

不同水稻品种上白背飞虱取食行为的 EPG 分析

孙 凯, 李冠华, 丁文兵, 张一君, 李有志*

(湖南农业大学植物保护学院, 长沙 410128)

摘要:【目的】为探明不同水稻品种(丰源优 272、R9810-T、华恢 1 号、明恢 63、麻糯谷和 Rathu Heenati)对白背飞虱 *Sogatella furcifera* 的抗性差异机理, 利用刺吸电位技术(electronic penetration graph, EPG)记录了该虫在这 6 个品种三叶期稻苗上的取食行为。【方法】结合特定的 EPG 波形, 考察了 9 个非韧皮部指标和 22 个韧皮部指标。【结果】在总记录时间 8 h 内, 白背飞虱在品种 Rathu Heenati 上非刺探波 np 的总时间最长, 其次是麻糯谷上非刺探波 np 的总时间, 这两者间差异显著且都显著地长于其他 4 个品种的 np 总时间($P < 0.05$); 该虫在 Rathu Heenati 上路径波 Nc 的总时间为 8 523.41 s, 是感虫品种明恢 63 Nc 总时间的 2.24 倍; 该虫在 Rathu Heenati 上吸食韧皮部汁液 N4-b 的总时间显著地比其他品种短($P < 0.05$)。华恢 1 号和 R9810-T 上所有的 EPG 指标和感虫品种明恢 63 的 EPG 指标都没有显著的差异($P \geq 0.05$)。白背飞虱在丰源优 272 上单次分泌水溶性唾液 N4-a 的平均时间更长, 并伴随长时间的韧皮部取食。【结论】由此推测, 品种 Rathu Heenati 可能存在不利于白背飞虱取食的忌避成分, 并且在韧皮部外组织和韧皮部组织都存在抗性因子; 在麻糯谷上仅存在忌避成分; 然而, 品种华恢 1 号和 R9810-T 可能对白背飞虱不具有明显的抗性; 丰源优 272 可能是比明恢 63 更为感虫的品种。结合介体昆虫取食行为与传播持久性病毒的关系, 这些结果也为利用抗白背飞虱品种控制南方水稻黑条矮缩病提供了参考。

关键词: 白背飞虱; 水稻品种; 取食行为; 抗性; 刺吸电位技术

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2014)03-0335-08

EPG analysis of feeding behavior of *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) on different rice varieties

SUN Kai, LI Guan-Hua, DING Wen-Bing, ZHANG Yi-Jun, LI You-Zhi* (College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

Abstract: 【Aim】 To elucidate the resistance mechanisms of different rice varieties (*i. e.*, Fengyuanyou 272, R9810-T, Huahuiyihao, Minghui 63, Manuogu and Rathu Heenati) against the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera*. 【Methods】 Electronic penetration graph (EPG) was used to record the feeding behavior of *S. furcifera* on the seedlings of these six rice varieties at the 3rd leaf stage. Nine non-phloem variables and 22 phloem variables based on typical EPG waveforms were considered in the analysis. 【Results】 During 8 h recordings, the total time of non-penetration waveform (np) on Rathu Heenati was the longest, followed by that on Manuogu, their total time of np had significant difference, and both of them were significantly longer than that on the other four varieties ($P < 0.05$). The total time of pathway waveform (Nc) on Rathu Heenati (8 523.41 s) was 1.24 times longer than that on susceptible variety Minghui 63. *S. furcifera* spent significantly less time on Rathu Heenati for phloem sap ingestion (N4-b) than other varieties. All the EPG variables on Huahuiyihao or R9810-T had no significant difference from those of susceptible variety Minghui 63 ($P \geq 0.05$). Longer average duration of watery salivation (N4-a) followed by long time of sap ingestion was recorded on Fengyuanyou 272. 【Conclusion】 It was inferred that antixenosis components and resistance factors out of or in the phloem region might prevent this insect pest from feeding on Rathu Heenati. Only antixenosis components might restrict *S. furcifera* to feed on Manuogu. However, Huahuiyihao and R9810-T might not possess obvious resistance to *S. furcifera*, and Fengyuanyou 272 might be a more susceptible variety than Minghui 63. Combined with the correlation between feeding behavior of insect vector and transmission of persistent plant viruses, these results also provide some information for control of Southern rice black-streaked dwarf

基金项目: 公益性行业(农业)科技专项(201303021); 湖南省科技厅重点项目(2011NK2009); 湖南省大学生科技创新项目(CX2010B297)

作者简介: 孙凯, 男, 1988 年生, 湖南宁乡人, 硕士研究生, 主要从事害虫综合治理研究, E-mail: sunkai424@foxmail.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: liyouzhi2008@sina.com

收稿日期 Received: 2013-10-22; 接受日期 Accepted: 2014-01-24

virus (SRBSDV) by using *S. furcifera*-resistant rice varieties.

Key words: *Sogatella furcifera*; rice varieties; feeding behavior; resistance; electronic penetration graph (EPG)

白背飞虱 *Sogatella furcifera* 不仅通过吸取水稻汁液危害水稻安全生产,而且还能在稻田传播南方水稻黑条矮缩病毒 (Southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV) 导致水稻减产 (Zhou *et al.*, 2008)。目前各地主要依赖吡虫啉、吡蚜酮等药剂防治该虫。杀虫剂的滥用已导致抗药性和再猖獗等问题。实践证明培育和利用抗虫品种是有效和环境友好的控制措施之一 (Gamalath *et al.*, 2012)。

了解白背飞虱在不同水稻品种上的取食细节有助于明确水稻的抗虫机制。不同水稻品种所含生化物质的种类和数量及其叶鞘组织结构 (表面结构中硅细胞群、木栓组织、蜡被层;内部的维管束细胞壁、筛板上的胼胝质沉积等) 均有差异,这些差异会阻碍白背飞虱对寄主植物的取食等行为 (俞晓平等, 1989; 叶海芳, 1989; 刘光杰等, 1995; 肖英方等, 2001)。刺吸电位技术 (electrical penetration graph, EPG) 是目前研究刺吸式口器昆虫刺吸行为的重要工具,利用该技术可准确地记录昆虫口针在寄主植物组织内的动作和位置,分析刺吸式昆虫与寄主植物之间的互作机制 (Tjallingii, 1978)。Khan 和 Saxena (1984) 使用 EPG 记录了白背飞虱在抗、感水稻品种上的取食行为,结果表明,白背飞虱在感虫品种上更容易刺探,取食时间更长;相反,在抗虫品种上则产生更多短暂而重复的刺探,有效刺吸时间更短。限于当时的试验条件,白背飞虱的 EPG 波形与其具体的生物学意义的关联并不十分明确。Seo 等 (2009) 的研究明确了不同 EPG 波形的生物学意义,其结果为将 EPG 技术成功应用于白背飞虱取食行为的记录提供了基础。

探究白背飞虱的取食行为还有助于明确其传播 SRBSDV 的行为机制。SRBSDV 是由白背飞虱以持久性方式传播的水稻韧皮部限制性病毒 (Zhou *et al.*, 2008; 王强等, 2012), 水稻秧苗期是感染该病毒的危险生育期 (曹杨等, 2011; Li *et al.*, 2012)。人们利用 EPG 技术已探明,介体昆虫获得持久性病毒与吸食韧皮部汁液有关,而接毒与分泌水溶性唾液有关 (Prado and Tjallingii, 1994; Jiang *et al.*, 2000)。因此,抗虫品种可能通过干扰

介体昆虫这些与传毒相关的取食动作而减缓病毒病的流行 (Jones, 1987)。目前尚不清楚哪些抗虫品种可干扰与白背飞虱传播 SRBSDV 相关的吸食韧皮部汁液和分泌水溶性唾液的取食动作。

因此,本研究试图利用 EPG 技术探明白背飞虱在 6 个不同水稻品种上的取食行为差异,明确不同水稻品种对该虫的抗性水平及抗性部位,不仅为合理利用抗性品种减轻白背飞虱的直接危害提供参考依据,而且为进一步探讨利用抗虫品种延缓 SRBSDV 在稻苗间的扩散、蔓延提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 水稻品种

水稻品种丰源优 272 由湖南亚华种子有限公司提供;R9810-T 由湖南农业大学生物科学与技术学院提供;华恢 1 号和明恢 63 由华中农业大学植物科学技术学院提供;麻糯谷由湖南省农业科学院水稻研究所提供;Rathu Heenati 由中国水稻研究所提供。水稻种子经保湿催芽后转移到带土的塑料盆 (直径 5 cm) 中单苗种植。盆栽稻苗在无虫的温室条件下培养,挑选发育基本一致的三叶期稻苗用于试验。

1.2 供试昆虫

白背飞虱在水稻品种丰源优 272 上连续饲养多代,饲养条件为人工气候箱,温度 $26 \pm 1^\circ\text{C}$, 相对湿度 $85\% \pm 5\%$, 光周期 14L:10D。挑选生长发育基本一致的长翅型雌成虫用于试验。

1.3 EPG 记录

在法拉第笼中用 Giga 8 DC-EPG 放大器记录白背飞虱的取食行为,放大器的输入电阻为 $10^9 \Omega$, 输入偏压电流小于 1 pA (Wageningen Agricultural University, The Netherlands)。昆虫在使用前饥饿、饲水处理 2 h,不采用任何麻醉措施,用水溶性银胶将金丝 (直径 20 μm , 长 3 cm) 的一端直接连接到白背飞虱的前胸背板上,另一端与放大器相连。将连接好金丝的试虫轻轻放到水稻叶鞘上。将一根铜线 (直径 2 mm, 长 10 cm) 插入土壤中作为植物电极。放大器的放大倍数为 50 $\times$, 调试植物电压使输出电压在 $-5 \sim 5 \text{ V}$ 之间。每次同时记录 6 个水稻品种,

6 株稻苗在法拉第笼内随机排列。所有白背飞虱与稻苗只使用一次。每次试验在 $26 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 和持续光照条件下记录 8 h。每个品种的有效重复数为 15 次。EPG 数据记录和分析使用 Stylet Version 1.2 软件 (Wageningen Agricultural University, The Netherlands)。

1.4 EPG 数据获取

白背飞虱的 EPG 波形与 He 等 (2011b) 和 Seo 等 (2009) 报道的波形基本一致, 分为以下几种波形 (图 1): np 代表非刺探; N1 代表刺探的起始; N2 代表分泌唾液和口针移动; N3 代表口针在韧皮部附近的细胞外活动; N4-a 代表口针在韧皮部的细胞内活动, 可能为分泌水溶性唾液, N4-b 代表口针在韧皮部内吸食汁液; N4 代表口针在韧皮部组织内活动 (包括 N4-a 和 N4-b); N5 代表口针在木质部活动。本研究中将口针从叶鞘表面至韧皮部途中的 N1,

N2 和 N3 波合并为 Nc 波 (路径波)。EPG 指标的选择参考相关文献 (阎凤鸣, 2000; Jiang *et al.*, 2001; 胡想顺等, 2008)。

1.5 数据统计分析

EPG 数据采用 DPS 软件进行统计分析, 对 6 个水稻品种的 EPG 指标进行方差分析 (one-way ANOVA) 和多重比较 (Duncan 氏新复极差法, $P = 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 白背飞虱口针到达韧皮部取食之前的刺探行为

本研究测定了白背飞虱在水稻上取食行为的 31 个 EPG 指标 (表 1), 其中, 前面 9 个指标反映的是口针到达水稻韧皮部前的刺探行为, 后面 22 个指

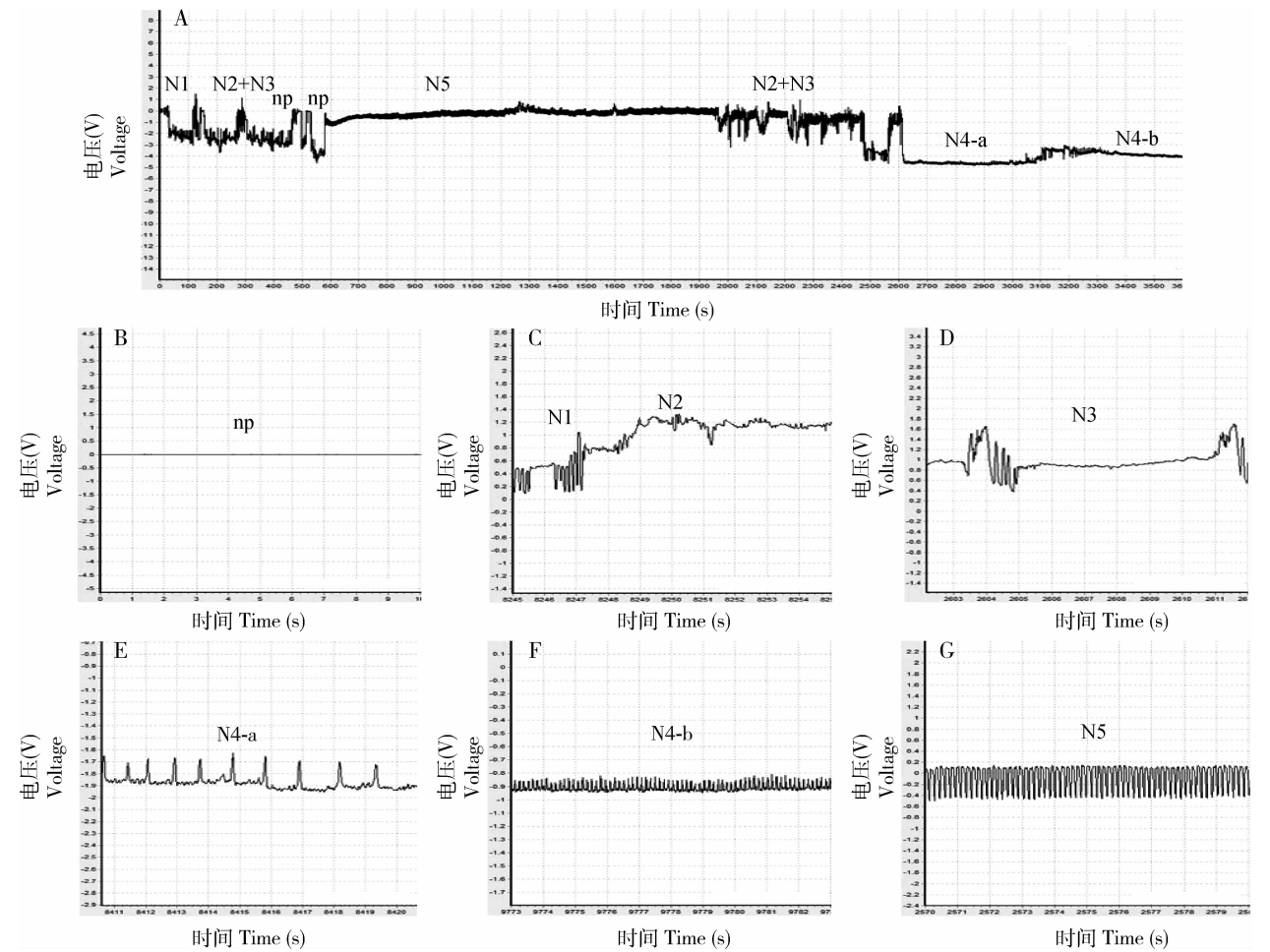


图 1 白背飞虱长翅型雌成虫在水稻苗上的典型 EPG 波形

Fig. 1 Typical EPG waveforms for the macropterous female adults of *Sogatella furcifera* in rice seedlings

A: 记录 1 h 的全图 General picture of 1 h recording; B – G: 白背飞虱在水稻上的 7 种典型 EPG 波形, 显示 10 s 内的细节 Seven typical EPG waveforms for *S. furcifera* in rice, showing the details in 10 s. np: 非刺探 Non-penetration; N1: 刺探起始 Penetration initiation; N2: 口针移动 Stylet movement; N3: 韧皮部附近的细胞外活动 Extracellular activity near the phloem region; N4-a: 在韧皮部分泌水溶性唾液 Watery salivation in the phloem region; N4-b: 吸食韧皮部汁液 Phloem sap ingestion; N5: 在木质部内活动 Activity in the xylem region.

标反映了口针在水稻韧皮部内的刺探行为。从非刺探波 np 指标来看,该虫在品种 Rathu Heenati 上单次 np 的平均持续时间显著地长于其他品种。该虫在 Rathu Heenati 上非刺探波 np 的总时间为 5 282.75 s,显著长于在麻糯谷上的 np 总时间 3 206.03 s,而其他品种的 np 总时间都显著地比二者短($P < 0.05$)。可见,白背飞虱在抗虫品种 Rathu Heenati 上非刺探波 np 的总时间最长,其次为麻糯谷,然后为其余 4 个品种。相应地,该虫在各品种上的总刺探时间则表现为相反的趋势。

从路径波 Nc 指标来看,该虫在 Rathu Heenati 上 Nc 总时间显著地长于在明恢 63 上的 Nc 总时间,而在其他品种的 Nc 总时间与二者相比都没有显著差异。

从口针在木质部活动指标 N5 来看,该虫在 6 个品种上无论是单次 N5 的平均持续时间还是 N5 的总时间均无显著性的差异($P \geq 0.05$)。

综上所述,白背飞虱在 6 个水稻品种上吸食木质部水分的时间(N5)没有显著差异,在品种 Rathu Heenati 上非刺探波 np 时间最长,其次麻糯谷,然后是其他 4 个品种。白背飞虱在 Rathu Heenati 上路径波 Nc 的总时间为 8 523.41 s,是明恢 63 Nc 的总时间的 2.24 倍,这表明飞虱的口针在 Rathu Heenati 的韧皮部外组织停留的时间长,可能在不断地寻找取食位点。

2.2 白背飞虱口针在韧皮部的刺吸行为

白背飞虱口针在韧皮部的刺吸行为(表 1)表明:在品种丰源优 272 上,单次跟随 N4-b 的 N4-a 的平均持续时间和单次 N4-a 的平均持续时间分别为 1 887.69 s 和 904.71 s,均显著地长于其他品种;到第 1 次持久 N4-b 以前 N4-a 的总持续时间在丰源优 272 上显著地长于华恢 1 号、明恢 63 和麻糯谷($P < 0.05$);各品种间的 N4-a 的总时间无显著性差异($P \geq 0.05$),其余与分泌水溶性唾液 N4-a 有关的 EPG 指标也呈现相同的情形。这说明在所有供试品种中该虫在丰源优 272 韧皮部内分泌水溶性唾液次数少但分泌时间长。

在品种 Rathu Heenati 上,N4-b 的总时间、N4 的总时间、单次持久 N4-b(> 10 min)的平均持续时间以及持久 N4-b 的总时间都显著地短于其他品种($P < 0.05$),说明白背飞虱在此品种上更难持续地吸食韧皮部汁液。

单次 N4-b 的平均持续时间和单次 N4 的平均时间在丰源优 272 上最长,显著地长于明恢 63、麻

糯谷和 Rathu Heenati($P < 0.05$)。可能受单次 N4-a 的平均持续时间长的影响,白背飞虱在丰源优 272 上到达第 1 次 N4-b 的时间、从第 1 次刺探到第 1 次持久 N4-b 的时间、第 1 次 N4-a 到第 1 次 N4-b 的时间、从第 1 次 N4-a 到第 1 次持久 N4-b 的时间、从第 1 次刺探到第 1 次 N4 的时间这些首次韧皮部取食的指标都为最长,显著地长于除 Rathu Heenati 外的其余 4 个品种,而且其他 4 个品种间没有显著差异($P \geq 0.05$)。这说明白背飞虱更易持续地吸取丰源优 272 的韧皮部汁液。

3 讨论

3.1 白背飞虱的 EPG 波形特点

He 等(2011b)利用 EPG 技术记录了 3 种稻飞虱即褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱的取食行为,结果表明,这 3 种稻飞虱共用相同的 EPG 波形,并对应相同的生物学意义。本研究中白背飞虱在水稻上的 EPG 波形与 Seo 等(2009),Ghaffar 等(2011)和 He 等(2011a, 2011b)报道的波形在形状、振幅和频率等方面都表现出相同的特征(图 1)。然而,Ghaffar 等(2011)选用短翅型雌成虫用于试验,观察到另外两种新波形,即 N6(代表口针遇到机械阻力,与蚜虫的 F 波类似)和 N7(代表细胞内刺探,与蚜虫的 pd 波类似)。本研究选用的是长翅型雌成虫,N6 和 N7 波极为罕见,这可能与供试昆虫的翅型有关,这与 Seo 等(2009)和 He 等(2011a)的报道类似。祝增荣等(2001)指出,白背飞虱长翅型成虫和短翅型成虫在若虫历期、产卵前期、繁殖动态、寿命及种群增长参数等方面都存在差异。

3.2 基于 EPG 对水稻抗性的评估

如果寄主植物散发趋避剂,造成昆虫的不选择性,则刺探之前的非刺探(np)时间延长;若抗性因子位于表皮层,如口针不易刺入或有拒食剂的存在,则在刺探开始时有较高频率的中断;若抗性因子位于叶肉组织,则路径波波程发生变化;若韧皮部存在抗性物质,则与韧皮部取食有关的波形波程发生变化(胡想顺等,2008)。

本研究结果显示,白背飞虱在品种 Rathu Heenati 上非刺探波 np 和路径波 Nc 的总时间都为最长,相反,其韧皮部取食波 N4-b 的总时间为最短。这表明,Rathu Heenati 可能存在忌避成分,并且在韧皮部外组织和韧皮部组织可能都存在抗性因子。

表 1 白背飞虱在 6 个水稻品种上的 EPG 指标(总记录时间为 8 h)

指标 Variables	丰源优 272 Fengyuanyou 272	R9810-T	华恢 1 号 Huahuuiyhao	明恢 63 Minghui 63	麻糯谷 Manuogu	Rathu Heenati
非韧皮部指标 Non-phloem variables						
单次 np 的平均持续时间(s) Average np duration	62. 87 ± 9. 97 b	72. 83 ± 13. 96 b	83. 74 ± 20. 01 b	101. 13 ± 18. 79 b	183. 23 ± 35. 49 b	378. 90 ± 93. 21 a
np 的总时间(s) Total time of np	1 101. 71 ± 255. 46 c	1 501. 66 ± 564. 30 c	1 291. 65 ± 497. 01 c	974. 86 ± 297. 44 c	3 206. 03 ± 651. 00 b	5 282. 75 ± 895. 99 a
第 1 次刺探的持续时间(s) Duration of the 1st probe	2 862. 53 ± 1 861. 45 a	4 120. 64 ± 2 159. 80 a	5 907. 46 ± 2 519. 36 a	7 880. 02 ± 2 765. 35 a	639. 00 ± 227. 36 a	2 827. 56 ± 1 120. 75 a
单次刺探的平均持续时间(s) Average probe duration	4 741. 55 ± 1 894. 76 a	5 192. 27 ± 1 861. 31 a	7 806. 30 ± 2 379. 50 a	7 438. 62 ± 2 375. 09 a	2 548. 77 ± 607. 85 a	1 482. 55 ± 172. 45 a
总刺探时间(s) Total probing time	27 697. 12 ± 255. 19 a	27 298. 34 ± 564. 30 a	27 501. 35 ± 498. 04 a	27 825. 15 ± 297. 43 a	25 592. 79 ± 650. 76 b	23 513. 79 ± 895. 40 c
单次 Nc 的平均持续时间(s) Average Nc duration	280. 07 ± 40. 93 ab	221. 13 ± 25. 37 ab	349. 25 ± 60. 25 a	246. 12 ± 22. 79 ab	176. 26 ± 19. 33 b	279. 17 ± 34. 42 ab
Nc 的总时间(s) Total time of Nc	6 216. 33 ± 932. 02 ab	4 361. 43 ± 519. 65 ab	5 685. 52 ± 1 200. 03 ab	3 807. 99 ± 543. 95 b	4 101. 49 ± 523. 10 ab	8 523. 41 ± 1 329. 01 a
单次 N5 的平均持续时间(s) Average N5 duration	429. 44 ± 137. 04 a	612. 29 ± 113. 87 a	639. 37 ± 131. 31 a	1 010. 67 ± 406. 85 a	584. 54 ± 131. 64 a	439. 71 ± 69. 37 a
N5 的总时间(s) Total time of N5	2 325. 15 ± 348. 55 a	2 166. 41 ± 432. 69 a	2 362. 70 ± 489. 02 a	3 062. 62 ± 794. 33 a	2 233. 13 ± 345. 20 a	3 645. 97 ± 597. 64 a
韧皮部指标 Phloem variables						
单次单个 N4-a 的平均持续时间(s) Average single N4-a duration	193. 43 ± 73. 90 a	93. 69 ± 30. 65 a	55. 19 ± 26. 61 a	141. 63 ± 33. 35 a	85. 2 ± 37. 57 a	104. 84 ± 22. 81 a
单个 N4-a 的总时间(s) Total time of single N4-a	626. 67 ± 191. 58 a	653. 73 ± 237. 52 a	238. 23 ± 135. 03 a	438. 76 ± 117. 96 a	255. 53 ± 93. 59 a	787. 29 ± 198. 88 a
单次跟随 N4-b 的 N4-a 的平均持续时间(s) Average duration of an N4-a followed by N4-b	1 887. 69 ± 358. 73 a	1 153. 43 ± 166. 51 b	674. 19 ± 111. 20 b	755. 23 ± 125. 47 b	678. 91 ± 91. 97 b	879. 47 ± 174. 40 b
跟随 N4-b 的 N4-a 的总时间(s) Total duration of N4-a followed by N4-b	2 379. 09 ± 474. 41 a	2 311. 33 ± 409. 66 a	1 254. 29 ± 247. 65 a	2 002. 34 ± 329. 51 a	1 745. 61 ± 197. 14 a	1 629. 73 ± 311. 21 a
单次 N4-a 的平均持续时间(s) Average N4-a duration	904. 71 ± 154. 82 a	526. 06 ± 81. 32 b	452. 20 ± 95. 84 b	421. 35 ± 51. 94 b	458. 91 ± 93. 46 b	498. 39 ± 145. 32 b
N4-a 的总时间(s) Total time of N4-a	3 005. 76 ± 562. 58 a	2 965. 05 ± 503. 93 a	1 492. 49 ± 267. 89 a	2 441. 10 ± 378. 07 a	2 001. 13 ± 254. 22 a	2 416. 99 ± 309. 76 a
到达第 1 次 N4-a 的时间(s) Time to the 1st N4-a	4 751. 85 ± 794. 84 a	3 423. 54 ± 400. 96 a	3450. 16 ± 581. 75 a	3 334. 08 ± 609. 58 a	4 494. 04 ± 512. 69 a	5 210. 91 ± 1 182. 46 a
从第 1 次刺探到达第 1 次 N4-a 的时间(s) Time from the 1st probe to the 1st N4-a	4 677. 18 ± 805. 38 a	3 386. 75 ± 397. 02 a	3 424. 82 ± 581. 54 a	3 303. 35 ± 607. 83 a	4 452. 23 ± 513. 31 a	5 076. 35 ± 1 165. 18 a
单次刺探到达第 1 次 N4-a 的平均时间(s) Average time to the 1st N4-a in a probe	450. 14 ± 94. 85 a	440. 41 ± 61. 63 a	400. 86 ± 54. 92 a	316. 32 ± 42. 37 a	363. 56 ± 59. 22 a	394. 33 ± 49. 77 a
单次刺探到达第 1 次 N4-a 的最短时间(s) Minimum time to the 1st N4-a in a probe	322. 74 ± 96. 32 a	269. 69 ± 50. 00 a	232. 29 ± 52. 05 a	141. 30 ± 24. 41 a	209. 55 ± 37. 54 a	218. 61 ± 53. 25 a
到第 1 次持久 N4-b 以前 N4-a 的总持续时间(s) Total duration of N4-a before the 1st sustained N4-b	2 549. 35 ± 456. 33 a	1 792. 03 ± 385. 96 ab	948. 09 ± 190. 90 b	1 112. 57 ± 226. 92 b	1 079. 95 ± 127. 67 b	1 724. 48 ± 249. 28 ab
单次 N4-b 的平均持续时间(s) Average N4-b duration	15 100. 75 ± 1 896. 15 a	11 564. 21 ± 1 976. 28 ab	13 146. 71 ± 2 480. 08ab	8 874. 54 ± 1 693. 69 bc	8 356. 22 ± 1 605. 50bc	5 295. 21 ± 1 260. 51c
N4-b 的总时间(s) Total time of N4-b	16 149. 91 ± 1 609. 76 a	17 805. 44 ± 1 362. 14 a	17 960. 67 ± 1 926. 69 a	18 513. 44 ± 1 240. 94 a	17 257. 05 ± 1 306. 83 a	8 927. 42 ± 1 596. 28 b
单次持久 N4-b(>10 min)的平均持续时间(s) Average duration of a sustained N4-b(>10 min)	15 477. 04 ± 1 718. 44 a	12 937. 25 ± 1 814. 98 a	13 942. 14 ± 2 372. 35 a	11 343. 08 ± 1 940. 00 a	10 977. 97 ± 1 749. 92 a	5 851. 22 ± 1 228. 45 b

续表 1 Table 1 continued

指标 Variables	丰源优 272 Fengyuanyou 272	R9810-T	华恢 1 号 Huahuuiyihao	明恢 63 Minghui 63	麻糯谷 Manuogu	Rathu Heenati
持久 N4-b 的总时间(s) Total duration of sustained N4-b	16 059. 19 ± 1 652. 57 a	17 758. 75 ± 1 360. 52 a	17 899. 07 ± 1,939. 69 a	18 359. 13 ± 1 236. 38 a	17 089. 81 ± 1 326. 95 a	8 817. 53 ± 1 589. 16 b
到达第 1 次 N4-b 的时间(s) Time to the 1st N4-b	8 288. 57 ± 1 180. 90 a	5 306. 51 ± 953. 77 bc	5 257. 33 ± 999. 22 bc	3 702. 90 ± 620. 92 c	4 637. 39 ± 504. 32 c	7 742. 87 ± 1 388. 85 ab
从第 1 次刺探到第 1 次持久 N4-b 的时间(s) Time from the 1st probe to the 1st sustained N4-b	11 461. 99 ± 1 505. 57 a	7 045. 96 ± 980. 62 b	6 201. 03 ± 1 049. 41 b	5 128. 04 ± 673. 23 b	6 245. 24 ± 597. 62 b	10 374. 82 ± 1 468. 68 a
第 1 次 N4-a 到第 1 次 N4-b 的时间(s) Time from the 1st N4-a to the 1st N4-b	10 243. 27 ± 1 329. 12 a	6 526. 72 ± 1 015. 15 bc	5 981. 99 ± 992. 81 bc	4 437. 29 ± 743. 04 c	5 347. 61 ± 509. 61 c	8 647. 61 ± 1 398. 51 ab
从第 1 次 N4-a 到第 1 次持久 N4-b 的时间(s) Time from the 1st N4-a to the 1st sustained N4-b	6 784. 82 ± 1 533. 86 a	3 659. 20 ± 820. 56 bc	2 776. 21 ± 859. 88 bc	1 824. 69 ± 432. 13 c	1 793. 01 ± 403. 76 c	5 072. 09 ± 942. 79 ab
单次 N4 的平均持续时间(s) Average N4 duration	17 020. 22 ± 1 870. 18 a	12 849. 81 ± 1 951. 45 ab	13 832. 17 ± 2 496. 22 ab	9 697. 46 ± 1 716. 40 bc	9 565. 74 ± 1 708. 98 bc	6 266. 95 ± 1 323. 71 c
N4 的总时间(s) Total time of N4	18 528. 97 ± 1 418. 63 a	20 116. 76 ± 1 356. 23 a	19 214. 94 ± 1 899. 06 a	20 515. 78 ± 1 040. 70 a	19 002. 65 ± 1 300. 36 a	10 557. 15 ± 1 715. 66 b
从第 1 次刺探到第 1 次 N4 的时间(s) Time from the 1st probe to the 1st N4	10 317. 98 ± 1 331. 47 a	6 563. 49 ± 1 013. 93 bc	6 007. 33 ± 995. 03 bc	4 468. 02 ± 743. 88 c	5 389. 41 ± 509. 72 c	8 782. 16 ± 1 411. 23 ab

表中数据为均值 ± 标准误,同行数据后不同字母表示不同品种间在 0.05 水平上差异显著 (Duncan 氏新复极差法)。每品种的有效重复数为 15 次。Data in the table are mean ± SE, different letters following the data within a row indicate significant difference between different varieties at the 0.05 level (Duncan's multiple range test). The replications for each variety are 15.

在品种麻糯谷上,非刺探波 np 的总时间也相对较长,显著地长于除 Rathu Heenati 外的其他品种。这表明,在麻糯谷上可能也存在不利于该虫刺探的忌避成分,这可能是麻糯谷在田间抗性鉴定中表现为高抗的重要因素之一(张克云,1991)。然而,飞虱的口针一旦刺入麻糯谷的叶鞘表皮以后,则与在感虫品种明恢 63 上的取食行为基本一致。因此,推测麻糯谷可能并不存在其他抗性因子。

明恢 63 既是感虫的杂交稻恢恢复系,也是转 Bt 水稻华恢 1 号的亲本(沈君辉等,2003)。本研究中明恢 63 与华恢 1 号之间所有的 EPG 指标都没有显著性差异($P\geq0.05$),说明华恢 1 号中的 Bt 毒素对非靶标害虫白背飞虱的取食行为并没有产生显著的影响。R9810-T 是将茶陵野生稻的基因组 DNA 导入栽培稻 R9810 后得到的表型稳定的后代(蒋斌元等,2012)。R9810-T、华恢 1 号和明恢 63 三者间所有 EPG 指标都没有显著性的差异,由于明恢 63 是感虫的杂交稻恢恢复系(沈君辉等,2003),所以推测导入野生稻基因组后的 R9810-T 也属感虫品种。

丰源优 272 是湖南地区广泛栽培的杂交稻品种,白背飞虱在此品种上单次分泌水溶性唾液的平均时间显著地长于其他品种,但分泌唾液的总时间与其他品种没有显著差异,单次韧皮部取食的时间在所有品种中最长。这表明,白背飞虱在丰源优

272 上分泌水溶性唾液的特点是少次而多量,并伴随着长时间的韧皮部取食,这可能有利于提高白背飞虱在该品种上的取食效率,该品种可能是比明恢 63 更为感虫的品种。

3.3 抗性程度不同的品种对白背飞虱获毒和接毒能力的影响

SRBSDV 是一种水稻韧皮部限制性病毒(Zhou *et al.*, 2008)。接毒时 SRBSDV 将随着染毒白背飞虱的水溶性唾液进入无毒水稻的韧皮部,无毒白背飞虱获毒时 SRBSDV 将随着染毒水稻韧皮部汁液进入该虫的消化道内。因此,白背飞虱在水稻韧皮部中能否顺利分泌水溶性唾液和吸食汁液将直接影响接毒成功率或获毒成功率。

本研究中白背飞虱在抗虫品种 Rathu Heenati 韧皮部汁液吸食的时间仅为感虫品种的一半左右,这意味着白背飞虱从该品种韧皮部吸取的汁液量较少,暗示白背飞虱取食带毒 Rathu Heenati 时成功获毒的机率变小。另外,白背飞虱在田间不必受实验中所用金丝的束缚,可能在刺探以前或口针到达韧皮部以前就已放弃取食抗虫品种,从而丧失成功获毒的机会。白背飞虱在感虫品种丰源优 272 上单次分泌水溶性唾液的时间长,可能会增加毒虫在此品种上成功接毒的概率。

可见,从白背飞虱在水稻上的取食行为来看,田

间种植抗虫品种肯定能降低白背飞虱从染毒稻苗上获毒的机会,而种植感虫品种将增加毒虫在健康稻苗上接毒的成功率。

参考文献 (References)

- Cao Y, Pan F, Zhou Q, Li GH, Liu SQ, Huang ZN, Li YZ, 2011. Transmission characteristics of *Sogatella furcifera*: a vector of the Southern rice black-streaked dwarf virus. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(5): 1314–1320. [曹杨, 潘峰, 周倩, 李冠华, 刘双清, 黄志农, 李有志, 2011. 南方水稻黑条矮缩病毒介体昆虫白背飞虱的传毒特性. 应用昆虫学报, 48(5): 1314–1320]
- Gamalath NS, Tufail M, Sharma PN, Mori N, Takeda M, Nakamura C, 2012. Differential expression of vitellogenin mRNA and protein in response to rice resistance genes in two strains of *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) with different levels of virulence. *Applied Entomology Zoology*, 47(1): 9–16.
- Ghaffar MBAB, Pritchard J, Ford-Lloyd B, 2011. Brown planthopper (*N. lugens* Stål) feeding behaviour on rice germplasm as an indicator of resistance. *PLoS ONE*, 6(7): 1–13.
- He YP, Chen L, Chen JM, Zhang JF, Chen LZ, Shen JL, Zhu YC, 2011a. Electrical penetration graph evidence that pymetrozine toxicity to the rice brown planthopper is by inhibition of phloem feeding. *Pest Management Science*, 67: 483–491.
- He YP, Zhang JF, Chen JM, Wu QC, Chen L, Chen LZ, Xiao PF, Zhu YC, 2011b. Influence of pymetrozine on feeding behaviors of three rice planthoppers and a rice leafhopper using electrical penetration graphs. *Journal of Economic Entomology*, 104(6): 1877–1884.
- Hu XS, Zhao HY, Hu ZQ, Li DH, Zhang YH, 2008. EPG comparison of *Sitobion avenae* (Fab.) feeding behavior on three wheat varieties. *Scientia Agricultura Sinica*, 41(7): 1989–1994. [胡想顺, 赵惠燕, 胡祖庆, 李东鸿, 张宇红, 2008. 麦长管蚜在 3 个小麦品种上取食行为的 EPG 比较. 中国农业科学, 41(7): 1989–1994]
- Jiang BY, Zhang Q, Kang M, Wang SL, Gong JH, Hong YH, 2012. RAPD analysis of genetic differences between Chaling wild rice and its transferring generations. *Hunan Agricultural Science*, (13): 5–7. [蒋斌元, 张齐, 康敏, 王胜利, 龚建华, 洪亚辉, 2012. 茶陵野生稻及其导入后代间的遗传差异 RAPD 分析. 湖南农业科学, (13): 5–7]
- Jiang YX, de Blas C, Barrios L, Fereres A, 2000. Correlation between whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) feeding behavior and transmission of tomato yellow leaf curl virus. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(3): 573–579.
- Jiang YX, Nombela G, Muñiz M, 2001. Analysis by DC-EPG of the resistance to *Bemisia tabaci* on a Mi-tomato line. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99: 295–302.
- Jones AT, 1987. Control of virus infection in crop plants through vector resistance: a review of achievements, prospects and problems. *Annals of Applied Biology*, 111: 745–772.
- Khan ZR, Saxena RC, 1984. Electronically recorded waveforms associated with the feeding behavior of *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae) on susceptible and resistant rice varieties. *Journal of Economic Entomology*, 77(6): 1479–1483.
- Li YZ, Cao Y, Zhou Q, Guo HM, Ou GC, 2012. The efficiency of Southern rice black-streaked dwarf virus transmission by the vector *Sogatella furcifera* to different host plant species. *Journal of Integrated Agriculture*, 11(4): 621–627.
- Liu GJ, Wilkins RM, Saxena RC, 1995. Utilization of sugars from susceptible and resistant rice varieties by the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth) (Homoptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 38(4): 421–427. [刘光杰, Wilkins RM, Saxena RC, 1995. 白背飞虱对不同抗性水稻糖类物质的利用. 昆虫学报, 38(4): 421–427]
- Prado E, Tjallingii WF, 1994. Aphid activities during sieve element punctures. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 72: 157–165.
- Seo BY, Kwon YH, Jung JK, Kim GH, 2009. Electrical penetration graphic waveforms in relation to the actual positions of the stylet tips of *Nilaparvata lugens* in rice tissue. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 12: 89–95.
- Shen JH, Liu GJ, Chen AH, Sogawa K, 2003. Electronic monitoring feeding and oviposition behavior of the whitebacked planthopper *Sogatella furcifera*. *Chinese Journal of Rice Science*, 17(1): 73–76. [沈君辉, 刘光杰, 陈爱辉, 寒川一成, 2003. 电子记录白背飞虱的取食和产卵行为. 中国水稻科学, 17(1): 73–76]
- Tjallingii WF, 1978. Electronic recording of penetration behavior by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24: 721–730.
- Wang Q, Zhou GH, Zhang SG, 2012. Detection of Southern rice black-streaked dwarf virus using one-step dual RT-PCR. *Acta Phytopathologica Sinica*, 42(1): 84–87. [王强, 周国辉, 张曙光, 2012. 南方水稻黑条矮缩病毒一步双重 RT-PCR 检测技术及其应用. 植物病理学报, 42(1): 84–87]
- Xiao YF, Zhang CZ, Gu ZY, 2001. Studies on the relationship between resistance to whitebacked planthopper *Sogatella furcifera* (Horváth) and contents of some metabolites in rice varieties. *Journal of Plant Protection*, 28(3): 198–202. [肖英方, 张存政, 顾正远, 2001. 水稻品种对白背飞虱的抗性机理. 植物保护学报, 28(3): 198–202]
- Yan FM, 2000. Role of glucosinolates in the host plant part preferences by the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*. *Acta Entomologica Sinica*, 43(3): 297–304. [阎凤鸣, 2000. 芥子油苷在甘蓝蚜寄主部位选择行为中的作用. 昆虫学报, 43(3): 297–304]
- Ye HF, 1989. Study on the resistance of rice against *Sogatella furcifera* (Horváth). *Journal of Southwest Agricultural University*, 11(2): 150–154. [叶海芳, 1989. 水稻叶鞘表皮结构对白背飞虱抗性的研究. 西南农业大学学报, 11(2): 150–154]
- Yu XP, Wu GR, Hu C, 1989. The rice varietal resistance to whitebacked planthopper *Sogatella furcifera* and the relationship between the nutrients in rice plants and the varietal resistance. *Chinese Journal of Rice Science*, 3(2): 56–61. [俞晓平, 巫国瑞, 胡萃, 1989. 水稻品种对白背飞虱的抗性及其与稻株营养成分的关系. 中国水稻科学, 3(2): 56–61]

Zhang KY, 1991. Summary of screening for rice cultivars against diseases and insect pests. *Hunan Agricultural Sciences*, (5): 33 – 35. [张克云, 1991. 稻种资源抗病虫鉴定总结. 湖南农业科学, (5): 33 – 35]

Zhou GH, Wen JJ, Cai DJ, Li P, Xu DL, Zhang SG, 2008. Southern rice black-streaked dwarf virus: a new proposed *Fijivirus* species in the family Reoviridae. *Chinese Science Bulletin*, 53(23): 3677 – 3685.

Zhu ZR, Cheng JA, Liu YJ, 2001. A comparison of population biology of macropterous and brachypterous adults of *Sogatella furcifera* (Horváth). *Chinese Journal of Rice Science*, 15(3): 229 – 232. [祝增荣, 程家安, 刘永军, 2001. 白背飞虱长、短翅型成虫实验种群生物学比较. 中国水稻科学, 15(3): 229 – 232]

(责任编辑: 袁德成)