

褐飞虱对水稻苗期生长及地下部土壤活性碳氮的影响

汤 英¹, 刘满强^{1,*}, 王 峰¹, 陈法军², 邵 波³, 苏 昱¹, 葛 成², 黄菁华¹,
李辉信¹, 胡 锋¹

(1. 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. 南京农业大学植物保护学院昆虫学系, 南京 210095;

3. 南京农业大学农学院, 南京 210095)

摘要:地上部植食者对地下部土壤生态系统的影响引起了陆地生态学者的浓厚兴趣。报道了盆栽条件下褐飞虱取食不同品种水稻后对水稻苗期生长和土壤活性碳氮的影响。土壤活性碳氮水平的评价采用了土壤微生物生物量碳和氮、可溶性碳和氮及无机氮等指标, 它们是反映土壤生态过程的重要变量。结果表明, 褐飞虱侵害降低了苗期水稻茎叶、根系的生物量及根冠比, 并与水稻品种的抗褐飞虱能力存在交互作用。褐飞虱也显著影响土壤活性碳氮水平 ($P < 0.05$), 并强烈依赖于水稻品种特性。一般的, 褐飞虱导致感虫品种广四的土壤微生物生物量碳、可溶性碳下降, 而对抗虫品种 IR36 的影响则相反。在褐飞虱的危害下, 抗虫品种水稻对土壤微生物生物量氮、可溶性氮及硝态氮的促进程度较大。中感品种汕优 63 与汕优 559 在褐飞虱作用下对水稻茎叶、根系生物量及土壤活性碳氮的影响也不相同。汕优 63 的影响趋势与感虫品种广四一致, 而汕优 559 的影响与抗虫品种 IR36 更接近。总之, 土壤活性碳氮组分对褐飞虱危害的响应程度和趋势因水稻品种不同而不同, 特别是抗虫品种在褐飞虱侵害时有利于土壤活性碳氮水平的维持, 提高土壤生物活性, 从而可能进一步促进土壤生态功能的发挥。

关键词:地上部和地下部; 植食作用; 水稻品种; 根系生物量; 土壤活性碳氮

Herbivory by the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) affects rice seedling growth and belowground soil labile organic carbon and nitrogen fractions

TANG Ying¹, LIU Manqiang^{1,*}, WANG Feng¹, CHEN Fajun², SHAO Bo³, SU Yu¹, GE Cheng², HUANG Jinghua¹, LI Huixin¹, HU Feng¹

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

2 Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

3 Agricultural College, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: Impacts of aboveground herbivores on belowground soil ecosystem have attracted considerable attention by terrestrial ecologists. A factorial experiment, in which rice variety and brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) were selected as factors, was conducted to clarify whether the aboveground herbivores and rice varieties interactively affected rice seedling growth and soil labile carbon (C) and nitrogen (N). Soil microbial biomass C and N, dissolved organic C and nitrogen, and mineral N, were measured to assess soil labile C and N. The results indicated that brown planthopper generally decreased aboveground (shoot) and belowground (root) biomass, as well as the root to shoot ratio, depending on rice varieties' capabilities of resisting to brown planthopper. Soil labile C and N fractions were also affected significantly by brown planthopper as well as its interaction with rice variety ($P < 0.05$). In the presence of herbivory, the soil microbial biomass C and dissolved organic C decreased under susceptible rice variety Guangsi, but increased under resistant rice variety IR36. In addition, the brown planthopper generally promoted microbial biomass N, dissolved organic N and nitrate content under resistant rice variety IR36. With herbivory present, distinctly effects on soil labile C and N fractions also existed between the intermediate susceptible rice varieties Shanyou63 and Shanyou559. We found Shanyou63 was close to

基金项目: 大学生创新性实验计划资助项目 (GJ0721)

收稿日期: 2009-03-28; 修订日期: 2009-10-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liumq@njau.edu.cn

susceptible variety Guangsi, while Shanyou559 was close to resistant variety IR36. In conclusion, the responsive trends of soil labile C and N fractions to aboveground herbivory rely on rice variety characteristics, with resistant varieties showing more beneficial effects on maintenance of labile C and N, which may consequently promote soil biological activity and cascade up to soil ecological functioning.

Key Words: aboveground-belowground; herbivory; rice varieties; root biomass; soil labile carbon and nitrogen

地上部和地下部的生态过程通过以植物为桥梁的一系列调控机制而密切关联^[1]。通常,植食者与植物的关系是了解地上部和地下部之间联系的重要手段^[2]。地上部植食者通过影响植物地上部和地下部有机碳和养分的分配格局,从而强烈改变土壤生物群落及其主导的生态过程^[2-3],而后者又通过植物而反馈于地上部植食者^[3-4]。至今,地上部植食者对地下部影响的研究仍非常薄弱,有关结果也存在分歧。例如,有研究表明,地上部植食者导致光合作用产物向根系运移,促进土壤活性碳的增加,从而刺激土壤微生物的发展^[5-7],但也有研究者报道了完全相反的趋势^[8]。因此,有必要联系更多的植物及植食者类型,以便揭示地上部植食者对地下部生态系统的普遍规律^[9-10]。

水稻是我国的主要粮食作物,褐飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål)是我国长江流域、华南及西南地区水稻上的主要迁飞性害虫^[11]。不过,长期以来,研究者仅重视褐飞虱和水稻地上部生长的相互作用,但很少关注它和水稻地下部土壤生态系统的关系。最近,刘井兰等^[12]在水培试验中发现褐飞虱能显著改变根系的养分吸收功能,暗示了褐飞虱影响地下部生态系统的潜力。至今,欧美学者主要关注旱地植物与咀嚼性植食者对土壤生态系统的影响^[13],而对水稻及刺吸性昆虫关注不足。实际上,褐飞虱通过刺吸式口器从韧皮部吸取汁液,而韧皮部是植物光合产物运输的通道,因此褐飞虱很可能通过对光合作用产物合成及分配的影响而进一步作用于地下部土壤生态系统。迄今,尚未见褐飞虱侵害水稻后对土壤生态系统影响的相关报道。

实践证明,通过发挥水稻自身的抗性潜力,培育推广水稻新品种是防治褐飞虱最经济有效的途径^[14]。鉴于不同水稻品种在植物生理过程,包括在碳氮同化和分配方面差异较大^[15-16],针对防御褐飞虱的不同水稻品种很可能会影响根系及土壤微生物群落的发展。因此,本研究选择抗褐飞虱能力不同的水稻品种,以褐飞虱作为地上部植食者,通过测定对土壤生态过程及植物生长具有重要作用的土壤活性碳氮组分,如土壤微生物生物量碳氮、土壤可溶性碳氮及无机氮^[17-18],评价褐飞虱与水稻品种交互作用对土壤生态系统的影响。研究结果将为进一步阐明水稻地上部和地下部生态过程的相互关系奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

(1)供试土壤 采自江苏省如东县稻麦轮作田的潮土,美国制土壤质地分类为砂质壤土。长期以农家厩肥作为基肥,在作物生长期内补施以尿素为主的化肥。土壤取样深度为 0—20cm,鲜土采集后剔除大中型土壤动物及根茬等残体,过 5mm 筛。土壤基本理化性质为:土壤有机碳含量为 25.7 g/kg,全氮 2.1 g/kg,全磷 1.42 g/kg, NH_4^+ -N 9.8 mg/kg, NO_3^- -N 90.0 mg/kg,速效磷 178.9 mg/kg,速效钾 982.4 mg/kg, pH(水)为 6.99。

(2)供试虫源 褐飞虱(以生物型 II 为主)采自南京郊区稻田,在室内以感虫品种 TN1 水稻苗饲养数代,选择 3—4 龄若虫作为接种虫源。

(3)水稻品种 选择抗(耐)褐飞虱能力差异较大的 4 个品种,即感虫品种广四(GS4),中感品种汕优 63(SY63)和汕优 559(SY559)及抗虫品种 IR36。其中汕优 63 和汕优 559 都是江苏地区广泛种植的水稻品种。由于作物品种培育往往结合了多种抗病虫特性,而这些特性都有可能对土壤生态系统产生影响,所以有必要了解它们的详细背景:

①广四 广东省农业科学院 1967 年用“广场矮 3784”和“陆财号”育成的中迟熟早粳品种,曾是长江流域

双季早稻主要品种。全生育期约为 111d,抗旱力较强,根系发达,耐肥抗倒,易感纹枯病、白叶枯病和稻瘟病。该水稻品种不含褐飞虱抗性基因,对褐飞虱各生物型均无抗性,属于易感褐飞虱的水稻品种。

②汕优 63 福建三明市农业科学研究所 1981 年用“珍汕 97A”与“明恢 63”育成的中晚熟杂交籼稻。1986 至 1996 年,汕优 63 一直是中国水稻推广面积最大的品种。作晚稻栽培全生育期 129d 左右,作中稻栽培 140—150d。在推广初期,高抗稻瘟病,但随后抗病力逐年衰退。现已对稻瘟病失去抗性,易感稻瘟病和白叶枯病,中抗纹枯病。该水稻品种带有抗褐飞虱基因 Bph1,对褐飞虱生物型 I 具有抗性,对生物型 II 基本不具有抗性。

③汕优 559 江苏沿海地区农科所于 1992 年用“珍汕 97A”与“盐恢 559”配组育成的中熟杂交籼稻。全生育期 145d 左右,比汕优 63 迟熟 2—3d。1998 年推广种植面积近 6.67 万 hm^2 ,遍及长江中下游籼型杂交稻种植区。该水稻品种表现高产稳产、熟期适中、耐肥抗倒、病虫害轻、米质较优等特点。抗病性好,抗稻瘟病,中抗白叶枯病和纹枯病。带有抗褐飞虱基因 Bph1,对褐飞虱生物型 I 具有抗性,对生物型 II 基本不具有抗性。

④IR36 国际水稻研究所由 13 个亲本杂交育成的早熟籼稻品种,在 20 世纪 70 年代末成为世界上种植最广的水稻品种。全生育期 110d。该品种引入我国后,表现出矮秆、抗倒伏、耐肥、高产的特性。该水稻品种抗稻瘟病、白叶枯病和纹枯病。带有抗虫基因 Bph2,对褐飞虱生物型 I 和生物型 II 均具有抗性。

(4)盆栽容器 采用 $\Phi 14\text{cm} \times \text{h}18\text{cm}$ 的塑料盆钵,其上可套接以透明 PVC 材料以及筛网手工缝制的虫罩,容器底部有石英砂和 500 目尼龙网可防止土壤颗粒等的流失。

1.2 方法

1.2.1 盆栽实验

(1)实验设计 采用 2 因子(褐飞虱及水稻品种)完全交互实验设计,4 个水稻品种分别接入褐飞虱(*N. lugens*, NL),另设不接虫的对照(CK),共产生 8 个处理,即褐飞虱(有和无 2 水平)×水稻品种(感虫 GS4、两种中感 SY63、SY559 和抗虫 IR36 共 4 水平),重复 4 次。

(2)水稻种植与管理 挑选饱满水稻种,清水浸种 12h 后用次氯酸钠消毒 20min,再用清水冲洗干净,置于 35℃ 阴处催芽,待露出胚根后以 30 株/盆的密度在盆栽容器中播种,保持株距均匀一致。每盆中装相当于烘干重的土壤 1.5 kg,始终保持土壤水分在田间最大持水量。盆栽实验在人工调控温度的大型培养箱内进行(培养箱内始终保持 27℃ 恒温,日光照时间 16h,光照强度 15000lx)。

(3)褐飞虱的接种与采样 当水稻长至 21d 苗龄(5 叶龄)时,按 4—5 头/株的密度接上褐飞虱 3—4 龄若虫。具体操作是先用盘拍法将褐飞虱从稻株基部拍入瓷盘中,再用吸虫管将一定数量,虫体大小一致的 3—4 龄若虫吸入试管中,立即移入供试稻株上,抖动稻株使得褐飞虱分布均匀,而后用透明塑料虫罩罩住。接虫 24h 后检查若虫存活情况,并作相应补充(使所有褐飞虱处理每盆的褐飞虱数量差异控制在 ± 5 头之内)。之后每日检测水稻受害情况及褐飞虱存活情况,当接入褐飞虱的感虫品种 GS4 植株死亡率达到 70% (即接虫后第 9 天)进行破坏性采样。

(4)采样方法 地上部的褐飞虱、茎叶、地下部的根系和土壤等分别进行破坏性采样,由于根系几乎分布于整个土体,因此盆钵内所有土壤均采集并混匀,样品经预处理后主要测定褐飞虱的种群参数、植株和根系生长性状及植物和土壤的活性碳氮组分。

1.2.2 分析方法

(1)植物生长指标 水稻地上部茎叶和根系总生物量采用 75℃ 杀青 30min,70℃ 下 48h 的烘干重。

(2)褐飞虱种群参数 褐飞虱的数量与生物量变化参见文献^[19]。数量采用直接计数法,生物量采用 60℃ 下 48h 的烘干重。

(3)土壤活性碳氮指标 土壤微生物生物量采用氯仿熏蒸-硫酸钾溶液浸提法^[20],具体步骤为:称取相当于 10 g 干土(105℃ 下 24h)的待测土样,加入 1 ml 氯仿搅匀,于 25℃ 黑暗条件下密闭培养 24h,然后抽尽土壤

残留氯仿,加入 40mL 的 0.5 mol/L K_2SO_4 溶液浸提。280 r/min 振荡 30 min,定量滤纸过滤。熏蒸培养的同时,称取等量土样按照上述方法振荡浸提得对照滤液。吸取 10mL 滤液,用 $K_2Cr_2O_4$ 容量法测定有机碳含量。另取 15mL 滤液,用半微量开氏法测定氮含量。熏蒸土样与未熏蒸土样的有机碳氮差值分别除以转换系数 ($K_C0.38$ 、 $K_N0.54$)^[21],计算土壤微生物生物量碳和氮的含量。

可溶性有机碳氮的测定采用蒸馏水浸提法。在 20℃ 恒温条件下,每个土样称取相当于 10 g 干土(105℃ 下 24h)的新鲜土壤,加入 50mL 蒸馏水,200 r/min 振荡 1h,在 8000 g 下离心 10min,上清液过孔径 0.45 μ m 的醋酸纤维素滤膜,滤液碳氮含量的测定同微生物生物量碳氮测定方法。

土壤无机氮采用 2 mol/L KCl 溶液浸提,每个土样称取相当于 10 g 干土的新鲜土壤,加入 50mL 的 2 mol/L KCl 溶液,振荡 30 min,用定量滤纸过滤。流动分析仪测定滤液中的铵态氮和硝态氮含量。

1.2.3 数据统计分析

采用 Statistica 软件进行数据分析,采用二因素方差分析估计褐飞虱、水稻品种及二者交互作用对植物生长和土壤性质的影响,采用单因素方差分析评价处理之间的显著差异,平均值多重比较采用最小显著极差法(LSD)。数据分析前分别利用 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene 方法检验数据的正态分布及方差同质性,并在必要时利用对数转换以满足参数分析条件。利用基于变量之间相关性的主成分分析方法(PCA)揭示褐飞虱和水稻品种作用下植物和土壤性质的总体差异。

2 结果与分析

2.1 不同水稻品种对褐飞虱数量和生物量的影响

接入同等数量的褐飞虱后,不同水稻品种上的褐飞虱成活数量和生物量差异明显(表 1)。感虫品种广四上的褐飞虱数量和生物量最高,而抗虫品种 IR36 上最低($P < 0.05$,表 1)。虽然中感品种汕优 63 与汕优 559 上褐飞虱的数量与生物量都介于感虫品种与抗虫品种之间,但汕优 63 上的褐飞虱数量显著低于中抗品种汕优 559($P < 0.05$),而褐飞虱生物量没有显著差异,主要原因是汕优 63 上褐飞虱的个体较大。

2.2 褐飞虱对不同水稻品种生长的影响

不同水稻品种受到褐飞虱侵害后表现上有明显差异。感虫品种广四受到褐飞虱危害最为强烈,水稻植株死亡率达到 70%,存活植株也整体变黄干枯。中感品种汕优 63 与汕优 559 接入褐飞虱后植株死亡率分别 60% 与 30% 左右,存活植株叶片变黄。抗虫品种 IR36 受到褐飞虱危害后的植株死亡率约为 20%,虽然大部分存活植株仅部分叶片变黄,但与对照植株相比,植株明显矮小瘦弱,生长缓慢。

二因素方差分析表明,褐飞虱显著影响水稻地上部茎叶及根系生物量,并且强烈依赖于水稻品种特性($P < 0.01$,表 2)。相比没有褐飞虱的对照,褐飞虱降低了所有水稻品种的茎叶生物量,但是仅感虫品种广四和中感品种汕优 63 达到统计水平($P < 0.05$,图 1)。褐飞虱对水稻根系的影响程度更大,除了汕优 559 外,其它品种水稻根系生物量在褐飞虱作用下均大幅度显著下降($P < 0.05$,图 1)。表 3 中根冠比指标也反映了这一趋势,在褐飞虱作用下,汕优 63 及 IR36 的根冠比显著下降(表 3)。此外,方差分析中 F 值的大小也表明,褐飞虱对水稻根冠比的影响程度要大于水稻品种的影响(表 2)。

2.3 褐飞虱对土壤活性碳氮的影响

褐飞虱对土壤微生物生物量碳和氮的影响也与水稻品种有显著的交互作用(表 2),褐飞虱作用下,感虫品种广四和中感品种汕优 63 的土壤微生物生物量碳显著下降($P < 0.05$),而中感品种汕优 559 和抗虫品种 IR36 则没有显著变化(图 2)。相比微生物量碳,褐飞虱对土壤微生物量氮的影响相对较弱,显著降低了广四

表 1 不同水稻品种对褐飞虱数量及生物量(干重)的影响(平均值 \pm 标准差, $n=4$)

Table 1 Influences of different rice varieties on the abundance and biomass (dry weight) of *N. lugens* (Mean \pm SD, $n=4$)

水稻品种 Rice variety	数量 Abundance (No./pot)	生物量 Biomass (g/pot)
广四 Guangsi	86.8 \pm 8.2 ^a	0.047 \pm 0.016 ^a
汕优 63 Shanyou63	39.5 \pm 9.7 ^b	0.036 \pm 0.052 ^a
汕优 559 Shanyou559	71.5 \pm 9.6 ^a	0.034 \pm 0.013 ^a
IR36 IR36	17.3 \pm 6.9 ^b	0.005 \pm 0.004 ^b

同一列内不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)

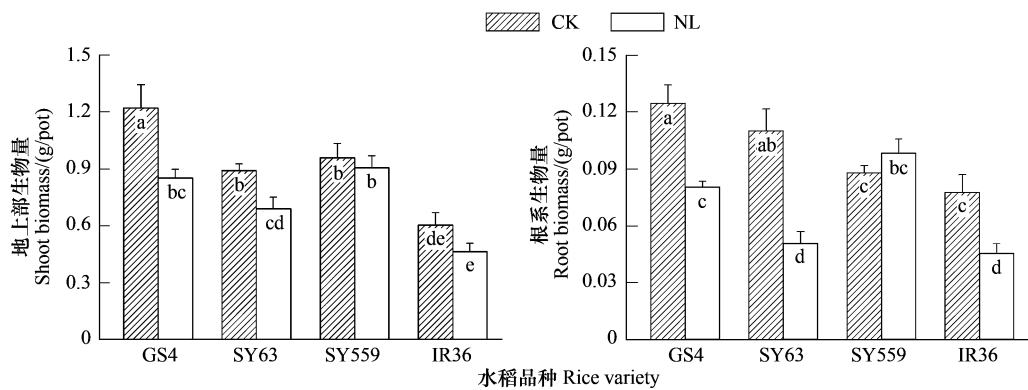


图1 不同水稻品种在褐飞虱作用下对植物茎叶和根系生物量的影响

Fig. 1 Influences of different rice varieties on plant shoot biomass and root biomass with *N. lugens* (NL) or without *N. lugens* (CK) (Mean \pm SE, $n=4$)

图中不同小写字母代表处理间显著差异 ($P < 0.05$)

表2 褐飞虱与水稻品种对植物生长和土壤活性碳氮含量影响的方差分析结果 (F 值和显著水平)

Table 2 Summary of ANOVA results (F values and Probability level) for the effects of *N. lugens* and rice variety on plant growth and soil labile C and N content

变异来源 Variation source	df	茎叶 Shoot biomass	根系 Root biomass	根冠比 R/S	微生物 量碳 Microbial biomass C	微生物 量氮 Microbial biomass N	可溶性碳 Dissolved organic C	可溶性氮 Dissolved organic N	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N
褐飞虱 <i>N. lugens</i> (NL)	1	15.3 **	34.1 **	10.4 **	13.8 **	5.9 *	1.9 NS	39.9 **	6.4 *	48.4 **
水稻品种 Rice variety (V)	3	20.0 **	10.9 **	1.7NS	140.9 **	12.4 **	4.3 *	19.5 **	8.7 **	109.8 **
交互作用 Interaction (NL \times V)	3	1.9NS	7.8 **	5.9 **	9.2 **	20.5 **	7.4 **	2.0 NS	4.4 *	11.3 **

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, NS: 不显著, $P > 0.05$

的微生物生物量氮 ($P < 0.05$, 图 2)。虽然未达到显著水平 ($P > 0.05$), 但是褐飞虱有增加抗虫品种 IR36 的微生物生物量碳和氮的趋势 (图 2)。

褐飞虱对土壤可溶性碳的影响也因水稻品种而异 (表 2)。对于感虫品种广四和中感品种汕优 63, 褐飞虱有降低土壤可溶性碳含量的趋势, 而对于中感品种汕优 559 和抗虫品种 IR36 趋势则相反 (图 3)。相比可溶性碳, 在不同水稻品种上, 褐飞虱均表现出促进土壤可溶性氮的趋势, 尤其对于抗虫品种来说, 褐飞虱显著提高了土壤可溶性氮的水平 ($P < 0.05$, 图 3)。

土壤铵态氮和硝态氮在褐飞虱作用下的变化也与水稻品种密切相关 (表 2)。褐飞虱显著促进了感虫品种广四和中感品种汕优 63 的铵态氮含量, 而有降低抗虫品种铵态氮含量的趋势 (图 4)。不论水稻品种如何, 褐飞虱均降低了土壤硝态氮的含量, 尤其在感虫品种广四和中感品种汕优 63 上降低程度更高 (图 4)。

2.4 褐飞虱对植物生长及土壤活性碳氮的整体影响

在主成分分析图上, 大多数变量 (如茎叶生物量、根系生物量、硝态氮、可溶性氮和微生物生物量碳) 对因子 1 有较大的影响, 代表了所有变量信息的 43.8%; 而铵态氮及根冠比对因子二有较大的影响, 代表 17.5%

表3 不同水稻品种在褐飞虱作用下的根冠比变化 (平均值 \pm 标准差, $n=4$)

Table 3 Influences of different rice varieties on the ratio root biomass to shoot biomass with *N. lugens* (NL) or without *N. lugens* (CK) (Mean \pm SD, $n=4$)

水稻品种 Rice variety	对照 (CK) Without <i>N. lugens</i>	褐飞虱 (NL) With <i>N. lugens</i>
广四 Guangsi	0.103 \pm 0.009 ^{bc}	0.095 \pm 0.014 ^{cd}
汕优 63 Shanyou63	0.123 \pm 0.017 ^{ab}	0.073 \pm 0.008 ^d
汕优 559 Shanyou559	0.094 \pm 0.020 ^{cd}	0.109 \pm 0.009 ^{abc}
IR36 IR36	0.130 \pm 0.028 ^a	0.099 \pm 0.015 ^c

表中不论行列, 不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

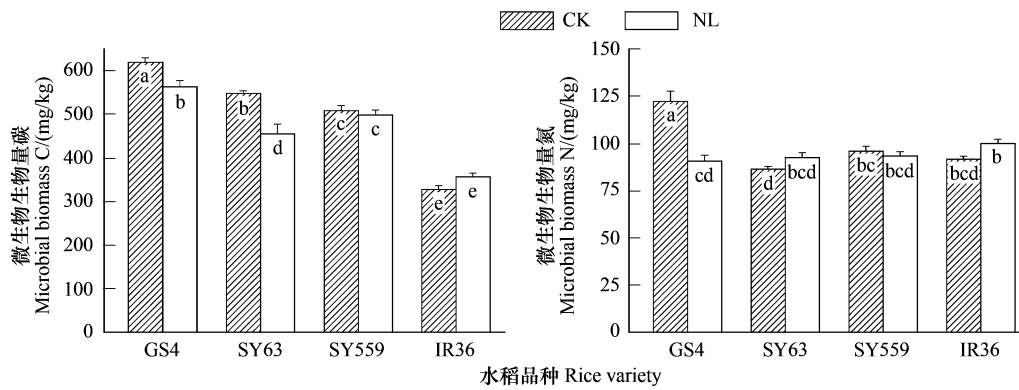


图2 不同水稻品种在褐飞虱作用下对土壤微生物生物量碳和氮含量的影响

Fig. 2 Influences of different rice varieties on soil microbial biomass carbon and nitrogen content with *N. lugens* (NL) or without *N. lugens* (CK) (Mean \pm SE, $n=4$)

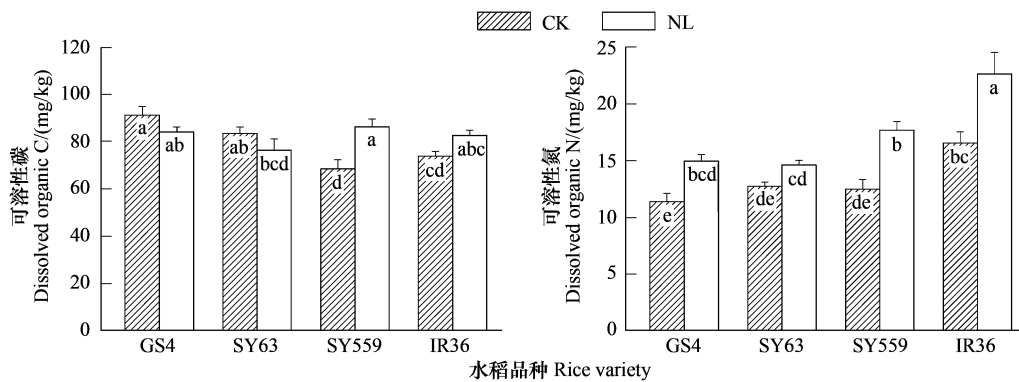


图3 不同水稻品种在褐飞虱作用下对土壤可溶性有机碳和氮含量的影响

Fig. 3 Influences of different rice varieties on dissolved organic carbon and nitrogen content with *N. lugens* (NL) or without *N. lugens* (CK) (Mean \pm SE, $n=4$)

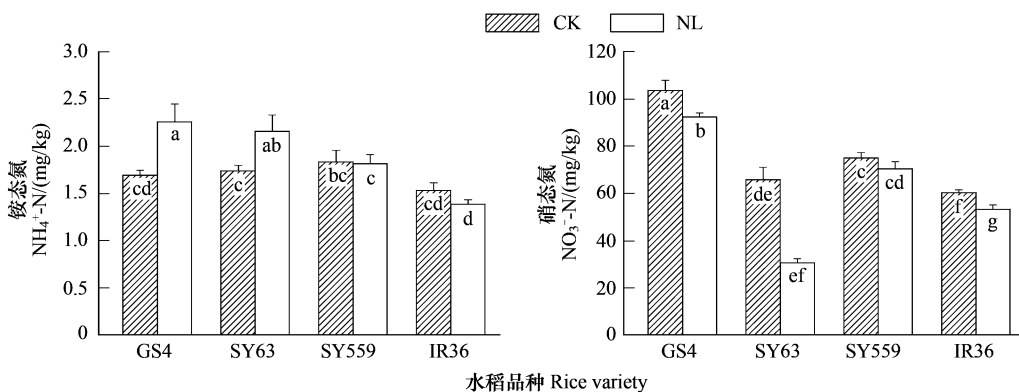


图4 不同水稻品种在褐飞虱作用下对土壤矿质氮含量的影响

Fig. 4 Influences of different rice varieties on ammonium and nitrate content with *N. lugens* (NL) or without *N. lugens* (CK) (Mean \pm SE, $n=4$)

的变量信息(图5)。图5中,褐飞虱作用下感虫品种广四和中感品种汕优63有相似的变化趋势,导致茎叶和根系生物量、微生物生物量碳及硝态氮含量的降低,而引起铵态氮含量的增加。中感品种汕优559及抗虫品种IR36在褐飞虱作用下与感虫品种的响应趋势总体相反,尤其是抗虫品种IR36在接入褐飞虱后土壤微生

物生物量碳和氮增加,而铵态氮和根冠比下降。

3 讨论

不同水稻品种在褐飞虱侵害后茎叶生物量明显下降,且感虫品种上的效果更明显,这是因为褐飞虱吸取韧皮部汁液及营养物质,能够阻碍光合作用及其产物的分配^[22]。此外,感虫品种上褐飞虱生物量高于抗虫品种,也与感虫品种抗褐飞虱能力较差有关。本研究还发现褐飞虱对根系生物量及根冠比产生了较大的影响(图1,表3),进一步表明褐飞虱改变了水稻光合作用产物向地下部的分配格局。陈建明等^[23]认为感虫品种受害后光合作用产物向根系的转移量可能少于抗虫品种,但本研究中 IR36 同样表现出根系生物量及根冠比下降的趋势,这可能与其对褐飞虱的抗生机制有关^[24]。不过,在褐飞虱作用下,抗虫品种的根冠比高于感虫品种(表3),暗示褐飞虱侵害抗虫品种后对土壤生态系统的有益影响,对土壤活性碳氮的分析也给予了佐证。而两种中感品种汕优 63 与汕优 559 受到褐飞虱侵害后茎叶与根系的生物量及根冠比的变化趋势也有差异,汕优 63 与感虫品种广四的变化趋势基本一致,茎叶与根系的生物量及根冠比都显著降低,而汕优 559 则无显著显著变化。

褐飞虱侵害后,感虫品种广四土壤微生物生物量碳及可溶性碳的下降与其茎叶和根系生物量的变化趋势一致。由于褐飞虱对感虫品种的光合作用产物合成及分配阻碍程度更高,因此其地下部微生物可利用的资源有效性降低(如可溶性碳)。相比之下,抗虫品种 IR36 土壤微生物生物量碳和可溶性碳有增加的趋势。值得注意的是,在褐飞虱作用下,有关活性氮指标与活性碳指标的变化趋势并不完全一致,说明不仅是光合作用产物的数量,而且其组成或质量也发生了明显的变化。Bardgett 和 Wardle^[13]通过分析地上部植食者对地下部影响的大量研究,认为植食者通过改变植物向地下部输送的资源数量和质量而对土壤产生重要影响。此外,褐飞虱也明显影响土壤铵态氮和硝态氮的含量,由于土壤无机氮水平受到多种因素的交互影响,特别是与植物吸收与微生物的竞争和矿化能力有关,因此,本研究尚无法确定其内在机制。两种中感品种汕优 63 与汕优 559 在褐飞虱作用下对土壤活性碳氮的影响也不相同。褐飞虱侵害导致汕优 63 地下部土壤微生物生物量碳及硝态氮含量降低,而铵态氮含量增加,这与感虫品种广四的变化趋势一致。而汕优 559 与抗虫品种 IR36 在褐飞虱作用下的变化趋势相似,并且与感虫品种的总体趋势相反。以上结果说明这两个水稻品种的抗性也有明显差异。总之,今后利用碳氮同位素标记技术将有助于了解褐飞虱作用下土壤活性碳氮的响应机制。

至今,有关植食作用影响土壤生态系统的报道尚存在严重分歧。一方面,地上部植食者的取食在短期内可以导致更多的根系淀积物释放到土壤内,促进根际土壤生物群落的发展^[9, 25]。另一方面,也有报道表明,植食者减少了光合作用产物向根系的运移^[5]及根系养分吸收^[26],并对土壤生物产生抑制作用^[27]。地上部植食者究竟刺激还是抑制土壤生物群落?至今还没有明确结论。Vestergård 等^[8]发现植物的不同生长阶段是重要影响因素。研究进一步表明,植食者对土壤生态系统的影响与水稻品种密切相关。不难理解,由于不同水稻品种在碳氮同化数量、质量及分配方面具有较大的差异^[15-16],因此褐飞虱与水稻品种在影响土壤活性碳氮上能够形成强烈的交互作用。主成分分析更清楚的表明,在褐飞虱作用下,感虫与抗虫品种对植物生长及土壤活性碳氮影响的明显差异。总体上,褐飞虱导致感虫品种的土壤微生物生物量碳和可溶性碳的下降,而对

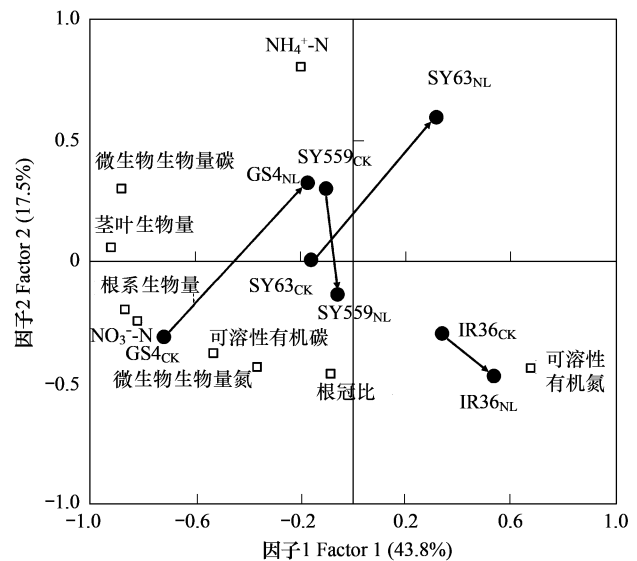


图5 褐飞虱及水稻品种对植物生长和土壤活性碳氮含量影响的主成分分析图

Fig. 5 Principle component analysis (PCA) biplot of the plant shoot biomass, root biomass and soil labile carbon and nitrogen contents under the influences of *N. lugens* and rice varieties

CK 和 NL 分别代表未接虫和接褐飞虱处理

抗虫品种的影响则相反。在褐飞虱的影响下,抗虫品种对土壤微生物生物量氮、可溶性氮及硝态氮的促进程度较大,而抑制程度较低。至少有两方面的原因,其一来源于抗虫品种本身的生理特性,供试水稻品种不仅在抗褐飞虱方面具有差异,而且农业育种的特点使得某些品种可以结合若干抗耐性,如同时抗褐飞虱和抗病原菌,或者单抗病原菌而不抗褐飞虱,这些特点对理解分析“褐飞虱取食-水稻品种-土壤生态系统”三者之间的关系也非常重要,例如品种的抗病原菌特性本身可以抑制土壤微生物,这也是无法解释两个中感品种在对土壤微生物表现差异如此大的原因。所以,今后应注意结合品种若干抗耐性进行研究。其二是抗虫品种上的褐飞虱侵害程度相对较低,对植物生长代谢过程并未构成完全的胁迫(即相对接近中度干扰)。由于在水稻生产中采用不同品种的现象非常普遍,本研究对于深入了解植食作用下稻田生态系统结构和功能的响应及反馈具有重要启示。今后应加强自然条件下褐飞虱植食作用的长期作用研究。

褐飞虱对水稻地上部茎叶、地下部根系及土壤活性碳氮产生强烈的影响,并且强烈依赖于水稻的品种特性。总体上,褐飞虱导致水稻感虫品种下的土壤微生物生物量碳和可溶性碳下降,而对抗虫品种的影响则相反。同样,在褐飞虱的影响下,抗虫品种对土壤微生物生物量氮、可溶性氮及硝态氮的促进程度较大,而抑制程度较低。而不同中感品种在褐飞虱作用下对水稻地上部茎叶、地下部根系及土壤活性碳氮产生的影响也并不相同。总之,感虫品种和抗虫品种对褐飞虱的响应程度和趋势明显不同,特别是抗虫品种在褐飞虱侵害时有利于土壤活性碳氮水平的维持,提高土壤生物活性,从而可能进一步促进土壤生态功能(如碳氮循环)的发挥。

致谢:感谢南京农业大学农学院张红生教授惠赠水稻抗虫品种,资源与环境科学学院陈小云协助测定分析及爱尔兰农业与食品发展部(Teagasc)环境研究中心的 Bryan Griffiths 教授润色英文摘要。

References:

- [1] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, Van Der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304 (5677): 1629-1633.
- [2] Wardle D A, Bardgett R D. Indirect effects of invertebrate herbivory on the decomposer subsystem // Weisser W W, Siemann E. *Insects and ecosystem function*. Berlin: Springer-Verlag, 2004: 54-69.
- [3] Wang S J, Ruan H H. Feedback mechanisms of soil biota to aboveground biology in terrestrial ecosystems. *Biodiversity Science*, 2008, 16 (4): 407-416.
- [4] Poveda K, Steffan-Dewenter I, Scheu S, Tscharntke T. Effects of decomposers and herbivores on plant performance and aboveground plant-insect interactions. *Oikos*, 2005, 108 (3): 503-510.
- [5] Masters G J, Brown V K, Gange A C. Plant mediated interactions between above- and below-ground insect herbivores. *Oikos*, 1993, 66 (1): 148-151.
- [6] Wamberg C, Christensen S, Jakobsen I. Interaction between foliar-feeding insects, mycorrhizal fungi, and rhizosphere protozoa on pea plants. *Pedobiologia*, 2003, 47 (3): 281-287.
- [7] Chen X Y, Liu M Q, Hu F, Mao X F, Li H X. Contributions of soil micro-fauna (protozoa and nematodes) to rhizosphere ecological functions. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (8): 3132-3143.
- [8] Vestergård M, Bjørnlund L, Christensen S. Aphid effects on rhizosphere microorganisms and microfauna depend more on barley growth phase than on soil fertilization. *Oecologia*, 2004, 141 (1): 84-93.
- [9] Wardle D A, Yeates G W, Williamson W M, Bonner K I, Barker G M. Linking aboveground and belowground communities: The indirect influence of aphid species identity and diversity on a three trophic level soil food web. *Oikos*, 2004, 107 (2): 283-294.
- [10] Hladun K R, Adler L S. Influence of leaf herbivory, root herbivory, and pollination on plant performance in *Cucurbita moschat*. *Ecological Entomology*, 2009, 34 (1): 144-152.
- [11] Karban R, Chen Y. Induced resistance in rice against insects. *Bulletin of Entomological Research*, 2007, 97 (4): 327-335.
- [12] Liu J L, Yu J F, Wu J C, Wu D H, Wang L P. Changes in levels of nitrogen, phosphorus and potassium in roots and shoots of different rice varieties under infestation by *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 2007, 50 (10): 1034-1041.
- [13] Bardgett R D, Wardle D A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 2003, 84 (9): 2258-2268.

- [14] Chen J M, Yu X P, Cheng J A, Lu Z X, Zheng X S, Xu H X. Evaluation for tolerance and compensation of rice varieties to infesting of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. Rice Science, 2003, 17 (3): 265-269.
- [15] Wang Y, Wang X, Yuan H, Chen R, Zhu L, He R, He G. Responses of two contrasting genotypes of rice to brown planthopper. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2008, 21 (1): 122-132.
- [16] Chen W, Zhou Q, Li X, He G F. Physiological responses of different rice cultivars under herbivore stress. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(7): 2161-2166.
- [17] Kalbitz K, Solinger S, Park J H, Michalzik B, Matzke E. Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review. Soil Science, 2000, 165 (4): 277-304.
- [18] Liu M Q, Hu F, Chen X Y, Huang Q R, Jiao J G, Zhang B, Li H X. Organic amendments with reduced chemical fertilizer promote soil microbial development and nutrient availability in a subtropical paddy field: the influence of quantity, type and application time of organic amendments. Applied Soil Ecology, 2009, 42 (2): 166-175.
- [19] Cohen M B, Alam S N, Medina E B, Bernal C C. Brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, resistance in rice cultivar IR64: mechanism and role in successful *N. lugens* management in Central Luzon, Philippine. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1997, 85 (3): 221-229.
- [20] Witt C, Biker U, Galicia C C, Ottow J C G. Dynamics of soil microbial biomass and nitrogen availability in a flooded rice soil amended with different C and N sources. Biology and Fertility of Soils, 2000, 30 (5/6): 520-527.
- [21] Joergensen R G. Microbial biomass//Alef K, Nannipieri P. Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry. New York: Academic Press, 1995: 375-417.
- [22] Kenmore P E. Ecology and outbreaks of a tropical insect pest of the green revolution. Berkeley: University of California. 1980.
- [23] Chen J M, Yu X P, Chen J W, Lu Z X, Cheng J A, Zheng X S, Xu H X, Liu G J. Relationship of photosynthesis changes in leaves of rice plants infested by whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* Horvath and its resistance. Wuyi Science Journal, 2002, 18(1): 168-173.
- [24] Zhao Y, Huang F K, Tong X L. Content variations of secondary compounds in rice plants and their influence on rice resistance to brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. Rice Science, 2005, 19(5): 479-482.
- [25] Hamilton E W, Frank D A. Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from a grazing tolerant grass. Ecology, 2001, 82 (9): 2397-2402.
- [26] Wu J C, Qiu H M, Yang G Q, Dong B, Gu H N. Nutrient uptake of rice roots in response to infestation of *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). Journal of Economic Entomology, 2003, 96 (6): 1798-1804.
- [27] Poveda K, Steffan-Dewenter I, Scheu S, Tschamtkke T. Plant-mediated interactions between below- and aboveground processes: decomposition, herbivory, parasitism and pollination//Ohgushi T, Craig T, Price P. Indirect Interaction webs: Non-trophic linkages through induced plant traits. Cambridge: Cambridge University Press, 2007: 147-163.

参考文献:

- [3] 王邵军, 阮宏华. 土壤生物对地上生物的反馈作用及其机制. 生物多样性, 2008, 16(4): 407-416.
- [7] 陈小云, 刘满强, 胡锋, 毛小芳, 李辉信. 根际微型土壤动物(原生动物和线虫)的生态功能. 生态学报, 2007, 27(8): 3132-3143.
- [12] 刘井兰, 于建飞, 吴进才, 吴东浩, 王丽萍. 褐飞虱侵害后不同水稻品种根及地上部氮、磷、钾含量的变化. 昆虫学报, 2007, 50(10): 1034-1041.
- [14] 陈建明, 俞晓平, 程家安, 吕仲贤, 郑许松, 徐红星. 不同水稻品种对褐飞虱为害的耐性和补偿作用评价. 中国水稻科学, 2003, 17(3): 265-269.
- [16] 陈威, 周强, 李欣, 何国锋. 不同水稻品种对虫害胁迫的生理响应. 生态学报, 2006, 26(7): 2161-2166.
- [23] 陈建明, 俞晓平, 陈俊伟, 吕仲贤, 程家安, 郑许松, 徐红星, 刘光杰. 白背飞虱取食为害后水稻植株光合作用能力的变化与抗虫性的关系. 武夷科学, 2002, 18(1): 168-173.
- [24] 赵颖, 黄凤宽, 童晓立. 稻株中抗原次生物质含量变化及其对水稻褐飞虱抗性的影响. 中国水稻科学, 2005, 19(5): 479-482.