

稻株挥发物在调节褐飞虱、白背飞虱种内种间关系中的作用

刘芳 娄永根 程家安 (浙江大学应用昆虫学研究所, 浙江 杭州 310029)

Mediations of Rice Volatiles on Intra- and Inter-specific Relationships of Brown Planthopper (*Nilaparvata lugens*) and Whitebacked Planthopper (*Sogatella furcifera*)

LIU Fang, LOU Yong-gen, CHENG Jia-an (Institute of Applied Entomology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: Mediations of volatiles on host-plant selection by brown planthopper (BPH) and whitebacked planthopper (WBPH), and on intra- and inter-specific relationships of BPH and WBPH were studied using rice variety TN1. Results showed that volatiles of health rice attracted BPH and WBPH apparently. Volatiles emitted from rice sucked by one planthopper species for 12 h, attracted the other planthopper species, but it had no significant effect (attraction and deterrent) on conspecific planthopper. Both of the two species of planthoppers avoided sucked rice and preferred to health rice when the damage became seriously.

Key words: *Nilaparvata lugens*; *Sogatella furcifera*; volatile; intra-specific relationships; inter-specific relationships; behavior response

摘要:以 TN1 为供试水稻品种,研究了稻株挥发物在褐飞虱、白背飞虱寻找寄主及调节两种飞虱种内种间关系中的作用。结果表明健康稻株挥发物对褐飞虱、白背飞虱具有明显的引诱作用。当稻株被一种飞虱为害 12 h 后,其所释放的挥发物对另一种飞虱有明显的引诱作用,但对同种飞虱则无显著的吸引或驱避作用。随着为害程度的加重(为害 1 d 以上),两种飞虱均避开虫害株而趋向健康稻株。

关键词:褐飞虱;白背飞虱;挥发物;种内关系;种间关系;行为反应

中图分类号:Q961;S186

文献标识码:A

文章编号:1001-7216(2002)02-0162-05

植物挥发物在植食性昆虫的寄主寻找行为中起着重要作用^[1]。植物在遭受植食性昆虫攻击后,会在挥发物的组成方面产生明显的变化,这些变化将影响到植食性昆虫的行为。虫害诱导的植物挥发物会对同种的植食性昆虫个体产生排斥或引诱作用,亦能对异种植食性昆虫的行为产生影响^[2]。这种由挥发物传递的植食性昆虫种内和种间的间接作用,将影响到整个群落结构中植食性昆虫的组成。

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stal)、白背飞虱 *Sogatella furcifera* Horvath 属于同翅目(Hemiptera)、飞虱科(Delphacidae),为亚洲稻区水稻的主要害虫。两种飞虱在田间常表现为混合发生或此消彼长的关系。近 20 年来,国内外一些学者已对褐飞虱和白背飞虱进行了广泛的研究,其中就褐飞虱与白背飞虱种内种间关系的研究报道亦不少。马巨法等^[3]在室内研究了褐飞虱、白背飞虱单一和混合种群下不同密度对其生长、发育及繁殖的影响,结果表明无论是种内还是种间,成、若虫密度对两种飞虱种群均有一定的负效应。褐飞虱与白背飞虱共栖时,种间作用对增殖、性比和翅型产生正的或负的效应^[4]。不同类型水稻品种上褐飞虱和白背飞虱对不

同飞虱取食后稻株和未被取食稻株的选择性研究结果表明,两种飞虱的寄主选择受到滞后的种内密度效应的不利影响,种间则存在滞后的互利作用,这种滞后的种内和种间作用的强度与水稻品种有关^[5]。然而,迄今为止,尚无从信息化化合物的角度来研究两种飞虱种内种间关系的报道。我们通过测定稻飞虱对水稻挥发物的一系列行为反应,研究了水稻挥发物在褐飞虱、白背飞虱寻找寄主及调节两种飞虱种内种间关系中的作用。

1 材料与方法

1.1 水稻品种

水稻品种为 TN1,种子由中国水稻研究所提供。种子于室内催芽后,分期分批播于室外无虫网室的水泥槽内,至秧龄 20~30 d 时,移栽至直径为 15 cm、高 15 cm 的塑料钵中,每钵 10 根苗,定期浇水施肥,待移栽后 40~50 d 供试。

收稿日期:2001-02-16;修改稿收到日期:2001-08-20。

基金项目:国家重点基础研究(973)基金资助项目(G2000016208)。

第一作者简介:刘芳(1972—),女,博士研究生,现在扬州大学农学院植物保护系工作。

1.2 供试虫源

褐飞虱 (*Nilaparvata lugens* Stal) 和白背飞虱 (*Sogatella furcifera* Horvath) 虫源由中国水稻研究所提供。在室外的网室内, 利用 TN1 水稻进行群体繁殖, 繁殖 1~2 代后的飞虱供试验用。

1.3 生物测定

生物测定采用根据 Khan 和 Saxena^[6] 的方法改进而来的“H”型嗅觉仪(图 1)。“H”型嗅觉仪由透明的聚乙烯材料制成, 两直臂高 50 cm, 直径 10 cm, 在两直臂离基部 20 cm 处开有一直径为 10 cm 的圆孔, 以备连接横臂所用。中间的横臂直径 10 cm, 长度 20 cm。在横臂的中间开有 1 cm×1 cm 的小孔, 以供接虫用。实验时, 将供测的成对气味源分别罩于“H”型嗅觉仪的两直臂内, 然后用纱布包扎两直臂的顶端口。横臂的两端口用纱布封好后, 连接于两直臂间。通过接虫口, 将 20 头羽化 2 d 左右已过产卵前期的长翅型褐飞虱或白背飞虱雌成虫小心地接入横臂正中央。接虫后 1 h、2 h, 分别记录横臂接虫口两侧 1 cm 范围内(图 1 中的 A 区)及横臂两侧(超过接虫口 1 cm 范围的区域, 图 1 中的 B、C 区域)的飞虱数量。对在接虫口两侧 1 cm 内的飞虱记为无反应飞虱, 而对横臂两侧的飞虱各记为对某一气味源作出反应。每个处理设 5 次重复。实验所得数据用 DPS 软件进行 *t* 分布检验^[7]。

1.4 水稻的处理

试验共设置 3 种水稻处理, 分别为: (1) 健康苗。取上述的盆栽水稻苗, 去除黄叶及小的分蘖(每盆保留 10 根苗), 然后用自来水洗净, 备用。(2) 褐飞虱为害苗。前处理同(1), 然后在每盆苗上接入 100 头已过产卵前期的褐飞虱雌成虫。分别设置为害 0.5、1、2、3 和 4 d 共 5 种处理。(3) 白背飞虱为害苗。处理过程同(2), 只是将褐飞虱改作白背飞虱。

1.5 稻飞虱对挥发物的行为反应

利用如上所述的生物测定方法, 分别测定 2 种飞虱对健康稻株、同种飞虱为害稻株以及异种飞虱为害稻株挥发物的行为反应。具体实验过程如下: (1) 对健康稻株挥发物的行为反应。分别在“H”型嗅觉仪的两直臂内罩上盆栽的 TN1 健康苗和作为空白对照的一盆泥土, 并在空白的直臂内用滤纸保湿, 以保证在两直臂内的湿度相同(整个实验过程中两直臂内的湿度均维持在 95% 左右)。同时, 用黑布包扎两直臂, 以消除因水稻颜色、物理形状等可能带来的影响。(2) 两种飞虱对同种飞虱为害稻株挥发物的行为反应。在嗅觉仪的两直臂分别罩上 TN1 健康苗

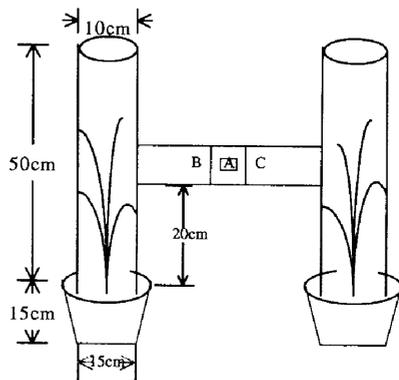


图 1 行为生测的“H”型装置

Fig. 1. “H” olfactometer for behavioral bioassay.

A—无反应飞虱区域; B—对左侧气味源作出反应的区域; C—对右侧气味源作出反应的区域。

A—No response; B—Response to volatiles from left plants; C—Response to volatiles from right plants.

和与所测飞虱为同种的飞虱为害苗(为害 12 h)。然后观察记载所测飞虱对 2 种气味源的行为反应。(3) 两种飞虱对异种飞虱为害稻株挥发物的行为反应。本试验设 2 种处理。一种处理在嗅觉仪的两直臂内分别罩上 TN1 健康苗和与所测飞虱不同的另一种飞虱(包括飞虱)的为害苗。另一种处理是分别罩上两种飞虱的为害苗。两种处理中所测定的为害苗, 各设 5 种处理, 即为害 0.5、1、2、3、4 d。

2 结果与分析

2.1 两种飞虱对健康稻株的挥发物的行为反应

由图 2 可以看出, 接虫后 1 h, 褐飞虱在有苗一侧的分布较空白对照多, 但没有显著差异; 接虫后 2 h, 褐飞虱明显趋向有苗一侧。对白背飞虱而言, 接虫后 1 h 和 2 h, 趋向水稻苗的飞虱数量均极显著地多于趋向空白对照的。上述结果表明水稻挥发物对褐飞虱和白背飞虱有明显的引诱作用。

2.2 两种飞虱对同种飞虱为害稻株挥发物的行为反应

两种飞虱对同种飞虱为害稻株挥发物的行为反应结果(图 3)表明, 在接虫 1 h 和 2 h 后, 两种飞虱趋向于健康稻株的数量与同种飞虱为害稻株的数量均不存在明显差异。说明受飞虱为害 12 h 的稻株挥发物对同种飞虱不存在相吸或排斥作用。

2.3 两种飞虱对异种飞虱为害稻株挥发物的行为反应

表 1 表示褐飞虱对不同程度白背飞虱为害苗挥

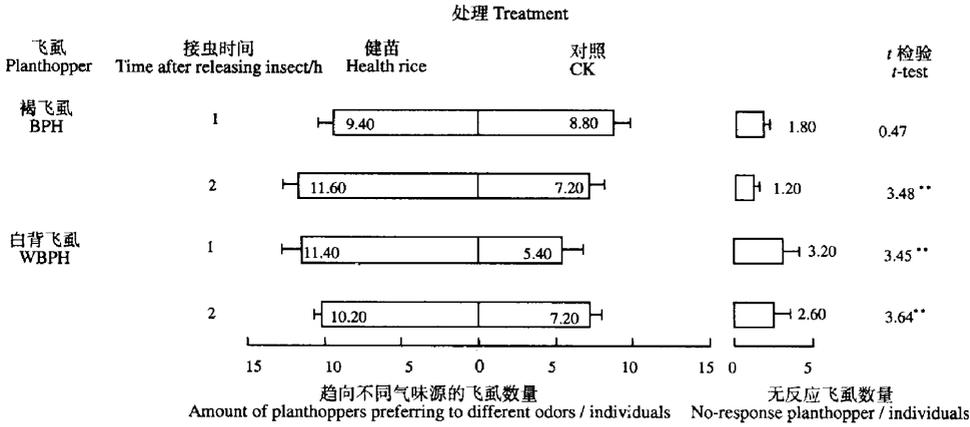


图 2 两种飞虱对健康稻株的行为反应

Fig. 2. Behavioral responses of planthoppers to volatiles of health rice.

柱形内的数据表示对某一处理作出行为反应的飞虱数; ** 表示处理间差异达 0.01 显著水平。下图同。

Data in the column indicate the amount of planthoppers preferring to volatiles of different treatments. ** indicates significant difference at 0.01 level. The same as the figure below.

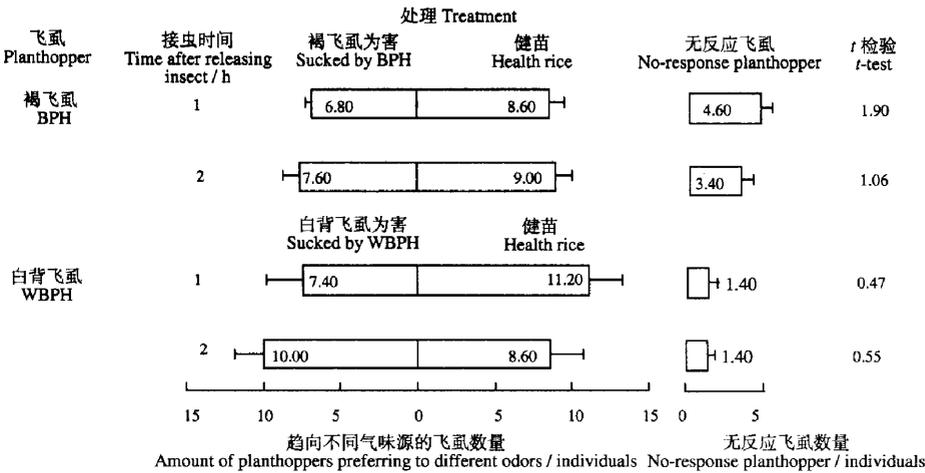


图 3 两种飞虱对异种飞虱为害稻株挥发物的行为反应

Fig. 3. Behavioral responses of planthoppers to volatiles of rice plants infested by heterospecific planthoppers.

发物的行为反应。结果表明,在白背飞虱为害苗与健康苗之间,当白背飞虱为害程度为 0.5 d 时,褐飞虱趋向于白背飞虱为害苗,而当白背飞虱为害加重时,即为为害程度为 1、2、3、4 d 时,随着行为测定时间的延长,褐飞虱趋向于健康苗。当嗅觉仪两侧的气味源分别为白背飞虱为害苗和褐飞虱为害苗时,在为害较轻时(即 0.5 d),褐飞虱趋向于白背飞虱为害苗;而在为害程度为 1、2、3、4 d 时,褐飞虱对两种飞虱为害苗挥发物的选择性趋于不明显。

表 2 为白背飞虱对不同程度褐飞虱为害苗挥发

物的行为反应结果。在褐飞虱为害苗与健康苗之间,当褐飞虱为害 0.5 d 时,白背飞虱趋向褐飞虱为害苗,而当褐飞虱为害 1、2、3、4 d 时,白背飞虱均避开为害苗而趋向健康苗,尤其是在接虫 2 h 后,有明显的趋向健康苗的趋势。当嗅觉仪两侧的气味源分别为白背飞虱为害苗和褐飞虱为害苗时,在为害较轻即为害 0.5 d 时,白背飞虱趋向于褐飞虱为害苗;而在为害程度为 1、2、3、4 d 时,随着行为测定时间的延长,白背飞虱对两种飞虱为害苗的挥发物无明显的选择性。

表 1 褐飞虱对白背飞虱为害稻株挥发物的选择性

Table 1. Behavioral responses of brown planthopper (BPH) to volatiles emitted from rice plants infested by white-backed planthopper (WBPH).

| 接虫时间 Time after releasing insect/h | 为害程度 Damage degree /d | 趋向不同气味源的飞虱数量/头 Amount of planthopper preferring to different odors/individual | | | <i>t</i> 检验 <i>t</i> -test | 趋向不同气味源的飞虱数量/头 Amount of planthopper preferring to different odors/individual | | | <i>t</i> 检验 <i>t</i> -test |
|---|--------------------------------|---|-----------------------|-------------------------------------|-------------------------------|---|-----------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------|
| | | 白背飞虱为害苗 Rice infested by WBPH | 健康苗 Health rice | 无反应飞虱 No-response planthopper | | 白背飞虱为害苗 Rice infested by WBPH | 褐飞虱为害苗 Rice infested by BPH | 无反应飞虱 No-response planthopper | |
| | | 1 | 0.5 | 13.60±0.97 | | 5.40±1.04 | 1.0±0.50 | 6.44** | |
| | 1 | 8.20±2.43 | 11.80±2.43 | 0 | 1.70 | 10.60±2.05 | 9.40±2.05 | 0 | 0.46 |
| | 2 | 7.60±2.91 | 12.40±2.91 | 0 | 1.31 | 13.80±1.47 | 6.20±1.47 | 0 | 4.07** |
| | 3 | 8.40±0.82 | 11.60±0.80 | 0 | 2.80* | 9.60±2.05 | 10.40±2.05 | 0 | 0.31 |
| | 4 | 6.00±1.80 | 14.00±1.80 | 0 | 3.51** | 9.00±2.78 | 11.00±2.78 | 0 | 0.57 |
| 2 | 0.5 | 11.60±0.91 | 7.00±0.94 | 1.4 | 3.94** | 9.00±0.79 | 5.60±0.79 | 5.40±0.76 | 3.47** |
| | 1 | 7.60±1.60 | 12.40±1.60 | 0 | 2.36* | 9.60±1.82 | 10.40±1.82 | 0 | 0.35 |
| | 2 | 8.00±1.54 | 12.00±1.54 | 0 | 2.05* | 12.20±2.10 | 7.80±2.10 | 0 | 2.03 |
| | 3 | 8.60±1.25 | 11.40±1.25 | 0 | 2.36* | 11.40±1.52 | 8.60±1.52 | 0 | 1.45 |
| | 4 | 6.80±2.07 | 13.20±2.07 | 0 | 2.44* | 9.40±2.33 | 10.60±2.33 | 0 | 0.41 |

*, ** 分别表示在 1% 和 5% 水平下处理间差异显著。下表同。

*, ** Significant at 1% and 5% level, respectively. The same as the table below.

表 2 白背飞虱对褐飞虱为害稻株挥发物的选择性

Table 2. Behavioral responses of WBPH to volatiles emitted from rice plants infested by BPH.

| 接虫时间 Time after releasing insect/h | 为害程度 Damage degree /d | 趋向不同气味源的飞虱数量/头 Amount of planthopper preferring to different odors/individual | | | <i>t</i> 检验 <i>t</i> -test | 趋向不同气味源的飞虱数量/头 Amount of planthopper preferring to different odors/individual | | | <i>t</i> 检验 <i>t</i> -test |
|---|--------------------------------|---|-----------------------|-------------------------------------|-------------------------------|---|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------|
| | | 褐飞虱为害苗 Rice infested by BPH | 健康苗 Health rice | 无反应飞虱 No-response planthopper | | 褐飞虱为害苗 Rice infested by BPH | 白背飞虱为害苗 Rice infested by WBPH | 无反应飞虱 No-response planthopper | |
| | | 1 | 0.5 | 11.40±0.97 | | 6.20±0.65 | 2.40±0.57 | 4.96** | |
| | 1 | 5.40±1.30 | 14.60±1.30 | 0 | 5.58** | 9.40±1.39 | 10.60±1.39 | 0 | 0.46 |
| | 2 | 8.20±1.56 | 11.80±1.56 | 0 | 3.57** | 9.20±1.82 | 10.80±1.82 | 0 | 0.70 |
| | 3 | 8.60±1.35 | 11.20±1.52 | 0 | 1.43 | 6.80±0.96 | 13.20±0.96 | 0 | 5.26** |
| | 4 | 8.60±2.46 | 11.40±2.46 | 0 | 0.90 | 8.20±0.89 | 11.80±0.89 | 0 | 3.18* |
| 2 | 0.5 | 10.80±0.82 | 6.80±0.96 | 2.40±0.57 | 3.54** | 11.60±1.50 | 8.00±1.20 | 0.40±0.45 | 2.66* |
| | 1 | 4.60±2.25 | 15.40±2.25 | 0 | 3.79** | 10.40±1.82 | 9.60±1.82 | 0 | 0.35 |
| | 2 | 7.40±1.30 | 12.60±1.30 | 0 | 3.15* | 10.40±2.82 | 9.60±2.82 | 0 | 0.22 |
| | 3 | 6.20±1.78 | 13.80±1.78 | 0 | 3.37** | 10.00±1.50 | 10.00±1.50 | 0 | 0.00 |
| | 4 | 5.60±1.75 | 13.40±1.52 | 1.0 | 3.94** | 8.20±1.88 | 11.80±1.88 | 0 | 1.51 |

3 讨论

大多数植食性昆虫都是寡食性的, 取食属于一个科(或个别近似科)的若干种植物。寡食性昆虫在选择寄主时正确的决定至关重要, 而化学物质可提供重要信息帮助寡食性昆虫选择寄主。植食性昆虫的寄主选择作用不少学者做了综合论述^[1-8]。褐飞虱和白背飞虱的取食过程分为四个阶段: 寄主植物定位、唇基探索、口针探食、吸食和蜜露分泌^[9]。飞虱通过对光的颜色和强度的反应、与植株表面的接触以及寄主化学成分来寻找适宜的寄主植物。国内外的一些研究报道水稻植株的蒸馏提取物对褐飞虱^[10]和白背飞虱^[6,11,12]的趋性和取食有影响。本研究通过

行为生测进一步证实了室温条件下健康稻株挥发物对两种飞虱有明显的引诱作用。

水稻在遭受褐飞虱、白背飞虱中某一种的较轻为害后, 释放的挥发物对另一种飞虱具有引诱作用; 但是为害程度加重后, 两种飞虱都明显地趋向健康稻株, 而回避飞虱为害株。赵伟春等^[13]的研究结果表明, 褐飞虱与白背飞虱共存时种间存在互利关系, 主要表现为两种飞虱的若虫存活率、成虫短翅率、单雌每天产卵量和后代若虫孵化率在混合饲养时比单独饲养时均有不同程度的提高。本研究从挥发物的角度进一步证实了两种飞虱种间的互利关系, 且认为这种互利关系与飞虱为害水稻后为害苗所释放的挥发物组成和比例变化有关。然而, 这种互利关系是

可变的,当为害程度加重时,飞虱趋向健康苗表现为种间相斥。飞虱取食消耗稻株的营养,同时亦会导致水稻植株生理生化状况的改变,这些变化最终使得稻株不再适宜飞虱取食,稻株适宜性的降低会伴随相关信息(如挥发物)的释放。飞虱避开为害较重的为害苗而趋向健康苗,表明飞虱有一种潜在的感应能力,感知稻株作为其寄主的适宜性,这可能是植物与昆虫协同进化的表现。与健康苗相比,无论是褐飞虱还是白背飞虱,在本试验测试的密度条件下(100头飞虱/10根苗),对同种飞虱为害苗无明显的趋、避行为,种内作用不明显。不过,本文仅研究了飞虱对同种飞虱为害12h的为害苗和健康苗的选择行为,为害程度加重后,种内作用有无及强弱可能会发生变化。

本研究中引起飞虱趋向异种飞虱为害苗的挥发物源为飞虱和稻株的复合体,挥发物可能由水稻植株释放,亦可能来源于稻飞虱的虫体、卵或蜜露。因飞虱对异种飞虱为害0.5d稻株(含虫体)挥发物有明显趋性,且明显避开异种飞虱为害1d以后的稻株(含虫体),故虫体可能不是引起飞虱行为选择变化的挥发物来源。我们也测试了两种飞虱对飞虱卵和蜜露的挥发物的行为反应,结果表明两种飞虱对其卵和蜜露的挥发物无明显的回避和趋性,所以我们认为本研究中调节飞虱种间作用的挥发物极大可能来源于水稻植株。

水稻植株蒸馏提取物对飞虱的行为和取食作用的影响已有一些报道,然而水稻挥发物中对飞虱行为起作用的组分研究甚少,正确地评价和判断水稻挥发物中对飞虱起作用的活性组分需进一步研究。不同为害程度下,飞虱对水稻为害苗和健康苗的趋性表现不同,可能是不同为害程度下挥发物质组分和比例发生了变化,怎样变化以及挥发物的变化与行为反应的关系有待进一步探讨。

参考文献:

- 1 Visser J H. Host odor perception in phytophagous insects. *Annu Rev Entomol*, 1986, 31: 121—144.
- 2 Lou Y G(娄永根), Cheng J A(程家安). Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2000, 20(6): 1097—1106. (in Chinese with English abstract)
- 3 Ma J F(马巨法), Hu G W(胡国文), Cheng J A(程家安). The density-dependent effect of *Nilaparvata lugens* (Stal) and *Sogatella furcifera* Horvath (Homoptera: Delphacidae) on their population performances. *Entomol J East China* (华东昆虫学报), 1996, 5(1): 82—88. (in Chinese with English abstract)
- 4 Wang R F(王荣富), Cheng X N(程遐年), Luo Y J(罗跃进), Zou Y D(邹运鼎). Interactions between *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* in their commensality. *Chinese J Appl Ecol* (应用生态学报), 1997, 8(4): 391—395. (in Chinese with English abstract)
- 5 Zhao W C(赵伟春), Cheng J A(程家安), Lou Y G(娄永根), Shao W B(邵伟斌). On the selectivities of *Nilaparvata lugens* (Stal) and *Sogatella furcifera* (Horvath) for rice plants fed by identical or alternative planthopper species in advance. *Acta Phytohyllacica Sin* (植物保护学报), 2000, 27(3): 193—198. (in Chinese with English abstract)
- 6 Khan Z R, Saxena R C. Effect of steam distillate extracts of resistant and susceptible rice cultivars on behavior of *Sogatella furcifera* (Homoptera; Delphacidae). *J Ecom Etomol*, 1986, 79: 928—935.
- 7 Tang Q Y(唐启义), Feng M G(冯明光). Applied Statistical Analysis and Its Corresponding Computer Software (实用统计分析及其计算机处理平台). Beijing: China Agricultural Press(中国农业出版社), 1997. (in Chinese)
- 8 Dicke M. Chemical ecology of host-plant selection by herbivorous arthropods: a multitrophic perspective. *Biochem Syst Ecol*, 2000, 28: 601—617.
- 9 Sogawa K. The rice brown planthopper: feeding physiology and host plant interactions. *Ann Rev Entomol*, 1982, 27: 49—73.
- 10 Saxena R C, Okech S H. Role of plant volatiles in resistance of selected rice varieties to the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stal) (Homoptera: Delphacidae). *J Chem Ecol*, 1985, 11: 1601—1616.
- 11 Ye Z H. Resistance to the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (Horvath) in elite lines of *Oryza sativa* and *O. officinalis* crosses. M. Sc thesis. Laguna, Philippines; University of the Philippines at Los Banos, 1988.
- 12 Hu G W(胡国文), Liang T X(梁天锡), Liu G J(刘光杰), et al. The extraction, chemical analysis and bioassays of secondary volatiles from rice varieties susceptible and resistant to the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (Horvath) (Homoptera; Delphacidae). *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 1994, 8(4): 223—230. (in Chinese with English abstract)
- 13 Zhao W C(赵伟春), Cheng J A(程家安), Lou Y G(娄永根), Zhu Z R(祝增荣). Intra and interspecific relationship of *Nilaparvata lugens* (Stal) and *Sogatella furcifera* (Horvath) on various rice varieties. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2001, 21(4): 629—638. (in Chinese with English abstract)