.17	0.02	0.56	-0.94	-1.75	1.25	-0.09	2.43**
M × H × O	-0.72	0.96	-2.78	-1.20	5.88*	-8.33	-1.48	1.31	-3.97
R <sup>2</sup>	0.5	0.24	0.24	0.53	0.59	0.63	0.11	0.42	0.47

表中数字代表斜率; R<sup>2</sup>: 决定系数。\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ 。

The numbers in the table represent the slope; R<sup>2</sup>, Coefficient of determination. H, Herbivores; M, Microbivores; O, Omnivore-carnivores. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ .

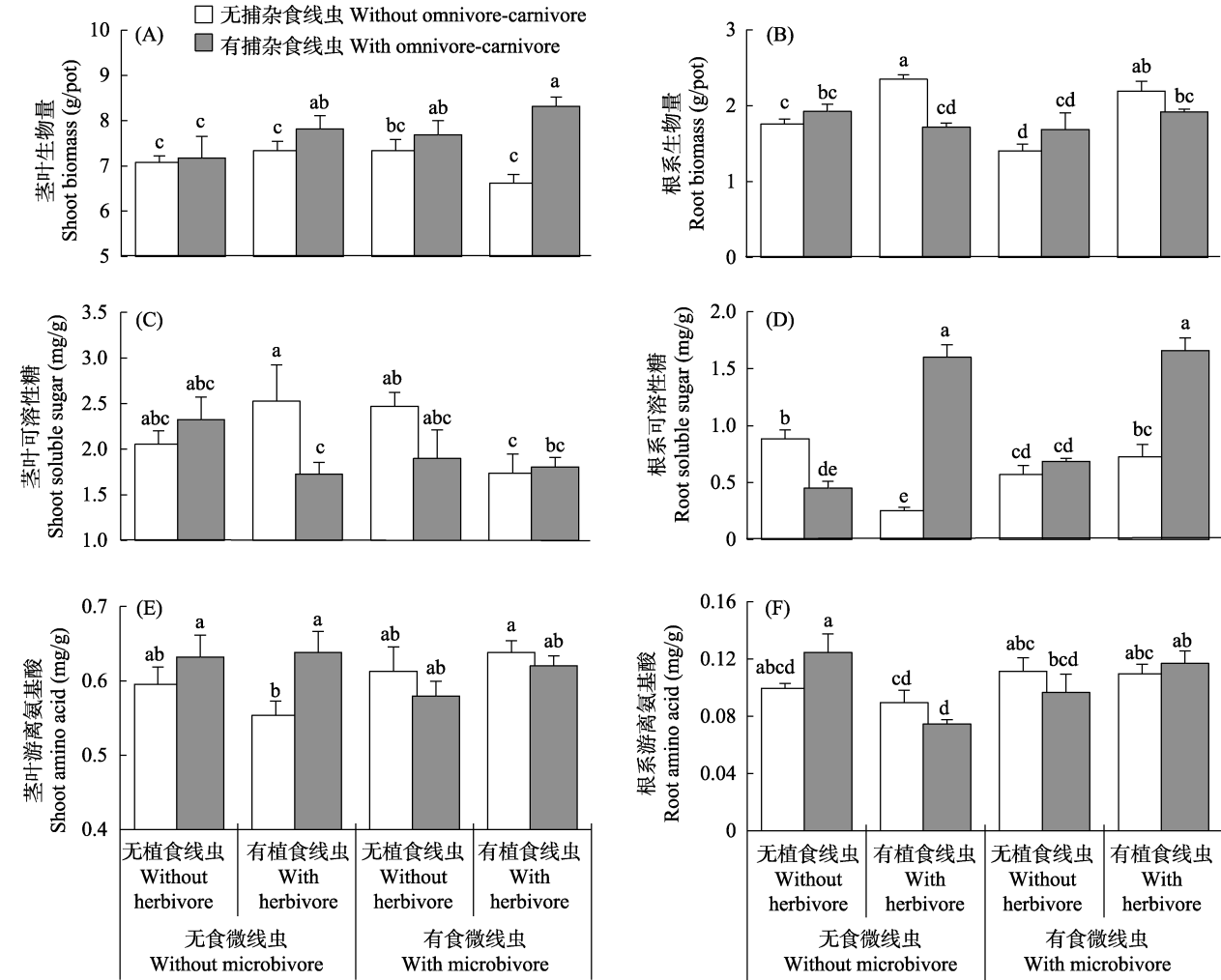


图2 不同线虫功能团对水稻茎叶和根系生物量(A, B)、可溶性糖(C, D)、游离氨基酸(E, F)浓度的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著(Fisher's LSD test,  $P < 0.05$ )。  
Fig. 2 Effects of soil nematode functional guilds on the biomass, concentrations of soluble sugars, amino acids in rice shoot (A, C, E) and root (B, D, F). Means with different letters indicate significant difference among treatments (Fisher's LSD test,  $P < 0.05$ ). Error bars are standard errors.

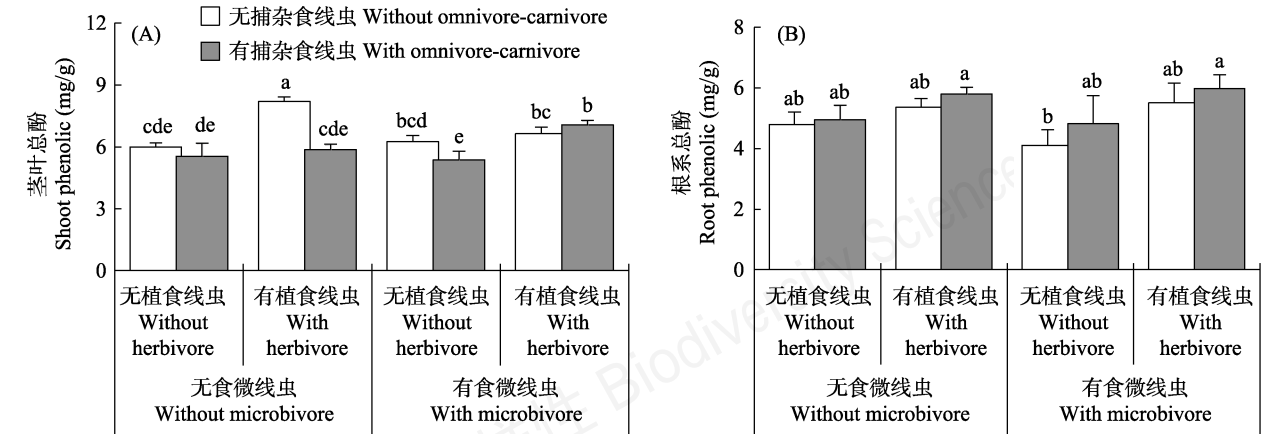


图3 不同线虫功能团对水稻茎叶和根系总酚(A, B)浓度的影响。不同小写字母表示各处理间差异显著(Fisher's LSD test,  $P < 0.05$ )。  
Fig. 3 Effects of soil nematode functional guilds on the concentrations of phenolics in rice shoot (A) and root (B). Means with different letters indicate significant difference among treatments (Fisher's LSD test,  $P < 0.05$ ). Error bars are standard errors.

## 2.2 不同线虫功能团对植物次生防御物质含量的影响

植食线虫对水稻茎叶总酚含量有显著影响(表1); 与无线虫处理相比, 植食线虫显著增加了水稻茎叶总酚的含量(图3A)。食微线虫、植食线虫、捕杂食线虫均对根系总酚含量有显著影响, 3种线虫共存时水稻根系总酚含量最高(图3B)。

## 2.3 不同线虫功能团的变化及其对褐飞虱数量的影响

捕杂食线虫和食微线虫有互相促进的作用(图4A, C); 无食微线虫时, 捕杂食线虫显著降低植食线虫数量, 有食微线虫存在时则趋势相反(图4B)。捕杂食线虫、食微线虫及其交互作用对褐飞虱数量的影响达到显著水平(表1): 捕杂食线虫显著降低褐飞虱数量; 与不接种线虫相比, 食微线虫增加了褐飞虱的数量(图4D)。

## 2.4 不同功能团线虫数量与植物生长及褐飞虱数量的关系

捕杂食线虫数量与茎叶生物量和根系总酚含

量呈显著正相关关系, 而与褐飞虱数量呈显著负相关关系(表1, 图5); 植食线虫数量与茎叶总酚含量呈显著正相关关系(表1, 图5)。

## 3 讨论

### 3.1 不同线虫功能团对水稻生物量的影响

取食根系的植食线虫常被认为对植物生长有害, 其在土壤生态系统中的积极功能通常被忽视(Bonkowski et al, 2009)。本研究中, 在无捕杂食线虫时, 植食线虫增加水稻根系生物量, 可能是因为植食线虫的数量相对较少(一般土壤中为50–400条/100 g干土, 本实验中为134条/100 g干土)(刘雨迪等, 2013; 刘婷等, 2015; Zhang et al, 2017)。一般认为中等强度的取食会促进根系生长和根系碳的释放, 从而增加土壤资源可利用性和促进微生物活动(Huang et al, 2013)。值得注意的是, 单独接入食微线虫降低了根系生物量。食微线虫对植物生长往往呈现促进作用, 一般归因于促进养分周转和提高植物养分有效性(吴纪华等, 2007)。然而, 食微线虫对

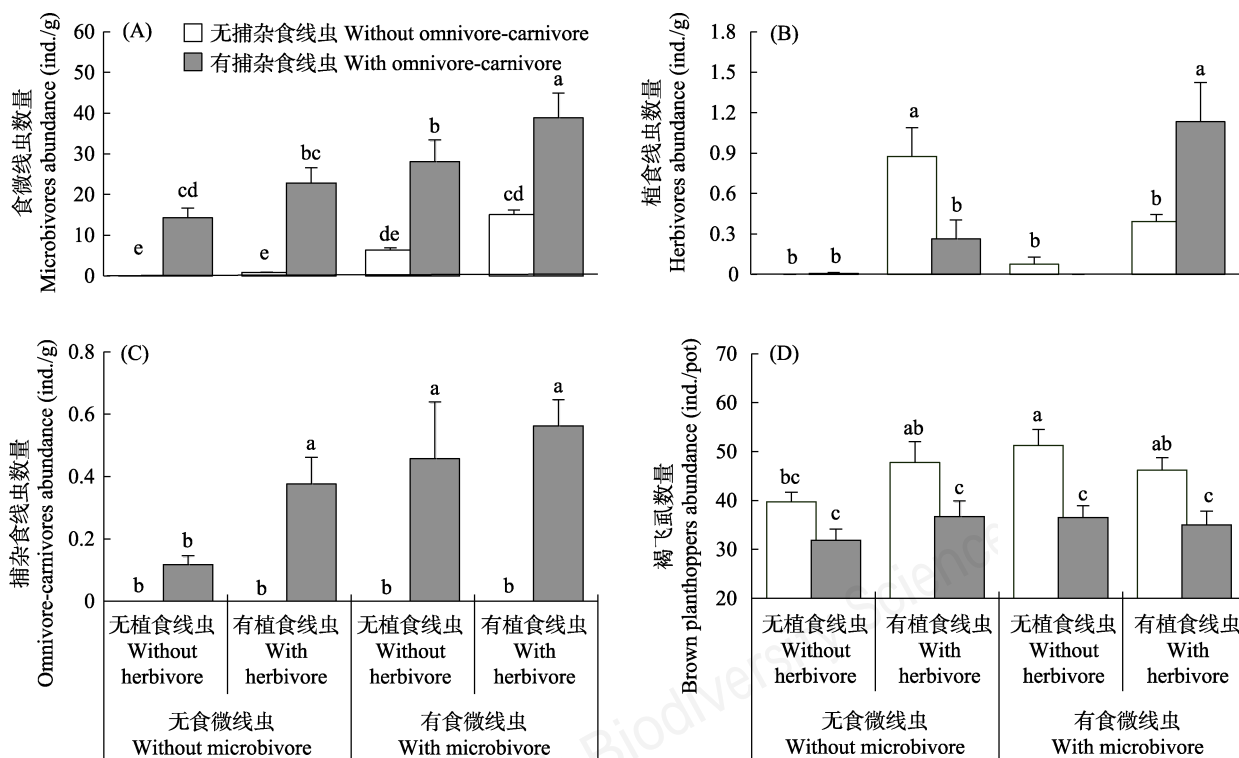


图4 不同线虫功能团接入后对食微线虫(A)、植食线虫(B)和捕杂食线虫(C)及褐飞虱(D)数量的影响。不同小写字母表示各处间差异显著(Fisher's LSD test,  $P < 0.05$ )。

Fig. 4 Abundance of microbivores (A), herbivores (B), omnivore-carnivores (C) and brown planthoppers (D) affected by the manipulations of different nematode functional guilds. Means with different letters indicate significant difference among treatments (Fisher's LSD test,  $P < 0.05$ ). Error bars are standard errors.

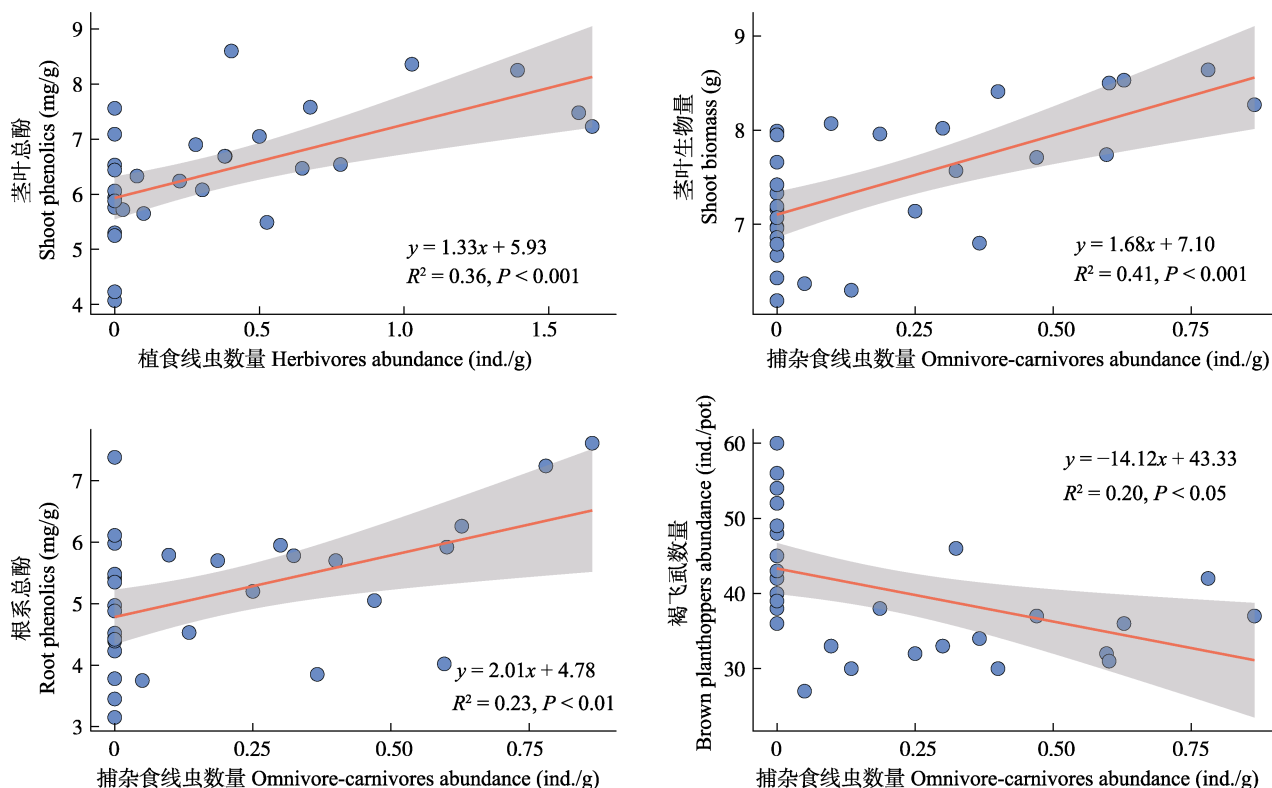


图5 不同线虫功能团数量与水稻生物量、总酚浓度及褐飞虱数量的相关关系散点图

Fig. 5 Scatter plots between the abundance of nematode functional guilds and rice biomass, phenolics concentrations, the abundance of brown planthoppers.

植物根系的影响取决于多种因素,如植物种类和土壤肥力情况(陈小云等,2007)。食微线虫的选择性取食可能会导致植物生长的响应难以预料,这与有益或有害微生物响应的相对程度差异有关(Bjørnlund et al, 2012; Zhu et al, 2017)。食微线虫提高了土壤中植物有效养分的矿化率,在土壤矿化养分充足时,植物对根系的投入减少(任逸文等,2018)。捕杂食线虫对水稻茎叶生物量的促进结果支持我们的假说,即捕杂食线虫主要通过较低营养级的级联效应促进植物生长(Thakur et al, 2015)。一方面,捕杂食线虫的捕食作用抑制了植食线虫,间接维持了植物的正常生长,另一方面,捕杂食线虫还通过刺激食微线虫和土壤微生物促进养分循环而使植物受益(Zhang et al, 2017)。

### 3.2 不同线虫功能团对水稻养分及次生防御物质含量的影响

本研究表明,植食线虫可以改变植物营养物质和次生防御物质的水平和分布(Bonkowski et al, 2009)。植食线虫的取食作用造成根系营养物质的泄漏,降低根系可溶性糖含量(郭瑞华等,2017);同时

植食线虫还诱导植物地上部防御机制(Bonkowski et al, 2009),增加茎叶总酚含量。捕杂食线虫对土壤中微生物的取食作用能够促进土壤氮的矿化(Gebremikael et al, 2014),土壤中氮的有效性提高会减少植物向根系的碳分配(孙悦等,2014),因而捕杂食线虫会降低根系可溶性糖含量。相比其他处理,3种功能团线虫共存时能更好地诱导植物地上地下部防御物质的产生,这与本研究的假说相契合,即营养级多样性更有利于维持植物生产力(Eisenhauer et al, 2018)。

### 3.3 不同线虫功能团对褐飞虱数量的影响

本研究中,单独的食微线虫对褐飞虱的数量有促进作用,这主要是因为食微线虫对植物地上部生长及养分含量的促进作用改善了褐飞虱的营养条件(蒋林惠等,2016)。而捕杂食线虫则能够抑制植物地上部褐飞虱的发展。一方面,捕杂食线虫通过捕食植食线虫促进植物生长,增强植物抵御虫害的能力(Ferris et al, 2012b),另一方面,捕杂食线虫对食微线虫和土壤微生物数量的促进作用增强了微生物对土壤氮的竞争,植物在氮吸收方面的相对缺乏



使其将较多光合产物投资到地下(Phillips et al, 2011), 减弱植物对褐飞虱的吸引作用。同时, 捕食线虫对土壤微生物的选择性取食会改变微生物群落结构, 而某些微生物例如菌根真菌、根际促生菌等能调控植物抵御病虫害的能力(Tao et al, 2016)。植食线虫在增加水稻茎叶总酚含量的同时对地上部褐飞虱的数量并没有显著影响, 这可能与水稻茎叶养分含量的变化有关。土壤生物可以诱导植物对地上部害虫的抗性, 对褐飞虱的最终影响将取决于来自增强植物生长的积极影响与源自植物诱导抗性的负面影响的综合作用结果(Pineda et al, 2010)。

### 3.4 研究问题和展望

土壤动物调控研究是评估地下生物多样性与关键生态系统属性之间因果关系的有力工具(Bardgett et al, 2014)。然而, 最大的挑战之一在于建立没有线虫的对照。在种植水稻一段时间后, 没有接种线虫的处理中出现了少量食微线虫, 这可能与原土土壤悬液过滤后仍残存少量食微线虫虫卵有关。今后的实验需完善土壤杀线操作。目前有研究表明可通过物理方法即 $\gamma$ 射线照射杀线(Buchan et al, 2012), 且已证实低剂量的照射可以完全杀死线虫和其他土壤动物, 而不会改变原土微生物群落(Gebremikael et al, 2014)。同样, 获得单一营养类群的线虫也是此类实验得以成功的重要前提, 在挑取线虫的实际操作时, 在光学显微镜下一些体型较小的食微线虫被丢弃, 因此在功能类群的组成上可能与实际土壤生态系统有差异。这也导致部分功能团处理中线虫组成无法严格为某一类线虫, 如捕食线虫处理中出现食微线虫, 食微线虫处理中出现少量植食线虫。然而, 备选的研究方法如纯化培养后的线虫或直接使用线虫卵进行接种也同样存在与实际线虫群落复杂性差异较大的问题。作为土壤生态学研究的重要手段, 调控土壤生物群落结构以阐释机制(Ferris et al, 2012a), 本研究仅仅是探索的开始, 今后应结合野外、剔除和培养构建等多种研究途径以期减少实验误差, 全面了解土壤生物群落结构和功能的关系。

## 4 结论

土壤线虫营养级相互作用能够改变植物体内化学组成、影响植物生长及其抗虫性。单独的植食线虫促进植物根系生长, 增加植物茎叶总酚含量;

食微线虫降低植物根系生物量; 捕食线虫通过调控植食和食微线虫的数量以及土壤微生物群, 增加植物地上部生物量和抑制褐飞虱数量。总之, 较高的土壤生物多样性尤其是营养级复杂性促进了植物防御物质的合成。今后应加强对土壤生物群落调控技术、植物化学代谢组成和土壤功能微生物的分析, 特别强化植物生长、耐性和抗性的总体关系及生态学理论的应用, 以了解土壤食物网结构对土壤生态过程的影响机制。

**致谢:** 感谢南京农业大学资源与环境科学学院王楠、朱慧敏、周星和任竹红同学的帮助。

### 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.
- 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, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.
- Barrios E (2007) Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, 64, 269–285.
- Bender SF, van der Heijden MGA (2015) Soil biota enhance agricultural sustainability by improving crop yield, nutrient uptake and reducing nitrogen leaching losses. *Journal of Applied Ecology*, 52, 228–239.
- Bernaola L, Cosme M, Schneider RW, Stout M (2018) Belowground inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi increases local and systemic susceptibility of rice plants to different pest organisms. *Frontiers in Plant Science*, 9, 747.
- Bezemer TM, de Deyn GB, Bossinga TM, van Dam NM, Harvey JA, van der Putten WH (2005) Soil community composition drives aboveground plant–herbivore–parasitoid interactions. *Ecology Letters*, 8, 652–661.
- Bjørnlund L, Liu MQ, Rønn R, Christensen S, Ekelunda F (2012) Nematodes and protozoa affect plants differently, depending on soil nutrient status. *European Journal of Soil Biology*, 50, 28–31.
- Bongers T (1988) *De Nematoden Van Nederland*. (in Dutch) Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, Utrecht.
- Bonkowski M, Villenave C, Griffiths B (2009) Rhizosphere fauna: The functional and structural diversity of intimate



- interactions of soil fauna with plant roots. *Plant and Soil*, 321, 213–233.
- Buchan D, Moeskops B, Ameloot N, De Neve S, Sleutel S (2012) Selective sterilisation of undisturbed soil cores by gamma irradiation: Effects on free-living nematodes, microbial community and nitrogen dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 47, 10–13.
- Chakraborty S, Pangga IB, Roper MM (2012) Climate change and multitrophic interactions in soil: The primacy of plants and functional domains. *Global Change Biology*, 18, 2111–2125.
- Chen XY, Liu MQ, Hu F, Mao XF, Li HX (2007) Contributions of soil micro-fauna (protozoa and nematodes) to rhizosphere ecological functions. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 3132–3143. (in Chinese with English abstract) [陈小云, 刘满强, 胡锋, 毛小芳, 李辉信 (2007) 根际微型土壤动物——原生动物和线虫的生态功能. *生态学报*, 27, 3132–3143.]
- Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28, 350–356.
- Eisenhauer N, Vogel A, Jensen B, Scheu S (2018) Decomposer diversity increases biomass production and shifts above-ground-belowground biomass allocation of common wheat. *Scientific Reports*, 8, 17894.
- Faucon MP, Houben D, Lambers H (2017) Plant functional traits: Soil and ecosystem services. *Trends in Plant Science*, 22, 385–394.
- Ferris H, Griffiths BS, Porazinska DL, Powers TO, Wang KH, Tenuta M (2012a) Reflections on plant and soil nematode ecology: Past, present and future. *Journal of Nematology*, 44, 115–126.
- Ferris H, Sánchez-Moreno S, Brennan EB (2012b) Structure, functions and interguild relationships of the soil nematode assemblage in organic vegetable production. *Applied Soil Ecology*, 61, 16–25.
- Gebremikael MT, Buchan D, De Neve S (2014) Quantifying the influences of free-living nematodes on soil nitrogen and microbial biomass dynamics in bare and planted microcosms. *Soil Biology and Biochemistry*, 70, 131–141.
- Gebremikael M T, Steel H, Buchan D, Bert W, de Neve S (2016) Nematodes enhance plant growth and nutrient uptake under C and N-rich conditions. *Scientific Reports*, 6, 32862.
- Guo RH, Luo L, Zhang TH, Liu MQ, Chen XY, Hu F (2017) Effects of interactions of above- and below-ground herbivores on nitrogen distribution in rice plant and labile nitrogen in soil. *Acta Pedologica Sinica*, 493–502. (in Chinese with English abstract) [郭瑞华, 罗珍, 张腾昊, 刘满强, 陈小云, 胡锋 (2017) 地上和地下植食线虫互作对水稻氮分配及土壤活性氮的影响. *土壤学报*, 493–502.]
- Huang JH, Liu MQ, Chen XY, Chen J, Chen FJ, Li HX, Hu F (2013) Intermediate herbivory intensity of an aboveground pest promotes soil labile resources and microbial biomass via modifying rice growth. *Plant and Soil*, 367, 437–447.
- Jiang LH, Luo L, Xiao ZG, Li DM, Chen XY, Liu MQ, Hu F (2016) Effects of soil biota influenced by long-term organic and chemical fertilizers on rice growth and resistance to insects. *Biodiversity Science*, 24, 907–915. (in Chinese with English abstract) [蒋林惠, 罗珍, 肖正高, 李大明, 陈小云, 刘满强, 胡锋 (2016) 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. *生物多样性*, 24, 907–915.]
- Johnson SN, Clark KE, Hartley SE, Jones TH, McKenzie SW, Koricheva J (2012) Aboveground-belowground herbivore interactions: A meta-analysis. *Ecology*, 93, 2208–2215.
- Kulmatiski A, Anderson-Smith A, Beard KH, Doucette-Riise S, Mazzacavallo M, Nolan NE, Ramirez RA, Stevens JR (2015) Most soil trophic guilds increase plant growth: A meta-analytical review. *Oikos*, 123, 1409–1419.
- Li Q, Liang WJ, Jiang Y (2007) Present situation and prospect of soil nematode diversity in farmland Ecosystems. *Biodiversity Science*, 15, 134–141. (in Chinese with English abstract) [李琪, 梁文举, 姜勇 (2007) 农田土壤线虫多样性研究现状及展望. *生物多样性*, 15, 134–141.]
- Liu MQ, Chen XY, Qin JT, Wang D, Griffiths B, Hu F (2008) A sequential extraction procedure reveals that water management affects soil nematode communities in paddy fields. *Applied Soil Ecology*, 40, 250–259.
- Liu T, Ye CL, Li Y, Chen XY, Ran W, Shen QR, Hu F, Li HX (2015) Effects of different organic fertilizers on soil nematodes in the rhizosphere of rice and wheat cropland. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6259–6268. (in Chinese with English abstract) [刘婷, 叶成龙, 李勇, 陈小云, 冉炜, 沈其荣, 胡锋, 李辉信 (2015) 不同有机类肥料对小麦和水稻根际土壤线虫的影响. *生态学报*, 35, 6259–6268.]
- Liu YD, Chen XY, Liu MQ, Qin JT, Li HX, Hu F (2013) Changes in soil microbial properties and nematode assemblage over time during rice cultivation. *Biodiversity Science*, 21, 334–342. (in Chinese with English abstract) [刘雨迪, 陈小云, 刘满强, 秦江涛, 李辉信, 胡锋 (2013) 不同稻作年限下土壤微生物学性质和线虫群落特征的变化. *生物多样性*, 21, 334–342.]
- Milcu A, Allan E, Roscher C, Jenkins T, Meyer S T, Flynn D, Bessler H, Buscot F, Engels C, Gubsch M, König S, Lipowsky A, Loranger J, Renker C, Scherber C, Schmid B, Thébault E, Wubet T, Weisser WW, Scheu S, Eisenhauer N (2013) Functionally and phylogenetically diverse plant communities key to soil biota. *Ecology*, 94, 1878–1885.
- Moretti M, Dias ATC, De Bello F, Altermatt F, Chown SL, Azcarate FM, Bell JR, Fournier B, Hedde M, Hortal J, Ibanez S, Öckinger E, Sousa JP, Eilers J, Berg MP (2017) Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31, 558–567.
- Phillips RP, Finzi AC, Bernhardt ES (2011) Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a

- pine forest under long-term CO<sub>2</sub> fumigation. *Ecology Letters*, 14, 187–194.
- Pineda A, Zheng SJ, van Loon JJA, Pieterse CMJ, Dicke M (2010) Helping plants to deal with insects: The role of beneficial soil-borne microbes. *Trends in Plant Science*, 15, 507–514.
- Pineda A, Kaplan I, Bezemer TM (2017) Steering soil microbiomes to suppress aboveground insect pests. *Trends in Plant Science*, 22, 770–778.
- Ren YW, Xiao ML, Yuan HC, Zhu ZK, Li QY, Ge TD, Su YR, Wu JS (2018) Allocation of rice photosynthates in plant–soil system in response to elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 1397–1404. (in Chinese with English abstract) [任逸文, 肖谋良, 袁红朝, 祝贞科, 李巧云, 葛体达, 苏以荣, 吴金水 (2018) 水稻光合碳在植物–土壤系统中的分配及其对CO<sub>2</sub>升高和施氮的响应. *应用生态学报*, 29, 1397–1404.]
- Sackett TE, Classen AT, Sanders NJ (2010) Linking soil food web structure to above- and belowground ecosystem processes: A meta-analysis. *Oikos*, 119, 1984–1992.
- Sun Y, Xu XL, Kuzyakov Y (2014) Mechanisms of rhizosphere priming effects and their ecological significance. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 62–75. (in Chinese with English abstract) [孙悦, 徐兴良, Kuzyakov Y (2014) 根际激发效应的发生机制及其生态重要性. *植物生态学报*, 38, 62–75.]
- Tao L, Ahmad A, de Roode JC, Hunter MD (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi affect plant tolerance and chemical defenses to herbivory through different mechanisms. *Journal of Ecology*, 104, 561–571.
- Thakur MP, Herrmann M, Steinauer K, Rennoch S, Cesarz S, Eisenhauer N (2015) Cascading effects of belowground predators on plant communities are density-dependent. *Ecology and Evolution*, 5, 4300–4314.
- Wardle DA (2006) The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters*, 9, 870–886.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–1633.
- Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA (2014) Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 5266–5270.
- Wang SJ, Ruan HH (2008) Feedback mechanisms of soil biota to aboveground biology in terrestrial ecosystems. *Biodiversity Science*, 16, 407–416. (in Chinese with English abstract) [王邵军, 阮宏华 (2008) 土壤生物对地上生物物的反馈作用及其机制. *生物多样性*, 16, 407–416.]
- Wurst S, Wagenaar R, Biere A, van der Putten WH (2010) Microorganisms and nematodes increase levels of secondary metabolites in roots and root exudates of *Plantago lanceolata*. *Plant and Soil*, 329, 117–126.
- Wu JH, Song CY, Chen JK (2007) Effect of microbivorous nematodes on plant growth and soil nutrient cycling: A review. *Biodiversity Science*, 15, 124–133. (in Chinese with English abstract) [吴纪华, 宋慈玉, 陈家宽 (2007) 食微线虫对植物生长及土壤养分循环的影响. *生物多样性*, 15, 124–133.]
- Yang XD, Chen J (2009) Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 41, 910–918.
- Yemm EW, Cocking EC, Ricketts RE (1955) The determination of amino-acids with ninhydrin. *Analyst*, 80, 209–214.
- Yin WY (1998) Illustrated Handbook of Chinese Soil Fauna. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (1998) 中国土壤动物检索图鉴. 科学出版社, 北京.]
- Zhang XK, Ferris H, Mitchell J, Liang WJ (2017) Ecosystem services of the soil food web after long-term application of agricultural management practices. *Soil Biology and Biochemistry*, 111, 36–43.
- Zhu TB, Yang C, Wang J, Zeng S, Liu MQ, Yang JL, Bai B, Cao JH, Chen XY, Müller C (2017) Bacterivore nematodes stimulate soil gross N transformation rates depending on their species. *Biology and Fertility of Soils*, 54, 107–118.

(责任编辑: 吴纪华 责任编辑: 黄祥忠)