

虫害诱导的水稻挥发物对褐飞虱的驱避作用

周 强, 徐 涛, 张古忍, 古德祥, 张文庆*

(中山大学生物防治国家重点实验室/昆虫学研究所, 广州 510275)

摘要: 水稻叶片在遭受害虫的危害时, 释放一些特异性的挥发性物质。这些挥发性信息物质在调节植物、植食性昆虫及其天敌的相互关系中有重要作用。利用“Y”型嗅觉仪研究了褐飞虱对虫害诱导的11种水稻挥发物(浓度为2 μL化合物溶解在100 μL丙酮溶液中)的行为反应。结果表明,(E)-2-己烯醛、(E)-2-己烯-1-醇、2-庚醇和水杨酸甲酯等4种化合物对褐飞虱成虫有显著的驱避作用, 而(Z)-3-己烯-1-醇、2-庚酮、柠檬烯、罗勒烯、芳樟醇、β-子丁香烯和橙花叔醇等7种物质对褐飞虱成虫的选择行为无显著影响。浓度梯度的实验表明, 浓度(不同体积的待测化合物用100 μL丙酮稀释)较低的(E)-2-己烯醛(0.5 μL、1 μL)和芳樟醇(0.5 μL、1 μL、5 μL)对褐飞虱成虫的选择行为无显著影响, 而较高浓度的(E)-2-己烯醛(5 μL、10 μL)和芳樟醇(10 μL)对褐飞虱成虫均有明显的驱避作用。

关键词: 水稻; 褐飞虱; 虫害诱导的植物挥发物; 驱避作用

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296 (2003) 06-0739-06

Repellent effects of herbivore-induced rice volatiles on the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål

ZHOU Qiang, XU Tao, ZHANG Gu-Ren, GU De-Xiang, ZHANG Wen-Qing* (State Key Laboratory for Biocontrol/Institute of Entomology, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Rice plants response to insect herbivory by synthesizing and releasing complex blends of volatiles, which provide important host location cues for herbivores and its natural enemies. The behavioral responses of adult brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål to eleven herbivore-induced rice volatile compounds were studied with a Y-tube olfactometer. The results showed that four compounds, (E)-2-hexenal, (E)-2-hexen-1-ol, 2-heptanol and methyl salicylate, had significantly repellent effects on the adult brown planthopper under the tested concentrations (2 μL compounds were dissolved in 100 μL acetone respectively), however, seven other compounds, (E)-2-hexen-1-ol, 2-heptanone, limonene, ocimene, linalool, β-caryophyllene and (E)-nerolidol, had no significant effects on the selection behavior of the adult brown planthopper under the same concentration. Further experiments showed that the volatile compounds, (E)-2-hexenal and linalool, had no significant effects on the selection behavior of the adult brown planthopper at lower concentrations [(E)-2-hexenal (0.5 μL, 1 μL) and linalool (0.5 μL, 1 μL, 5 μL) were dissolved in 100 μL acetone respectively]. However, these volatile compounds had markedly repellent effects on the selection behavior of the adult brown planthopper at higher concentrations [(E)-2-hexenal (5 μL, 10 μL) and linalool (10 μL) were dissolved in 100 μL acetone respectively].

Key words: Rice; *Nilaparvata lugens*; herbivore-induced plant volatiles; repellent effects

植物在遭受植食性昆虫的攻击时, 会产生并释放一些挥发性物质。这些挥发性信息物质在调节植物、植食性昆虫及其天敌的相互作用中有重要作用(Dicke *et al.*, 1990; Turlings *et al.*, 1990, 1995; Mattiacci *et al.*, 1995; Karban and Baldwin, 1997;

De Moraes *et al.*, 1998, 2001; Baldwin and Preston, 1999; Kessler and Baldwin, 2001)。已有的研究表明, 虫害诱导的植物挥发物可以作为互益素, 引诱植食性昆虫的天敌, 这一现象至少已在14个科的植物中得到了证实(Dicke *et al.*, 1990; Turlings *et al.*,

基金项目: 国家自然科学基金项目(30000114, 30270137); 生物防治国家重点实验室基金资助项目

作者简介: 周强, 男, 1968年生, 副教授, 研究方向为昆虫生态学, E-mail: ls2@zsu.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: ls37@zsu.edu.cn

收稿日期 Received: 2003-03-05; 接受日期 Accepted: 2003-06-26

al., 1995; Alborn et al., 1997; 张瑛和严福顺, 1998; 许宁等, 1999; 娄永根和程家安, 2000; 陈华才等, 2002)。虫害诱导的植物挥发物在植食性昆虫(同种或异种)的寄主选择过程中也起着重要作用, 根据不同的研究对象, 这种影响有驱避(Bernasconi et al., 1998; Dicke, 2000; Dicke and van Loon, 2000; De Moraes et al., 2001; Kessler and Baldwin, 2001; 徐涛等, 2002)或引诱作用(Dicke et al., 1990; Turlings et al., 1990; Mattiacci et al., 1995; De Moraes et al., 1998; Kessler and Baldwin, 2001)。此外, 虫害诱导的植物挥发物在同种或异种植物间的化学通讯中也起重要作用(Arimura et al., 2000; Dicke and Bruun, 2001)。然而, 虫害诱导的植物挥发物是由来源于不同生物合成途径的结构各异的次生代谢物质组成(Paré and Tumlinson, 1997, 1999), 对于其中起关键作用的成分目前尚缺乏系统研究, 这无疑限制了这一植物

化学防御策略在农业中的应用。

水稻叶片在遭受植食性昆虫的危害时, 会释放一些特异性的挥发性物质, 这些物质对褐飞虱 *Nilaparvata lugens* Stål 的天敌稻虱缨小蜂 *Anagrus nilaparvatae* Pang et Wang (娄永根等, 2002) 及苍翅盲蝽 *Cyrtorhinus lividipennis* Reuter (Rapusas et al., 1996) 具有一定的吸引作用。进一步的研究表明, 水稻品种 JX89 在受到斜纹夜蛾幼虫危害时, 会释放一些对水稻主要害虫褐飞虱具有驱避作用的挥发性物质(如图 1 所示)(徐涛等, 2002)。化学分析表明, 这些虫害诱导产生的挥发物至少来源于脂肪酸/脂氧化酶途径等 4 种生物合成途径(Paré and Tumlinson, 1997, 1999)。本研究在前期工作的基础上, 测试虫害诱导的水稻单个挥发性物质对褐飞虱寄主选择行为的影响, 以期为利用植物诱导防御机制培育抗虫水稻品种提供理论依据。

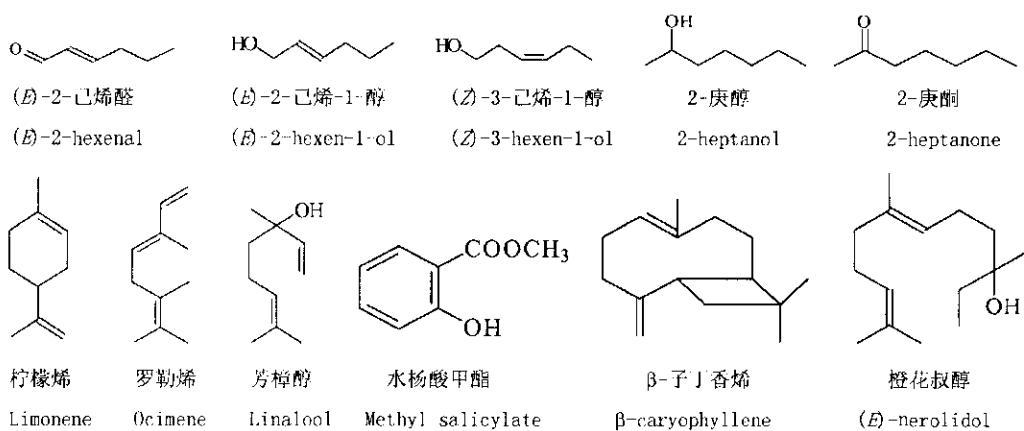


图 1 虫害诱导的水稻主要挥发物的化学结构式

Fig.1 Chemical structures of the main constituents of herbivore-induced rice plant volatiles

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

褐飞虱于 2000 年采自广东省四会市大沙镇田间, 在室内感性品种七袋占上饲养多代。温度(27 ± 1)℃、相对湿度 80%、光周期 14L:10D。用成虫进行实验。

1.2 化合物及其来源

斜纹夜蛾幼虫危害诱导的水稻主要挥发物有(*E*)-2-己烯醛、(*E*)-2-己烯-1-醇、(*Z*)-3-己烯-1-醇、2-庚醇、2-庚酮、柠檬烯、罗勒烯、芳樟醇、水杨酸甲酯、 β -子丁香烯和橙花叔醇等(徐涛等,

2002), 这些化合物均购自美国 Sigma-Aldrich 公司。溶剂丙酮为市售分析纯, 重蒸后备用。

1.3 生物活性的测定

用自行设计的“Y”型嗅觉仪测定褐飞虱对上述水稻挥发物的行为反应。“Y”型嗅觉仪臂长 10 cm, 内径 2.0 cm, 两臂夹角 90°, 柄长 10 cm。每个管臂用 Teflon 管各接一味源瓶, 将不同体积的待测化合物(见结果分析)用 100 μ L 丙酮稀释, 滴加在直径为 10 cm 的圆形滤纸上, 溶剂挥发后放入味源瓶作为味源; 将 100 μ L 不加化合物的丙酮溶液滴加在相同大小的滤纸上, 丙酮挥发后放入另一味源瓶作为对照。进入味源瓶的空气先经活性炭过滤后再进入蒸馏水加湿瓶以净化和润湿空气, 管柄接真空泵, 调节抽气速率为 150~200 mL/min。将待测

成虫单个引入长 5 cm、内径 1 cm 的玻璃管内, 将其放入“Y”型嗅觉仪的管柄, 记录进入两管的褐飞虱数量和每头虫从释放到达目的管臂所需时间, 每头虫观察 5~10 min。选择性的标准如下: 当褐飞虱爬至超过某臂的 5 cm, 并持续 1 min 以上者, 记录褐飞虱对该臂的挥发物做出了选择; 假如在褐飞虱引入 10 min 后没有做出选择的, 则记为无反应。每个化合物测 48 头虫, 每测定 2 头虫时更换同样的“Y”型管, 并用丙酮和双蒸水清洗使用过的“Y”型管, 高温烘干。每测定 4 头虫时调换两臂方向, 测定分 6 天进行(即每个化合物每天测 8 头虫)。

2 结果与分析

测试了褐飞虱成虫对斜纹夜蛾为害诱导的 11

种水稻挥发物(浓度为 2 μL 化合物溶解在 100 μL 的丙酮溶液中)的选择行为(图 2)。结果表明, (*E*)-2-己烯醛、(*E*)-2-己烯-1-醇、2-庚酮和水杨酸甲酯等 4 种化合物对褐飞虱成虫有显著的驱避作用, 而 (*Z*)-3-己烯-1-醇、2-庚酮、柠檬烯、罗勒烯、芳樟醇、 β -子丁香烯和橙花叔醇等 7 种物质对褐飞虱成虫的选择行为无显著影响。

褐飞虱对不同水稻挥发物作出选择行为的时间有一定差异(图 3)。其中以对水杨酸甲酯和橙花叔醇作出行为反应的时间最短, 对 (*E*)-2-己烯-1-醇、2-庚酮、柠檬烯、罗勒烯等几种化合物的作出行为反应的时间显著长于对水杨酸甲酯和橙花叔醇作出选择的时间, 但对 (*E*)-2-己烯醛、(*Z*)-3-己烯-1-醇、芳樟醇和 β -子丁香烯作出行为选择的时间与其它物质无显著差异。

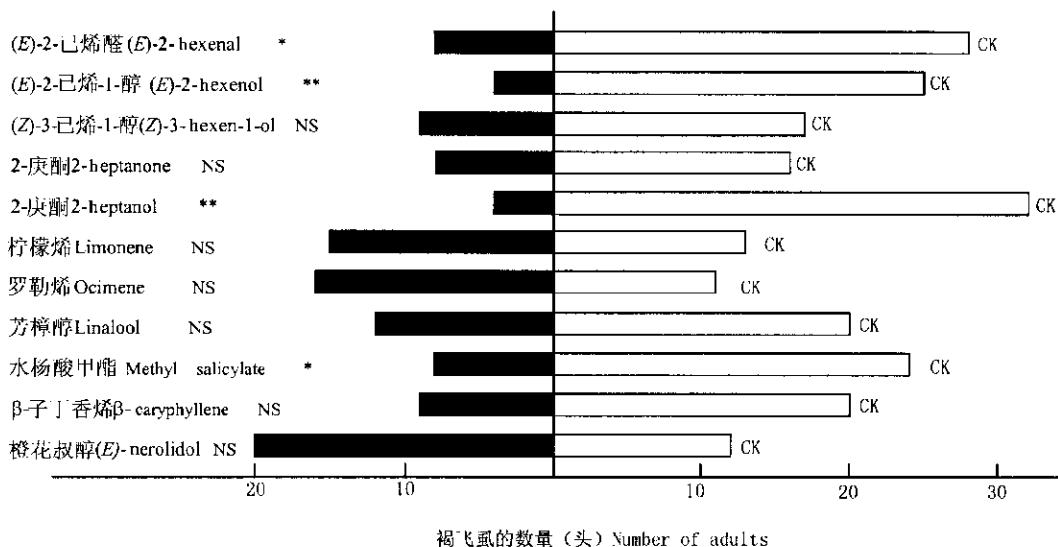


图 2 褐飞虱雌性成虫在双向选择实验中对不同水稻挥发物的行为反应

Fig. 2 Behavioral response of female adult *Nilaparvata lugens* to different rice plant volatiles in dual-choice experiments

黑柱代表挥发物, 白柱代表空白对照; 2 μL 化合物溶解在 100 μL 的丙酮溶液中; * 表示褐飞虱对挥发物与空白对照间的选择性有显著差异 ($P < 0.05$), ** 有极显著差异 ($P < 0.01$), NS: 表示差异不显著 (χ^2 检验); 图 4, 5 同。

Black column is volatile and white column is blank control. 2 μL compounds were dissolved in 100 μL acetone. * $0.01 < P < 0.05$, ** $P < 0.01$, NS = not significant (χ^2 test). The same for Figs. 4 and 5.

选择斜纹夜蛾为害诱导水稻释放量较大的两种挥发物 [*E*]-2-己烯醛和芳樟醇] 进行浓度梯度实验(徐涛等, 2002)。结果表明, 在挥发物的浓度较低时 [*E*]-2-己烯醛: 0.5 μL 、1 μL ; 芳樟醇: 0.5 μL 、1 μL 、5 μL], 对褐飞虱成虫的选择行为无显著影响, 而在较高浓度下, 两种物质对褐飞虱成虫均有明显的驱避作用(图 4、5)。褐飞虱对不同浓度的 (*E*)-2-己烯醛和芳樟醇作出选择行为的时

间有明显差别, 各成虫对不同浓度的挥发物作出选择行为的时间在 4~7 min 之间。

3 讨论

植食性昆虫为害水稻时, 能诱导寄主植物释放出多种特异性的挥发性物质(娄永根等, 2002; 徐涛等, 2002)。有的挥发物可以作为互益素而吸引

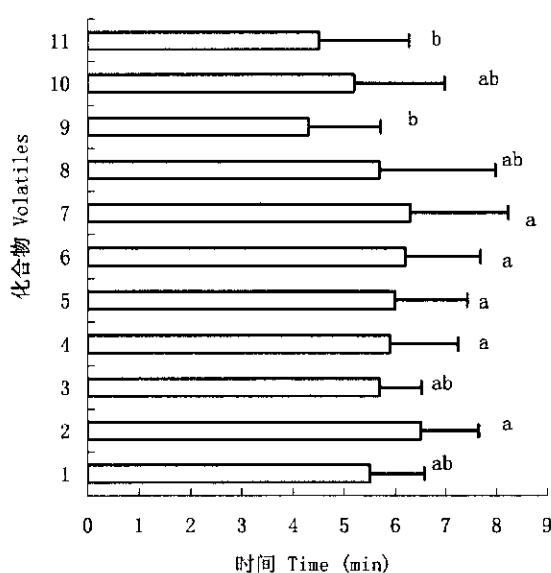


图3 褐飞虱雌性成虫对不同化合物作出选择行为的时间

Fig.3 The time taken for the female adult *N. lugens* making a choice to different rice plant volatiles 1. (*E*)-2-己烯醛 (*E*)-2-hexenal; 2. (*E*)-2-己烯-1-醇 (*E*-2-hexen-1-ol); 3. (*Z*)-3-己烯-1-醇 (*Z*-3-hexen-1-ol); 4. 2-庚醇 2-heptanol; 5. 2-庚酮 2-heptanone; 6. 柠檬烯 Limonene; 7. 罗勒烯 Ocimene; 8. 芳樟醇 Linalool; 9. 水杨酸甲酯 Methyl salicylate; 10. β -子丁香烯 β -caryophyllene; 11. 橙花叔醇 (*E*)-nerolidol. 有相同字母者表示差异不显著 (邓肯氏复极差法, $P > 0.05$)。The same letters among columns show no significant differences ($P > 0.05$, Duncan's multiple range test).

植食性昆虫的天敌, 如褐飞虱的天敌稻虱缨小蜂 *A. nilaparvatae* (娄永根等, 2002) 及苍翅盲蝽 *C. lividipennis* (Rapusas et al., 1996), 二化螟 *Chilo suppressalis* 的天敌二化螟绒茧蜂 *Cotesia chilonis* (陈华才等, 2002); 另一方面, 有的挥发性物质对褐飞虱具有明显的驱避作用 (徐涛等, 2002)。研究表明, 水稻遭受虫害后释放的不同化合物对褐飞虱寄主选择的影响有明显差异 (图2)。

(*E*)-2-己烯醛和 (*E*)-2-己烯-1-醇是植物脂肪酸/脂氧化酶代谢途径的主要产物, 通常称为绿叶性气味物质, 通常在植物受到损伤时从伤口释放到环境中 (Paré and Tumlinson, 1999)。水稻在受到刺吸式口器的褐飞虱危害时, 这类化合物的释放较少 (娄永根等, 2002; 徐涛等, 2002); 而当咀嚼式口器的斜纹夜蛾危害后, 这类物质的释放量显著提高 (徐涛等, 2002)。这两种物质对褐飞虱具有明显的驱避作用 (图2, 图4), 这可能是褐飞虱对被不同口器害虫危害的水稻植株选择性有显著差异的原因之一 (徐涛等, 2002)。2-庚醇是虫害诱导的水稻挥发物主要成分之一, 由于该物质不常见于其他植物挥发物中, 因此对其生态学功能的研究较少。本研究表明该物质对褐飞虱具有显著的驱避作用 (图2)。水杨酸甲酯是一种重要的植物生长调节物质, 在植物抗病过程中起关键作用, 同时该物质在植物间的化学通讯中也起信息传导的作用 (Dicke and Bruun, 2001)。选择行为实验发现该物质具有一定的驱避作用 (图2)。表明该物质具有多种生态学功能, 一物多用作为一种节约资源、降低防御成本的策略, 是自然界中的普遍现象 (Karban and Baldwin, 1997; Dicke et al., 2000)。

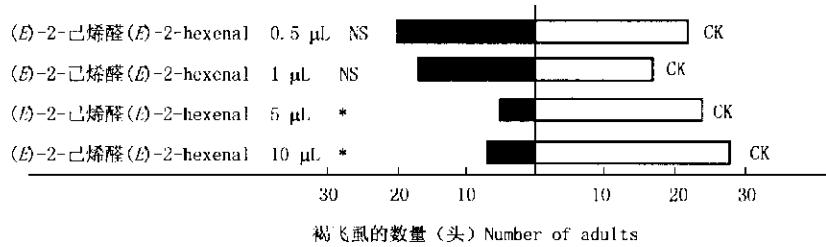


图4 褐飞虱在双向选择实验中对不同浓度(*E*)-2-己烯醛的行为反应

Fig.4 Behavioral response of female adult *N. lugens* to dosages of rice plants volatile (*E*)-2-hexenal in dual-choice experiments 0.5, 1, 5, 10 μ L (*E*)-2-hexenal were dissolved in 100 μ L acetone respectively.

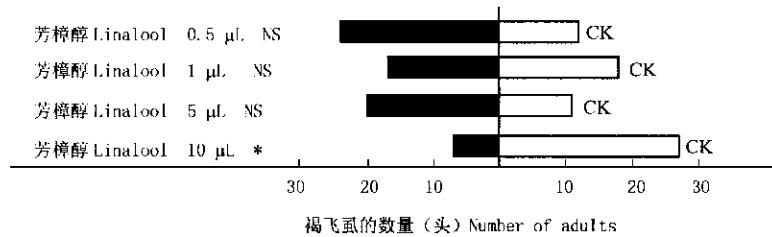


图5 褐飞虱在双向选择实验中对不同浓度芳樟醇的行为反应

Fig.5 Behavioral response of female adult *N. lugens* to dosages of

rice plants volatile linalool in dual-choice experiments

0.5, 1, 5, 10 μL 的芳樟醇分别溶解在 100 μL 的丙酮溶液中

0.5, 1, 5, 10 μL linalool were dissolved in 100 μL acetone respectively.

萜烯类物质是虫害诱导植物挥发物的主要成分,这类物质在植物引诱植食性昆虫天敌的过程中起关键作用(Dicke *et al.*, 1990; Turlings *et al.*, 1995; 张瑛和严福顺, 1998; 娄永根和程家安, 2000)。该类物质也是斜纹夜蛾危害诱导的水稻挥发物的主要成分(徐涛等, 2002)。然而,本研究表明,该类物质(单个化合物)对褐飞虱的寄主选择行为无显著影响,或者只有在较高浓度时才会有一定的驱避作用(图2, 5)。这一方面说明虫害诱导的不同生物合成途径以及不同结构的化合物,在其生态学功能方面有特异性;另一方面,不同化合物引起驱避作用的浓度是不同的,或是褐飞虱对不同物质的敏感性不同。水稻在遭受虫害后会诱导产生一些挥发物,各个化合物的含量明显不同。虫害诱导的水稻挥发物是否会在生态系统中影响害虫的行为既取决于害虫对该化合物的敏感性,同时还取决于这些化合物的量。本研究证实,褐飞虱对虫害诱导的不同生物合成途径的化合物的敏感性有很大差异。然而虫害诱导的这些化合物在生态系统是否足以达到起驱避作用的量,还有待于进一步的研究。

褐飞虱对不同水稻挥发物作出选择行为的时间有一定差异(图3)。其中对水杨酸甲酯作出行为反应的时间最短,这可能与该物质对褐飞虱有驱避作用有关(图2),而对橙花叔醇作出选择行为时间较短可能与该物质具有微弱的吸引作用有关。但对水杨酸甲酯和同样有明显驱避作用的2-庚醇作出行为反应的时间有显著差异,而对有驱避作用的(*E*)-2-己烯醛与其他一些无引诱或驱避作用的挥发物作出选择行为的时间却无显著差异。目前尚不能解释有这些差异的原因。

本研究只是就虫害诱导的单个水稻挥发物对褐飞虱的选择行为进行了研究,考虑到不同生物合成

途径及不同结构的挥发性物质在其生态学功能上往往具有协同或者拮抗作用,水稻挥发物在调节褐飞虱寄主选择行为时,应该是多种物质综合作用的结果。因此,下一步的研究将集中在不同生物合成途径及不同结构水稻挥发物之间的相互作用上,同时将深入研究虫害诱导的水稻挥发物在自然生态系统中对褐飞虱寄主选择行为的影响。

参 考 文 献 (References)

- Alborn H T, Turlings T C J, Jone T H, Stenhagen G, Loughrin J H, Tumlinson J H, 1997. An elicitor of volatile from beet armyworm oral secretion. *Science*, 276: 945–949.
- Arimura G, Ozawa R, Shimoda T, Nishioka T, Boland W, Takabayashi J, 2000. Herbivore-induced volatiles elicit defense genes in lima bean leaves. *Nature*, 406: 512–515.
- Baldwin I T, Preston C A, 1999. The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. *Planta*, 208: 137–145.
- Bemasconi M L, Turlings T C J, Ambrosetti L, Bassetti P, Dorn S, 1998. Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Entomol. Exp. Appl.*, 87: 133–142.
- Chen H C, Lou Y G, Cheng J A, 2002. Selection responses of *Cotesia chilonis*, a larval parasitoid of the rice striped-stemborer *Chilo suppressalis*, to volatile compounds from its host and host plants. *Acta Entomol. Sin.*, 45 (5): 617–622. [陈华才, 娄永根, 程家安, 2002. 二化螟额斑茧蜂对二化螟及其寄主植物挥发物的趋性反应. 昆虫学报, 45 (5): 617–622]
- De Moraes C M, Lewis W J, Paré P M, Alborn H T, Tumlinson J H, 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393: 570–572.
- De Moraes C M, Mescher M C, Tumlinson J H, 2001. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 410: 577–580.
- Dicke M, 2000. Chemical ecology of host-plant selection by herbivorous arthropods: A multitrophic perspective. *Biochem. Syst. Ecol.*, 28: 601–617.
- Dicke M, Bruun J, 2001. Chemical information transfer between damaged

- and undamaged plants. *Biochem. Syst. Ecol.*, 29: 979–1113.
- Dicke M, Sabelis M W, Takabayashi J, Bruun J, Posthumus M A, 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: Prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.*, 16: 3 091–3 118.
- Dicke M, van Loon J J A, 2000. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomol. Exp. Appl.*, 97: 237–249.
- Karban R, Baldwin I T, 1997. Induced Response to Herbivory. Chicago: The University of Chicago Press. 47–167.
- Kessler A, Baldwin I T, 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 292: 2 141–2 144.
- Lou Y G, Cheng J A, 2000. Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta Ecol. Sin.*, 20 (6): 1 097–1 106. [娄永根, 程家安, 2000. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特征、生态学功能及释放机制. *生态学报*, 20 (6): 1 097–1 106]
- Lou Y G, Cheng J A, Ping X F, Tang F B, Ru S J, Du M H, 2002. Discrimination by the egg parasitoid *Anagrus nilaparvatae* between two hosts: *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera*. *Acta Entomol. Sin.*, 45 (6): 770–776. [娄永根, 程家安, 平霄飞, 汤富彬, 茹水江, 杜孟浩, 2002. 稻虱缨小蜂对褐飞虱和白背飞虱卵的识别机制. *昆虫学报*, 45 (6): 770–776]
- Mattiacci L, Dicke M, Posthumus M A, 1995. β -glucosidase: An elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-seeking parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92: 2 036–2 040.
- Paré P W, Tumlinson J H, 1997. Induced synthesis of plant volatiles. *Nature*, 385: 30–31.
- Paré P W, Tumlinson J H, 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiol.*, 121: 325–331.
- Rapusas H R, Bottrell D G, Coll M, 1996. Intraspecific variation in chemical attraction of rice to insect predators. *Biol. Cont.*, 6: 394–400.
- Turlings T C J, Tumlinson J H, Lewis W J, 1990. Exploitation of herbivore induced plant odors by host seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 1 251–1 253.
- Turlings T C J, Loughrin J H, McCall P J, Rose U S R, Lewis W J, Tumlinson J H, 1995. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92: 4 169–4 174.
- Xu N, Chen Z M, You X Q, 1999. Isolation and identification of tea plant volatiles attractive to tea geometrid parasitoids. *Acta Entomol. Sin.*, 42 (2): 126–131. [许宁, 陈宗懋, 游小清, 1999. 引诱茶尺蠖天敌寄生蜂的茶树挥发物的分离与鉴定. *昆虫学报*, 42 (2): 126–131]
- Xu T, Zhou Q, Xia Q, Zhang W Q, Zhang G R, Gu D X, 2002. Effects of herbivore-induced rice volatiles on the host selection behavior of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Chin. Sci. Bull.*, 47: 1 355–1 360. [徐涛, 周强, 夏端, 张文庆, 张古忍, 古德祥, 2002. 虫害诱导的水稻挥发物对褐飞虱寄主选择行为的影响. *科学通报*, 47: 849–853]
- Zhang Y, Yan F S, 1998. Herbivore-induced volatiles and their roles in plant defense. *Acta Entomol. Sin.*, 41 (2): 204–214. [张瑛, 严福顺, 1998. 虫害诱导的植物挥发性次生物质及其在植物防御中的作用. *昆虫学报*, 41 (2): 204–214]