

南昌地区灰飞虱的生活史、繁殖和越冬生物学特性

王柳风[#], 傅淑[#], 肖亮, 陈超, 薛芳森^{*}

(江西农业大学昆虫研究所, 南昌 330045)

摘要: 为了探明灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallén) 在南昌地区的生物学特性, 本研究在实验室和自然条件下系统调查了该虫的年生活史, 温度对其生长发育、繁殖、性比及翅型分化的影响, 及其越冬生物学。结果表明, 灰飞虱在南昌一年发生 4~7 代。在 18~32℃, 卵的发育历期随温度升高逐渐缩短。若虫的发育历期在 18~28℃ 随温度升高逐渐缩短, 但若虫的发育历期在 30 和 32℃ 时显著长于 28℃ 的发育历期 ($P=0.000 < 0.05$)。越冬个体的若虫期为 143~187 d。卵和若虫的发育起点温度分别为 10.17℃ 和 7.51℃。在室外, 7 月中旬高温下孵化的第 4 代若虫的发育历期也明显延长, 显示了高温诱导的夏季休眠现象。在 18~28℃, 产卵前期随温度升高而逐渐缩短, 当温度上升到 30℃ 时, 其产卵前期比 26 和 28℃ 下有所延长。产卵期在 22℃ 最长, 30℃ 下最短。成虫在 20~24℃ 下的寿命最长。在 28℃ 下, 平均每雌产若虫量最大。不论在室内还是在室外, 雌雄比均接近 1:1。在 18~32℃, 羽化的成虫均以长翅型占绝对优势。在自然条件下, 越冬代和第 6 代羽化的成虫以短翅型占优势, 其他各代仍以长翅型占优势。在自然条件下, 9 月中旬孵化的若虫就有少量个体滞育越冬, 10 月中旬后孵化的若虫全部进入越冬。越冬若虫的龄期为 1~5 龄。本研究为该虫发生的预测及有效防控提供基础资料。

关键词: 灰飞虱; 年生活史; 温度; 发育历期; 繁殖; 性比; 翅型; 越冬生物学

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2013)12-1430-10

Life history, reproduction and overwintering biology of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae), in Nanchang, Jiangxi, East China

WANG Liu-Feng[#], FU Shu[#], XIAO Liang, CHEN Chao, XUE Fang-Sen^{*} (Institute of Entomology, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract: To ascertain the biological characteristics of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén), in Nanchang, Jiangxi, East China, the annual life history, the influences of temperature on development and reproduction, sex ratio and its overwintering biology were systematically investigated under laboratory and natural conditions. The results showed that this species exhibit mixed voltinism from 4 to 7 generations per year. Between 18 and 32℃, and 18 and 28℃, the egg duration and the nymphal duration gradually declined with increasing temperature, respectively. However, the nymphal duration was significantly longer at 30 and 32℃ than at 28℃. The duration of overwintering nymphs ranged from 143 to 187 d. The lower development thresholds of egg and nymph were 10.17℃ and 7.51℃, respectively. In the outdoors, the developmental duration of the 4th generation nymphs hatched at high temperature of mid-July had significantly delayed, showing high-temperature induced summer quiescence. Between 18 and 28℃, the pre-oviposition period gradually shortened with increasing temperature; however, the pre-oviposition period was longer at 30℃ than at 26 and 28℃. The oviposition period was the longest at 22℃, and the shortest at 30℃. The mean longevity of adults was the longest at 20–24℃. The number of nymphs produced per female was the highest at 28℃. Under both laboratory and natural conditions, the sex ratio is close to 1:1. Between 18 and 32℃, the number of long-winged adults (macroptery) was significantly higher than that of short-winged adults (brachyptery). In the outdoors, the number of the brachyptery was significantly more than that of the macroptery in the

基金项目: 国家自然科学基金项目(31260430)

作者简介: 王柳风, 女, 1987 年 3 月生, 江西乐平人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫滞育生理生态研究, E-mail: wangliufeng@yeah.net;

傅淑, 男, 1988 年 12 月生, 江西新余人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫滞育生理生态研究, E-mail: fushu881219@163.com

[#]共同第一作者 Authors with equal contribution

^{*} 通讯作者 Corresponding author, E-mail: xue_fangsen@hotmail.com

收稿日期 Received: 2013-08-25; 接受日期 Accepted: 2013-12-10

overwintering generation and the 6th generation, whereas the number of the macroptery was significantly more than that of the brachytery in other generations. Under natural conditions, winter diapause had already occurred in some individuals that hatched in mid-September, and all individuals that hatched after mid-October entered winter diapause. This planthopper overwintered as 1 – 5 instar nymphs. This study provides the basic data for the prediction of *L. striatellus* occurrence and the effective prevention and control of this pest.

Key words: *Laodelphax striatellus*; annual life cycle; temperature; developmental duration; fecundity; sex ratio; wing dimorphism; overwintering biology

灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallén) 属半翅目 (Hemiptera), 飞虱科 (Delphacidae), 飞虱亚科 (Delphacinae)。灰飞虱属偏北方种类, 广泛分布于亚洲和欧洲, 但在热带国家如菲律宾的高原水稻上也有灰飞虱的存在 (Wilson and Claridge, 1991)。国内分布遍及全国各地: 南至海南岛, 北至黑龙江, 以长江流域和北方稻区较多 (浦茂华, 1963; 蔡邦华等, 1964)。灰飞虱除以成虫、若虫刺吸为害水稻外, 还为害小麦、大麦、玉米、高粱、甘蔗、看麦娘、稗草等多种禾本科植物, 并且能传播水稻黑条矮缩病、条纹叶枯病、小麦丛矮病和玉米粗缩病等多种病毒病, 其中以传播水稻条纹叶枯病造成的危害最重, 造成的损失远大于直接刺吸危害 (林付根等, 2006)。

灰飞虱在我国各地均以 3 – 4 龄若虫在中晚稻田内或田边杂草上越冬, 若虫于 3 月中旬至 4 月上、中旬羽化为成虫, 且短翅型占多数, 在小麦或看麦娘等禾本科上为害和繁殖, 繁殖的第 1 代若虫羽化的成虫绝大多数为长翅型。第 1 代长翅型成虫于 5 月下旬至 6 月上旬迁移到早稻本田、单季中、晚稻秧田产卵繁殖并传毒危害, 水稻收割或游草枯黄后又回迁到麦苗或冬性杂草上危害并越冬, 周而复始 (丁锦华, 1995)。由于灰飞虱在我国江淮稻区和北方稻区发生较多、危害较重, 对其生物学特性的研究较多 (浦茂华, 1963; 蔡邦华等, 1964; 李济宸等, 1998; 孙兴全等, 2000; 林志伟等, 2004; 张爱民等, 2008; 胡英华等, 2010), 而在南方稻区由于灰飞虱发生量较小, 为害较轻, 尚未有人对其生物学特性做过调查。然而, 最近几年的研究表明, 灰飞虱能成群进行远距离迁飞, 如日本西部带病毒的灰飞虱是从我国江苏省跨海迁飞过去的 (Otuka *et al.*, 2010)。张海燕等 (2011) 的研究也发现 6 月初迁入山东济宁的灰飞虱的虫源主要来自江苏宿迁市沭阳县和泗洪县及丹阳市。因此, 南方稻区灰飞虱种群发生数量可能影响到北方稻区灰飞虱的发生,

有必要对其生物学特性做详细调查。为了探明灰飞虱南方种群的生物学特性, 为该虫发生动态预测预报及有效防控提供基础资料, 我们于 2011 – 2013 年在实验室和自然条件下对该虫在南昌地区的年生活史, 温度对灰飞虱生长发育、存活、繁殖、性比及翅型分化的影响, 以及越冬生物学进行了系统研究。

1 材料与方法

1.1 供试虫源和饲养方法

收集 2011 年南昌自然条件下不同越冬时期的灰飞虱若虫, 待越冬若虫羽化后转入放有新鲜茵草 *Beckmannia syzigache* (Steud.) 的大试管 (直径 32 mm, 高 180 mm) 中让其自然交配, 管口用纱布扎严。收集产卵后的茵草茎秆, 待若虫孵化后再转入放有新鲜茵草茎秆的大试管中, 在室外自然条件下饲养, 每日更换茵草茎秆。第 2 代后改用水稻茎秆饲养, 方法同上。

1.2 化性观察

将越冬若虫最早羽化的成虫放在室外自然条件下, 一直连续繁殖 (若虫均置于大试管饲养), 各代均以最早羽化的成虫进行繁殖, 得出一年最多可能繁殖的代数; 将越冬若虫最迟羽化的成虫在自然条件下一直连续繁殖, 各代均以最迟羽化的成虫进行繁殖, 得出一年最少可能繁殖的代数。详细记录各代产卵时间、若虫孵化时间、成虫羽化时间、性比及翅型。

1.3 温度对灰飞虱生物学特性的影响

室内试验: 将越冬代成虫繁殖的卵、若虫置于光周期为 15L:9D, 温度为 18, 20, 22, 24, 26, 28, 30 和 32℃ 的处理条件下, 每日观察记录其发育历期及卵的孵化和成虫羽化时间。每处理卵数和若虫数不少于 500。采用线性模型 (Performance-2 model) 计算出卵在 18 ~ 32℃ 范围内和若虫在 18 ~

30℃范围内的发育起点温度和有效积温(Wang *et al.*, 2013)。同时详细记录各温度下的雌虫的产卵前期、产卵期、繁殖的若虫数(当日羽化的成虫按♀:♂=1:1的比例配对后饲养在试管内,至少20对,每日更换茎秆,将更换茎秆转移到灭菌后的试管内、观察若虫的孵化时间和数量)、寿命、性比和翅型。

室外试验:详细记录成虫在自然条件下连续繁殖各世代的发育历期、性比和翅型。

1.4 越冬生物学

1.4.1 自然条件下越冬代若虫滞育发生的观察:2011和2012年9月中旬至11月底每隔2~3 d转入100~200头初孵若虫于放有水稻茎秆的大试管中(试管内外温度一样,用纱布封口),置于自然条件下饲养,观察滞育发生进程,同时记录非滞育若虫的羽化时间、数量、性比和翅型及不同时期孵化若虫进入滞育越冬的蜕皮次数。

1.4.2 越冬代若虫滞育解除的观察:2012和2013年3月下旬若虫开始羽化,每天记录不同时期进入越冬个体的羽化时间、数量、性比和翅型。同时观察越冬代3月下旬,4月上、中和下旬这4个不同时期羽化成虫的产卵前期、产卵期和寿命。

1.5 数据处理

所有数据用SPSS17.0版统计软件进行分析。不同温度间灰飞虱的发育历期和产卵量的比较采用Duncan氏新复极差法进行多重比较分析($P < 0.05$)。不同温度下性比及短翅型比率采用非参数检验中的二项分布检验方法,比较其是否显著偏离1:1或0.5。

2 结果及分析

2.1 灰飞虱的年生活史

据2012年室外以最早批羽化的成虫(3月下旬)和最迟批羽化的成虫(4月底)进行连续繁殖的世代数观察(表1),灰飞虱在南昌1年可发生4~7代,以5~6代为主。越冬代3月下旬最早羽化的少量个体在室外可连续繁殖7代。4月底最迟羽化的少量个体一年只繁殖4代,第1代若虫出现在5月中旬,第2代若虫出现在6月下旬,第3代若虫出现在9月中旬,第4代若虫出现在11月中旬,以若虫越冬。大多数个体能繁殖5~6代。由于越冬代若虫羽化持续时间较长(超过1个月),成虫产卵期也较长,个体间若虫的发育历期也存在差异,田

间世代重叠十分明显。6月中旬可见第1和第2代成虫并存;7月上旬可见第2和第3代成虫并存;8月中旬可见第2,3和第4代成虫并存;9月中旬可见第3,4和第5代成虫并存;10月下旬可见第4,5和第6代成虫并存。

2.2 温度对灰飞虱生长发育的影响

从表2可以看出,在温度18~32℃,温度对灰飞虱卵和若虫的发育历期有显著影响(卵: $F = 7\,925.96$, $df = 7, 5\,519$, $P < 0.001$;若虫: $F = 1\,306.77$, $df = 7, 2\,979$, $P < 0.001$;雌若虫: $F = 675.08$, $df = 7, 1\,512$, $P < 0.001$;雄若虫: $F = 683.89$, $df = 7, 1\,457$, $P < 0.001$)。在温度18~32℃,卵的发育历期随温度升高逐渐缩短;而若虫的发育历期在18~28℃随温度升高逐渐缩短,但温度上升到30和32℃时,若虫的发育历期反而延长。且3,4和5龄若虫在30和32℃高温下发育历期显著长于22~28℃的发育历期(3龄: $F = 215.43$, $df = 7, 236$, $P < 0.001$;4龄: $F = 492.11$, $df = 7, 228$, $P < 0.001$;5龄: $F = 289.56$, $df = 7, 215$, $P < 0.001$)(表3)。

由表4看出,灰飞虱卵和若虫发育起点温度分别为10.17和7.51℃,有效积温分别为109.52和319.63日度。雌性若虫的发育起点温度(7.31℃)略低于雄性若虫(7.73℃),但其有效积温则略高于雄性若虫。

表5显示了灰飞虱在自然条件下各世代若虫的发育历期,各代若虫发育历期存在显著差异(若虫: $F = 63\,124.89$, $df = 6, 4\,635$, $P < 0.001$;雌若虫: $F = 33\,212.74$, $df = 6, 2\,413$, $P < 0.001$;雄若虫: $F = 30\,519.61$, $df = 6, 2\,215$, $P < 0.001$)。第1~6代的发育历期分别为23.08, 23.13, 21.34, 25.24, 18.35和25.75 d。7月中旬高温下孵化的第4代若虫(25.24 d)相比6月中旬孵化的第3代若虫(21.34 d)和8月底孵化的第5代若虫(18.35 d)发育历期显著延长($P < 0.05$),表明高温对若虫的生长发育有一定的抑制作用。根据3629头越冬个体若虫期的观察,最长达到187 d,最短为143 d,平均若虫期为 162.99 ± 0.12 d。

2.3 温度对灰飞虱繁殖特性的影响

从表6可以看出,在18~28℃,产卵前期随温度升高而呈显著缩短趋势($F = 258.08$, $df = 6, 341$, $P < 0.001$),而30℃时,产卵前期(3.25 d)显著长于26℃(2.57 d)和28℃(1.93 d)($P < 0.001$)。产卵期在各温度间存在显著差异($F = 266.37$, $df =$

表 1 灰飞虱在南昌的年生活史(2012 年)
Table 1 Annual life history of *Laodelphax striatellus* in Nanchang, Jiangxi in 2012

世代 Generation	月 Month																													
	1 - 3			4			5			6			7			8			9			10			11			12		
	Jan. - Mar.			Apr.			May			Jun.			Jul.			Aug.			Sep.			Oct.			Nov.			Dec.		
	F	S	L	F	S	L	F	S	L	F	S	L	F	S	L	F	S	L	F	S	L	F	S	L	F	S	L	F	S	L
越冬代 Overwintering	●	●	●	●	●	●																								
第 1 代 1st generation				*	*	*	*	*	*																					
第 2 代 2nd generation										○	○	○																		
第 3 代 3rd generation													+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
第 4 代 4th generation																*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
第 5 代 5th generation																														
第 6 代 6th generation																														
第 7 代 7th generation																														

+ : 成虫 Adult; ○ : 发育若虫 Non-diapausing nymph; ⊙ : 发育若虫和滞育若虫共存 Coexistence of non-diapausing and diapausing nymphs; * : 卵 Egg; ● : 越冬若虫 Overwintering nymph. F, S, L 分别表示每个月的上、中、下旬。F, S and L represent the 1st, 2nd and last 10-day period of a month, respectively.

表 2 不同温度下灰飞虱的卵和若虫历期(d)

Table 2 Developmental duration (d) of egg and nymph of *Laodelphax striatellus* at different constant temperatures

温度(°C) Temperature	卵期(d) Egg	若虫期(d) Nymph		
		♂ + ♀	♀	♂
18	13.29 ± 0.04 a (522)	31.63 ± 0.15 a (468)	32.05 ± 0.22 a (238)	31.20 ± 0.20 a (230)
20	11.09 ± 0.03 b (1 070)	25.19 ± 0.13 b (477)	25.65 ± 0.18 c (244)	24.70 ± 0.18 b (233)
22	9.91 ± 0.03 c (528)	22.34 ± 0.12 d (415)	22.72 ± 0.17 e (202)	21.99 ± 0.17 e (213)
24	8.20 ± 0.05 d (566)	19.43 ± 0.14 e (432)	20.10 ± 0.19 f (222)	18.73 ± 0.20 f (210)
26	7.06 ± 0.02 e (1 052)	18.23 ± 0.11 f (428)	18.62 ± 0.15 g (229)	17.78 ± 0.15 g (199)
28	6.03 ± 0.02 f (775)	15.56 ± 0.07 g (468)	15.90 ± 0.10 h (238)	15.21 ± 0.09 h (230)
30	5.86 ± 0.03 g (549)	25.18 ± 0.34 b (203)	26.38 ± 0.50 b (103)	23.95 ± 0.43 c (100)
32	5.60 ± 0.03 h (465)	23.41 ± 0.52 c (96)	24.15 ± 0.71 d (47)	22.69 ± 0.75 d (49)

表中数据为平均值 ± 标准误, 同列数据后不同字母表示差异显著 (Duncan 氏多重比较, $P < 0.05$); 括号中为观察样本数。下表同。Data in the table are means ± SE. Values in the same column followed by different letters are significantly different at the 0.05 level based on one-way ANOVA and Duncan's multiple range test. The number of samples measured is in parentheses. The same for the following tables.

表 3 不同温度下灰飞虱各龄若虫的发育历期 (d)

Table 3 Duration (d) of different nymphal instars of *Laodelphax striatellus* at different constant temperatures

温度(°C) Temperature	1 龄 1st instar	2 龄 2nd instar	3 龄 3rd instar	4 龄 4th instar	5 龄 5th instar
18	5.71 ± 0.12 a (38)	5.10 ± 0.11 a (32)	5.22 ± 0.10 b (31)	5.61 ± 0.10 c (30)	8.05 ± 0.10 a (30)
20	4.78 ± 0.07 b (39)	4.49 ± 0.08 b (34)	4.41 ± 0.09 c (32)	4.61 ± 0.08 d (32)	5.49 ± 0.08 d (32)
22	4.37 ± 0.08 c (38)	4.07 ± 0.09 c (37)	3.85 ± 0.10 d (35)	3.98 ± 0.11 e (35)	5.05 ± 0.09 e (35)
24	3.56 ± 0.08 d (40)	3.46 ± 0.17 d (38)	3.24 ± 0.15 e (36)	3.71 ± 0.16 ef (36)	4.05 ± 0.08 f (34)
26	3.05 ± 0.10 e (40)	3.34 ± 0.17 d (39)	2.68 ± 0.09 f (37)	3.51 ± 0.09 f (34)	3.71 ± 0.12 g (34)
28	2.98 ± 0.09 e (37)	3.12 ± 0.11 d (36)	2.63 ± 0.08 f (32)	3.02 ± 0.11 g (32)	3.20 ± 0.09 h (32)
30	2.51 ± 0.10 f (30)	2.68 ± 0.10 e (25)	6.59 ± 0.15 a (21)	6.10 ± 0.13 b (19)	7.61 ± 0.16 b (14)
32	2.54 ± 0.09 f (25)	4.44 ± 0.12 b (23)	6.59 ± 0.09 a (20)	10.98 ± 0.21 a (18)	6.83 ± 0.11 c (12)

表 4 灰飞虱的发育起点温度(*t*)和有效积温(*k*)Table 4 Lower developmental threshold (*t*) and the effective accumulated temperatures (*k*) of *Laodelphax striatellus*

	发育起点温度(°C) Lower developmental threshold (<i>t</i>)	有效积温(日度) Effective accumulated temperatures (degree-days) (<i>k</i>)
卵 Egg (♂ + ♀)	10.17 ± 0.08	109.52 ± 0.62
若虫 Nymph (♂ + ♀)	7.51 ± 0.16	319.63 ± 3.32
雄若虫 Nymph (♂)	7.73 ± 0.22	307.94 ± 4.37
雌若虫 Nymph (♀)	7.31 ± 0.23	331.04 ± 4.82

6, 255, $P < 0.001$), 在 22°C 最长, 为 24.3 d; 30°C 下最短, 仅为 4.2 d。在 18 ~ 28°C, 每雌平均产生的若虫数随温度的升高而增加, 即从 101 头增加到 174 头; 在高温 30°C 下, 每雌平均产生的若虫数仅为 3 头, 各温度处理间存在显著差异 ($F = 66.61$, $df = 6, 45$, $P < 0.001$)。雌虫寿命在 20, 22 和 24°C 最长(25.6 ~ 26.8 d), 30 和 32°C 下最短(4.9 ~ 9.2 d), 与其他温度下的雌虫寿命存在显著差异 ($F = 49.19$, $df = 7, 232$, $P < 0.001$)。雄虫寿命较雌虫寿命短, 各温度间的雄虫寿命也存在显著差异 ($F = 38.01$, $df = 7, 232$, $P < 0.001$)。

表 5 灰飞虱在室外各代若虫发育历期

Table 5 Nymphal duration of different generations of *Laodelphax striatellus* outdoors

世代 Generation	孵化时间(月/日) Hatching time (month/day)	若虫历期 Nymphal duration (d)		
		♂ + ♀	♀	♂
越冬代 Overwintering generation	9/16 - 11/29	162.99 ± 0.12 a (3 629)	163.43 ± 0.16 a (1 896)	162.53 ± 0.17 a (1 733)
第 1 代 1st generation	4/21	23.08 ± 0.11 c (294)	23.49 ± 0.13 cd (153)	22.63 ± 0.16 bc (141)
第 2 代 2nd generation	5/22	23.13 ± 0.16 c (283)	23.20 ± 0.23 cd (142)	23.06 ± 0.23 bc (141)
第 3 代 3rd generation	6/19	21.34 ± 0.45 d (100)	21.50 ± 0.62 de (48)	21.19 ± 0.67 c (52)
第 4 代 4th generation	7/19	25.24 ± 0.44 b (34)	25.53 ± 0.60 bc (19)	24.87 ± 0.67 b (15)
第 5 代 5th generation	8/28	18.35 ± 0.31 e (106)	19.56 ± 0.47 e (52)	17.19 ± 0.34 d (54)
第 6 代 6th generation	9/30	25.75 ± 0.32 b (196)	26.36 ± 0.48 b (110)	24.97 ± 0.37 b (86)

表 6 不同恒温下灰飞虱的产卵前期、产卵期、产若虫量和成虫寿命
Table 6 Pre-oviposition duration, oviposition duration, the number of nymphs produced by per female and adult longevity of *Laodelphax striatellus* at different constant temperatures

温度 (°C) Temperature	产卵前期 (d) Pre-oviposition duration	产卵期 (d) Oviposition duration	单雌产若虫量 Number of nymphs produced per female	雌虫寿命 (d) Longevity of females	雄虫寿命 (d) Longevity of males
18	6.88 ± 0.10 a (33)	17.90 ± 0.30 de (50)	101.38 ± 3.82 c (40)	21.60 ± 1.24 b (29)	17.73 ± 1.12 bc (24)
20	3.77 ± 0.05 b (84)	18.57 ± 0.26 cd (30)	138.13 ± 4.88 b (42)	26.80 ± 1.40 a (30)	20.20 ± 1.54 ab (30)
22	3.55 ± 0.05 bc (84)	24.29 ± 0.25 a (35)	148.50 ± 5.06 ab (46)	25.60 ± 1.53 a (30)	22.07 ± 1.53 a (30)
24	3.29 ± 0.13 cd (45)	20.86 ± 0.17 b (35)	153.50 ± 6.12 ab (41)	26.36 ± 1.03 a (30)	22.17 ± 0.75 a (28)
26	2.57 ± 0.08 e (44)	19.30 ± 0.19 c (46)	158.63 ± 5.22 a (45)	20.13 ± 1.38 b (29)	15.93 ± 0.93 c (28)
28	1.93 ± 0.10 f (46)	17.36 ± 0.20 e (55)	163.63 ± 7.76 a (37)	19.60 ± 1.12 b (29)	15.00 ± 0.91 c (26)
30	3.25 ± 0.28 d (12)	4.18 ± 0.35 f (11)	2.75 ± 1.11 d (20)	9.17 ± 0.63 c (27)	7.97 ± 0.87 d (22)
32	-	-	-	4.93 ± 0.49 d (23)	4.00 ± 0.39 e (21)

2.4 温度对灰飞虱性比和翅型的影响

从表 7 可以看出, 各温度下灰飞虱的性比无显著差异 ($P > 0.05$), 均接近 1:1。在 18 ~ 28°C 羽化的长翅成虫比率 (90% ~ 98%) 显著高于短翅成虫比率 (2% ~ 10%) ($P < 0.01$); 在 30 和 32°C, 短翅型比率上升到 21% ~ 22%, 但仍然显著低于长翅型比率。在各种温度下产生的长翅型成虫中, 性比接近 1:1, 没有显著差异 ($P > 0.05$)。在各种温度下产生的短翅型中, 雌性比率均显著高于雄性 ($P < 0.01$)。

从表 8 可以看出, 灰飞虱在室外各世代的性比没有显著性差异, 均接近 1:1。各世代的翅型比则存在显著差异, 第 1 - 5 代产生的长翅型比率显著高于短翅型 ($P < 0.01$), 而越冬代和第 6 代产生的短翅型比率显著高于长翅型 ($P < 0.01$), 特别是越冬代羽化的成虫 85% 为短翅型。在各代所产生的长翅型中, 越冬代、第 1 代、第 3 代、第 4 代和第 6 代的性比没有显著差异 ($P > 0.05$), 第 2 代和第 5 代的性比存在显著差异 ($P < 0.01$), 雄虫明显多于雌虫。在各代所产生的短翅型中, 越冬代和第 3 代产生的性比没有差异 ($P > 0.05$), 其他各代性比均存在极显著差异 ($P < 0.01$), 雌性显著多于雄性。

2.5 越冬生物学

2.5.1 越冬若虫滞育的发生: 灰飞虱越冬若虫滞育的发生如图 2 所示, 2011 年 9 月 16 日孵化的若虫有少量个体发生滞育, 滞育率为 4.17%, 50% 个体进入滞育的日期是 10 月 14 日, 10 月 22 日以后孵化的若虫 100% 进入越冬滞育。2012 年 9 月 22 日孵化的若虫有少量个体发生滞育, 滞育率为 6.67%, 50% 个体进入滞育的日期是 9 月 27 日, 10

月 10 日以后孵化的若虫 100% 进入越冬滞育。2011 年初始进入滞育的时间比 2012 年提前了 6 d, 而 50% 个体进入滞育的时间比 2012 年推迟了 18 d。

2.5.2 越冬龄期: 根据我们 2 年对 3 629 头若虫越冬龄期的观察, 9 月下旬至 10 月上旬孵化的若虫 (212 头) 越冬前能蜕皮 4 次, 以 5 龄若虫越冬; 10 月中旬孵化的若虫 (985 头) 越冬前能蜕皮 3 次, 以 4 龄若虫越冬; 10 月下旬孵化的若虫 (1 309 头) 越冬前能蜕皮 2 次, 以 3 龄若虫越冬; 11 月上中旬孵化的若虫 (1 058 头) 越冬前能蜕皮 1 次, 以 2 龄若虫越冬; 11 月下旬孵化的若虫 (65 头), 直接以 1 龄若虫越冬。因此, 灰飞虱在南昌地区能以 1 - 5 龄若虫越冬。根据灰飞虱越冬后蜕皮的观察, 以 5 龄若虫越冬的个体第 2 年春季还能蜕皮 1 次, 进入 6 龄后再羽化, 而以 4, 3, 2 和 1 龄若虫越冬的个体分别在第 2 年春季蜕皮 1, 2, 3 和 4 次, 进入 5 龄后再羽化。

2.5.3 越冬若虫春季羽化时间: 2011 和 2012 年的越冬若虫于次年羽化的进度如图 3 所示。从图 3 可以看出, 2012 年灰飞虱越冬代若虫于 3 月 27 日开始羽化, 50% 个体羽化的时间在 4 月 5 日, 4 月 23 日全部羽化完, 羽化持续时间为 28 d; 而 2013 年越冬若虫于 3 月 5 日开始羽化, 50% 个体羽化的时间在 3 月 21 日, 4 月 30 日羽化结束, 羽化持续时间为 57 d。

2.5.4 越冬代成虫产卵前期、产卵期和寿命: 表 9 显示了越冬若虫在次年 3 月中旬、4 月初、4 月中旬和 4 月下旬羽化成虫的产卵前期、产卵期和寿命。

表 7 在 15L:9D 光周期下温度对灰飞虱翅型分化的影响
Table 7 Effect of temperature on wing dimorphism of *Laodelphax striatellus* under 15L:9D

温度(℃) Temperature	N	性比 Sex ratio (♀:♂)	翅型比(长:短) Wing dimorphism ratio (Macropter:brachyptery)	长翅型性比 Sex ratio of the macroptery (♀:♂)	短翅型性比 Sex ratio of the brachyptery (♀:♂)
18	468	1: 0.97 ^{ns}	0.92: 0.08 ^{**}	0.49: 0.51 ^{ns}	0.79: 0.21 ^{**}
20	477	1: 0.95 ^{ns}	0.92: 0.08 ^{**}	0.49: 0.51 ^{ns}	0.75: 0.25 ^{**}
22	415	1: 1.05 ^{ns}	0.98: 0.02 ^{**}	0.48: 0.52 ^{ns}	0.89: 0.11 ^{**}
24	432	1: 0.95 ^{ns}	0.95: 0.05 ^{**}	0.50: 0.50 ^{ns}	0.90: 0.10 ^{**}
26	428	1: 0.87 ^{ns}	0.95: 0.05 ^{**}	0.52: 0.48 ^{ns}	0.86: 0.14 ^{**}
28	468	1: 0.97 ^{ns}	0.90: 0.10 ^{**}	0.46: 0.54 ^{ns}	0.94: 0.06 ^{**}
30	203	1: 0.97 ^{ns}	0.79: 0.21 ^{**}	0.41: 0.59 ^{ns}	0.88: 0.12 ^{**}
32	96	1: 1.04 ^{ns}	0.78: 0.22 ^{**}	0.41: 0.59 ^{ns}	0.76: 0.24 ^{**}

数据后双星号表示性比、翅型比、长(短)翅型性比与 0.5 存在极显著差异($P < 0.01$); ns 表示无显著差异(采用非参数检验中的二项分布法进行检验)。下表同。Double asterisks following the data show significant difference in sex ratio, wing dimorphism ratio, sex ratio of the macroptery and sex ratio of the brachyptery compared with 0.5 using the binomial distribution test following non-parametric test ($P < 0.01$); ns shows no significant difference. The same for the following tables.

表 8 灰飞虱在室外各代成虫的翅型及性比
Table 8 Wing dimorphism and sex ratio of different generations of *Laodelphax striatellus* adults outdoors

世代 Generation	羽化时间(月/日) Emergence time (month/day)	N	性比 Sex ratio (♀:♂)	翅型比(长:短) Wing dimorphism ratio (macropter:brachyptery)	长翅型性比 Sex ratio of the macroptery (♀:♂)	短翅型性比 Sex ratio of the brachyptery (♀:♂)
越冬代 Overwintering generation	3/27 - 4/23	3 629	1: 0.95 ^{ns}	0.15: 0.85 ^{**}	0.40: 0.60 ^{ns}	0.53: 0.47 ^{ns}
第 1 代 1st generation	5/9 - 5/18	294	1: 0.91 ^{ns}	0.92: 0.08 ^{**}	0.50: 0.50 ^{ns}	0.78: 0.22 ^{**}
第 2 代 2nd generation	6/11 - 6/22	283	1: 0.98 ^{ns}	0.66: 0.34 ^{**}	0.39: 0.61 ^{**}	0.73: 0.27 ^{**}
第 3 代 3rd generation	7/5 - 7/21	100	1: 1.11 ^{ns}	0.90: 0.10 ^{**}	0.48: 0.52 ^{ns}	0.44: 0.56 ^{ns}
第 4 代 4th generation	8/13 - 8/15	34	1: 0.79 ^{ns}	0.74: 0.26 ^{**}	0.48: 0.52 ^{ns}	0.78: 0.22 ^{**}
第 5 代 5th generation	9/9 - 9/26	106	1: 1.04 ^{ns}	0.72: 0.28 ^{**}	0.34: 0.66 ^{**}	0.87: 0.13 ^{**}
第 6 代 6th generation	10/20 - 11/8	196	1: 0.78 ^{ns}	0.32: 0.68 ^{**}	0.42: 0.58 ^{ns}	0.63: 0.37 ^{**}

结果表明,不同时期羽化的雌成虫在自然条件下的产卵前期存在显著性差异($F = 105.08$, $df = 3$, 126 , $P < 0.001$),产卵前期随时间的推移逐渐缩短,从 8 d 降至 3 d。产卵期也存在显著差异($F = 12.95$, $df = 3$, 126 , $P < 0.001$),分别为 16.51, 17.33, 17.69 和 16.25 d。成虫寿命存在显著差异

(平均寿命: $F = 5.07$, $df = 3$, 262 , $P = 0.002$; 雌虫寿命: $F = 3.35$, $df = 3$, 129 , $P = 0.021$; 雄虫寿命: $F = 3.23$, $df = 3$, 129 , $P = 0.025$),3 月下旬羽化的成虫,其寿命(22.4 d)显著长于 4 月下旬羽化的成虫(17.6 d) ($P < 0.01$)。不同时间羽化的成虫,雌虫寿命长于雄虫。

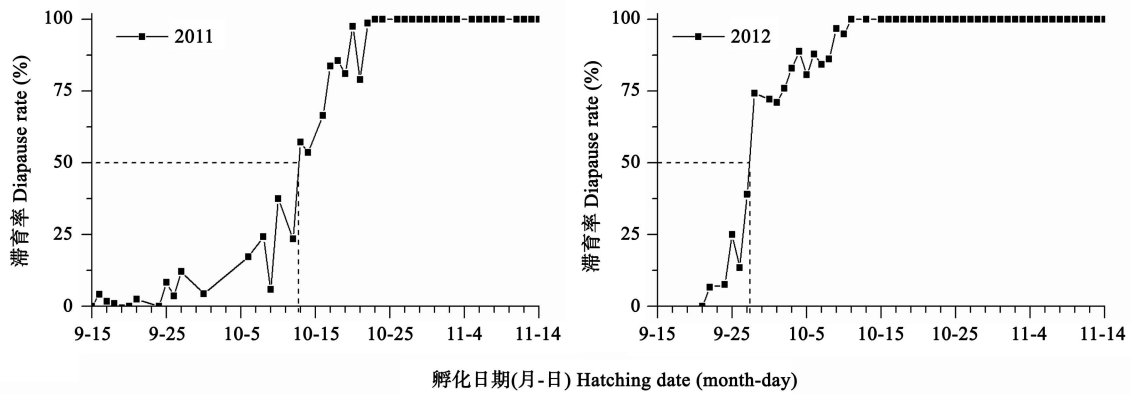


图2 灰飞虱室外不同时间孵化的若虫滞育的发生

Fig. 2 Incidence of nymph diapause of *Laodelphax striatellus* hatched on different dates outdoors
 每点观察样本数为 59 ~ 336 头。N = 59 ~ 336 for each point.

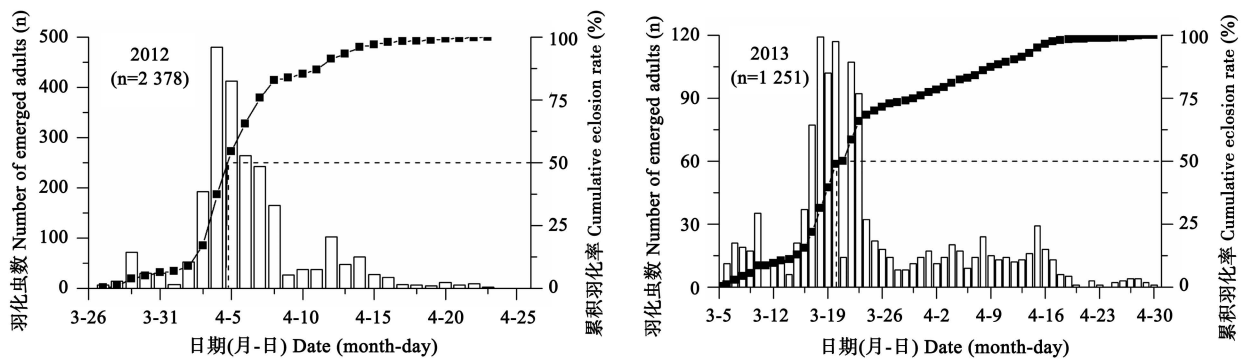


图3 越冬代若虫室外春季羽化情况

Fig. 3 Adult eclosion of the overwintering generation of *Laodelphax striatellus* nymphs outdoors in spring

表9 越冬代成虫在自然条件下的产卵前期、产卵期和寿命

Table 9 Pre-oviposition and oviposition duration and longevity of overwintering adults under natural conditions

羽化时间(月/日) Emergence time (month/day)	对数 Pairs	产卵前期(d) Pre-oviposition duration	产卵期(d) Oviposition duration	平均寿命(d) Mean longevity	雌虫寿命(d) Longevity of females	雄虫寿命(d) Longevity of males
3/26	57	8.29 ± 0.13 a	16.49 ± 0.15 b	22.44 ± 0.87 a	23.04 ± 1.31 ab	21.84 ± 1.17 a
4/5	30	7.14 ± 0.15 b	17.33 ± 0.09 a	22.85 ± 1.03 a	26.03 ± 1.45 a	19.67 ± 1.21 ab
4/16	23	6.43 ± 0.39 c	17.65 ± 0.18 a	19.76 ± 1.07 ab	20.96 ± 1.62 b	18.57 ± 1.41 ab
4/27	20	3.15 ± 0.15 d	16.25 ± 0.25 b	17.63 ± 0.09 b	18.87 ± 1.39 b	16.39 ± 1.04 b

3 讨论

本实验通过在室外连续世代繁殖灰飞虱，首次揭示了灰飞虱在南昌一年能发生 4 ~ 7 代，田间世代重叠现象明显。造成该虫化性分化和世代重叠的原因主要是因为越冬代成虫羽化时间长(28 ~ 57 d)及各代雌虫产卵期长(越冬代为 16 ~ 17 d; 18 ~

28℃为 17 ~ 24 d)所致。因此，2012 越冬代最早羽化的个体连续繁殖了 7 代，最迟羽化的仅繁殖了 4 代，也导致了 4 月份后不同世代的相同虫态同时出现。本实验通过 2011 和 2012 年野外系统的调查研究，首次探明了灰飞虱在南昌地区 9 月中旬和 9 月下旬初孵化的若虫有部分个体进入越冬，10 月中旬初和 10 月中旬孵化的若虫全部进入越冬，进入越冬时间的迟早主要取决于 9 月和 10 月上旬的气

温,如 50% 个体进入滞育的时间比 2012 年推迟了 18 d。2011 年进入滞育的时间比较早,是因为 2011 年 9 月 16 日孵化的若虫正好碰上连续 5 d 寒露风,这 5 d 的日平均气温均低于 20℃,而 2012 年同期的温度达到 22℃。2011 年 50% 个体进入滞育的时间比 2012 年推迟是因为 9 月下旬至 10 月上旬的日平均气温,2011 年(19.1℃)比 2012 年(21.5℃)低 2.4℃。越冬若虫于 3 月初和 3 月下旬开始羽化,4 月下旬越冬若虫羽化完毕,越冬代若虫羽化的迟早主要取决于 3 月份的温度,如 50% 个体羽化的时间,2013 年比 2012 年提前了 15 d 是因为 2013 年 3 月份日平均气温(13.4℃)比 2012 年 3 月份日平均气温(10.6℃)高出 2.8℃。本研究为该虫发生期的预测预报提供了基础资料。本研究同时探明了灰飞虱在南昌地区能以 1-5 龄若虫越冬,越冬龄期的差异是由于若虫进入滞育的时间不同所致,11 月下旬孵化的若虫,直接以 1 龄若虫越冬,9 月下旬至 10 月上旬孵化进入滞育的若虫则以 5 龄若虫越冬。因此,农业昆虫学教课书(洪晓月和丁锦华,2007)报道灰飞虱在各地是以 3、4 龄若虫越冬需要订正。事实上,林志伟等(2004)对黑龙江省垦区稻田灰飞虱越冬虫态的调查亦表明,灰飞虱能以 2-5 龄若虫在杂草丛中越冬。

温度是影响昆虫生长发育和繁殖的最重要的因素,一般而言,各虫态的发育历期随温度升高而缩短。在本研究中,在 18~32℃ 范围内,灰飞虱卵的发育历期随温度的升高而逐渐缩短;而若虫的发育历期在 18~28℃ 范围内是随温度的升高而逐渐缩短;当温度上升到 30 和 32℃ 时,若虫的发育历期反而延长,显著长于 22~28℃ 下的发育历期。我们的室外研究也表明,在 7 月份高温下(>30℃)生长发育的第 4 代若虫,其发育历期(25 d)显著长于在 6 月中旬生长发育的第 3 代若虫(21 d)和 8 月下旬生长发育的第 5 代若虫(18 d)。室内外的研究结果均表明高温对若虫的生长发育有一定的抑制作用。我们研究结果与浦茂华(1963)、Hachiya (1990)和张爱民等(2008)的研究结果是一致的。事实上,我们的研究还进一步发现,在恒定的 30 和 32℃ 高温下,有些个体能够顺利羽化(表 1),大部分若虫则在 3-4 龄时停止发育,但这些停止发育个体在第 60 天全部死亡,如果这些个体在若虫期第 30 天后转到 25 或 28℃ 饲养一段时间后,部分个体能够恢复发育而羽化。室外试验也观察到,2012 年 7 月 3 日孵化的 50 头若虫于室外饲养,全部若虫进入夏

季休眠,其中 1 头若虫于 8 月 31 日羽化,若虫期达到 59 d。因此,我们推测该虫存在夏季滞育,但进一步研究是必要的。灰飞虱的繁殖力亦受到温度的强烈影响。研究表明,灰飞虱在温度为 25~28℃ 时繁殖力最强(Hachiya, 1990; 孙兴全等, 2000; 张爱民等, 2008)。本研究得出灰飞虱在 22~28℃ 下的产若虫量随温度升高逐渐增大,从 22℃ 下的 149 头增长到 28℃ 下的 163 头,但处理间没有显著差异。

我们的结果显示了卵的发育起点温度(10.17℃)和若虫的发育起点温度(7.51℃)完全不同,不符合发育速率等比假说(van Rijn *et al.*, 1995)。这个假说认为,变温动物各发育阶段的发育时间不受温度影响,因此,变温动物不同发育阶段的发育起点温度是一致的。这个假说虽然已在一些昆虫和螨类得到证实(Jarošík *et al.*, 2002, 2004; Sandhu *et al.*, 2011),但看来并不适用于所有的昆虫。此外,张爱民等(2008)报道了灰飞虱卵和若虫的发育起点温度也不同,分别为 11.6 和 13.4℃。

灰飞虱在 18~32℃ 恒温下及室外 1-7 代的性比结果表明,雌虫略多于雄虫,但没有显著差异,雌雄比均接近 1:1,表明性比受温度的影响较小。然而,当将长翅型个体和短翅型个体分开来计算它们的性比时,我们发现在长翅型中,雌雄比在各恒温下和室外越冬代、第 1, 3, 4 和 6 代没有显著差异,雄虫略多于雌虫,雌雄比接近 1:1; 仅在室外第 2 和 5 代,雄虫显著多于雌虫。在短翅型中,恒温下雌性显著多于雄性; 室外越冬代和第 3 代雌雄比没有显著差异,接近 1:1,而其他世代雌虫显著多于雄虫。灰飞虱在 18~32℃ 恒温下及室外 1-7 代的翅型分化表明,除了越冬代若虫羽化出来的成虫的短翅型数量(85%)显著高于长翅型的数量(15%)外,其他条件下羽化的成虫均以长翅型占绝对优势。我们的结果还表明,在短翅型成虫中,雄虫的分化率并不很低,恒温下的雄虫的分化率占了 6%~25%,其中在 18 和 20℃ 低温下和 32℃ 高温下雄虫的分化率超过了 20%; 室外各代雄虫的分化率最低为 13%(第 5 代),最高达到 56%(7 月份高温下产生的第 3 代)。这与蔡邦华等(1964)提出的在天津地区短翅型雌虫经常可见,短翅型雄虫则极为稀少不相符合,这可能表明灰飞虱南北种群翅型的分化有所不同。

参考文献 (References)

Cai BH, Huang FS, Feng WX, Fu YR, Dong QF, 1964. Study on

- Delphacodes striatellus* (Fallén) (Homoptera: Delphacidae) in North China. *Acta Entomologica Sinica*, 13(4): 552–571. [蔡邦华, 黄复生, 冯维熊, 傅亿荣, 董其芬, 1964. 华北稻区灰飞虱的研究. *昆虫学报*, 13(4): 552–571]
- Ding JH, 1995. *Agricultural Entomology*. Jiangsu Science and Technology Publishing House, Nanjing. 203–207. [丁锦华, 1995. *农业昆虫学*. 南京: 江苏科学技术出版社. 203–207]
- Hachiya K, 1990. Effect of temperature on the developmental velocity of small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén). *Annual Report of the Society of Plant Protection of North Japan*, 41: 112–113.
- Hong XY, Ding JH, 2007. *Agricultural Entomology*. China Agriculture Press, Beijing. 98–99. [洪晓月, 丁锦华, 2007. *农业昆虫学*. 北京: 中国农业出版社. 98–99]
- Hu YH, Zuo XF, Su JD, Liu HS, 2010. The lower developmental threshold and effective accumulated temperatures of *Laodelphax striatellus* (Fallén). *Shandong Agricultural Sciences*, 48(1): 75–77. [胡英华, 左秀峰, 苏加岱, 刘汉舒, 2010. 灰飞虱的发育起点温度及有效积温的研究. *山东农业科学*, 48(1): 75–77]
- Jarošík V, Honěk A, Dixon AFG, 2002. Developmental rate isomorphy in insects and mites. *American Naturalist*, 160: 497–510.
- Jarošík V, Kratochvíl L, Honěk A, Dixon AFG, 2004. A general rule for the dependence of developmental rate on temperature in ectothermic animals. *Proceedings of Royal Society of London B*, 271 (Suppl. 4): S219–S221.
- Li JC, Li GZ, Gao LQ, Li QS, 1998. Research of occurrence regularity of *Laodelphax striatellus* (Fallén). *Beijing Agricultural Sciences*, 16(6): 24–27. [李济宸, 李桂珍, 高立起, 李青松, 1998. 灰飞虱发生规律的研究. *北京农业科学*, 16(6): 24–27]
- Lin FG, Cheng CG, Zhao Y, 2006. Practical experience of controlling strategies in rice stripe disease. *China Plant Protection*, 26(1): 13–15. [林付根, 成长庚, 赵阳, 2006. 水稻条纹叶枯病治虫防病策略的实践体会. *中国植保导刊*, 26(1): 13–15]
- Lin ZW, Liu Y, Xin HP, 2004. A primary study of *Laodelphax striatellus* (Fallén) bio-character in cold region rice. *Journal of Heilongjiang August First Land Reclamation University*, 16(2): 15–18. [林志伟, 刘洋, 辛惠普, 2004. 寒地稻田灰飞虱生物学特性初步研究. *黑龙江八一农垦大学学报*, 16(2): 15–18]
- Otsu A, Matsumura M, Sanada-Morimura S, Takeuchi H, Watanabe T, Ohtsu R, Inoue H, 2010. The 2008 overseas mass migration of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*, and subsequent outbreak of rice stripe disease in western Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 45(2): 259–266.
- Pu MH, 1963. A preliminary study on the small brown planthopper, *Delphacodes striatellus* (Fallén) in South Jiangsu. *Acta Entomologica Sinica*, 12(2): 117–135. [浦茂华, 1963. 苏南灰飞虱 *Delphacodes striatellus* (Fallén) 的初步研究. *昆虫学报*, 12(2): 117–135]
- Sandhu HS, Shi PJ, Kuang XJ, Xue FS, Ge F, 2011. Applications of the bootstrap to insect physiology. *Florida Entomologist*, 94: 1036–1041.
- Sun XQ, Wu JJ, Wu AZ, Zhi YE, 2000. Studies on the bionomics of *Laodelphax striatellus* (Fallén). *Journal of Shanghai Agricultural College*, 18(2): 151–154. [孙兴全, 吴静菊, 吴爱忠, 支月娥, 2000. 灰飞虱生物学特性研究. *上海农学院学报*, 18(2): 151–154]
- van Rijnp CJ, Mollema C, Steenhuis-Broers GM, 1995. Comparative life history studies of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber. *Bulletin of Entomology Research*, 85: 285–297.
- Wang LF, Shi PJ, Chen C, Xue FS, 2013. Effect of temperature on the development of *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae). *Journal of Economic Entomology*, 106(1): 107–114.
- Wilson MR, Claridge MF, 1991. *Handbook for the Identification of Leafhoppers and Planthoppers of Rice*. CAB International, London. 142 pp.
- Zhang AM, Liu XD, Zhai BP, Gu XY, 2008. Influences of temperature on biological characteristics of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Homoptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(6): 640–645. [张爱民, 刘向东, 翟保平, 顾晓莹, 2008. 温度对灰飞虱生物学特性的影响. *昆虫学报*, 51(6): 640–645]
- Zhang HY, Diao YG, Yang HB, Zhao Y, Zhang XX, Zhai BP, 2011. Population dynamics and migration characteristics of the small brown planthopper in spring in Jining, Shandong Province. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(5): 1298–1308. [张海燕, 刁永刚, 杨海博, 赵悦, 张孝羲, 翟保平, 2011. 山东济宁灰飞虱春季种群动态及迁飞特性. *应用昆虫学报*, 48(5): 1298–1308]

(责任编辑: 袁德成)