



虫害诱导抗性水稻挥发物增强邻近感性水稻品种对褐飞虱的直接和间接抗性

李承哲¹, 陆金城¹, 潘信达¹, 肖玉捷¹, 邓建宇¹, 周国鑫^{1,*}, 娄永根^{2,*}

(1. 浙江农林大学现代农学院, 杭州 311300; 2. 浙江大学昆虫科学研究所, 杭州 310058)

摘要:【目的】褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 是为害水稻的重要害虫。本研究旨在明确褐飞虱为害诱导的抗性水稻品种 (IR64, ASD7 和 IR56) 挥发物对感性品种 TN1 抗虫性的影响, 为褐飞虱的绿色生态防控提供理论和技术指导。【方法】以水稻-褐飞虱-稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* 为研究对象, 利用未被为害和经褐飞虱雌成虫为害 (褐飞虱为害诱导) 的水稻 (IR64, ASD7, IR56 和 TN1) 挥发物处理 TN1 植株, 测定 TN1 植株上褐飞虱单雌产卵量和单雌蜜露分泌量、若虫存活率和卵孵化率; 分别利用 H 型嗅觉仪和 Y 型嗅觉仪测定褐飞虱雌成虫和稻虱缨小蜂对上述不同处理 TN1 植株的选择性。【结果】褐飞虱为害诱导的抗性水稻挥发物处理 TN1 植株后均可降低褐飞虱单雌产卵量, 而未被为害的抗性水稻挥发物处理后不影响褐飞虱单雌产卵量。健康 TN1 植株经褐飞虱为害诱导的 IR64 挥发物处理后可降低单雌蜜露分泌量, 但对卵孵化率和若虫存活率无影响; 同时还降低对褐飞虱的引诱作用, 而增强对稻虱缨小蜂的引诱作用。且健康 TN1 植株经褐飞虱为害 IR64 和 TN1 诱导的挥发物处理后, 其挥发物组分中仅 2-庚酮的相对含量发生显著变化。【结论】褐飞虱为害诱导的抗性水稻挥发物处理 TN1 植株后可降低褐飞虱雌成虫产卵量和蜜露分泌量, 降低对褐飞虱雌成虫的引诱作用却增加对其天敌稻虱缨小蜂的引诱作用。褐飞虱为害诱导的抗性水稻 IR64 挥发物引起 TN1 植株中 2-庚酮相对含量增加, 可能是改变褐飞虱和稻虱缨小蜂行为的重要原因。

关键词: 水稻; 褐飞虱; 稻虱缨小蜂; 植物挥发物; 邻近植物; 直接和间接防御反应; 抗性

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2023)03-0351-09

Herbivore-induced resistant rice volatiles enhance the direct and indirect resistance of the neighboring susceptible rice varieties to *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae)

LI Cheng-Zhe¹, LU Jin-Cheng¹, PAN Xin-Da¹, XIAO Yu-Jie¹, DENG Jian-Yu¹, ZHOU Guo-Xin^{1,*}, LOU Yong-Gen^{2,*} (1. College of Advanced Agricultural Sciences, Zhejiang A & F University, Hangzhou 311300, China; 2. Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: 【Aim】The brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens*, is one of the most important pests on rice. The objective of this research is to determine the effects of volatiles emitted from BPH-induced resistant rice varieties (IR64, ASD7 and IR56) on the resistance of the susceptible rice variety TN1, and to provide theoretical and technical guidance for the green ecological control of BPH. 【Methods】We employed rice-BPH-*Anagrus nilaparvatae* as a model system. TN1 plants were exposed to the volatiles

基金项目: 现代农业产业技术体系——水稻 (CARS-01-43); 浙江省自然科学基金资助项目 (LQ23C140005, LY19C140005); 浙江省教育厅科研项目 (Y202249603); 浙江农林大学大学生创新创业训练项目 (2020KX0007, 2021KX0007, 2021R412002)

作者简介: 李承哲, 男, 1989 年 11 月生, 河南商丘人, 讲师, 研究方向为植物与昆虫互作, E-mail: chengzheli@163.com

* 通讯作者 Corresponding authors, E-mail: gxzhou@zafu.edu.cn; yglou@zju.edu.cn

收稿日期 Received: 2022-11-01; 接受日期 Accepted: 2023-02-14

emitted from rice varieties (IR64, ASD7, IR56 and TN1) uninfested and infected by BPH female adults (BPH-induced rice), respectively, and the number of eggs laid per female, the amount of honeydew secreted per female, nymphal survival rate and egg hatching rate of BPH on TN1 plants were measured. The choice of the female adults of BPH and *A. nilaparvatae* to the above-mentioned TN1 plants was determined by using an H-type olfactometer and a Y-type olfactometer, respectively. 【Results】 Exposure of TN1 plants to the volatiles emitted from BPH-induced resistant rice reduced the number of eggs laid per female of BPH, while exposure to volatiles emitted from uninfested resistant rice did not affect the number of eggs laid per female of BPH. Exposure of healthy TN1 plants to the volatiles emitted from BPH-induced IR64 decreased the amount of honeydew secreted per female, but had no effects on the egg hatching rate and nymphal survival rate of BPH. In addition, exposure of healthy TN1 plants to the volatiles emitted from BPH-induced IR64 also reduced the attractiveness to BPH, but enhanced the attractiveness to *A. nilaparvatae*. When healthy TN1 plants were exposed to the volatiles emitted from BPH-induced IR64 or TN1, only the relative content of 2-heptanone in TN1 plants changed significantly. 【Conclusion】 Exposure of TN1 plants to volatiles emitted from BPH-induced resistant rice varieties reduces the number of eggs laid and the amount of honeydew of BPH female adults, reduces the attractiveness to BPH female adults, but enhances the attractiveness to the parasitoid *A. nilaparvatae*. The relative content of 2-heptanone in TN1 plants is increased when TN1 plants are exposed to the volatiles emitted from BPH-induced resistant rice variety IR64, which may be an important reason to the behavior changes of BPH and *A. nilaparvatae*.

Key words: Rice; *Nilaparvata lugens*; *Anagrus nilaparvatae*; plant volatiles; neighboring plants; direct and indirect defense responses; resistance

水稻作为我国乃至世界范围内最重要的粮食作物之一,在其生长期常受褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的为害,因而大幅减产(姜永根和程家安, 2011; Cheng *et al.*, 2013)。生产上对于褐飞虱的防治主要依赖于化学农药,但过度使用则引发了严重的“3R”(农药残留、害虫再猖獗和抗药性)问题。为有效控制褐飞虱的危害,国际水稻研究所曾在东南亚推广多个抗虫水稻品种,如 IR64[含抗褐飞虱基因 *Bph1* 及多个数量性状基因位点(quantitative trait loci, QTLs)](Mackill and Khush, 2018)、ASD7(含抗褐飞虱基因 *bph2*)、Rathu Heenati (RHT)(含抗褐飞虱基因 *Bph3*)等。然而,很多研究证实作物大规模的单一栽培易造成病虫害流行和暴发,使得抗性品种对病虫害的抗性丧失(Peñalver Cruz *et al.*, 2011; 朱书生等, 2022)。

为延长抗性作物品种的使用年限,研究者提出了利用作物抗性基因多样性控制病虫害的策略。在控制水稻病害方面,Zhu 等(2000)利用抗稻瘟病程度不同的优质糯稻(易感稻瘟病)和杂交稻(抗稻瘟病)进行大规模田间试验,发现与单作相比,抗感品种间作使得感病品种的稻瘟病发生率降低 94%,且水稻增产 89%;在此实验基础上提出了利用水稻遗传

多样性控制稻瘟病的技术。利用水稻抗感品种间作或混植控制病害的技术已广泛用于田间,相关机理也已研究较多(Zhu *et al.*, 2000; Zhu and Morel, 2019)。然而利用水稻抗感品种间作或混植控制水稻虫害方面仅有少数几例研究。如刘光杰等(2003)以2:1的比例种植白背飞虱 *Sogatella furcifera* 的抗、感品种,发现混栽植株上白背飞虱数量与抗虫品种相近,仅为感虫品种的 20% ~ 50%,且飞虱蜜露分泌量显著低于取食感虫品种的飞虱。将对褐飞虱不同抗性的水稻品种等比例混播,或杂糯间作栽培,相较于感虫品种单作,能显著降低褐飞虱的种群密度,提高捕食性天敌(蜘蛛、瓢虫、黑肩绿盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis*)的种群密度,且水稻产量有所增加(潘鹏亮等, 2012)。不同水稻品种间作除影响稻飞虱的种群数量外,还降低水稻上其他害虫如稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* (Li *et al.*, 2019)、二点黑尾叶蝉 *Nephotettix virescens* 和螟虫 *Scirpophaga innotata* (Rosmana *et al.*, 2015)的种群数量。针对水稻抗感品种间作/混栽降低稻飞虱种群数量的相关机制,前人从不同角度进行一些探讨:(1)水稻抗感品种混栽与单作相比可显著提高田间捕食性天敌的数量,进而提升水稻对褐飞虱的间接

防御(潘鹏亮等, 2012); (2) 水稻抗感品种混栽能够改变农田微气候(提升光照、通风等)进而改善植株营养条件, 增强其直接抗虫性(Li *et al.*, 2019)。但是, 从植物间信息传递角度, 即抗性水稻被褐飞虱为害后诱导的挥发物能否增强邻近感性品种的抗虫性, 从而导致褐飞虱种群数量下降, 未见相关报道。

当植物被植食性昆虫为害后会释放出挥发性化合物, 即虫害诱导的植物挥发物(herbivore-induced plant volatiles, HIPVs), 而邻近的健康植物能够感知到这种信号, 进而启动其防御系统抵御昆虫来袭, 增强邻近植物对昆虫的直接(植物的外部形态屏障或防御性次生代谢物等)和间接抗性(植物通过提供食物或释放挥发性化合物以吸引害虫天敌)和间接抗性(Engelberth *et al.*, 2004; Pérez-Hedo *et al.*, 2021; Loreto and D'Auria, 2022)。例如, 水稻(秀水 110)经挥发物处理后再被草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 幼虫为害, 与对照相比抗虫相关基因(*OsMPK3* 和 *OsWRKY70*)的转录水平上调, 且茉莉酸和 OPDA (12-oxophytodienoic acid) 的含量增加, 增强水稻对草地贪夜蛾的抗性(Ye *et al.*, 2019); Yao 等(2023)发现相比暴露于健康水稻(明恢 63)挥发物的稻株, 暴露于二化螟 *Chilo suppressalis* 为害诱导水稻挥发物的稻株在后续二化螟为害后, 稻株组织中茉莉酸和胰蛋白酶抑制剂的含量增加, 抑制二化螟幼虫的生长发育; 且稻株的挥发物释放量明显增加, 增强对二化螟盘绒茧蜂 *Cotesia chilonis* 的引诱作用。

本研究以水稻-褐飞虱-稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* 为研究对象, 探讨虫害诱导的抗性水稻(IR64, ASD7 和 IR56)挥发物对感虫品种 TN1 抗性的影响, 以为田间水稻抗感品种的搭配种植提供借鉴, 也为褐飞虱的绿色生态防控提供可靠的理论和技术指导。

1 材料与方法

1.1 供试植物

试验用抗性水稻品种为 IR64(含抗褐飞虱基因 *Bph1* 和几个 QTLs)、ASD7(含抗褐飞虱基因 *bph2*) 和 IR56(含抗褐飞虱基因 *Bph3*), 感性品种为 TN1(不含抗性基因)。水稻种子在控温培养箱[温度(28 ± 1) °C, 光周期 12L: 12D]内用清水浸泡 48 h 后, 控水催芽 10 d(幼苗高度 6 ~ 8 cm), 转移至人工气候室[温度(28 ± 2) °C, 相对湿度 70% ~ 80%, 光

周期 14L: 10D], 在盛有植物营养液的 25 L 蓝色筐子中继续培养, 每 2 周更换一次营养液。30 d 后将单株水稻转移到盛有营养液的 0.4 L 塑料杯(直径 × 高 = 8 cm × 10 cm)中, 恢复生长 3 d 后用于相关试验。

1.2 供试昆虫

褐飞虱采集自杭州水稻田, 已在本实验室饲养 20 代以上, 在人工气候室[温度(28 ± 2) °C, 相对湿度 50% ~ 60%, 光周期 12L: 12D]用 TN1 水稻幼苗进行饲喂、繁殖。稻虱缨小蜂在杭州水稻田诱得, 在培养箱[温度(27 ± 2) °C, 相对湿度 50% ~ 70%, 光周期 13L: 11D]饲养 10 代以上, 利用褐飞虱产卵的 TN1 苗进行繁殖。

1.3 褐飞虱为害水稻苗试验

在单株抗性或感性水稻苗上套入 1 个玻璃罩(直径 4 cm, 高 8 cm, 壁上有 24 个小孔), 然后接入 10 ~ 12 头产卵期褐飞虱雌成虫(感性水稻 TN1 接 10 头, 抗性水稻接 11 ~ 12 头, 使抗性和感性植株上褐飞虱产卵量无显著差异), 顶端用海绵塞紧, 接虫 1 d 后将虫从植物上吸走, 苗子用于后续试验。

为测定褐飞虱在 IR64 稻株上的产卵量, 将单株 IR64 套入 1 个玻璃罩, 然后接入 4 头初羽化褐飞虱成虫(2 ♀ 2 ♂), 顶端用海绵塞紧。接虫 8 d 后将成虫从植物上吸走, 统计稻株上褐飞虱卵量, 计算单雌产卵量, 重复 10 次。

1.4 抗性水稻挥发物处理的感性水稻 TN1 植株上褐飞虱生长发育繁殖指标的测定

褐飞虱为害诱导水稻挥发物对 TN1 稻株的处理如图 1 所示。褐飞虱为害 1 d 的 2 株 TN1 苗(BPH-TN1, 对照组)或抗性水稻(BPH-RR, 实验组)作为气味源(图 1 中 a), 空气进入气味瓶之前先后经过活性炭和分子筛, 气体流速为 0.3 L/min。邻近的 2 株健康 TN1 苗(HY-TN1)作为接收植物(图 1 中 b)。处理 1 d 或 5 d 后, 将两组接收植物 TN1 单株移栽到盛有营养液的塑料杯中, 进行如下 3 组实验: (1) 每株接 4 头(雌雄虫各 2 头)初羽化褐飞虱产卵 8 d, 统计雌虫产卵量, 重复 6 ~ 10 次; (2) 每株接入 15 头初孵若虫, 每天统计若虫存活情况直至全部羽化为成虫, 重复 12 次; (3) 接入 1 头初羽化雌成虫, 接虫后 24 h 时统计其蜜露分泌量, 具体方法参考 Wang 等(2020), 重复 24 次。为探究 HIPVs 对褐飞虱卵孵化率的影响, 气味源分别为 BPH 为害的 2 株 TN1 和 2 株 IR64, 接收植物为褐飞虱产卵 1 d 后的 TN1 植株处理, 然后将接收植株单株移栽到

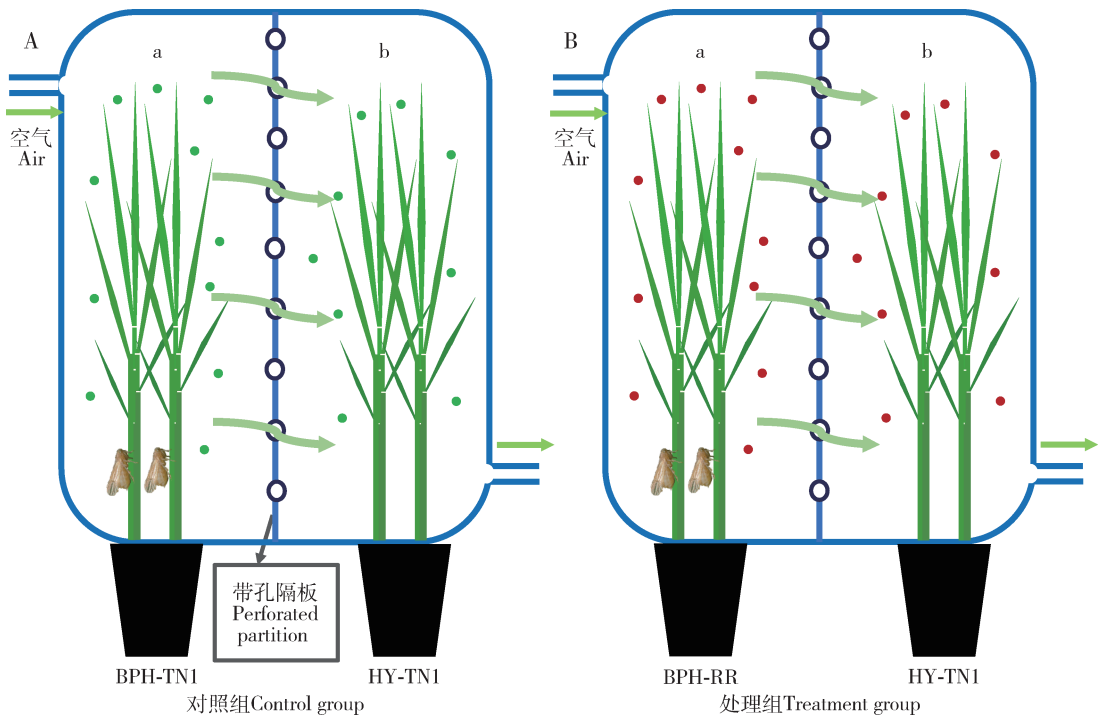


图1 水稻挥发物处理健康 TN1 水稻植株装置

Fig. 1 Schematic diagram of healthy rice TN1 plants exposed to rice volatiles

A: 对照组 Control group; B: 处理组 Treatment group. BPH: 褐飞虱 *Nilaparvata lugens*; BPH-TN1: 褐飞虱成虫为害的 TN1 水稻植株 TN1 rice plants infected by *N. lugens* adults; HY-TN1: 未接虫的健康 TN1 水稻植株 Uninfected healthy TN1 rice plants; BPH-RR: 褐飞虱成虫为害的抗性水稻植株 Resistant rice plants infected by *N. lugens* adults. a: 味源植物: 褐飞虱为害的 2 株感性水稻品种 TN1 (BPH-TN1) 或抗性水稻品种 (BPH-RR) 的植株作为气味源 (TN1 或抗性品种植株被 BPH 雌成虫为害 24 h 后去除雌成虫) Source plants; two plants of the susceptible rice variety TN1 (BPH-TN1) or resistant rice variety (BPH-RR) damaged by *N. lugens* adults were used as the odor source (plants of TN1 or resistant varieties were infested by female adults of BPH for 24 h, then female adults were removed); b: 接收植物: 2 株健康 TN1 作为接收植株 Receiver plants; two uninfected healthy TN1 plants were used as the receiver plants.

塑料杯中,若虫孵化后每天统计其孵化数量,计算卵的孵化率,重复 6 次。

未受害水稻挥发物对 TN1 稻株的处理方法同上,气味源分别是 2 株未受害 TN1 和 2 株 IR64 稻株,接收植株均是 2 株健康 TN1;处理 5 d 后,每株接收植株接 4 头(雌雄虫各 2 头)初羽化褐飞虱产卵 8 d,统计雌虫产卵量,重复 6 次。

1.5 水稻挥发物的捕集和鉴定

利用动态顶空吸附法分别捕集和鉴定健康 TN1 分别经褐飞虱为害的 TN1 和 IR64 挥发物处理后的挥发物组分及其相对含量。每个玻璃缸中放入 2 株处理后的 TN1 进行挥发物的捕集,收集 8 h 后取下吸附柱加入 500 mg/L 内标癸酸乙酯 2 μL ,然后加入二氯甲烷 200 μL 进行洗脱。化合物的鉴定利用标准品与样品的出峰时间进行比对,相对含量(%) = 该化合物峰面积/内标峰面积 \times 100。该实验重复 8 次。具体方法参考 Lou 等(2005)。

1.6 生物测定

利用 H 型嗅觉仪测定褐飞虱雌虫对褐飞虱为害诱导 TN1 和 IR64 挥发物处理后的 TN1 植株的选择性,具体方法见 Li 等(2020)。将不同处理的 6 株 TN1 (即气味源)分别置于 H 型嗅觉仪的两直臂内,两直臂的顶端口用纱网包扎。横臂的两端口用纱网封好连接于两直臂间,通过横臂的接虫口每次接入 20 头已饥饿 2 h 的产卵期褐飞虱雌虫,1 h 后统计接虫口左右两侧的褐飞虱数量(接虫口两侧 1 cm 范围内记为无选择)。进行 2 次后更换 TN1 稻株并调换两臂方向,该实验重复 8 次。

利用 Y 型嗅觉仪测定稻虱缨小蜂对褐飞虱为害诱导水稻挥发物处理后的 TN1 植株的选择性,具体方法见 Lou 等(2005)。将不同处理的 6 株 TN1 (即气味源)分别置于味源瓶中。生测时,利用指形管将稻虱缨小蜂雌虫逐头引入 Y 型嗅觉仪的直管内,然后观察记录 10 min 内稻虱缨小蜂的行为反应(判断标准为稻虱缨小蜂爬至超过某臂的 7 cm 处,并持续 1 min 以上)。每组测试用当天羽化且已交配的 10 头稻虱缨小蜂雌成蜂,进行 2 组后更换 TN1 稻株并调换两味源瓶位置和两臂方向,本实验重复 8 次。

利用 Y 型嗅觉仪测定稻虱缨小蜂对褐飞虱为害诱导水稻挥发物处理后的 TN1 植株的选择性,具体方法见 Lou 等(2005)。将不同处理的 6 株 TN1 (即气味源)分别置于味源瓶中。生测时,利用指形管将稻虱缨小蜂雌虫逐头引入 Y 型嗅觉仪的直管内,然后观察记录 10 min 内稻虱缨小蜂的行为反应(判断标准为稻虱缨小蜂爬至超过某臂的 7 cm 处,并持续 1 min 以上)。每组测试用当天羽化且已交配的 10 头稻虱缨小蜂雌成蜂,进行 2 组后更换 TN1 稻株并调换两味源瓶位置和两臂方向,本实验重复 8 次。

利用 H 型嗅觉仪测定褐飞虱雌虫对褐飞虱为害诱导 TN1 和 IR64 挥发物处理后的 TN1 植株的选择性,具体方法见 Li 等(2020)。将不同处理的 6 株 TN1 (即气味源)分别置于 H 型嗅觉仪的两直臂内,两直臂的顶端口用纱网包扎。横臂的两端口用纱网封好连接于两直臂间,通过横臂的接虫口每次接入 20 头已饥饿 2 h 的产卵期褐飞虱雌虫,1 h 后统计接虫口左右两侧的褐飞虱数量(接虫口两侧 1 cm 范围内记为无选择)。进行 2 次后更换 TN1 稻株并调换两臂方向,该实验重复 8 次。

6 次,共测试 60 头稻虱缨小蜂成蜂。

1.7 数据分析

采用 SPSS 18.0 软件对数据进行统计分析。褐飞虱和稻虱缨小蜂分别对 IR64 和 TN1 挥发物处理后的 TN1 植株的选择性检验用卡方检验 (*Chi-square test*), 其余 2 个样本之间数据比较采用 Student 氏 *t* 检验, 多个样本之间数据比较采用单因素方差分析, 用 Tukey 氏 HSD (*honest significant difference*) 进行差异显著性检验。

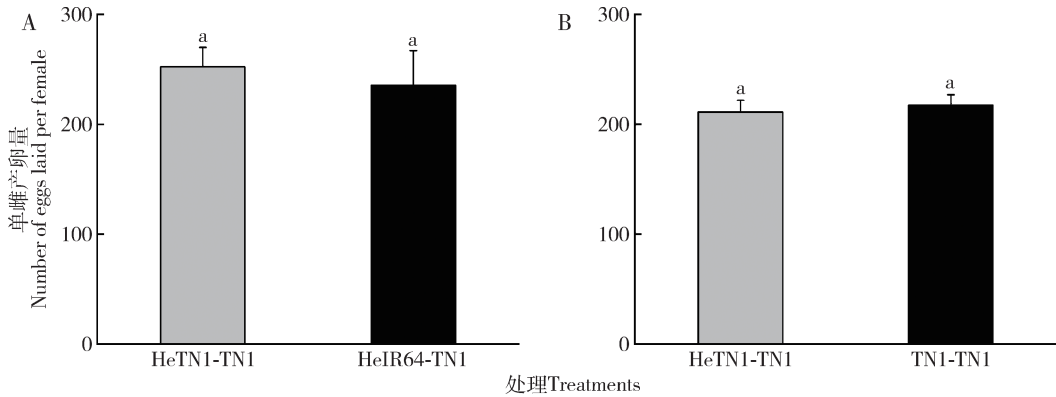


图2 未受褐飞虱为害的抗性水稻品种 IR64(A)和褐飞虱雌成虫为害 TN1(B)诱导的挥发物处理 TN1 水稻植株对褐飞虱单雌产卵量的影响

Fig. 2 Effects of exposure of TN1 rice plants to the volatiles emitted from both uninfested resistant variety IR64 (A) and TN1 infected by female adults of *Nilaparvata lugens* (B) on the number of eggs laid per female of *N. lugens*

TN1: 感性水稻品种 Susceptible rice variety; IR64: 抗性水稻品种 Resistant rice variety; HeTN1-TN1: 未受褐飞虱为害的健康 TN1 植株挥发物处理的 TN1 植株 TN1 plants exposed to volatiles emitted from healthy TN1 plants uninfested by *N. lugens*; HeIR64-TN1: 未受褐飞虱为害的健康 IR64 植株挥发物处理的 TN1 植株 TN1 plants exposed to volatiles emitted from healthy IR64 plants uninfested by *N. lugens*; TN1-TN1: 褐飞虱雌成虫为害诱导的 TN1 植株挥发物处理的 TN1 植株 TN1 plants exposed to volatiles emitted from TN1 plants infected by female adults of *N. lugens*. 处理 5 d 后, 每株水稻接 4 头 (雌雄虫各 2 头) 初羽化褐飞虱成虫产卵, 统计 8 日内单雌产卵量。图中数据为平均值 ± 标准误; 柱上相同字母表示两组间差异不显著 ($P > 0.05$, Student 氏 *t* 检验)。After treatment for 5 d, each rice plant was inoculated with four newly emerged adults (two females and two males), the number of eggs laid per female in 8 d was counted. Data in the figure are shown as mean ± SE. The same letters above bars indicate no significant difference between two groups ($P > 0.05$, Student's *t*-test).

健康 TN1 稻株分别经褐飞虱为害诱导的抗性品种 IR64, ASD7 和 IR56 挥发物处理 1 d 后, 与对照 (TN1 植株受褐飞虱诱导的 TN1 挥发物处理 1 d) 相比, 褐飞虱雌成虫单雌产卵量显著降低 (分别降低 21.27%, 15.70% 和 18.69%) (IR64: $P = 0.012$; ASD7: $P = 0.033$; IR56: $P = 0.051$) (图 3: A, B, C); 且褐飞虱在对照组 TN1 植株上的单雌产卵量与在抗性品种 IR64 植株上的单雌产卵量相当 (图 3: A)。TN1 暴露于褐飞虱为害 IR64 挥发物中不同时间对其抗性有一定影响, TN1 经褐飞虱为害诱导的 IR64 挥发物处理 1 d, 雌成虫的单雌产卵量下降 21.27% (图 3: A); 而处理 5 d, 单雌产卵量下降 28.06% (图 3: D)。因 IR64 挥发物处理 TN1 后对雌成虫的产卵量影响最大, 品种抗性选择 IR64

2 结果

2.1 褐飞虱为害诱导的抗性水稻品种挥发物处理 TN1 对雌成虫产卵量的影响

感性品种 TN1 稻株经健康的 IR64 挥发物或褐飞虱为害诱导的 TN1 挥发物处理 5 d 均不影响褐飞虱在 TN1 上的单雌产卵量 (图 2: A, B), 表明健康的抗性品种 IR64 和褐飞虱为害的感性品种 TN1 挥发物处理不能增强 TN1 的抗性。

进行后续实验。

2.2 褐飞虱为害诱导的 IR64 挥发物处理 TN1 后对雌成虫蜜露分泌量的影响

与褐飞虱为害诱导的 TN1 挥发物处理相比, 褐飞虱为害诱导的 IR64 挥发物处理 TN1 稻株 1 d 后, 显著降低褐飞虱雌成虫的单雌蜜露分泌量 (下降了 43.48%) ($t = 3.081$, $P = 0.004$) (图 4: A); 但两处理间的褐飞虱若虫存活率和雌雄性比均无显著差异 ($P > 0.05$) (图 4: C, D)。褐飞虱为害诱导的 TN1 或 IR64 挥发物处理 1 d 对产在 TN1 植株上的褐飞虱卵的孵化率没有显著影响 ($P > 0.05$) (图 4: B)。

2.3 褐飞虱为害诱导的 IR64 挥发物处理 TN1 后影响雌成虫及其天敌稻虱缨小蜂的行为反应

当面临虫害诱导的 TN1 挥发物处理的对照组

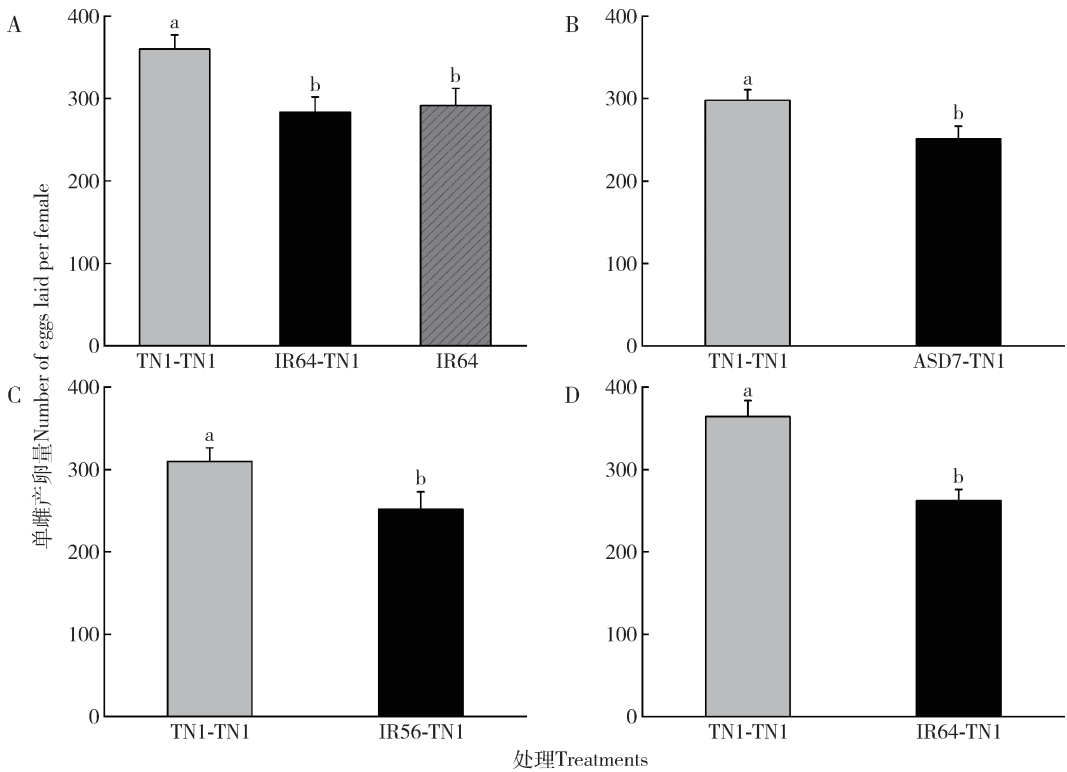


图3 褐飞虱雌成虫为害诱导的抗性水稻品种 IR64 (A, D), ASD7 (B) 和 IR56 (C) 挥发物处理 TN1 植株对褐飞虱单雌产卵量的影响

Fig. 3 Effects of exposure of TN1 plants to the volatiles emitted from the resistant rice varieties IR64 (A, D), ASD7 (B) and IR56 (C) infected by female adults of *Nilaparvata lugens* on the number of eggs laid per female of *N. lugens*

A, B, C; 处理 1 d Treatment for 1 d; D: 处理 5 d Treatment for 5 d. TN1-TN1: 褐飞虱雌成虫为害诱导的 TN1 植株挥发物处理的 TN1 植株 TN1 plants exposed to the volatiles emitted from TN1 plants infested by female adults of *N. lugens*; IR64-TN1: 褐飞虱雌成虫为害诱导的 IR64 植株挥发物处理的 TN1 植株 TN1 plants exposed to the volatiles emitted from IR64 plants infested by female adults of *N. lugens*; ASD7-TN1: 褐飞虱雌成虫为害诱导的 ASD7 植株挥发物处理的 TN1 植株 TN1 plants exposed to the volatiles emitted from ASD7 plants infested by female adults of *N. lugens*; IR56-TN1: 褐飞虱雌成虫为害诱导的 IR56 植株挥发物处理的 TN1 植株 TN1 plants exposed to the volatiles emitted from IR56 plants infested by female adults of *N. lugens*; IR64: 健康 IR64 植株 Healthy IR64 plants. 挥发物处理 1 或 5 d 后, 每株水稻接 4 头 (雌雄虫各 2 头) 初羽化褐飞虱成虫产卵, 统计 8 日内单雌产卵量。图中数据为平均值 ± 标准误, 柱上不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$, 多组间用 Tukey 氏 HSD 或两组间用 Student 氏 *t*-检验)。图 4 同。After treatment with volatiles for 1 or 5 d, each rice plant was inoculated with four newly emerged adults of *N. lugens* (two females and two males), the number of eggs laid per female in 8 d was counted. Data in the figure are shown as mean ± SE. Different small letters above bars indicate significant difference ($P < 0.05$, Tukey's HSD among multiple groups or Student's *t*-test between two groups). The same for Fig. 4.

植株和虫害诱导的 IR64 挥发物处理的处理组植株时, 极显著多的褐飞虱雌成虫选择对照组 TN1 ($P < 0.01$) (图 5: A); 与之相反的是, 显著多的稻虱缨小蜂则被处理组 TN1 所吸引 ($P = 0.047$) (图 5: B)。

2.4 健康 TN1 稻株经褐飞虱为害诱导的 TN1 和 IR64 挥发物处理后其体内挥发物组分变化情况

为探究褐飞虱和稻虱缨小蜂对不同处理 TN1 稻株挥发物产生选择偏好的原因, 我们分别捕集并鉴定了健康 TN1 植株经褐飞虱雌成虫为害的抗性和感性品种挥发物处理后的挥发物组分。结果发现, TN1 水稻植株暴露于褐飞虱为害 TN1 (TN1-TN1, 对照组) 或 IR64 (IR64-TN1, 处理组) 诱导的挥发物 1 d, 其挥发物中均鉴定到 17 种化合物 (表 1), 其中仅有 2-庚酮的相对含量在处理和对照组间有显著

差异 ($t = -2.513$, $P = 0.036$) (处理组该化合物释放量是对照组的 2.81 倍)。而相对含量无显著差异的另外 16 种挥发物含量大部分均为在 IR64 处理组高于在 TN1 组。

3 讨论

水稻抗性和感性品种间作或混栽在我国有悠久的历史, 该种植方式不仅具有抗病 (稻瘟病、细菌性条斑病等) 和抗虫 (稻飞虱、稻螟虫等) 的双重功能, 还可增加水稻产量 (初炳瑶等, 2020)。针对田间抗感水稻品种间作/混栽降低稻飞虱种群数量的相关机制, 研究者通常从提高田间寄生性或捕食性天敌昆虫种群数量 (潘鹏亮等, 2012), 改善农田微气候 (提升光照、通风等) 提升植株营养条件 (Liu et al., 2016) 等方面进行研究。

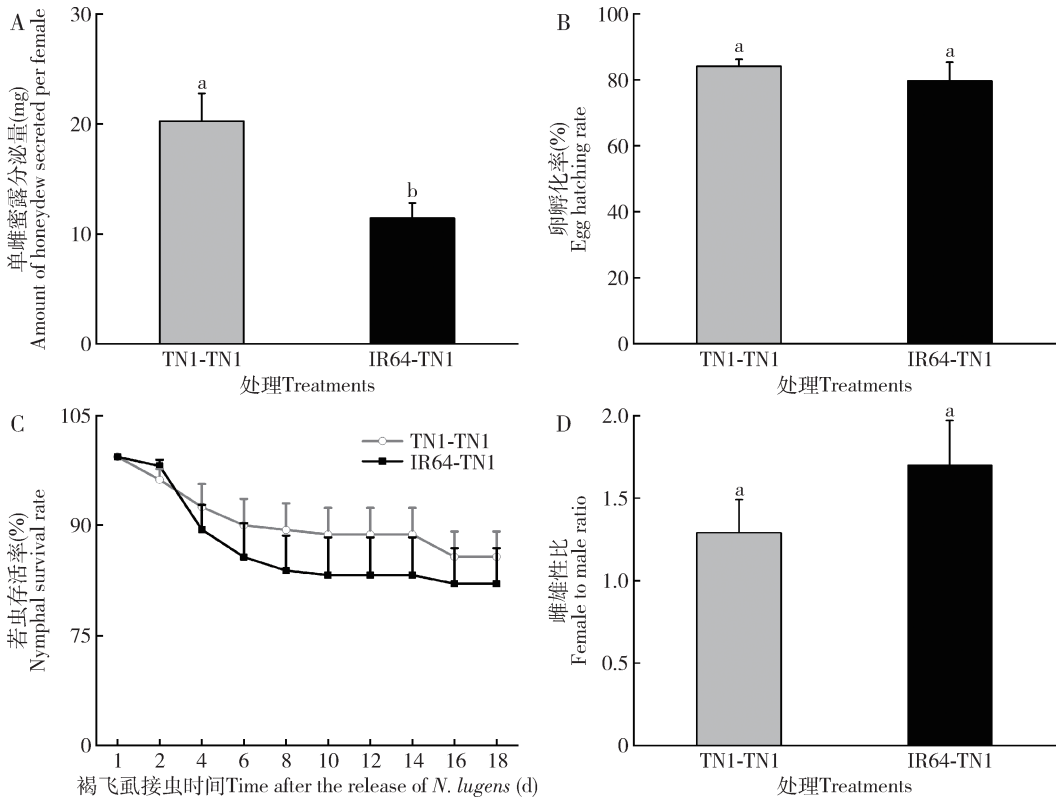


图4 褐飞虱雌成虫为害抗性水稻品种 IR64 诱导的挥发物处理 TN1 植株对褐飞虱单雌蜜露分泌量(A)、卵孵化率(B)、若虫存活率(C)和雌性比(D)的影响

Fig. 4 Effects of exposure of TN1 plants to the volatiles emitted from the resistant rice variety IR64 infected by female adults of *Nilaparvata lugens* on the amount of honeydew secreted per female (A), egg hatching rate (B), nymphal survival rate (C) and female to male ratio (D) of *N. lugens*

挥发物处理 1 d 后,每株水稻接入 15 头褐飞虱初孵若虫,每天统计若虫存活率直至全部羽化为成虫,并统计雌雄性比;或接入 1 头初羽化雌成虫,接虫后 24 h 时统计其蜜露分泌量。After treatment with volatiles for 1 d, each rice plant was inoculated with 15 newly hatched nymphs of *N. lugens*, the nymphal survival rate was counted every day till all the nymphs were emerged to adults, and the female to male ratio was also counted; or each rice plant was inoculated with one newly emerged female adult, the amount of secreted honeydew was counted at 24 h after inoculation.

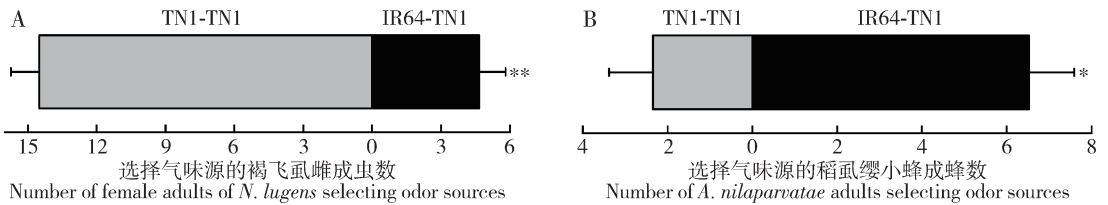


图5 褐飞虱雌成虫为害抗性水稻品种 IR64 诱导的挥发物处理 TN1 植株对褐飞虱雌成虫(A)及其天敌稻虱缨小蜂成蜂(B)行为选择的影响

Fig. 5 Effects of exposure of TN1 plants to the volatiles emitted from the resistant rice variety IR64 infected by female adults of *Nilaparvata lugens* on the behavioral selection of its female adults (A) and its natural enemy, *Anagrus nilaparvatae* adults (B)

单星号和双星号分别表示经卡方检验处理组(IR64-TN1)和对照组(TN1-TN1)间差异显著($P < 0.05$)和差异极显著($P < 0.01$)。Single asterisk and double asterisk indicate significant difference ($P < 0.05$) and extremely significant difference ($P < 0.01$), respectively, between the treatment and control groups by *Chi*-square test.

2019)等角度进行阐明。本研究则表明,HIPVs 同样在此过程中发挥着重要的作用。HIPVs 作为抗感水稻品种间的信息传递载体,可诱导邻近感虫品种直接和间接抗虫防御反应(降低褐飞虱的产卵量和密

露量,增加对褐飞虱的驱避性和天敌寄生蜂的引诱作用),从而增强水稻对褐飞虱的群体抗性。

有些研究发现田间对褐飞虱不同抗性的水稻品种混播或间作栽培,与感虫品种或部分抗性品种单

表 1 健康 TN1 植株经褐飞虱雌成虫为害诱导的 TN1 或 IR64 挥发物
处理 1 d 时其挥发物组分的相对含量 (%)

Table 1 Relative contents (%) of the volatile compounds in healthy TN1 plants at 1 d after exposure to volatiles emitted from TN1 or IR64 infected by female adults of *Nilaparvata lugens*

| 峰序号 Peak no. | 化合物 Compounds | 处理 Treatments | |
|-----------------|--|---------------|---------------|
| | | TN1-TN1 | IR64-TN1 |
| 1 | 反式-2-己烯醛 (<i>Z</i>)-2-Hexenal | 16.97 ± 13.43 | 16.12 ± 9.62 |
| 2 | 苯甲醛 Benzaldehyde | 2.31 ± 0.38 | 4.83 ± 1.84 |
| 3 | 2-庚酮 2-Heptanone | 3.44 ± 0.56 | 9.66 ± 3.44 * |
| 4 | 2-庚醇 2-Heptanol | 1.36 ± 0.40 | 3.11 ± 1.21 |
| 5 | α-侧柏烯 α-Thujene | 2.40 ± 0.16 | 2.88 ± 0.29 |
| 6 | α-蒎烯 α-Pinene | 3.04 ± 0.49 | 5.77 ± 2.47 |
| 7 | 2-辛酮 2-Octanone | 4.56 ± 1.10 | 7.01 ± 2.06 |
| 8 | 月桂烯 Myrcene | 1.98 ± 0.50 | 4.61 ± 1.22 |
| 9 | 未知 Unknown | 47.90 ± 9.85 | 50.10 ± 14.90 |
| 10 | 反式-2-辛醛 <i>trans</i> -2-Octenal | 2.98 ± 1.13 | 3.22 ± 0.74 |
| 11 | S-芳樟醇 S-Linalool | 3.12 ± 0.78 | 5.29 ± 1.01 |
| 12 | 壬醛 Nonanal | 2.73 ± 0.17 | 4.40 ± 1.84 |
| 13 | (<i>E</i>)-4,8-二甲基壬-1,3,7-三烯 (<i>E</i>)-4,8-Dimethylnona-1,3,7-triene | 2.59 ± 0.45 | 2.58 ± 0.67 |
| 14 | 水杨酸甲酯 Methyl salicylate | 1.88 ± 0.41 | 2.91 ± 0.92 |
| 15 | α-姜烯 α-Zingiberene | 13.31 ± 3.91 | 8.25 ± 2.17 |
| 16 | 顺式-3-己烯醇苯甲酸酯 (<i>Z</i>)-3-Hexenyl benzoate | 7.77 ± 1.26 | 7.91 ± 1.70 |
| 17 | β-甜没药醇 β-Bisabolol | 3.56 ± 1.98 | 3.01 ± 1.28 |

TN1-TN1: 褐飞虱雌成虫为害诱导的 TN1 植株挥发物处理的 TN1 植株 (对照组) TN1 plants exposed to volatiles emitted from TN1 plants infected by female adults of *N. lugens* as the control group; IR64-TN1: 褐飞虱为害诱导的 IR64 植株挥发物处理的 TN1 植株 (处理组) TN1 plants exposed to the volatiles emitted from IR64 plants infected by female adults of *N. lugens* as the treatment group. 峰序号表示化合物出峰的先后次序; 表中数据均为平均值 ± 标准误差; 单星号表示处理和对照组间化合物的相对含量有显著差异 ($P < 0.05$, Student 氏 *t* 检验). The peak number indicates the order of the peak time of the compound. Data in the table are mean ± SE. Single asterisk indicates significant difference in the relative content of compound between the treatment and control groups ($P < 0.05$, Student's *t*-test).

作相比显著降低了褐飞虱的种群数量 (潘鹏亮等, 2012; Li *et al.*, 2018), 目前还不清楚造成该结果是启动抗虫防御反应的植株对褐飞虱成虫、若虫或卵等哪种虫态的影响。本研究发现, 健康 TN1 植株经褐飞虱为害诱导的抗性 IR64 挥发物处理后, 显著降低褐飞虱的雌成虫产卵量 (图 3) 和蜜露分泌量 (图 4: A), 但不影响卵孵化率和若虫存活率 (图 4: B, C)。因此, 抗性水稻挥发物通过影响邻近感性品种上褐飞虱成虫的取食和产卵量, 进而降低褐飞虱的种群数量。

本研究表明, 褐飞虱为害诱导的 IR64 挥发物处理 TN1 后降低了对褐飞虱雌成虫的引诱作用, 而增强对其天敌稻虱缨小蜂的引诱作用 (图 5)。同时发现健康 TN1 经褐飞虱为害诱导的 IR64 挥发物处理后, 其挥发物组分中仅有 2-庚酮的相对含量显著高于褐飞虱为害诱导 TN1 挥发物处理的 (表 1)。

有研究表明, 水稻中较高的 2-庚酮释放量可发挥驱避褐飞虱和吸引稻虱缨小蜂的双重功能 (Lu *et al.*, 2014; Liao *et al.*, 2022)。因此, 本研究发现的健康 TN1 经褐飞虱为害诱导的 IR64 挥发物处理后降低对褐飞虱的引诱作用, 而增强对其天敌的引诱作用可能与受处理 TN1 释放更多的 2-庚酮有关 (表 1)。

本研究发现褐飞虱为害诱导抗性水稻挥发物增强邻近感性品种对褐飞虱的直接和间接抗性, 暗示褐飞虱为害的抗性水稻挥发物中有一种或多种关键化合物在其中发挥重要作用。阐明 HIPVs 的关键组分及其抗虫机理是目前化学生态学领域的研究热点。鉴于上述 2-庚酮含量在处理和对照组 TN1 稻株中的显著差异, 且该化合物具有驱避褐飞虱和吸引稻虱缨小蜂的双重功能, 接下来需重点研究感虫水稻 TN1 经褐飞虱为害抗性水稻 IR64 诱导的挥发物处理后增加关键化合物 2-庚酮释放量的机理。

综上所述,本研究发现褐飞虱为害诱导的抗性水稻挥发物处理 TN1 植株后可降低雌成虫产卵量和蜜露量,降低对褐飞虱雌成虫的引诱作用却增加对其天敌稻虱缨小蜂的引诱作用。褐飞虱为害诱导的 IR64 挥发物处理健康 TN1 植株后,该 TN1 挥发物的相对含量发生变化,2-庚酮的相对含量显著增加,进而导致褐飞虱和稻虱缨小蜂的行为发生变化。褐飞虱为害诱导的抗性水稻挥发物处理 TN1 后抑制褐飞虱产卵的机理是什么,有待深入研究。

参考文献 (References)

- Cheng X, Zhu L, He G, 2013. Towards understanding of molecular interactions between rice and the brown planthopper. *Mol. Plant*, 6 (3): 621–634.
- Chu BY, Chen FJ, Ma ZH, 2020. Principles of using agricultural biodiversity to control pests and crop diseases. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 57(1): 28–40. [初炳瑶, 陈法军, 马占鸿, 2020. 农业生物多样性控制作物病虫害的方法与原理. 应用昆虫学报, 57(1): 28–40]
- Engelberth J, Alborn HT, Schmelz EA, Tumlinson JH, 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101(6): 1781–1785.
- Li CZ, Sun H, Gao Q, Bian FY, Noman A, Xiao WH, Zhou GX, Lou YG, 2020. Host plants alter their volatiles to help a solitary egg parasitoid distinguish habitats with parasitized hosts from those without. *Plant Cell Environ.*, 43(7): 1740–1750.
- Li M, Li R, Zhang J, Liu S, Hei Z, Qiu S, 2019. A combination of rice cultivar mixed-cropping and duck co-culture suppressed weeds and pests in paddy fields. *Basic Appl. Ecol.*, 40: 67–77.
- Li Z, Wan G, Wang L, Parajulee MN, Zhao Z, Chen F, 2018. Effects of seed mixture sowing with resistant and susceptible rice on population dynamics of target planthoppers and non-target stemborers and leafhoppers. *Pest Manag. Sci.*, 74(7): 1664–1676.
- Liao Z, Wang L, Li C, Cao M, Wang J, Yao Z, Zhou S, Zhou G, Zhang D, Lou Y, 2022. The lipoxygenase gene *OsRCI-1* is involved in the biosynthesis of herbivore-induced JAs and regulates plant defense and growth in rice. *Plant Cell Environ.*, 45(9): 2827–2840.
- Liu GJ, Chen SG, Wang JY, Shen JH, Sogawa K, Xie XM, Qiao QC, Pu ZG, Shi DG, Liu XG, 2003. Preliminary study on suppression of the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* by cultivating the mixture of the resistant and susceptible rice varieties. *Chin. J. Rice Sci.*, 17(S1): 103–107. [刘光杰, 陈仕高, 王敬宇, 沈君辉, 寒川一成, 谢雪梅, 谯青春, 蒲正国, 石敦贵, 刘祥贵, 2003. 混植水稻抗虫和感虫材料抑制白背飞虱发生的初步研究. 中国水稻科学, 17(S1): 103–107]
- Loreto F, D'Auria S, 2022. How do plants sense volatiles sent by other plants? *Trends Plant Sci.*, 27(1): 29–38.
- Lou YG, Cheng JA, 2011. Basic research on the outbreak mechanism and sustainable management of rice planthoppers. *Chin. Entomol.*, 48(2): 231–238. [娄永根, 程家安, 2011. 稻飞虱灾变机理及可持续治理的基础研究. 应用昆虫学报, 48(2): 231–238]
- Lou YG, Du MH, Turlings TCJ, Cheng JA, Shan WF, 2005. Exogenous application of jasmonic acid induces volatile emissions in rice and enhances parasitism of *Nilaparvata lugens* eggs by the parasitoid *Anagrus nilaparvatae*. *J. Chem. Ecol.*, 31(9): 1985–2002.
- Lu J, Li J, Ju H, Liu X, Erb M, Wang X, Lou Y, 2014. Contrasting effects of ethylene biosynthesis on induced plant resistance against a chewing and a piercing-sucking herbivore in rice. *Mol. Plant*, 7 (11): 1670–1682.
- Mackill DJ, Khush GS, 2018. IR64: A high-quality and high-yielding mega variety. *Rice*, 11(1): 18.
- Pan PL, Qin YC, Zhao Q, Geng YG, Jia ZY, Tang YQ, 2012. Effects of mixed cropping of different rice varieties on occurrence of insect pests, natural enemies and rice yield. *Chin. J. Biol. Control*, 28 (2): 212–219. [潘鹏亮, 秦玉川, 赵晴, 耿以工, 贾子玉, 唐玉琴, 2012. 水稻品种混播对害虫和天敌发生及水稻产量的影响. 中国生物防治学报, 28(2): 212–219]
- Peñalver Cruz A, Arida A, Heong KL, Horgan FG, 2011. Aspects of brown planthopper adaptation to resistant rice varieties with the *Bph3* gene. *Entomol. Exp. Appl.*, 141(3): 245–257.
- Pérez-Hedo M, Alonso-Valiente M, Vacas S, Gallego C, Pons C, Arbona V, Rambla JL, Navarro-Llopis V, Granell A, Urbaneja A, 2021. Plant exposure to herbivore-induced plant volatiles: A sustainable approach through eliciting plant defenses. *J. Pest Sci.*, 94(4): 1221–1235.
- Rosmana A, Saranga AP, Jufri M, Rahim MD, 2015. Intercropping of rice varieties reduces green leafhopper and white stem borer infestation. *Indian J. Sci. Technol.*, 8(S7): 141–146.
- Wang WW, Zhou PY, Mo XC, Hu LF, Jin N, Chen X, Yu ZX, Meng JP, Erb M, Shang ZC, Gatehouse AMR, Wu J, Lou YG, 2020. Induction of defense in cereals by 4-fluorophenoxyacetic acid suppresses insect pest populations and increases crop yields in the field. *Proc Natl. Acad. Sci. USA*, 117(22): 12017–12028.
- Yao C, Du L, Liu Q, Hu X, Ye W, Turlings TCJ, Li Y, 2023. Stem-borer-induced rice plant volatiles boost direct and indirect resistance in neighboring plants. *New Phytol.*, 237(6): 2375–2387.
- Zhu S, Morel JB, 2019. Molecular mechanisms underlying microbial disease control in intercropping. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 32 (1): 20–24.
- Zhu SS, Huang HC, Liu YX, Li CY, He XH, Zhu YY, 2022. Research advances in agrobiodiversity for crop disease management. *J. Plant Prot.*, 49(1): 42–57. [朱书生, 黄惠川, 刘屹湘, 李成云, 何霞红, 朱有勇, 2022. 农业生物多样性防控作物病害的研究进展. 植物保护学报, 49(1): 42–57]
- Zhu YY, Chen HR, Fan JH, Wang YH, Li Y, Chen JB, Fan JX, Yang SS, Hu LP, Leung H, Mew TW, Teng PS, Wang ZH, Mundt CC, 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 406 (6797): 718–722.