

南方水稻黑条矮缩病毒诱导的水稻挥发物及白背飞虱成虫对其组分的行为反应

王璐丰, 胡奎, 贺华良, 丁文兵, 李有志*

(湖南农业大学植物保护学院, 长沙 410128)

摘要:【目的】南方水稻黑条矮缩病毒(Southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV)是白背飞虱 *Sogatella furcifera* 在稻苗间传播的一种持久性病毒。本研究旨在调查 SRBSDV 是否诱导水稻挥发物的含量及成分发生变化,并探究变化的组分是否对白背飞虱具引诱或驱避作用。【方法】采用动态顶空法收集 3 个水稻品种病/健植株的挥发物,利用气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)分析各品种不同生育期病/健植株挥发物的组分,使用嗅觉测定仪测定了白背飞虱对病株特有挥发物的嗅觉行为反应。【结果】从健株检测到 11 大类化合物共 36 种;从病株检测到 12 大类化合物共 37 种。病株特有挥发物 12 种,即正十六烷、癸醚、butyl octyl phthalate、正十八烷、己二酸二异丁酯、正十五碳醛、十六烷酸甲酯、2-methylhexacosane、二苯甲酮、雪松醇、正二十烷和叶绿醇;病/健株中共有但含量差异显著的挥发物 6 种,即 1-tricosene、octadecanal、萘、植酮、正十二烷醇和 2,6-二叔丁基对甲酚。嗅觉选择实验表明,在 50 $\mu\text{L/L}$ 浓度下,仅叶绿醇对白背飞虱成虫(健康与饲毒)表现出显著的驱避活性。【结论】SRBSDV 的侵染改变了水稻挥发物的组分,且不同品种、不同生育期挥发物组分均具差异。叶绿醇为孕穗期荣优华占病株特有挥发物,对健康与饲毒白背飞虱均有驱避活性,是否有助于促进该病毒传播,尚需进一步验证。

关键词: 白背飞虱; 南方水稻黑条矮缩病毒; 水稻挥发物; 嗅觉行为; 驱避作用

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2017)04-0412-09

Southern rice black-streaked dwarf virus-induced volatiles from rice plants and behavioral responses of adult *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) to the components of these volatiles

WANG Lu-Feng, HU Kui, HE Hua-Liang, DING Wen-Bing, LI You-Zhi* (College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

Abstract:【Aim】Southern rice black-streaked dwarf virus (SRBSDV) is a persistent virus transmitted by the whitebacked planthopper (WBPH), *Sogatella furcifera*, among rice plants. This research aims to investigate whether SRBSDV can induce the changes in the types and contents of volatiles from rice plants, and the possible relationship between the host orientation behavior of WBPH and the volatile changes.【Methods】The volatiles from SRBSDV-infected and uninfected plants were respectively collected by using the dynamic headspace, and analyzed on GC-MS. The behavioral responses of WBPH to the volatiles detected exclusively in the infected plants were tested by using olfactometer.【Results】Thirty-six volatile compounds belonging to 11 categories were detected from the uninfected plants. Thirty-seven compounds belonging to 12 categories were detected from the SRBSDV-infected plants. Twelve compounds, *i. e.*, *n*-hexadecane, didecyl ether, butyl octyl phthalate, *n*-octadecane, diisobutyl adipate (DA), pentadecanal, methyl hexadecanoate (MH), 2-methylhexacosane, benzophenone, cedrol, *n*-eicosane and plant alcohol, were detected exclusively in the infected plants. Meanwhile, six compounds,

基金项目: 国家自然科学基金项目(31572005); 湖南省教育厅重点项目(15A090)

作者简介: 王璐丰, 男, 1989 年生, 河南焦作人, 硕士研究生, 主要从事害虫综合治理研究, E-mail: wl9276505@126.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: liyouzhi2008@sina.com

收稿日期 Received: 2016-12-29; 接受日期 Accepted: 2017-03-08

i. e., 1-tricosene, octadecanal, naphthalene, perhydrofarnesyl acetone, lauryl alcohol and butylated hydroxytoluene (BHT), were detected both in the infected and uninfected plants, but had significant differences in their contents. Olfactory selection experiments showed that only plant alcohol exhibited distinctly repellent activity against WBPH at the concentration of 50 $\mu\text{L/L}$. 【Conclusion】 The changes in the types and contents of rice volatiles are related to rice varieties and its developmental stages. Plant alcohol is only detected in the rice variety Rongyouhuazhan at the booting stage and has significantly repellent effects on WBPH. However, more research is needed to clarify whether plant alcohol can be helpful for the transmission of SRBSDV.

Key words: *Sogatella furcifera*; Southern rice black-streaked dwarf virus (SRBSDV); rice volatiles; olfactory behavior; repellent effect

南方水稻黑条矮缩病毒 (Southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV) 是斐济病毒属的一新种 (周国辉等, 2010), 该病毒分布广泛, 最南可达越南南部, 最北可达我国山东省 (Ha *et al.*, 2009; Pu *et al.*, 2012)。2009 与 2010 年, 我国稻区该病害发生面积分别为 33 万和 120 万公顷 (刘万才等, 2010; 钟天润等, 2011)。水稻秧苗期感染该病毒后会严重影响产量, 甚至绝收。白背飞虱 *Sogatella furcifera* (whitebacked planthopper, WBPH) 是目前发现的唯一能传播 SRBSDV 的介体昆虫, 传播方式为增殖型循环式, 初孵若虫即可获毒, 经过 11 d 循环期, 3 龄若虫开始具有传毒能力 (曹杨等, 2011)。

近年来, 病毒-介体-寄主三者之间的互作越来越受到关注, 病毒不仅可以改变介体昆虫的生殖与生长 (Czosnek and Ghanim, 2012), 还可以改变介体的行为或间接影响寄主植物与介体昆虫的互作 (Ngumbi *et al.*, 2007; Davis *et al.*, 2012; McMenemy *et al.*, 2012)。已经有很多关于植物病毒改变寄主性状与昆虫行为的报道, 例如黄瓜花叶病毒 (Cucumber mosaic virus, CMV) 诱导植株的整体挥发物含量升高, 降低植株的品质, 可以诱导桃蚜 *Myzus persicae* 优先选择取食染毒植株, 驱使蚜虫取食后迅速离开该植株 (Mauck *et al.*, 2010); 大麦黄矮病毒 (Barley yellow dwarf virus, BYDV) 诱导植株释放较多的挥发物, 同时提高植株的品质, 诱导蚜虫长时间取食 (Jimenez *et al.*, 2004)。经过长时间的协同进化, 植物病毒通过改变寄主植物的性状和调控介体昆虫的行为从而达到自身快速传播的目的 (Ingwell *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2012)。关于 SRBSDV 改变水稻挥发物的报道很少, 特别是该病毒侵染引起变化的水稻挥发物成分是否引起白背飞虱的趋性行为反应还未见报道。本研究收集、分析了 3 个水稻品种 (丰源优 299、圳优 7 号和荣优华占) 病/健株分蘖期与孕穗期的挥发物, 并采用行为

测定法分析单体挥发物对健康与饲毒白背飞虱的趋性行为反应, 旨在找到对白背飞虱有行为活性的挥发物, 为进一步揭示 SRBSDV 改变水稻挥发物从而调控白背飞虱行为的作用机理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

水稻品种分别为丰源优 299 (湖南隆平种业有限公司)、圳优 7 号 (广西恒茂农业科技有限公司)、荣优华占 (江西先农种业有限公司)。本次实验选取的 3 个水稻品种 (丰源优 299、圳优 7 号和荣优华占) 在湖南大面积种植, 这 3 个水稻品种既不抗白背飞虱也不抗 SRBSDV。SRBSDV 曾在湖南大面积暴发, 造成严重的产量损失。将 3 个品种的水稻种子保湿催芽后转移到一次性水杯 (直径 9 cm, 高 15 cm) 中单苗种植, 盆栽水稻在无虫的温室培养, 条件为温度 $28 \pm 1^\circ\text{C}$, 相对湿度 $60\% \pm 5\%$, 光周期 12L: 12D。一批水稻在苗期接种 SRBSDV, 接毒参照曹杨等 (2011) 方法, 利用 RT-PCR 检测接毒水稻是否成功获毒, 具体步骤参照周倩等 (2010) 方法。收集长势基本一致的分蘖期与孕穗期的健康水稻与染病水稻进行实验。

根据收集到病株特有且可购买到的化合物 (叶绿醇、雪松醇、正十八烷、十六烷酸甲酯、正二十烷、己二酸二异丁酯、正十六烷、二苯甲酮、癸醚), 健/病株含量差异且可购买到的化合物 (正十二烷醇、萘、2,6-二叔丁基对甲酚), 从 Sigma-Aldrich 公司购买以上化合物标样。

健康白背飞虱在水稻品种丰源优 299 上连续饲养多代, 人工气候箱的参数设置为: 温度 $26 \pm 1^\circ\text{C}$, 相对湿度 $85\% \pm 5\%$, 光周期 14L: 10D。挑选生长发育一致的长翅型成虫作为试虫样本。饲毒白背飞虱为在感染 SRBSDV 水稻上饲养的白背飞虱种群,

饲养条件同健康飞虱的条件。行为选择实验所用白背飞虱均为成虫。

1.2 水稻挥发物的收集与定性分析

1.2.1 水稻处理:播种 25 d 后,接入携毒的白背飞虱,取食 5 d 后移走所有白背飞虱,20 d 后检测,确定染毒的水稻用于实验。对照组为同期播种的健康水稻。收集前用蒸馏水清洗水稻茎秆、叶片,用锡箔纸包裹整个杯子后再进行收集。

1.2.2 挥发物收集:采用动态顶空收集法收集 3 个水稻品种分蘖期(播种 50 d)、孕穗期(播种 80 d)的健康水稻,和上述 3 个品种及两个时期的染病水稻。3 株同品种水稻作为一个样本,设置 3 次生物学重复。以 Tenax TA(60~80 目,100 mg)为吸附剂,进气流量为 600 mL/min,末端抽气流量为 500 mL/min。采集 4 h 后,取下吸附管,每次用 400 μ L 正己烷(色谱纯)淋洗,洗脱 2 次,1.5 mL 样品瓶收集淋洗液,-20 $^{\circ}$ C 保存。

1.2.3 挥发物的定性分析:利用气相色谱-质谱联用仪(GC-MS, QP-2010)对水稻挥发物淋洗液的化学物质进行分析鉴定,进样量 1 μ L。GC 条件:色谱柱 CD-WAX(30 m \times 0.25 mm \times 0.25 μ m),不分流,He 为载气,恒流模式,流量为 0.91 mL/min;升温程序为,初始温度 100 $^{\circ}$ C,保持 5 min,以 5 $^{\circ}$ C/min 升温至 210 $^{\circ}$ C,保持 13 min。经 GC 分离得到各组分先后进入质谱得到鉴定,溶剂延迟为 2.8 min。MS 条件:EI 源,电子能量 70 eV,质量范围 50~650 amu,全扫描,扫描速度 0.5 s/scan,接口温度 220 $^{\circ}$ C,离子源温度 200 $^{\circ}$ C,灯丝电流 150 μ A,检测器电压 350 V。依据各组分的谱图与 GC/MS 化学工作站中标准物的标准谱图的匹配度,以及各组分与标准物在保留时间上的匹配度,对组分进行定性,根据峰面积进行相对定量。

1.3 白背飞虱对水稻挥发物中单体挥发物的嗅觉行为反应测定

1.3.1 味源处理:将化合物标样溶于正己烷(色谱纯)中,浓度为 5 和 50 μ L/L(标样为液体)或 5 和 50 μ g/L(标样为固体),每次滴加 100 μ L 在滤纸条(1 cm \times 10 cm)上作为味源。空白对照为 100 μ L 正己烷。

1.3.2 嗅觉行为反应测试:参照 Signoretti 等(2012)和 Wang 等(2014)方法使用 Y 型嗅觉仪测定。Y 型嗅觉仪基管长 13 cm,两臂长 10 cm,两臂夹角 60 $^{\circ}$,在两臂 3.5 cm 处做一个标记作为选择的临界线,两端空气流量为 300 mL/min。将 Y 型嗅觉

仪放在一个自制的箱子里(70 cm \times 45 cm \times 30 cm),箱子顶部放置一个 25 W 的白炽灯,白炽灯的位置距离 Y 型嗅觉仪两臂顶部中间正上方 25 cm 处。将单头白背飞虱成虫放入 Y 型嗅觉仪直管内,当白背飞虱到达两臂交汇处开始计时,观察 10 min 内白背飞虱对气味源的选择趋向。选择行为的判定标准为:当白背飞虱移动超过某管壁的 3.5 cm 处,并持续停留 1 min 以上,则记录该头飞虱对该臂的气味源作出选择,否则记为无反应。各单体挥发物测试 48 头健康成虫和饲毒成虫,每 16 头为一个生物学重复。每测定 2 头飞虱,更换 Y 型嗅觉仪,调换味源方向,消除误差。换下的 Y 型嗅觉仪用无水乙醇清洗晾干后备用。

1.4 数据统计分析

采用 SPSS 软件(版本号 13.0)分析处理数据,配对 *t* 检验比较同一品种相同时期健株与病株之间挥发物的差异显著性, χ^2 检验分析嗅觉行为反应数据。

2 结果

2.1 水稻挥发物组分分析

分别对 3 个水稻品种的 2 个时期水稻挥发物进行逐一的 GC-MS 分析,在健康水稻中共检测到 11 大类化合物中的 36 种挥发物,其中酯类化合物最多(8 种);在染病水稻中共检测到 12 大类化合物中的 37 种挥发物,其中酯类化合物最多(7 种)。病株特有挥发物种类相对于健株多增加了醚类和芳香烃类,但减少了含氮类化合物。可见,病/健稻苗挥发物成分种类存在差异。

病/健稻苗挥发物种类数量存在差异。在分蘖期,从丰源优 299 病/健株分别收集到挥发物 17 和 16 种,相同的挥发物 10 种;从圳优 7 号病/健株分别收集到挥发物 16 和 14 种,相同的挥发物 10 种;从荣优华占病/健株分别收集到挥发物 17 和 16 种,相同的挥发物 10 种。在孕穗期,从丰源优 299 病/健株均收集到 18 种挥发物,相同的挥发物 13 种;从圳优 7 号健/病株分别收集到 13 和 12 种挥发物,共同的挥发物 7 种;从荣优华占病/健株分别收集到 19 和 15 种挥发物,相同的挥发物 9 种。

水稻不同品种染病植株中特有的挥发物不同。丰源优 299 病株特有的挥发物是正十六烷、癸醚、butyl octyl phthalate 和正十八烷;圳优 7 号病株特有的挥发物是己二酸二异丁酯、正十五碳醛、butyloctyl

phthalate 和十六烷酸甲酯; 荣优华占病株特有的挥发物为 2-methyl hexacosane、二苯甲酮、雪松醇、正二十烷和叶绿醇。可见, 丰源优 299 病株、圳优 7 号病株和荣优华占病株各自特有挥发物的数量为 4, 4 和 5 种, 共 12 种病株特有挥发物(其中 butyl octyl phthalate 既是圳优 7 号病株特有挥发物, 也是荣优华占病株特有挥发物), 未发现这 3 个品种染病植株均有且健株不存在的挥发物(表 1 和 2)。上述病株特有的挥发物中, 8 种挥发物(正十六烷、癸醚、butyl octyl phthalate、正十八烷、己二酸二异丁酯、2-methylhexacosane、二苯甲酮、正二十烷)出现在分蘖期, 其余 5 种出现在孕穗期(表 1 和 2)。

在水稻病/健植株中共有的挥发物中, 少数化合物的含量差异显著, 如 5 种挥发物(2,6-二叔丁基对甲酚、1-tricosene、octadecanal、萘、植酮)在丰源优 299 健株中的含量显著高于该品种病株中的含量; 正十二烷醇在圳优 7 号健株中的含量显著低于其在病株中的含量。

2.2 白背飞虱对水稻挥发物中单体挥发物的行为反应

以从 Sigma-Aldrich 公司购买到的 3 个水稻品种 12 种病株特有化合物中的 8 种(叶绿醇、雪松醇、正十八烷、十六烷酸甲酯、正二十烷、己二酸二异丁酯、正十六烷、二苯甲酮、癸醚)和 6 种健/病株含量显著差异化合物中的 3 种(正十二烷醇、萘、2,6-二叔丁基对甲酚), 进行行为反应测试。结果显示, 低浓度(5 $\mu\text{L/L}$ 和 5 $\mu\text{g/L}$)的单体挥发物对健康/饲毒白背飞虱均无行为活性。在健康白背飞虱成虫双向选择实验中, 叶绿醇(50 $\mu\text{L/L}$)对其有一定的驱避作用($\chi^2 = 4.45$, $P < 0.05$); 其他 11 种挥发物在该浓度下, 与对照组相比没有显著性差异(图 1); 在饲毒白背飞虱成虫双向选择实验中, 叶绿醇(50 $\mu\text{L/L}$)对其有一定的驱避作用($\chi^2 = 4.04$, $P < 0.05$)。其他 11 种化合物在该浓度下与对照组相比没有显著性差异(图 2)。

3 讨论

本研究选用丰源优 299、圳优 7 号和荣优华占 3 个水稻品种, 均为湖南地区大面积种植的高产杂交水稻, 既不抗白背飞虱也不抗 SRBSDV, 旨在从上述 3 个杂交水稻品种中找出对白背飞虱有引诱或者驱避作用的成分, 尤其是经 SRBSDV 侵染后诱导产生或含量有显著变化的成分。本研究对比分析了上述

3 个品种的两个时期各自病/健株挥发物组分的变化(表 1 和 2), 发现: 第一, 不同品种间挥发物种类存在差异, 分蘖期相同成分为 40.7%, 孕穗期相同成分为 31.3%。第二, 同一品种不同生育期挥发物种类差异较大, 如丰源优 299 水稻中, 十四醛、正十六烷等仅存在于分蘖中, 正二十一烷、2-甲基萘等仅存在于孕穗期中, 表明随着生育期的变化, 水稻挥发物也发生变化。第三, 相对于健株, 不同品种感染 SRBSDV 的病株特有挥发物也存在差异, 如丰源优 299 病株特有挥发物有 4 种, 圳优 7 号病株特有挥发物有 4 种, 荣优华占病株特有挥发物为 5 种, 但上述特有挥发物没有 3 个品种共有的成分; 部分病株特有挥发物存在于其他品种健株, 如正十八烷为丰源优 299 病株特有, 也存在于荣优华占健株中。在 SRBSDV 改变水稻挥发物的研究方面, 国内已有相关报道。蒲玲玲(2012)发现 SRBSDV 诱导水稻(品种为秋优 998)产生健康植株所没有的 2-(5-氯-2-甲氧苯基)吡咯; He 等(2014)发现 SRBSDV 诱导水稻(品种为 Y 两优)产生健康植株所没有的十三醛。因此, 水稻的品种、生育期、病毒的侵染都与其挥发物的多样性关系紧密。

行为选择实验中, 选择了可以购买到的 9 个病株特有挥发物及 3 个含量显著变化的挥发物, 进行了逐一单体挥发物对白背飞虱的行为选择活性测定。发现以上 12 种挥发物在浓度 $\leq 5 \mu\text{L/L}$ (或 5 $\mu\text{g/L}$)时, 对白背飞虱均无行为选择活性, 而病株特有的叶绿醇在浓度达 50 $\mu\text{L/L}$ 时对健康和饲毒白背飞虱成虫均有驱避活性。叶绿醇广泛存在多种植物中, 胡国文等(1994)在抗虫、感虫水稻品种中均检测到该化合物, 但未报道该物质的活性; 青杨脊虎天牛 *Xylotrechus rusticus* 触角对桑枝挥发物叶绿醇的 EAG 反应强烈(程红, 2006)。已有研究表明, 挥发物浓度不同对昆虫的生理活性也不同, 如高浓度的 β -红没药醇(棉花的主要挥发物)对棉铃象鼻虫 *Anthonomus grandis* 有驱避作用, 低浓度时对该虫有引诱作用(Dickens, 1986); α -法尼烯对苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 也有类似的效应(Hern and Dorn, 1999)。植物-病毒-介体昆虫在长期进化中形成了非常复杂的互作机制, 病毒可诱导寄主植物代谢物的变化, 进而借助这些代谢物调控介体昆虫的行为, 这些改变往往有助于该病毒高效传播(Eigenbrode *et al.*, 2002; Srinivasan *et al.*, 2006)。本研究发现, 叶绿醇作为孕穗期荣优华占病株水稻特有的挥发物, 低浓度下无行为选择活性, 而高浓度下对健康和

表 1 3 个水稻品种分蘖期健/病株挥发物及其相对含量(峰面积%)

Table 1 Relative contents (peak area%) of compounds from the SRBSDV-infected and uninfected plants of three rice varieties at the tillering stage

化合物 Compounds	丰源优 299 Fengyuanyou 299		圳优 7 号 Zhenyou 7		荣优华占 Rongyouhuazhan	
	健株	病株	健株	病株	健株	病株
	Uninfected plant	Infected plant	Uninfected plant	Infected plant	Uninfected plant	Infected plant
1-十六烷醇 1-Hexadecanol	7.0 ± 1.2	8.4 ± 0.7	ND	ND	ND	8.8 ± 3.1
萘 Naphthalene	4.0 ± 0.1	3.2 ± 0.8	3.3 ± 0.5	4.2 ± 0.2	3.8 ± 0.3	3.0 ± 0.9
2,6-二叔丁基对甲酚 Butylated hydroxytoluene (BHT)	16.9 ± 1.8	13.0 ± 1.2 *	18.1 ± 3.5	20.3 ± 1.6	9.6 ± 1.4	11.5 ± 1.2 *
十二醇 1-Dodecanol	1.3 ± 0.6	1.6 ± 0.2	ND	ND	ND	ND
1-Tricosene	3.2 ± 0.1	2.5 ± 0.3 *	3.5 ± 0.1	3.0 ± 0.1 *	2.7 ± 0.5	3.3 ± 0.6 *
2,3-二氢-1,1,3-三甲基-3-苯基-1H-茚 2,3-Dihydro-1,1,3-trimethyl-3-phenyl-1H-indene	1.0 ± 0.1	1.0 ± 0.1	ND	1.5 ± 0.9	0.9 ± 0.2	0.9 ± 0.2
2,4-二叔丁基苯酚 2,4-Di-tert-butylphenol	34.2 ± 1.7	41.5 ± 5.8	38.5 ± 3.0	39.1 ± 2.8	40.3 ± 8.6	40.0 ± 7.7
Octadecanal	5.2 ± 0.2	2.8 ± 0.2 *	5.4 ± 1.0	4.0 ± 0.6	3.1 ± 1.3	4.6 ± 2.2
邻苯二甲酸二异丁酯 Diisobutyl phthalate	2.6 ± 0.7	1.8 ± 0.3	2.9 ± 0.6	2.3 ± 0.6	1.8 ± 0.4	2.3 ± 0.6
4-甲基二苯甲酮 4-Methylbenzophenone	1.0 ± 0.2	0.9 ± 0.2	ND	1.1 ± 0.2	ND	ND
1-十八烯 1-Octadecene	8.0 ± 0.7	ND	ND	ND	ND	ND
2,6-二甲基萘 2,6-Dimethylnaphthalene	1.5 ± 0.3	ND	1.5 ± 0.5	ND	1.4 ± 0.2	ND
十四醛 Tetradecanal	3.1 ± 0.7	ND	ND	ND	ND	ND
Hexadecanenitrile	1.2 ± 0.8	ND	ND	ND	ND	ND
蒽 Anthracene	1.2 ± 0.4	ND	ND	1.1 ± 0.4	ND	ND
邻苯二甲酸二丁酯 Dibutyl phthalate	2.3 ± 1.8	ND	ND	ND	ND	ND
正十六烷 <i>n</i> -Hexadecane	ND	1.4 ± 0.4	ND	ND	ND	ND
正十八烷 <i>n</i> -Octadecane	ND	4.2 ± 1.6	ND	ND	5.3 ± 0.4	ND
癸醚 Didecyl ether	ND	1.5 ± 0.9	ND	ND	ND	ND
1-十七烯 1-Heptadecene	ND	3.6 ± 1.5	5.6 ± 3.5	ND	6.3 ± 1.6	7.2 ± 1.1
1-甲基萘 1-Methylnaphthalene	ND	4.5 ± 3.2	4.8 ± 2.8	2.4 ± 1.5	2.6 ± 0.5	ND
Hexadecanal	ND	1.8 ± 0.4	3.7 ± 0.7	2.8 ± 0.3	ND	ND
Butyl octyl phthalate	ND	2.3 ± 1.0	ND	ND	ND	ND
正二十烷 <i>n</i> -Eicosane	ND	ND	1.6 ± 0.3	2.0 ± 1.3	ND	1.6 ± 0.6
正十二醇 Lauryl alcohol	ND	ND	1.9 ± 0.1	2.1 ± 0.2 *	1.5 ± 0.3	8.2 ± 5.6
1-十三烯 1-Tridecene	ND	ND	7.5 ± 2.5	ND	7.3 ± 2.7	ND
2,6,10,14-Tetramethylhexadecane	ND	ND	2.2 ± 0.3	ND	ND	ND
3-Methylheptadecane	ND	ND	2.1 ± 0.5	ND	ND	ND
正二十一烷 <i>n</i> -Heneicosane	ND	ND	ND	1.3 ± 0.1	ND	ND
己二酸二异丁酯 Diisobutyl adipate (DA)	ND	ND	ND	2.2 ± 0.1	ND	ND
2,2',5,5'-四甲基联苯基 2,2',5,5'-Tetramethylbiphenyl	ND	ND	ND	1.5 ± 1.0	ND	0.9 ± 0.1
Phytan	ND	ND	ND	ND	2.1 ± 0.3	ND
邻苯二甲酸二(2-乙基己)酯 Dioctyl phthalate	ND	ND	ND	ND	4.3 ± 2.1	ND
2-Methylhexacosane	ND	ND	ND	ND	ND	0.7 ± 0.2
雪松醇 Cedrol	ND	ND	ND	ND	ND	1.1 ± 0.6
二苯甲酮 Benzophenone	ND	ND	ND	ND	ND	0.9 ± 0.3

ND: 未检测到 Not detectable. * 该化合物在病株中的含量显著高于或低于健株中的含量(同一品种同一时期) The relative content of a compound in infected plant was significantly higher or lower than in uninfected plant (of the same type at the same rice growth period). 化合物的排序按照丰源优 299 化合物的出峰时间顺序 Compounds were ranked according to their peaking time from Fengyuanyou 299. 表 2 同 The same for Table 2.

表 2 3 个水稻品种孕穗期健/病株挥发物及其相对含量(峰面积%)

Table 2 Relative contents (peak area%) of compounds from the SRBSDV-infected and uninfected plants of three rice varieties at the booting stage

化合物 Compounds	丰源优 299 Fengyuanyou 299		圳优 7 号 Zhenyou 7		荣优华占 Rongyouhuazhan	
	健株	病株	健株	病株	健株	病株
	Uninfected plant	Infected plant	Uninfected plant	Infected plant	Uninfected plant	Infected plant
1-十六烷醇 1-Hexadecanol	5.0 ± 2.5	2.7 ± 1.8	6.1 ± 1.2	ND	ND	ND
萘 Naphthalene	7.5 ± 2.3	5.2 ± 3.1 *	12.6 ± 3.6	8.0 ± 2.8	23.4 ± 9.0	11.8 ± 1.3
2,6-二叔丁基对甲酚 Butylated hydroxytoluene (BHT)	9.6 ± 1.7	7.9 ± 4.8	14.9 ± 1.1	17.5 ± 3.2	10.3 ± 2.3	5.6 ± 1.6
十二醇 1-Dodecanol	1.5 ± 0.2	0.9 ± 0.5	ND	ND	ND	ND
植酮 Perhydrofarnesyl acetone	3.9 ± 0.5	2.5 ± 1.0 *	ND	ND	ND	3.8 ± 1.3
十六烷酸甲酯 Methyl hexadecanoate (MH)	13.2 ± 1.4	11.9 ± 5.3	ND	5.6 ± 7.6	4.6 ± 6.9	12.8 ± 2.1
2,4-二叔丁基苯酚 2,4-Di-tert-butylphenol	24.9 ± 6.1	16.2 ± 9.4	33.4 ± 3.2	35.2 ± 3.0	32.7 ± 7.0	19.6 ± 2.0
Octadecanal	2.6 ± 1.5	3.3 ± 1.2	6.9 ± 4.6	6.6 ± 3.8	4.0 ± 0.9	5.7 ± 2.0
十八碳酸甲酯 Octadecanoic acid methyl ester	1.8 ± 0.5	2.1 ± 0.7	ND	ND	ND	2.1 ± 0.3
Methyl-11-octadecenoate	4.5 ± 0.5	3.6 ± 2.2	ND	ND	ND	ND
亚油酸甲酯 Methyl linoleate	3.8 ± 0.5	2.7 ± 2.2	ND	ND	ND	3.1 ± 1.1
邻苯二甲酸二异丁酯 Diisobutyl phthalate	2.7 ± 0.1	2.7 ± 1.2	3.0 ± 0.5	2.90 ± 0.5	2.8 ± 0.5	1.7 ± 0.3
叶绿醇 Plant alcohol	8.7 ± 1.9	24.4 ± 20.8	ND	ND	ND	9.6 ± 4.9
正二十一烷 <i>n</i> -Heneicosane	1.6 ± 0.3	ND	ND	ND	ND	ND
1-十七烯 1-Heptadecene	4.3 ± 0.9	ND	ND	ND	ND	3.5 ± 0.3
2-甲基萘 2-Methylnaphthalene	1.1 ± 0.2	ND	3.6 ± 1.2	ND	ND	2.8 ± 0.8
Hexadecanal	1.5 ± 0.2	ND	ND	ND	2.1 ± 0.5	ND
Methyl(9 <i>E</i>)-hexadec-9-enoate	2.0 ± 1.4	ND	ND	ND	ND	3.3 ± 1.0
正十八烷 <i>n</i> -Octadecane	ND	1.0 ± 0.4	2.1 ± 0.6	ND	1.3 ± 0.2	1.5 ± 0.4
1-十八烯 1-Octadecene	ND	3.0 ± 1.7	6.1 ± 0.2	6.5 ± 1.6	ND	ND
2,6-二甲基萘 2,6-Dimethylnaphthalene	ND	0.6 ± 0.1	ND	ND	10.3 ± 2.3	ND
1-Tricosene	ND	1.6 ± 0.7	ND	ND	2.5 ± 0.5	2.4 ± 0.4
Octadecanal	ND	1.6 ± 0.7	ND	ND	ND	ND
正二十烷 <i>n</i> -Eicosane	ND	ND	2.3 ± 0.1	2.2 ± 0.7	ND	3.2 ± 3.3
正十二烷醇 Lauryl alcohol	ND	ND	1.9 ± 0.3	1.8 ± 0.3	1.6 ± 0.4	ND
邻苯二甲酸二丁酯 Dibutyl phthalate	ND	ND	3.6 ± 2.1	ND	1.8 ± 1.2	2.2 ± 0.4
1-甲基萘 1-Methylnaphthalene	ND	ND	ND	2.0 ± 0.6	2.2 ± 0.4	ND
正十五碳醛 Pentadecanal	ND	ND	ND	2.8 ± 2.8	ND	ND
蒽 Anthracene	ND	ND	ND	1.8 ± 0.1	ND	ND
Butyl octyl phthalate	ND	ND	ND	2.3 ± 0.4	ND	ND
1-十九烯 1-Nonadecene	ND	ND	ND	ND	5.6 ± 1.6	ND
4-甲基二苯甲酮 4-Methylbenzophenone	ND	ND	ND	ND	1.0 ± 0.1	ND
2,6,10,14-四甲基十五烷 2,6,10,14-Tetramethylpentadecane	ND	ND	ND	ND	ND	1.1 ± 0.2
雪松醇 Cedrol	ND	ND	ND	ND	ND	1.2 ± 0.3

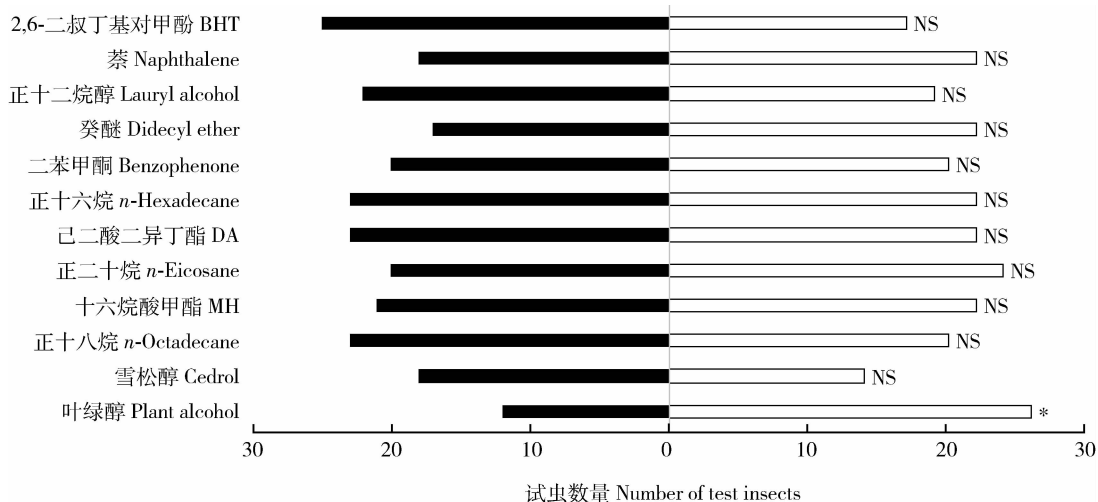


图1 健康白背飞虱成虫在双向选择实验中对水稻挥发物中单体化合物的行为反应

Fig. 1 Behavioral responses of adult *Sogatella furcifera* fed on SRBSDV-uninfected rice plants to different compounds of rice volatiles in dual-choice experiments

BHT: Butylated hydroxytoluene; DA: Diisobutyl adipate; MH: Methyl hexadecanoate. 测试化合物浓度 Test compound concentration: 50 $\mu\text{L/L}$. 黑柱代表挥发物,白柱代表空白对照;星号表示处理与对照间差异显著 ($P < 0.05$, χ^2 检验), NS 表示差异不显著 ($P > 0.05$, χ^2 检验);图2 同。Black column is a volatile and white column is the blank control. The asterisk indicates significant difference between a treatment and the blank control ($P < 0.05$, χ^2 test), while NS indicates no significant difference ($P > 0.05$, χ^2 test). The same for Fig. 2.

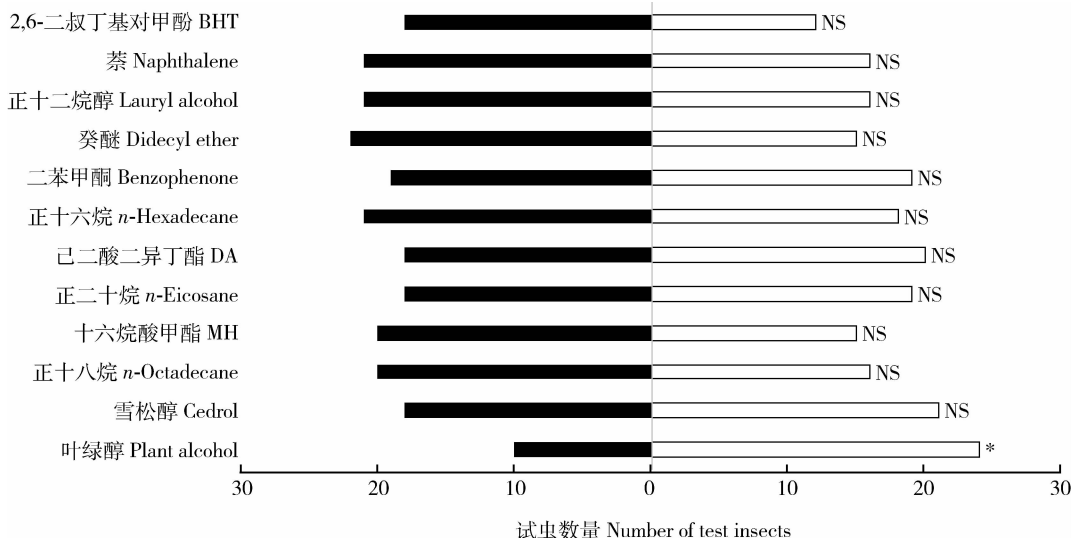


图2 饲毒白背飞虱成虫在双向选择实验中对水稻挥发物中单体化合物的行为反应

Fig. 2 Behavioral responses of the adult *Sogatella furcifera* fed on SRBSDV-infected rice plants to different compounds of rice volatiles in the dual-choice experiments

携毒白背飞虱均有显著的驱避活性。因此,对于水稻感染 SRBSDV 后诱导产生的叶绿醇是有利于还是不利于该病毒的传播,还需要进一步证实。另外,其他品种病株中尚未找到对白背飞虱有行为选择活性的特有挥发物,可能是植株释放的活性挥发物量太小而未收集到或未找到挥发物的活性浓度。

通过成分检测与行为学选择实验,本研究未发现 3 个水稻品种病株共有的特异挥发物,表明该病毒侵染水稻后,并不是通过某个特异的挥发物来调控白背飞虱行为,而可能是通过改变几种挥发物的组合来调控白背飞虱行为。目前,关于水稻挥发物组合对白背飞虱活性的报道还没有。国内外已证实

许多植食性昆虫定位寄主植物是通过识别具有特定比例的多种化合物组分来实现的 (Bleeker *et al.*, 2009; Webster *et al.*, 2010), 如马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 对 (*Z*)-乙酸-3-己烯酯、里那醇和水杨酸甲酯三者的混合物有很强的趋性反应, 而对单个组分无趋性反应 (Dickens, 2000)。在杨树叶释放的 20 种化合物中有 5 种化合物按一定比例混合对棉铃虫 *Helioverpa armigera* 才有较好的引诱作用 (Du, 2000)。因此, 有必要进一步开展多种挥发物混合组分对白背飞虱行为活性的研究, 进而深入解析 SRBSDV 调控介体昆虫白背飞虱行为的作用机理。

参考文献 (References)

- Bleeker PM, Diergaarde PJ, Ament K, Guerra J, Weidner M, Schutz S, de Both MT, Haring MA, Schuurink RC, 2009. The role of specific tomato volatiles in tomato-whitefly interaction. *Plant Physiol.*, 151(2): 925–935.
- Cao Y, Pan F, Zhou Q, Li GH, Liu SQ, Huang ZN, Li YZ, 2011. Transmission characteristics of *Sogatella furcifera*: a vector of the Southern rice black-streaked dwarf virus. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 48(5): 1314–1320. [曹杨, 潘峰, 周倩, 李冠华, 刘双清, 黄志农, 李有志, 2011. 南方水稻黑条矮缩病毒介体昆虫白背飞虱的传毒特性. 应用昆虫学报, 48(5): 1314–1320]
- Cheng H, 2006. Antennal Sensilla of *Xylotrechus rusticus* L. and Its EAG and Behavior Response to Plant Volatiles. MSc Thesis, Northeast Forestry University, Harbin. [程红, 2006. 青杨脊虎天牛触角感器类型及其对植物挥发物的反应. 哈尔滨: 东北林业大学硕士学位论文]
- Czosnek H, Ghanim M, 2012. Back to basics: are begomoviruses whitefly pathogens? *J. Integr. Agr.*, 11(2): 225–234.
- Davis TS, Horton DR, Munyaneza JE, Landolt PJ, 2012. Experimental infection of plants with an herbivore-associated bacterial endosymbiont influences herbivore host selection behavior. *PLoS ONE*, 7(11): e49330.
- Dickens JC, 1986. Orientation of boll weevil, *Anthonomus grandis* Boh. (Coleoptera: Curculionidae), to pheromone and volatile host compound in the laboratory. *J. Chem. Ecol.*, 12(1): 91–98.
- Dickens JC, 2000. Orientation of Colorado potato beetle to natural and synthetic blends of volatiles emitted by potato plants. *Agric. For. Entomol.*, 2(3): 167–172.
- Du JW, 2000. Current and future prospects for insect behavior-modifying chemicals in China. *Agric. Chem. Biotechnol.*, 43(4): 222–229.
- Eigenbrode SD, Ding HJ, Shiel P, Berger PH, 2002. Volatiles from potato plants infected with potato leafroll virus attract and arrest the virus vector, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 269(1490): 455–460.
- Ha VC, Nguyen VH, Vu TH, Masaru M, 2009. Rice dwarf disease in North Vietnam in 2009 is caused by Southern rice black-streaked dwarf virus (SRBSDV). *Bull. Inst. Trop. Agric.*, 32: 85–92.
- He XC, Xu HX, Gao GC, Zhou XJ, Zheng XS, Sun YJ, Yang YJ, Tian J, Lu ZX, 2014. Virus-mediated chemical changes in rice plants impact the relationship between non-vector planthopper *Nilaparvata lugens* Stål and its egg parasitoid *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang. *PLoS ONE*, 9(8): e105373.
- Hern A, Dorn S, 1999. Sexual dimorphism in the olfactory orientation of adult *Cydia pomonella* in response to α -farnesene. *Entomol. Exp. Appl.*, 92(1): 63–72.
- Hu GW, Liang TC, Liu GJ, Lou XH, Ma JF, Wu YS, Tang J, 1994. The extraction, chemical analysis and bioassays of secondary volatiles from rice varieties susceptible and resistant to the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth) (Homoptera: Delphacidae). *Chin. J. Rice Sci.*, 8(4): 223–230. [胡国文, 梁天赐, 刘光杰, 楼小华, 马巨法, 吾国生, 唐健, 1994. 抗白背飞虱水稻品种挥发性次生物质的提取、组分鉴定与生测. 中国水稻科学, 8(4): 223–230]
- Ingwell LL, Eigenbrode SD, Bosque-Perez NA, 2012. Plant viruses alter insect behavior to enhance their spread. *Sci. Rep.*, 2: 578.
- Jimenez ME, Bosque PN, Berger PH, Zemeta RS, 2004. Life history of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae), on transgenic and untransformed wheat challenged with barley yellow dwarf virus. *J. Econ. Entomol.*, 97(2): 203–212.
- Liu WC, Liu Y, Guo R, 2010. Occurrence and control strategy of Southern rice black-streaked dwarf virus. *Chin. Plant Prot.*, 30(3): 17–18. [刘万才, 刘宇, 郭荣, 2010. 南方水稻黑条矮缩病发生现状及防控对策. 中国植保导刊, 30(3): 17–18]
- Mauck KE, De Moraes CM, Mescher MC, 2010. Deceptive chemical signals induced by a plant virus attract insect vectors to inferior hosts. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107(8): 3600–3605.
- McMenemy LS, Hartley SE, Macfarlane SA, Karley AJ, Shepherd T, Johnson SN, 2012. Raspberry viruses manipulate the behaviour of their insect vectors. *Entomol. Exp. Appl.*, 144(1): 56–68.
- Ngumbi E, Eigenbrode SD, Bosque-Perez NA, Ding HJ, Rodriguez A, 2007. *Myzus persicae* is arrested more by blends than by individual compounds elevated in headspace of PLRV-infected potato. *J. Chem. Ecol.*, 33(9): 1733–1747.
- Pu LL, 2012. Study on Transmission Characteristics of Southern Rice Black-streaked Dwarf Virus by Whitebacked Planthopper and Vector Behavioral Responses to Volatiles from Infected Rice. MSc Thesis, South China Agricultural University, Guangzhou. [蒲玲玲, 2012. 南方水稻黑条矮缩病毒传毒介体及其对水稻挥发物的响应. 广州: 华南农业大学硕士学位论文]
- Pu LL, Xie GH, Ji CH, Ling B, Zhang MX, Xu DL, Zhou GH, 2012. Transmission characteristics of Southern rice black-streaked dwarf virus by rice planthoppers. *Crop Prot.*, 41: 71–76.
- Signoretti AG, Penafior MF, Moreira LS, Noronha NC, Bento JM, 2012. Diurnal and nocturnal herbivore induction on maize elicit different innate response of the fall armyworm parasitoid, *Campoletis flavicincta*. *J. Pest Sci.*, 85(1): 101–107.
- Srinivasan R, Alvarez JM, Eigenbrode SD, Bosque-Perez NA, 2006. Influence of hairy nightshade *Solanum sarrachoides* (Sendtner) and

- potato leafroll virus (Luteoviridae: *Polerovirus*) on the host preference of *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). *Environ. Entomol.*, 35(2): 546 – 553.
- Wang H, Xu DL, Pu LL, Zhou GH, 2014. Southern rice black-streaked dwarf virus alters insect vectors' host orientation preferences to enhance spread and increase rice ragged stunt virus co-infection. *Phytopathology*, 104(2): 196 – 201.
- Webster B, Bruce T, Pickett J, Hardie J, 2010. Volatiles functioning as host cues in a blend become nonhost cues when presented alone to the black bean aphid. *Anim. Behav.*, 79(2): 451 – 457.
- Zhang T, Luan JB, Qi JF, Huang CJ, Li M, Zhou XP, Liu SS, 2012. Begomovirus-whitefly mutualism is achieved through repression of plant defences by a virus pathogenicity factor. *Mol. Ecol.*, 21(5): 1294 – 1304.
- Zhong TR, Liu Y, Liu WC, 2011. Analysis on the causes and trends of Southern rice black-streaked dwarf virus in China in 2010. *Chin. Plant Prot.*, 31(4): 32 – 34. [钟天润, 刘宇, 刘万才, 2011. 2010 年我国南方水稻黑条矮缩病发生原因及趋势初析. 中国植保导刊, 31(4): 32 – 34]
- Zhou GH, Zhang SG, Zou SF, Xu ZW, Zhou ZQ, 2010. Occurrence and damage analysis of a new rice dwarf disease caused by Southern rice black-streaked dwarf virus. *Plant Prot.*, 36(1): 144 – 146. [周国辉, 张曙光, 邹寿发, 许兆伟, 周志强, 2010. 水稻新病害南方水稻黑条矮缩病发生特点及危害趋势分析. 植物保护, 36(1): 144 – 146]
- Zhou Q, Zhu JZ, Liang JG, Chen XY, Gao BD, 2010. Rapid detection of southern rice black-streaked dwarf virus. *Genom. Appl. Biol.*, 29(5): 1009 – 1012. [周倩, 朱俊子, 梁晋刚, 陈欣怡, 高必达, 2010. 南方水稻黑条矮缩病毒快速检测. 基因组学与应用生物学, 29(5): 1009 – 1012]

(责任编辑: 赵利辉)