

三种水稻挥发物对稻田节肢动物群落和嗅觉行为的影响*

高媛媛, 牛媛媛, 郭红霞, 李欣, 周强

(中山大学有害生物控制与资源利用国家重点实验室//昆虫学研究所, 广东 广州 510275)

摘要: 茉莉酸甲酯、水杨酸甲酯和芳樟醇是水稻受虫害诱导后产生的重要挥发性物质。它们通过直接或间接的途径, 参与植物抵抗病虫害的过程中。通过田间调查和昆虫触角电生理分析, 对这3种挥发物在稻田节肢动物群落和嗅觉行为水平上的作用进行了研究。结果发现水杨酸甲酯对害虫的虫口密度影响较明显, 晚稻田中, 水杨酸甲酯组的害虫数量(14.42头/板)显著高于其余各处理组。赤眼蜂的嗅觉电位随芳樟醇和茉莉酸甲酯浓度的升高而显著增大, 浓度为1/50时赤眼蜂嗅觉电位的变化值显著高于浓度为1/5000时嗅觉电位变化值。

关键词: 茉莉酸甲酯; 水杨酸甲酯; 芳樟醇; 稻田节肢动物群落; 嗅觉行为

中图分类号: S43 **文献标志码:** A **文章编号:** 0529-6579(2010)02-0086-04

Effects of Three Rice Volatiles on the Community Structure and Olfactory Behavior of Arthropods in the Rice Field

GAO Yuanyuan, NIU Yuanyuan, GUO Hongxia, LI Xin, ZHOU Qiang

(Institute of Entomology & State Key Laboratory for Biological Control,
Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Rice plants released complex volatiles that were considered as signal molecules respond to insects. Methyl jasmonate (Me-JA), Methyl salicylate (Me-SA) and Linalool (Lin) were three of the most important. They can induce chemical defenses of the plants directly or indirectly. In order to understand the effects of rice volatiles on the community structure and olfactory behavior of arthropods in the rice field, the effects of three volatiles on the arthropods population and community in the fields were studied in this paper; and the electroantennogram responses of three volatiles were the other focus in this paper. The results showed that Me-SA can influence the density of insects marked. In the later paddy field, the insect density of Me-SA treated group was significant more than other groups. The higher the concentrations of Linalool and Me-JA are, the more scopes of the Parasitoids EAG changed. The EAG changes of the Parasitoids stimulated by 1/50 Me-JA and Linalool were much more higher than the EAG changes when stimulated by 1/5000.

Key words: Methyl jasmonate; Methyl salicylate; Linalool; arthropods in the rice field; olfactory behavior

植物在其特定的时间和空间范围内都会产生具有种或者品系特征的气味, 植食性昆虫如蛾类等则可以通过对植物气味的反应来准确地寻找和鉴别

寄主植物^[1]。水稻挥发性信息化合物是植物存在及身份的标志, 也是以水稻为生的植食性昆虫寻找寄主的直接信号^[2-3]。植物周围环境中的任何生

* 收稿日期: 2009-03-02

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30771458); 教育部博士点基金资助项目(20070558029)

作者简介: 高媛媛(1983年生), 女, 硕士; 通讯作者: 周强; E-mail: lsszhou@mail.sysu.edu.cn

物, 都会利用植物挥发物所带来的信息。因此, 当植食性昆虫诱导的水稻挥发物进入环境时, 必定会引起其周围环境中的生物, 包括植物、植食性昆虫及其天敌等产生行为或生理反应。这种影响将通过生物的食物网和化学信息网, 波及到整个生物群落, 从而影响到整个群落的结构和组成^[4]。茉莉酸甲酯是一种重要的信号物质, 能激活植物的化学防御。水杨酸甲酯和芳樟醇也都是害虫为害水稻后植物释放的主要挥发物之一^[5-6]。目前对植物挥发物生态学功能的研究主要集中在室内检测, 研究结果尚缺乏足够的野外数据, 无法将挥发物的特性应用于田间防治。昆虫个体对挥发物的反应多用嗅觉仪进行分析, 缺乏更丰富的电生理数据支持。

本文首先分析水稻重要挥发物茉莉酸甲酯、水杨酸甲酯和芳樟醇对田间节肢动物群落结构和组成的主要影响, 进而以这三种水稻挥发物为刺激物, 以稻纵卷叶螟、褐飞虱和赤眼蜂为对象, 考察水稻挥发物对节肢动物嗅觉电位的影响。

1 材料与方法

1.1 试验材料

水稻品种为粳粳 89, 稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée 和褐飞虱 *Nilaparvata lugens* Stål, 由华南农业大学农场采回, 本实验室长期以新鲜水稻叶片饲喂。亚洲玉米螟赤眼蜂 *Trichogramma ostrinae* Pang et Chen 为本试验室昆虫园饲养。

集虫粘板透明板: 20 cm (L) × 10 cm (W), 两面涂满粘虫胶。用支架固定于采集区域, 与水稻同高。昆虫嗅觉电位仪 Syntech AC/DC UN-06 (Syntech NL1200), 茉莉酸甲酯 (Methyl jasmonate, Me-JA)、水杨酸甲酯 (Methyl salicylate, Me-SA) 和芳樟醇 (Linalool, Lin) 购自美国 Sigma-Aldrich 公司, 纯度均在 95% 以上。以液体石蜡油 (广州试剂厂, 95%) 为溶剂分别将挥发物稀释至体积分数为 1/50、1/500、1/5000 3 个梯度进行测定。

1.2 试验方法

1.2.1 稻田特点及样地设计 供试稻田位于华南农业大学 (SCAU) 农场, 总面积 400 m², 全年不施用杀虫剂。样地平均分为 60 个区域, 每区 36 m² (6 m × 6 m), 采用棋盘式分布设点。

1.2.2 处理设置 于水稻分蘖期进行处理, 方法参照文 [7], 略有改动。每个小区中随机选取 3 丛 (每丛 6 株) 水稻, 标记, 每丛被标记的水稻

中间插一块透明粘板 (与水稻同高)。设 5 组不同处理: Me-JA 处理组; Me-SA 处理组; Lin 处理组; 健康植株组, 实验前没被害虫危害; 空白对照组, 移走植株, 只有透明粘板。每组设 12 个重复。取 1 mL 挥发物, 装入小管, 固定在透明粘板附近的水稻叶片上。

1.2.3 处理时间 早、晚稻分别进行一次试验, 每次试验为期 3 周, 每周 5 d。第 1 天上午 9:00 放置挥发物小管, 持续 3 d, 每天更换新的挥发物管。考虑到所用化合物除了直接挥发的特点, 还具有诱导水稻持续产生其他挥发物的可能, 为最大限度反映挥发物的功能, 后 2 d 作为延长期, 即第 4 天停止更换, 第 5 天收回粘板, 于 -20 ℃ 低温保存。早稻试验时间: 2005 年 5 月 11 日至 5 月 29 日; 晚稻试验时间: 2005 年 9 月 5 日至 10 月 6 日。

1.2.4 触角电位的测定

(1) 每个样品在 1 根触角上测试 5 次, 每个处理测试 3 根触角。

(2) 刺激气流速度为 60 mL/s, 每次刺激时间为 1 s, 两次刺激之间间隔 30 s 保证触角感觉器感觉功能恢复。

(3) 样品与对照交替刺激触角, 取前后对照的平均值作为该样品浓度每次刺激值的对照值。

(4) 所用控制软件为 Syntech 公司提供的 EAG2000。EAG 反应的相对值 $V = 2R / (C_1 + C_2) \times 100\%$ 。其中: R 示成虫对植物气味物质的嗅觉电位反应幅度, mv, C_1 示测试前成虫对标准化化合物的触角反应幅度, mv, C_2 示测试后成虫对标准化化合物的触角反应幅度, mv。

2 结果与分析

2.1 水稻挥发物对稻田节肢动物亚群落结构的影响

2.1.1 水稻挥发物对早稻田节肢动物亚群落结构的影响 从营养关系的角度, 可将稻田节肢动物划分为: 植食性害虫, 中性昆虫和天敌昆虫 3 个亚群落。

早稻田害虫的回收数量各处理组间无显著差异, Me-JA 组害虫数量 (12.613 头/板) 最高, Lin 组害虫数量 (7.700 头/板) 最少。而中性昆虫的空白对照组 (67.226 头/板) 与其余四组的数量有显著差异 (Me-JA 组 43.420 头/板, Me-SA 组 (23.613 ± 3.359) 头/板, Lin 组 30.200 头/板, 健康组 31.000 头/板) ($P < 0.0001$, $n = 32$), 中性昆虫的数量明显多于害虫和天敌。天敌不同处理组间无显著性差异 (表 1)。

表 1 早稻田节肢动物亚群落不同处理回收数量差异 (广州五山农场, 2005. 5)

Table 1 Mean densities (no. : per trap) of arthropod sub-community in the early paddy field under different treatments (SCAU farm, 2005. 5)

节肢动物亚群落	平均每板虫数 ¹⁾				
	Me-JA 处理	Me-SA 处理	Lin 处理	健康	空白
害虫 Insect pest	12. 613 ± 1. 823a	10. 097 ± 1. 00a	7. 700 ± 0. 951a	8. 813 ± 1. 393a	11. 258 ± 1. 168a
中性昆虫 Neutral species	43. 420 ± 6. 627a	23. 613 ± 3. 359a	30. 200 ± 3. 1a	31. 000 ± 3. 452a	67. 226 ± 10. 203b
天敌 Enemy	7. 484 ± 0. 99a	6. 323 ± 0. 747a	5. 833 ± 0. 798a	6. 594 ± 1. 159a	8. 581 ± 1. 054a

1) 栏中数值为平均值 ± 标准误。同行数值后相同字母表示差异不显著 ($\alpha = 0.05$, SNK 多重比较)

2. 1. 2 水稻挥发物对晚稻田节肢动物亚群落结构的影响 晚稻田回收粘板的节肢动物亚群落组成与早稻田相同。Me-SA 组的害虫数量为 (14. 429 ± 3. 691) 头/板, 较其它 4 组有显著性差异 (Me-JA 组 3. 0 ± 0. 483 头/板, Lin 组 (4. 743 ± 0. 587) 头/

板, 健康对照组 (3. 771 ± 0. 502) 头/板, 空白对照组 (4. 143 ± 0. 525) 头/板 ($P < 0.001$, $n = 35$)。中性昆虫和天敌的各处理回收数量均无显著差异 (中性昆虫: $P = 0.4128$, $n = 35$; 天敌: $P = 0.0275$, $n = 35$) (表 2)。

表 2 晚稻田节肢动物亚群落不同处理回收数量差异 (广州五山, 2005. 9)

Table 2 Mean densities (no. : per trap) of arthropod sub-community in the later paddy field under different treatments (SCAU farm, 2005. 9)

节肢动物亚群落	平均每板虫数 ¹⁾				
	Me-JA 处理	Me-SA 处理	Lin 处理	健康	空白
害虫 Insect pest	3. 000 ± 0. 483a	14. 429 ± 3. 691b	4. 743 ± 0. 587a	3. 771 ± 0. 502a	4. 143 ± 0. 525a
中性昆虫 Neutral species	31. 382 ± 2. 382a	33. 314 ± 1. 973a	33. 886 ± 3. 274a	32. 171 ± 2. 561a	36. 686 ± 3. 135a
天敌 Enemy	1. 882 ± 0. 404a	2. 686 ± 0. 416a	3. 000 ± 0. 395a	2. 257 ± 0. 377a	3. 029 ± 0. 475a

1) 栏中数值为平均值 ± 标准误。同行数值后相同字母表示差异不显著 ($\alpha = 0.05$, SNK 多重比较)

2. 2 不同浓度挥发物对昆虫嗅觉电位的影响

芳樟醇对昆虫的嗅觉电位有影响, 且浓度的改变会导致触角电位反应的变化。低浓度时, 芳樟醇对各试虫触角电位数值的影响不显著。浓度升高后, 芳樟醇对稻纵卷叶螟和雌雄褐飞虱的电位改变亦不显著, 但是显著的增加了赤眼蜂的嗅觉电位波动 (图 1)。

Me-JA 处理后, 昆虫的嗅觉电位有变化, 浓度的改变也会导致触角电位反应的变化 (图 1), 但只有中高浓度的 Me-JA 处理产生的赤眼蜂触角电位有显著的变化。

水杨酸甲酯对昆虫的嗅觉电位有影响, 且浓度的改变也会导致触角电位的响应 (图 1)。低浓度和高浓度的水杨酸甲酯刺激下, 赤眼蜂的触角电位变化值高于其它各处理的其它昆虫触角电位变化值。

3 讨 论

有关虫害诱导的植物挥发物及其生态学功能已在多种植物中得到了证实。植物挥发物植物挥发物一方面可以作为互益素而吸引植食性昆虫的天敌, 如褐飞虱的天敌稻虱缨小蜂以及苍翅盲蝽^[8]、二化螟的天敌二化螟绒茧蜂等都可被水稻挥发物吸引^[9]。另一方面, 挥发物对植食性昆虫具有避害作用, 如对褐飞虱具有明显的忌避作用^[10]。同时, 挥发物能够启动临近植物的化学防御响应^[11]。

水稻挥发物直接影响稻田节肢动物的种群密度, 主要表现在水杨酸对害虫的吸引方面。晚稻田中, 害虫的数量因受水杨酸甲酯的影响而增加, 明显高于其它各处理组和空白组。已有的研究表明, 水杨酸信号转导途径除了在植物的诱导抗病反应中起着重要作用外, 在诱导的植物直接抗虫反应中亦发挥着重要作用^[12]。但是, 水稻提高抗病能

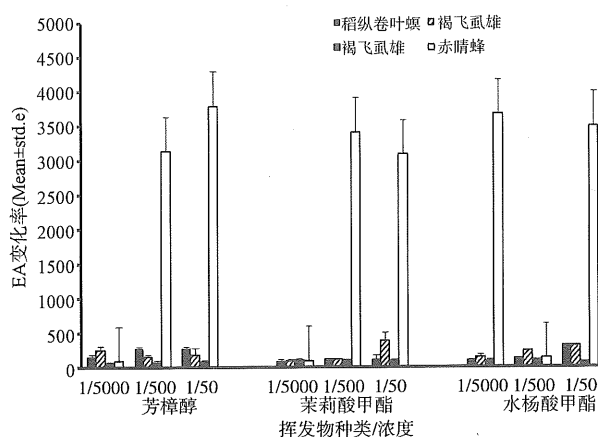


图1 不同浓度挥发物处理水稻节肢动物的EAG反应相对值的差异

Fig. 1 The EAG differences of arthropod species treated by volatiles.

注: 按浓度分组, 试虫种类见图例所示; 柱图上端相同字母表示差异不显著 ($\alpha=0.05$, SNK 多重比较)

力的前提下, 有可能减少对杀虫方面的投入, 从而导致害虫更容易危害植物。

水稻挥发物调节稻田节肢动物亚群落结构主要表现在对稻田中的中性昆虫亚群落的影响方面, 空白对照组回收的中性昆虫量显著高于其余四个组别的回收数量。由此可以确定的是3种水稻挥发物对稻田节肢动物群落结构有影响, 但不能归纳出一个明确的影响趋势。这3种挥发物并不能完全决定稻田节肢动物群落的结构, 还有其它物质的协同调节, 同时食物网中各类群间的协同效应和环境条件的影响都是进一步研究所必须考虑的因素。

水稻挥发物能影响昆虫嗅觉电位的变化, 以赤眼蜂对挥发物的反应最为敏感。稻纵卷叶螟和褐飞虱对水稻挥发物的反应不敏感, 但这并不说明它们对水稻挥发物浓度的改变没有反应。因为赤眼蜂与稻纵卷叶螟、褐飞虱的触角形态各异, 对于外界刺激物的敏感度和接收面积不同, 此外, 群落内部信号的调节机制也有差别。这些原因可能都会造成对不同触角类型的电位反应识别程度不同的现象。

总体来说, 水杨酸甲酯组的晚稻田害虫数量显著高于其余各处理组, 芳樟醇和茉莉酸甲酯对各类稻田节肢动物不表现出显著的吸引或拒避作用。3种试虫对水稻挥发物均有嗅觉反应, 但只有赤眼蜂能感知浓度的变化。下一步通过扩大测定的浓度范围, 或者是采用混合挥发物来作为刺激源, 可以更加明确水稻挥发物的作用, 并最终到田间昆虫的自然生境中进行鉴定。

参考文献:

- [1] SCHOONHOVEN L M, JERMY T. Insect-Plant Biology [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- [2] DETHIER V G, BARTON B L, SMITH C N. The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects [J]. Journal of Economic Entomology, 1960, 53: 134 - 136.
- [3] THIERY D, VISSER J H. Misleading in the Colorado potato beetle with an odor blend [J]. Chemistry Ecology, 1987, 13: 1139 - 1146.
- [4] 娄永根, 程家安. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态学功能及释放机制 [J]. 生态学报, 2000, 20 (6): 1079 - 1106.
- [5] XU Tao, ZHOU Qiang, XIA Qiang, et al. Effects of herbivore-induced rice volatiles on the host selection behavior of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* [J]. Chinese Science Bulletin, 2002, 48 (16): 1355 - 1359.
- [6] XU T, ZHOU Q, CHEN W. Involvement of jasmonate signaling pathway in the herbivore induced rice plant defense [J]. Chinese Science Bulletin, 2003, 48: 1982 - 1987.
- [7] MARCO L. BERNASCONI OCKROY. Response of natural populations of predators and parasitoids to artificially induced volatile emissions in maize plants [J]. Agricultural and Forest Entomology, 2001, 3: 201 - 209.
- [8] RAPUSAS H R, BOTTRELL D G, COLL M. Intraspecific variation in chemical attraction of rice to insect predators [J]. Biological Control, 1996, 6: 394 - 400.
- [9] 陈华才, 娄永根, 程家安. 二化螟绒茧蜂对二化螟及其寄主植物挥发物的趋性反应 [J]. 昆虫学报, 2002, 45 (5): 617 - 622.
- [10] 周强, 徐涛, 张古忍, 等. 虫害诱导的水稻挥发物对褐飞虱的忌避作用 [J]. 昆虫学报, 2003, 46 (6): 739 - 744.
- [11] FARMER E E, RYAN C A. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1990, 87: 7713 - 7716.
- [12] KAWANO T, NOBUYA S, TAKAHASHI S, et al. Salicylic acid induces extracellular superoxide generation followed by an increase in cytosolic calcium ion in tobacco suspension culture: the earliest events in salicylic acid signal transduction [J]. Plant Cell Physiology, 1999, 39 (7): 721 - 730.