



# 近零磁场对褐飞虱翅型分化、趋光性及飞行能力的影响

张明<sup>1</sup>, 刘瑞莹<sup>1</sup>, 贺静澜<sup>1</sup>, 袁锐<sup>1</sup>, 万贵钧<sup>1</sup>, 潘卫东<sup>2</sup>, 陈法军<sup>1,\*</sup>

(1. 南京农业大学植物保护学院昆虫系, 昆虫信息生态研究室, 南京 210095;

2. 中国科学院电工研究所, 北京电磁重点实验室, 北京 100190)

**摘要:**【目的】地磁场(geomagnetic field, GMF)不是恒定不变的,而是随时间和空间时刻变化的。目前,动物对磁场变化的响应研究主要集中于迁徙性动物地磁定向导航中的磁感受方面,而迁徙性动物迁出地和迁入地之间地磁场强度差异对动物生理和行为潜在的磁场效应尚不明确。【方法】迁飞性昆虫褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 试虫采自江苏省农业科学院试验田。本文采用亥姆霍兹线圈室内模拟近零磁场(near-zero magnetic field, NZMF)和 GMF,调查了褐飞虱成虫在 NZMF 和 GMF 下的翅型分化、趋光性和飞行能力。【结果】结果表明,与 GMF 相比,NZMF 显著提高了褐飞虱雄成虫短翅型比例(6.4%) ( $P < 0.05$ ),但对雌成虫长翅型比例影响不显著( $P > 0.05$ );对于长翅雌成虫,NZMF 显著提高了其 2 日龄成虫的上灯比例(55%) ( $P < 0.05$ ),但显著降低了其 4 日龄成虫的上灯比例(22%) ( $P < 0.05$ ),对趋光性的影响总体呈现出随着龄期先增强后减弱的效应。NZMF 对长翅雄成虫趋光性的影响也呈现出相同的效应,但对各日龄成虫的影响不显著( $P > 0.05$ );NZMF 显著缩短了 2 日龄长翅雄成虫的飞行时间(46%) ( $P < 0.05$ ),并显著提高了长翅雌成虫(65%)和长翅雄成虫(101%)的飞行速度( $P < 0.05$ )。此外,GMF 对照组的褐飞虱长翅雄成虫飞行速度显著低于长翅雌成虫(96%),而 NZMF 处理组中二者无显著差异。【结论】结果说明,近零磁场可提高褐飞虱成虫短翅比例,对长翅成虫趋光性的影响呈现出基于龄期增长先增强后减弱的效应,并在未影响长翅成虫飞行距离的情况下,改变了其飞行策略,即提高飞行速度,同时缩短飞行时间。

**关键词:** 褐飞虱; 近零磁场; 翅型分化; 趋光性; 飞行能力

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2019)01-0082-09

## Wing-form differentiation, phototaxis and flight performance of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) under near-zero magnetic fields

ZHANG Ming<sup>1</sup>, LIU Rui-Ying<sup>1</sup>, HE Jing-Lan<sup>1</sup>, YUAN Rui<sup>1</sup>, WAN Gui-Jun<sup>1</sup>, PAN Wei-Dong<sup>2</sup>, CHEN Fa-Jun<sup>1,\*</sup> (1. Insect-Information Ecology Laboratory, Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Beijing Key Laboratory of Bioelectromagnetics, Institute of Electrical Engineering, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China)

**Abstract:** 【Aim】The geomagnetic field (GMF) is not constant and varies with space and time. To date, most studies related to the animal responses to magnetic field changes focus on magnetoreception

基金项目: 国家自然科学基金项目(31470454); 国家自然科学基金青年科学基金项目(31701787); 江苏省自然科学基金青年基金项目(BK20160717); 中央高校基本科研业务费(KJQN201820); 江苏省博士后科学基金科研资助项目(1601196C)

作者简介: 张明,男,1992年8月生,江苏扬州人,硕士研究生,研究方向为磁生物学, E-mail: 2015102057@njau.edu.cn

\* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: fajunchen@njau.edu.cn

收稿日期 Received: 2018-07-01; 接受日期 Accepted: 2018-09-11

during the magnetic orientation and navigation in migratory animals. However, it is still unclear how the changes in GMF intensity between the emigration and immigration regions of migratory animals affect the physiology and behavior of these animals. 【Methods】 The test insects of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, a migratory species, were collected from the paddy fields of Jiangsu Academy of Agricultural Science. The wing-form differentiation, phototaxis and flight performance of *N. lugens* adults under near-zero magnetic field (NZMF) and GMF, were investigated by indoors simulating NZMF and GMF with Helmholtz coil systems. 【Results】 The results showed that compared to the GMF, the NZMF significantly enhanced the proportion of brachypterous male adults by 6.4% ( $P < 0.05$ ), while showed no significant effects on the proportion of brachypterous female adults ( $P > 0.05$ ). For macropterous females, the NZMF significantly increased the proportion of the 2-day-old adults that moved towards the light by 55% ( $P < 0.05$ ), while significantly decreased this proportion in the 4-day-old adults by 22% ( $P < 0.05$ ). Overall, the NZMF showed an age-dependent effect on the phototaxis of *N. lugens*, strengthening the phototaxis at the younger age and then weakening it at the older age. Similar effects were found in macropterous male adults, but no significant effects on the phototaxis of adults at a certain age were found ( $P > 0.05$ ). The NZMF significantly decreased the flight time of the 2-day-old macropterous male adults by 46% ( $P < 0.05$ ), and significantly increased the flight speed of macropterous female and male adults by 65% and 101% ( $P < 0.05$ ), respectively. In addition, the flight speed of macropterous male adults was significantly lower than that of macropterous female adults under the GMF (96%) ( $P < 0.05$ ), while no significant differences were found under the NZMF ( $P > 0.05$ ). 【Conclusion】 The results suggest that the NZMF can enhance the proportion of brachypterous individuals of *N. lugens*, with an age-dependent effect on the phototaxis of macropterous adult, strengthening the phototaxis at the younger age and then weakening it at the older age. Moreover, the NZMF can also change the flight strategy of macropterous individuals in a way that increases the flight speed and shortens the flight time at the same time without changing their flight distance.

**Key words:** *Nilaparvata lugens*; near-zero magnetic field; wing-form differentiation; phototaxis; flight performance

“磁场地图”的概念在一个多世纪以前被首次提出 (Viguié, 1882; Wallraff, 1999), 作为特殊的矢量场, 地磁场 (geomagnetic field, GMF) 不仅可以为生物的定向提供物理线索, 更重要的是其存在可使地球免受太阳高能紫外线、宇宙辐射以及高能带电粒子等的伤害。地磁场对大部分生物活动的影响是不可忽视的。自然界中的诸多生物, 如鸟类、鱼类、龙虾、海龟, 甚至昆虫 (Lohmann, 2010; Guerra *et al.*, 2014) 等都有感受地磁场并获取方向和位置信息的能力。随着磁定向以及磁感受研究的不断深入, 研究人员通过人工磁场 (磁场强度、频率或方向不同于地磁场) 发现了一系列磁生物学效应。至今, 已有直接的证据表明存在磁场对生物的磁生物学效应和生物对磁场的磁感受现象。其中, 生物种类涉及的动物包括蝴蝶、蜜蜂、海龟等 (Alerstam, 2003; Lohmann *et al.*, 2004; Johnsen and Lohmann, 2008; Gao and Zhai, 2010; Gronroos *et al.*, 2010;

Merlin *et al.*, 2012), 涉及的植物包括大豆 *Glycine max* 和玉米 *Zea mays* 等 (Galland and Pazur, 2005; Ahmad *et al.*, 2007; Radhakrishnan *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2013), 涉及的微生物包括趋磁细菌和大肠杆菌 *Escherichia coli* 等 (Favre *et al.*, 2010; Filipic *et al.*, 2012)。近几十年来, 在针对昆虫的磁生物学效应研究中, 中等强度磁场 (moderate magnetic field, MMF) (1 mT ~ 1 T) 对昆虫的生长发育 (Prolić *et al.*, 2001; Savic *et al.*, 2011; Todorović *et al.*, 2012) 和代谢 (Kefuss *et al.*, 1999; Polidori *et al.*, 2012) 等影响的研究最多, 所研究的昆虫包括黄粉虫 *Tenebrio molitor*、冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*、黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*、家蝇 *Musca domestica*、西方蜜蜂 *Apis mellifera* 和烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 等。在研究 MMF 下昆虫的磁生物学效应时表明, 磁场可能通过影响生物膜离子通道来改变昆虫的表型 (Eckert, 1972; Rosen and Rosen, 1990)。研究还发

现,与 GMF 相比,MMF 加快了昆虫的胚后发育 (Prolić and Nenadovic, 1995; Vácha, 1997; Prolić *et al.*, 2001; Savic *et al.*, 2011)、增加了昆虫的体重 (Raušet *et al.*, 2009)。除此之外,研究还发现强磁场 (strong magnetic field, SMF) 的磁生物学效应与 MMF 的效应相反,并且 SMF 导致昆虫胚后发育延缓,但其机制尚不清楚 (Pan, 1996; Pan and Liu, 2004)。与上述两种强度磁场相比,目前弱磁场 (weak magnetic field, WMF) ( $< 1$  mT) (Rosen, 2003) 和近零磁场 (near-zero magnetic field, NZMF) ( $< 500$  nT) (Kopanev *et al.*, 1979) 对昆虫的磁生物学效应研究较少。

地磁场强度在时间和空间上存在动态变化,即低纬度地区地磁强度低,高纬度地区地磁强度高,其范围从赤道附近的约  $25 \mu\text{T}$  到南北磁极的约  $65 \mu\text{T}$ 。目前据欧洲宇航局的 SWARM 地球磁场监测卫星显示,地球的地磁场平均强度的衰减正在以比预估快 10 倍的速率进行,尤以西半球最为显著 (Sneed, 2014)。地球演化的历史表明,地球每过一段时间都会经历磁极反转过程,同时伴随着地磁场强度的减弱 (De Santis, 2007),有研究表明,地磁场很可能影响了被子植物的进化 (Maffei, 2014; Occhipinti *et al.*, 2014)。因此进行磁生物学研究,尤其是开展磁场强度变化对昆虫的磁生物学效应研究,对于探索昆虫对非生物环境因素的适应性策略和昆虫在地磁场中的进化特点具有重要意义。尤其对于迁飞昆虫,迁飞行为被认为是其针对逆境环境因子的一种适应性策略,昆虫的趋光性和飞行能力在昆虫迁飞过程中扮演重要角色,且均受到不同气象因子影响 (Dingle, 1972; Zhao, 1992; Hu *et al.*, 2013; Ferrer *et al.*, 2014; Yang *et al.*, 2014)。目前理论和实验证据较为确凿的磁感受关键蛋白隐花色素 (cryptochrome) 在昆虫趋光性中同样发挥重要作用 (Chaves *et al.*, 2011; Gehring, 2014),因此迁飞昆虫的磁感受和趋光性可能存在交互作用。昆虫飞行过程中必然涉及大量能量消耗,脂肪体作为远距离飞行的直接供能源,其能量动员由激脂激素调控 (Gäde and Auerswald, 2003),激脂激素除在能量动员方面的作用外,亦被指出作为典型的抗胁迫激素发挥作用 (Kodrík *et al.*, 2015),而磁场变化作为潜在的环境胁迫因子亦有可能影响激脂激素水平进而影响迁飞昆虫飞行能力。

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 是中国和亚洲许多国家水稻上的重要迁飞性刺吸类害虫 (洪晓月和丁锦华, 2007)。褐飞虱成虫存在翅二型现象,即可进行

远距离扩散迁飞为害的长翅型和具有较强生殖力进行本地为害的短翅型 (Denno and Roderick, 1990)。目前,褐飞虱的全基因组测序已经完成 (Xue *et al.*, 2014),作为少数完成基因组测序的典型迁飞性昆虫之一,其个体小,繁殖力强,易于扩繁和开展基于大样本量的行为学研究,有望成为开展磁感受机制研究的重要模式昆虫。本团队前期对白背飞虱 *Sogatella furcifera* 的磁响应研究中发现磁场强度变化可影响其翅型分化、趋光和飞行行为 (Wan *et al.*, 2016),但褐飞虱中是否存在类似磁响应现象尚无报道。由于目前生物对地磁强度差异磁响应的灵敏度尚不确定,因此开展磁场强度变化下的磁响应研究常先选用极端强度磁场或设置强度梯度处理 (Yoshii *et al.*, 2009; Fedele *et al.*, 2014; Guerra *et al.*, 2014)。目前 NZMF 对昆虫的磁生物学效应研究较少,且 NZMF 与正常 GMF 间的地磁强度差异值属于地磁强度级别 (Maeda *et al.*, 2012),生物表现出的磁响应表型具有较好的生物学意义。综上,为探究以褐飞虱为代表的迁飞性昆虫迁飞调控关键环节 (翅型分化、趋光性和飞行能力) 的潜在磁响应模式,并进一步建立、完善以褐飞虱为模式昆虫的磁感受机制研究平台,本研究以 NZMF 处理为先导,通过人工模拟磁场强度变化 (NZMF *vs.* GMF),开展了 NZMF 对褐飞虱翅型分化及其长翅型成虫趋光性和飞行能力的影响研究。本研究的开展可为后续进行褐飞虱对其迁出迁入地地磁强度差异的磁响应研究提供可行保证,有助于揭示迁飞性昆虫的磁响应模式,并将为进一步明确迁飞昆虫可能存在的迁飞调控磁响应策略提供实验依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试水稻与虫源

本研究所用褐飞虱 *N. lugens* 虫源采自江苏省农业科学院试验田。用于繁殖褐飞虱种群的水稻品种为感虫品种 TN1,水稻盆栽 (直径  $\times$  高度 =  $7 \text{ cm} \times 10 \text{ cm}$ ) 置于人工气候箱 (型号: GXZ-500B; 精度:  $\pm 1.0^\circ\text{C}$  和  $\pm 10\%$  RH; 光照强度:  $15\ 000 \text{ lx}$ ; 生产厂家: 宁波江南实验仪器有限公司) 内,日夜环境温度为  $25.0 \pm 1.0^\circ\text{C}$ ,相对湿度为  $70\% \sim 90\%$ ,光周期为 14L: 10D。于水稻三叶期稻苗用于接种褐飞虱,以木村 B 营养液 (朱晓军等, 2004) 提供水稻苗营养。

### 1.2 近零磁场 (NZMF) 发生装置

正常地磁场 (GMF) 的地磁强度范围一般在  $25 \sim$

65  $\mu\text{T}$  (Maeda *et al.*, 2012)。本研究使用自主研发的直流电型亥姆霍兹线圈控制磁场强度装置(发明专利授权号: ZL201310003381.4)模拟了 NZMF 处理组(约 500 nT)和 GMF 对照组(约 50 000 nT)两种磁场,研究磁场强度变化对稻飞虱的磁生物学效应,以及以磁场强度介导的磁感受及其行为。人工模拟磁场强度的有效处理空间在直径为 30 cm 的球形范围内。实验过程中使用温湿度及光照控制装置,控制条件为:温度  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ ,相对湿度 75%,光周期 14L:10D。使用磁通门计(型号:191A;精度:  $\pm 1$  nT;厂家:中国青岛中宇环泰科技有限公司)对人工磁场发生装置内的磁场强度进行监测校准,以保证实验处理所需的磁场强度的稳定性和准确性。

### 1.3 褐飞虱成虫翅型分化比例测定

褐飞虱雌雄成虫交配产卵后,将初孵若虫分别转移到 NZMF 处理组和 GMF 对照组中的玻璃烧杯中(30 cm  $\times$  20 cm  $\times$  20 cm;对照和处理中各 6 个烧杯),进行褐飞虱在 NZMF 和 GMF 中的暴露实验。根据若虫发育时间,当 5 龄若虫出现时,开始每日观察玻璃烧杯中的褐飞虱雌雄成虫羽化情况,一旦出现  $F_1$  代羽化成虫,即根据翅型判定长短翅并记录,

记录后从玻璃烧杯中吸走计数的长翅型雌雄成虫,以避免重复计数。对照和处理共计 12 个烧杯中,供试虫总量分别为: NZMF 处理组雌雄虫分别为 194 和 166 头,GMF 对照组雌雄虫分别为 174 和 142 头。

### 1.4 褐飞虱长翅雌雄成虫趋光性测定

于当日 17:00 时分别从 NZMF 处理组和 GMF 对照组磁场中吸取褐飞虱初羽化雌雄成虫,并分为雌虫组和雄虫组,5 头初羽化成虫为一组置于“全时段测试磁场对昆虫趋光行为影响的实验装置”(ZL201620127377.8 和 ZL201610090725.3)待测通道左侧,并在各通道两侧的可拆卸瓶子中放置长势相同并且数量相等的盆栽水稻幼苗。于 17:30 熄灯后开启右侧光源(波长  $\lambda = 320 \sim 680$  nm),除通道右侧透明可拆卸瓶子可暴露在光照下外,四周均使用黑卡纸避光(该装置示意图见图 1)。于次日 8:00 查看每个通道中转移至右侧烧杯的褐飞虱数量并计数,依次进行初羽化 1-5 日龄长翅雌雄成虫的趋光性实验。以上灯比例作为褐飞虱长翅型雌雄成虫的趋光性特征参数。供试虫源数量: NZMF 处理组雌雄虫分别为 185 和 264 头,GMF 对照组雌雄虫分别为 205 和 240 头。

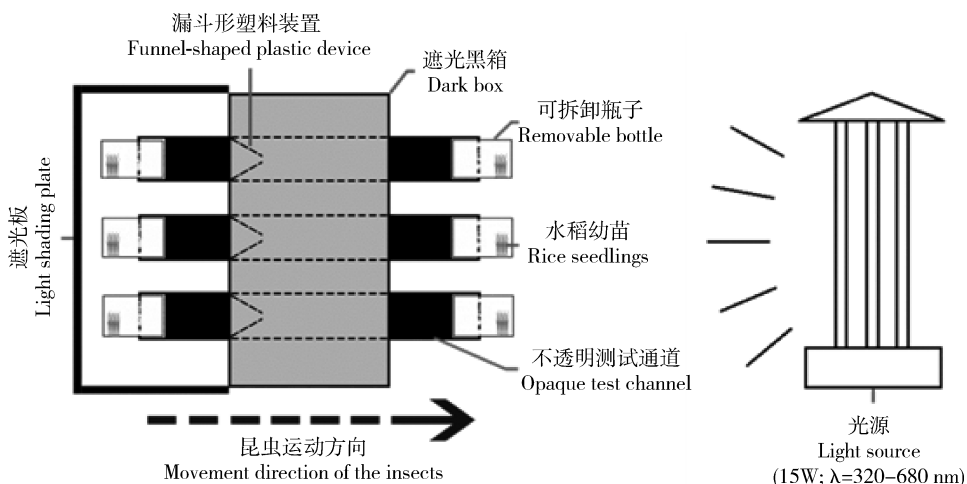


图 1 稻飞虱长翅型雌雄成虫的正趋光行为研究实验装置

Fig. 1 Experimental device for assessing the positive phototactic behavior of the macropterous female and male adults of the rice planthopper, *Nilaparvata lugens*

### 1.5 褐飞虱长翅雌雄成虫飞行能力测定

利用自主研发的飞行能力测试装置(ZL201420133901.3)对褐飞虱长翅雌雄成虫进行飞行能力测定,该装置拥有 8 个测试通道,可自主记录昆虫飞行过程中的飞行时间和飞行距离等参数,飞行速度为飞行距离除以飞行时间。飞行能力测定实验的环境温度为  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ ,相对湿度约为 75%。

本试验模拟在自然状态下褐飞虱夜间无光照飞行,鉴于褐飞虱长翅雌雄成虫趋光性测定结果(即羽化第 2 日起飞概率高),试验选取羽化第 2 天的长翅雌雄成虫以测定其飞行能力(测定时段为 20:00 - 次日 8:00)。供试虫源数量: NZMF 处理组雌雄虫分别为 22 和 27 头,GMF 对照组雌雄虫分别为 20 和 28 头。

## 1.6 数据分析

试验数据采用 SPSS20.0 (IBM Inc., Armonk, NY, 美国) 进行统计分析。NZMF 处理组和 GMF 对照组下褐飞虱成虫翅型分化及其长翅型雌雄成虫的趋光性比较采用卡方检验 (*Chi-square*) 进行差异显著性分析 ( $P < 0.05$ ), 不同磁场处理间及不同性别间褐飞虱长翅型成虫飞行能力的比较采用单因子方差分析 (one-way ANOVA) ( $P < 0.05$ )。

## 2 结果分析

### 2.1 NZMF 对褐飞虱成虫翅型分化的影响

利用卡方检验分析了处理组 (NZMF 组) 和对照组 (GMF 组) 之间褐飞虱雌成虫或雄成虫的长翅型比例差异。结果显示, 与对照组褐飞虱成虫相比, 处理组褐飞虱雌成虫的短翅型比例提高了 3.7%, 但处理与对照间差异不显著 ( $\chi^2 = 1.08$ ,  $P = 0.18 > 0.05$ ), 而雄成虫的短翅型比例显著提高了 6.4% ( $\chi^2 = 3.47$ ,  $P = 0.046 < 0.05$ ) (图 2)。

### 2.2 NZMF 对褐飞虱长翅型雌雄成虫趋光性的影响

利用卡方检验分析 NZMF 处理组和 GMF 对照组中 1-5 日龄长翅型雌雄成虫的趋光性。结果显示, 相对于 GMF 对照组, NZMF 处理组中褐飞虱长翅型雌成虫羽化后 1-3 d, 以及长翅型雄成虫羽化后 1-2 d 的上灯比例都有所提高, 而长翅型雌成虫羽化后第 4-5 天, 以及长翅雄成虫羽化后第 3-5 天的上灯比例都有所降低; 与 GMF 对照组相比, NZMF 处理组显著提高了 2 日龄长翅雌成虫的上灯比例, 提高达 55% ( $\chi^2 = 4.29$ ,  $P = 0.038 < 0.05$ ), 并显著降低了 4 日龄长翅型雌成虫的上灯比例, 降幅达 22% ( $\chi^2 = 6.49$ ,  $P = 0.011 < 0.05$ ) (图 3)。

### 2.3 NZMF 对褐飞虱长翅型雌雄成虫飞行能力的影响

图 4 显示, 与 GMF 对照组相比, NZMF 处理组缩短了褐飞虱长翅型雌雄成虫的飞行时间, 并提高了长翅型雌雄成虫的飞行速度; 其中, NZMF 处理组显著缩短了长翅型雄成虫的飞行时间, 缩短达 46% ( $P < 0.05$ ), 并显著提高了长翅型雌雄成虫的飞行速度, 分别提高了 65% 和 101% ( $P < 0.05$ )。另一方面, 与长翅型雄成虫相比, NZMF 处理组和 GMF 对照组下长翅型雌成虫的飞行距离和飞行时间都有所缩短, 而其飞行速度有明显提高 (图 4); 其中, NZMF 处理组和 GMF 对照组下长翅型雌成虫的飞

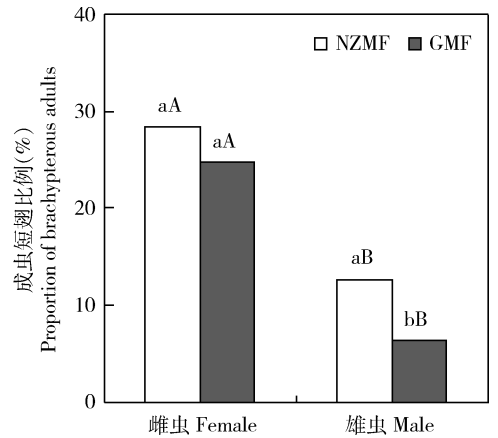


图 2 近零磁场 (NZMF) 和地磁场 (GMF) 下褐飞虱雌雄成虫的短翅比例

Fig. 2 Proportion of the brachypterous female and male adults of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* under the near-zero magnetic field (NZMF) and geomagnetic field (GMF)

在处理组 (NZMF 组) 中, 供试的个体数为: 短翅雌虫:  $n = 55$ , 长翅雌虫:  $n = 139$ ; 短翅雄虫:  $n = 21$ , 长翅雄虫:  $n = 145$ 。对照组 (GMF 组) 中, 供试的个体数为: 短翅雌虫:  $n = 43$ , 长翅雌虫:  $n = 131$ ; 短翅雄虫:  $n = 9$ , 长翅雄虫:  $n = 133$ 。柱上不同小写字母和不同大写字母分别表示经卡方检验, 同一性别处理组和对照组之间, 以及同一磁场处理下褐飞虱长翅型雌雄成虫之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。In the treatment group (NZMF group), the numbers of the test brachypterous and macropterous females are 55 and 139, respectively, those of the test brachypterous and macropterous males are 21 and 145, respectively; while in the control group (GMF group), the numbers of the test brachypterous and macropterous females are 43 and 131, respectively, and those of the test brachypterous and macropterous males are 9 and 133, respectively. Different lowercase and uppercase letters above bars indicate significant differences between the treatment group and the control group for the same sex, and between the female and male adults under same magnetic field by the *Chi-square* test ( $P < 0.05$ ), respectively.

行时间分别显著缩短了 140% 和 132% ( $P < 0.05$ ) (图 4: B), GMF 对照组下长翅型雌成虫飞行速度还显著提高了 96% ( $P < 0.05$ ) (图 4: C), 但 NZMF 处理组下雌雄虫飞行速度无显著性差异。

## 3 讨论

作为典型的远距离迁飞性害虫, 褐飞虱在其迁飞过程中必定受到磁场强度变化的影响。本实验中设置了极端的磁场强度变化, 即近零磁场 (NZMF) 处理组以明确磁场强度变化对褐飞虱成虫翅型分化及其长翅型雌雄成虫趋光性和飞行能力的影响。试验结果表明, NZMF 处理组下褐飞虱成虫翅型分化及其长翅型雌雄成虫羽化后 2-3 d 的上灯比例明

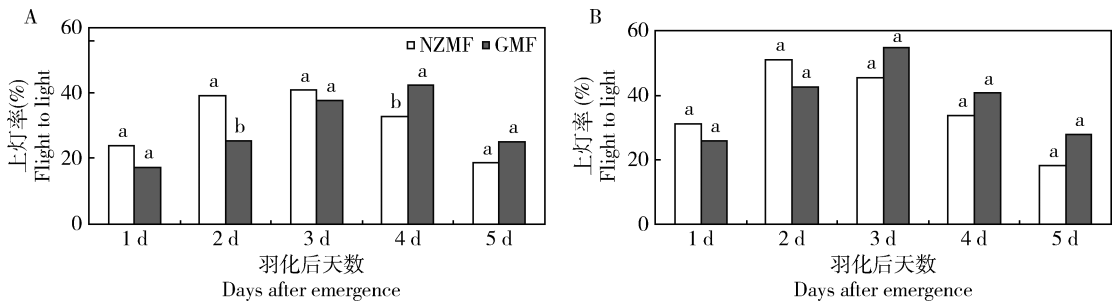


图3 近零磁场 (NZMF) 和地磁场 (GMF) 下褐飞虱长翅型雌 (A) 雄 (B) 成虫的趋光性

Fig. 3 The phototaxis of macropterous female (A) and male (B) adults of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* under the near-zero magnetic field (NZMF) and geomagnetic field (GMF)

处理组 (NZMF 组) 中, 供试的个体数为: 羽化后 1-5 d 的长翅雌虫分别为 185, 178, 118, 58 和 55, 长翅雄虫分别为 264, 231, 106, 61 和 52。对照组 (GMF 组) 中, 供试的个体数为: 羽化后 1-5 d 的长翅雌虫分别为 205, 195, 111, 86 和 59, 长翅雄虫分别为 240, 223, 79, 70 和 50。柱上不同小写字母表示经卡方检验同一取样时间 NZMF 和 GMF 组之间长翅型雌雄成虫的上灯率性差异显著 ( $P < 0.05$ )。N = 185, 178, 118, 58 and 55 for the 1-5-day-old macropterous females, and N = 264, 231, 106, 61 and 52 for the 1-5-day-old macropterous males in the treatment group (NZMF group), respectively. N = 205, 195, 111, 86 and 59 for the 1-5-day-old macropterous females, and N = 240, 223, 79, 70 and 50 for the 1-5-day-old macropterous males in the control group (GMF group), respectively. Different lowercase letters above bars indicate significant differences between the NZMF group and the GMF group for females or males of the same day-old by the *Chi-square* test ( $P < 0.05$ ), respectively.

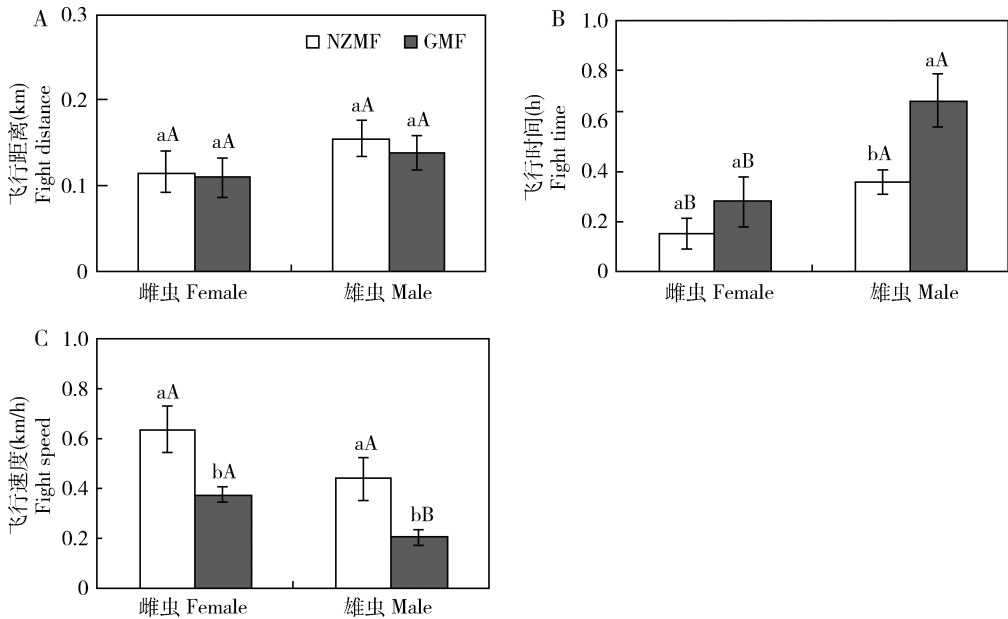


图4 近零磁场 (NZMF) 和地磁场 (GMF) 下长翅型褐飞虱 2 日龄雌雄成虫的飞行距离 (A)、飞行时间 (B) 和飞行速度 (C)

Fig. 4 Flight distance (A), time (B) and speed (C) of 2-day-old macropterous female and male adults of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* under the near-zero magnetic field (NZMF) and geomagnetic field (GMF)

处理组 (NZMF 组) 中, 供试的个体数为: 雌虫: n = 22; 雄虫: n = 27; 对照组 (GMF 组) 中, 供试的个体数为: 雌虫: n = 20; 雄虫: n = 28。图中数值为平均值  $\pm$  标准误; 柱上不同大写字母表示经单因子方差分析相同磁场处理下褐飞虱雌、雄虫间差异显著; 不同小写字母表示经单因子方差分析同性别不同磁场处理之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。The numbers of the test females and males in the treatment group (NZMF group) are 22 and 27, and those of the test females and males in the control group (GMF group) are 20 and 28, respectively. The bar graph is shown as mean  $\pm$  standard error. Different lowercase and uppercase letters above bars indicate significant difference between the NZME group and the GMF group for same sex, and between the females and males in the NZMF group or GMF group by one-way ANOVA ( $P < 0.05$ ), respectively.

显增加, 其飞行速度提高、飞行时间缩短。王希仁等 (1981) 指出稻飞虱长翅型个体的大量产生, 往往是种群数量大规模迁飞 (扩散) 的象征, 而短翅型个体

数量的激增, 往往预示着种群数量大发生的到来。张传溪等 (2015) 研究发现昆虫长短翅型可塑性发育的分子机制, 两个同源性很高的胰岛素受体在褐

飞虱生长及其翅型分化中发挥着“开关”的作用。本研究中, NZMF 处理组下褐飞虱雌雄成虫短翅型比例增加, 推测可能是磁受体感受磁场强度变化后进而影响了褐飞虱体内胰岛素受体的表达量, 使暴露在 NZMF 处理组下的褐飞虱雌雄成虫的短翅型增加, 而雄虫翅型分化对磁场强度变化的磁响应表现出更高的灵敏度, 这可能是类胰岛素信号通路对磁场强度响应的性别特异性响应引起的, 这一推测还有待进一步实验验证。

有研究表明, 磁感受关键蛋白隐花色素同时在昆虫的趋光性中扮演重要角色 (Gehring, 2014)。作为夜间活动的昆虫, 褐飞虱具有敏锐的视觉能力 (Warrant *et al.*, 2014), 并表现出强的趋光性 (Shimoda and Honda, 2013; Yang *et al.*, 2014)。迁飞性昆虫的趋光性通常与其迁飞过程中的起飞或降落有关 (Gatehouse, 1997)。对于褐飞虱而言, 在其黄昏时起飞或黎明时降落过程中表现出了较强的趋光性 (Hu *et al.*, 2013)。本实验中 NZMF 提高了褐飞虱长翅型成虫羽化后 1–2 d 的上灯比例, 与 Wan 等 (2016) 在白背飞虱 *S. furcifera* 中的研究结果相一致, 即相对于 GMF 对照组, NZMF 处理组中白背飞虱长翅型成虫羽化后前 2 d 的趋光性明显增加。对于褐飞虱, 雌虫趋光性对磁场强度变化的磁响应灵敏度要高于雄虫, 这或与隐花色素在雌雄成虫体内的表达模式不同有关 (Wan *et al.*, 2016)。由于隐花色素同时是生物钟系统的核心组件 (Wang *et al.*, 2015), 且研究表明磁场强度变化也可影响生物钟系统进而引起行为节律变化 (Fedele *et al.*, 2014), 因此, 本研究中 NZMF 处理组对褐飞虱雌雄成虫趋光性的影响总体呈现出先增强后减弱的效应, 或与隐花色素磁感受、光感受及生物钟 3 种功能的交互作用有关。可进一步推测, 地磁场强度变化, 如迁出地和迁入地之间磁场强度的变化, 亦或是地磁衰减或地磁暴引起的地磁强度降低等, 或可通过影响趋光性进而影响褐飞虱等迁飞性昆虫迁飞过程中的起飞和降落两个关键环节。

飞行能力的测定是研究其迁飞规律的重要依据 (Campos *et al.*, 2004)。昆虫飞行能力的研究主要借助于飞行磨系统, 目前国内采用的飞行磨系统是由程登发等 (1997) 开发研制的一套适用于测定小型昆虫飞行能力的飞行磨系统, 该系统主要用于测定小型昆虫的飞行时间、平均飞行速度和总飞行距离等参数。本研究发现, 与 GMF 对照组相比, NZMF 处理组下的褐飞虱长翅雌雄成虫的飞行速度增加、

飞行时间缩短, 而飞行距离有增长趋势但差异不显著。本团队前期研究亦表明, NZMF 处理组下白背飞虱 *S. furcifera* 长翅雌成虫飞行速度显著降低、飞行时间显著增加, 而其长翅雄成虫飞行速度显著增加、飞行时间显著缩短, 推测可能是 NZMF 通过调节激脂激素/激脂激素受体信号通路来实现白背飞虱 *S. furcifera* 长翅雌雄成虫的飞行行为的调节 (Wan *et al.*, 2016)。本研究中褐飞虱 *N. lugens* 与白背飞虱 *S. furcifera* 长翅雌雄成虫在飞行能力方面表型不同, 未表现出对磁场强度变化磁响应下的飞行能力“性二型现象”, 这可能由于磁场强度变化下, 白背飞虱 *S. furcifera* 和褐飞虱 *N. lugens* 激脂激素/激脂激素受体信号通路与磁受体交互作用方式不同。另外, 本团队前期研究发现, 褐飞虱长翅型成虫腹部普遍存在铁磁性物质 (解春兰等, 2011; 颜学宾等, 2015), 由于褐飞虱飞行能力的测定在夜间无光状态下进行, 因此不依赖光的基于磁颗粒的磁感受机制 (Johnsen and Lohmann, 2008) 或可即时在 NZMF 处理下介导褐飞虱飞行能力的磁响应, 进而导致两种稻飞虱飞行能力磁响应表型存在差异。本研究中 NZMF 虽然未显著影响褐飞虱的飞行距离, 但从其对褐飞虱飞行速度和飞行时间的磁效应来看, 褐飞虱自身或存在一种调控其飞行能力的保守策略, 即在环境磁场强度变化的情况下, 可通过调节飞行时间和飞行速度二者的平衡以寻求稳定的飞行距离。本研究中发现的磁响应表型背后的深入机制, 均有待开展分子层面研究进一步明确。

褐飞虱是在地磁场环境中长期进化而生存下来的物种, 本研究中的磁场强度变化处理时间较短, 且未开展继代处理, 这可能是不同性别或日龄褐飞虱的翅型分化、趋光性、飞行能力均未对磁场强度变化响应显著的重要原因之一。综上所述, 本研究中近零磁场对褐飞虱长翅成虫的磁生物学效应表现在翅型分化、趋光性、飞行能力 (即飞行速度、飞行时间和飞行距离等) 3 个方面, 该结果暗示地磁强度级别磁场强度变化或可通过作用于翅的发育 (如翅型分化)、趋光行为 (如趋光性) 及飞行能力 3 个迁飞调控关键环节进而影响褐飞虱等迁飞昆虫的迁飞行为。这一发现有助于完善迁飞昆虫对地磁变化的响应表型及其内在磁感受机理, 并将服务于迁飞性害虫的预测预报。

## 参考文献 (References)

- Magnetic intensity affects cryptochrome dependent responses in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 225(3): 615 – 624.
- Alerstam T, 2003. Animal behaviour: the lobster navigators. *Nature*, 421(6918): 27 – 28.
- Chaves I, Pokorny R, Byrdin M, Hoang N, Ritz T, Brettel K, Essen L O, van der Horst GTJ, Batschauer A, Ahmad M, 2011. The cryptochromes: blue light photoreceptors in plants and animals. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 62: 335 – 364.
- De Santis A, 2007. How persistent is the present trend of the geomagnetic field to decay and, possibly, to reverse? *Phys. Earth Planet Int.*, 162(3 – 4): 217 – 226.
- Dingle H, 1972. Migration strategies of insects. *Science*, 175(4028): 1327 – 1335.
- Eckert R, 1972. Bioelectric control of ciliary activity. *Science*, 176(4034): 473 – 481.
- Favre D, Fischer A, Garcia-Rubio I, Mastrogiacomo G, Gehring AU, 2010. Development of cellular magnetic dipoles in magnetotactic bacteria. *Biophys. J.*, 99(4): 1268 – 1273.
- Fedele G, Edwards MD, Bhutani S, Hares JM, Murbach M, Green EW, Dissel S, Hastings MH, Rosato E, Kyriacou CP, 2014. Genetic analysis of circadian responses to low frequency electromagnetic fields in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Genet.*, 10(12): e1004804.
- Filipic J, Kraigher B, Tepus B, Kokol V, Mandic-Mulec I, 2012. Effects of low-density static magnetic fields on the growth and activities of wastewater bacteria *Escherichia coli* and *Pseudomonas putida*. *Bioresour. Technol.*, 120: 225 – 232.
- Gäde G, Auerswald L, 2003. Mode of action of neuropeptides from the adipokinetic hormone family. *Gen. Comp. Endocr.*, 132(1): 10 – 20.
- Galland P, Pazur A, 2005. Magnetoreception in plants. *J. Plant Res.*, 118(6): 371 – 389.
- Gatehouse AG, 1997. Behavior and ecological genetics of wind-borne migration by insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 42: 475 – 502.
- Gehring WJ, 2014. The evolution of vision. *Wiles Dev. Biol.*, 3(1): 1 – 40.
- Gronroos J, Muheim R, Akesson S, 2010. Orientation and autumn migration routes of juvenile sharp-tailed sandpipers at a staging site in Alaska. *J. Exp. Biol.*, 213(11): 1829 – 1835.
- Guerra PA, Gegear RJ, Reppert SM, 2014. A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nat. Commun.*, 5: 4164.
- Hong X, Ding J, 2007. Agricultural Entomology. China Agriculture Press, Beijing. 87 – 93. [洪晓月, 丁锦华, 2007. 农业昆虫学. 北京: 中国农业出版社. 87 – 93]
- Hu G, Lu F, Lu MH, Liu WC, Xu WG, Jiang XH, Zhai BP, 2013. The influence of typhoon Khanun on the return migration of *Nilaparvata lugens* (Stål) in eastern China. *PLoS ONE*, 8(2): e57277.
- Johnsen S, Lohmann KJ, 2008. Magnetoreception in animals. *Phys. Today*, 61(3): 29 – 35.
- Kefuss J, M'Diaye K, Bounias M, Vanpoucke J, Ecochard J, 1999. Biochemical effects of high intensity constant magnetic fields on worker honey bees. *Bioelectromagnetics*, 20(2): 117 – 122.
- Kodrík D, Bednářová A, Zemanová M, Krishnan N, 2015. Hormonal regulation of response to oxidative stress in insects – an update. *Int. J. Mol. Sci.*, 16(10): 25788 – 25816.
- Kopanev VI, Efimenko GD, Shakula AV, 1979. Biological effect of a hypogeomagnetic environment on an organism. *Biol. Bull. Acad. Sci. USSR*, 6(3): 289 – 298.
- Lohmann KJ, 2010. Animal behaviour: magnetic-field perception. *Nature*, 464(7292): 1140 – 1142.
- Lohmann KJ, Lohmann CM, Ehrhart LM, Bagley DA, Swing T, 2004. Animal behaviour: geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature*, 428(6986): 909 – 910.
- Maeda K, Robinson AJ, Henbest KB, Hogben HJ, Biskup T, Ahmad M, 2012. Magnetically sensitive light-induced reactions in cryptochrome are consistent with its proposed role as a magnetoreceptor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109(13): 4774 – 4779.
- Maffei ME, 2014. Magnetic field effects on plant growth, development, and evolution. *Front. Plant Sci.*, 5: 445.
- Merlin C, Heinze S, Reppert SM, 2012. Unraveling navigational strategies in migratory insects. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 22(2): 353 – 361.
- Oochipinti A, De Santis A, Maffei ME, 2014. Magnetoreception: an unavoidable step for plant evolution? *Trends Plant Sci.*, 19(1): 1 – 4.
- Pan H, 1996. The effect of a 7 T magnetic field on the egg hatching of *Heliothis virescens*. *Magn. Reson. Imaging*, 14(6): 673 – 677.
- Pan H, Liu X, 2004. Apparent biological effect of strong magnetic field on mosquito egg hatching. *Bioelectromagnetics*, 25(2): 84 – 91.
- Polidori E, Zeppa S, Potenza L, Martinelli C, Colombo E, Casadei L, Agostini D, Sestili P, Stocchi V, 2012. Gene expression profile in cultured human umbilical vein endothelial cells exposed to a 300 mT static magnetic field. *Bioelectromagnetics*, 33(1): 65 – 74.
- Prolić ZM, Lazarević JM, Mrdaković-Mitić MM, Popesković D, 2001. Comparative examinations of magnetic field effects on pupal development in three holometabolous insect species. *Acta Entomol. Serb.*, 6(1 – 2): 139 – 142.
- Prolić ZM, Nenadović V, 1995. The influence of a permanent magnetic field on the process of adult emergence in *Tenebrio molitor*. *J. Insect Physiol.*, 41(12): 1113 – 1118.
- Radhakrishnan R, Leelapriya T, Kumari BDR, 2012. Effects of pulsed magnetic field treatment of soybean seeds on calli growth, cell damage, and biochemical changes under salt stress. *Bioelectromagnetics*, 33(8): 670 – 681.
- Rauš S, Todorović D, Prolić Z, 2009. Viability of old house borer (*Hylotrupes bajulus*) larvae exposed to a constant magnetic field of 98 mT under laboratory conditions. *Arch. Biol. Sci.*, 61(1): 129 – 134.
- Rosen AD, 2003. Mechanism of action of moderate-intensity static magnetic fields on biological systems. *Cell Biochem. Biophys.*, 39(2): 163 – 173.
- Rosen MS, Rosen AD, 1990. Magnetic field influence on paramecium



- motility. *Life Sci.*, 46(21): 1509 – 1515.
- Savic T, Janac B, Todorovic D, Prolic Z, 2011. The embryonic and post-embryonic development in two *Drosophila* species exposed to the static magnetic field of 60 mT. *Electromagn. Biol. Med.*, 30(2): 108 – 114.
- Shimoda M, Honda K, 2013. Insect reactions to light and its applications to pest management. *Appl. Entomol. Zool.*, 48(4): 413 – 421.
- Sneed A, 2014. Earth's impending magnetic flip. *Sci. Am.*, 311(4): 29.
- Todorović D, Mirčić D, Ilijin L, Mrdakovic M, Vlahović M, Prolić Z, Mataruga VP, 2012. Effect of magnetic fields on antioxidative defense and fitness-related traits of *Baculum extradentatum* (Insecta, Phasmatodea). *Bioelectromagnetics*, 33(3): 265 – 273.
- Vácha M, 1997. The influence of a static, homogenous magnetic field (B = 320 mT) on extracardiac pulsations of *Tenebrio molitor* pupae (Coleoptera; Tenebrionidae). *J. Insect Physiol.*, 43(11): 979 – 989.
- Vácha M, 2006. Laboratory behavioural assay of insect magnetoreception; magnetosensitivity of *Periplaneta americana*. *J. Exp. Biol.*, 209(19): 3882 – 3886.
- Viguiet C, 1882. Le sens de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme. *Rev. Philos. Fr. Let.*, 14: 1 – 36.
- Wallraff HG, 1999. The magnetic map of homing pigeons; an evergreen phantom. *J. Theor. Biol.*, 197(2): 265 – 269.
- Wan GJ, Jiang SL, Zhao ZC, Xu JJ, Tao XR, Sword GA, Gao YB, Pan WD, Chen FJ, 2014. Bio-effects of near-zero magnetic fields on the growth, development and reproduction of small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* and brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *J. Insect Physiol.*, 68(3): 7 – 15.
- Wan GJ, Yuan R, Wang WJ, Fu KY, Zhao JY, Jiang SL, Pan WD, Sword GA, Chen FJ, 2016. Reduced geomagnetic field may affect positive phototaxis and flight capacity of a migratory rice planthopper. *Anim. Behav.*, 121: 107 – 116.
- Wang J, Du XL, Pan WS, Wang XJ, Wu WJ, 2015. Photoactivation of the cryptochrome/photolyase superfamily. *J. Photochem. Photobiol. C*, 22: 84 – 102.
- Wang XR, Zhang CD, 1981. Discussion on the wing-shaped differentiation factor of brown rice. *Entomol. Knowl.*, 18(4): 145 – 148. [王希仁, 张灿东, 1981. 褐稻虱翅型分化因子的探讨. *昆虫知识*, 18(4): 145 – 148]
- Warrant E, Oskarsson M, Malm H, 2014. The remarkable visual abilities of nocturnal insects; neural principles and bioinspired night-vision algorithms. *Proc. IEEE*, 102(10): 1411 – 1426.
- Xie CL, Li ZY, Sui H, Pan WD, Chen FJ, 2011. Detection of magnetic materials in adults of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera; Delphacidae). *Acta Entomol. Sin.*, 54(10): 1189 – 1193. [解春兰, 李志毅, 隋贺, 潘卫东, 陈法军, 2011. 褐飞虱成虫体内磁性物质检测. *昆虫学报*, 54(10): 1189 – 1193]
- Xu C, Wei S, Lu Y, Zhang Y, Chen C, Song T, 2013. Removal of the local geomagnetic field affects reproductive growth in *Arabidopsis*. *Bioelectromagnetics*, 34(6): 437 – 442.
- Xu HJ, Xue J, Lu B, Zhang XC, Zhuo JC, He SF, 2015. Two insulin receptors determine alternative wing morphs in planthoppers. *Nature*, 519(7544): 464 – 467.
- Xue J, Zhou X, Zhang CX, Yu LL, Fan HW, Wang Z, 2014. Genomes of the rice pest brown planthopper and its endosymbionts reveal complex complementary contributions for host adaptation. *Genome Biol.*, 15(12): 521.
- Yan XB, Liu YX, Yao LY, Wang WX, Pan WD, Chen FJ, 2015. Localization and quantitative detection of magnetic materials in the macropterous and brachypterous female and male adults of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera; Delphacidae). *Acta Entomol. Sin.*, 58(2): 132 – 138. [颜学宾, 刘宇新, 姚亮宇, 王文肖, 潘卫东, 陈法军, 2015. 褐飞虱长翅型和短翅型雌雄成虫体内磁性物质定位和定量检测. *昆虫学报*, 58(2): 132 – 138]
- Yang HB, Hu G, Zhang G, Chen X, Zhu ZR, Liu S, Liang ZL, Zhang XX, Cheng XN, Zhai BP, 2014. Effect of light colours and weather conditions on captures of *Sogatella furcifera* (Horváth) and *Nilaparvata lugens* (Stål). *J. Appl. Entomol.*, 138(10): 743 – 753.
- Yoshii T, Ahmad M, Helfrich-Förster C, 2009. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity of *Drosophila*'s circadian clock. *PLoS Biol.*, 7(4): e1000086.
- Zhu XJ, Yang JS, Liang YC, Lou YS, Yang XY, 2004. Effects of calcium on photosynthetic and physiological characteristics of rice seedlings under salt stress. *Sci. Agric. Acta*, 37(10): 1497 – 1503. [朱晓军, 杨劲松, 梁永超, 娄运生, 杨晓英, 2004. 盐胁迫下钙对水稻幼苗光合作用及相关生理特性的影响. *中国农业科学*, 37(10): 1497 – 1503]

(责任编辑: 赵利辉)