

成虫期温度对稻纵卷叶螟生殖特性的影响^{*}

孙贝贝 张 蕾 江幸福 罗礼智^{**}

(中国农业科学院植物保护研究所 植物病虫害生物学国家重点实验室 北京 100193)

摘 要 温度是影响昆虫生殖的重要环境因子,本文通过成虫期不同日龄低温处理研究了温度对稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée 成虫生殖和寿命的影响。结果表明:羽化后 1 日龄 15℃ 处理对稻纵卷叶螟雌蛾生殖有显著的促进作用,体现在成虫产卵显著提前,产卵量显著增加,首次产卵历期显著缩短,交配次数显著增加,交配率明显上升,而在其他日龄处理仅导致首次产卵历期显著缩短,对成虫其他生殖指标无显著影响。1 日龄 10℃ 处理对稻纵卷叶螟成虫生殖并没有显著影响,但显著缩短成虫的寿命。这些结果表明,1 日龄是低温调控稻纵卷叶螟生殖的敏感时期,此时期 15℃ 刺激能显著促进成虫生殖。

关键词 稻纵卷叶螟,温度,关键时期,产卵前期,产卵量,首次产卵历期,交配

Effects of temperature on reproduction in the rice leaf roller

SUN Bei-Bei ZHANG Lei JIANG Xing-Fu LUO Li-Zhi^{**}

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection,
Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract Temperature is an important factor in insect reproduction. The influence of low temperature on the reproduction and longevity of the rice leaf roller, *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée was investigated by exposing adults to cold on different days after emergence. The results indicate that only exposure to cold (15℃) a day after emergence significantly accelerated female reproduction and increased the synchrony of first egg-laying, shortened the preoviposition period and the period of first oviposition, and increased total fecundity, mating frequency and mating percentage. However exposure to cold on other days had no significant effect on reproduction except for significantly shortening the period of first oviposition. Furthermore, exposing adults to 10℃ for 24 h on the day after emergence had no significant effect on reproduction, but significantly shortened adult longevity. These results suggest that the first day after emergence is a sensitive stage with regard to cold in *C. medinalis* and that cold stress during this period can be accelerate reproduction.

Key words *Cnaphalocrocis medinalis*, temperature, sensitive stage, preoviposition period, total fecundity, period of first oviposition, mating percentage

温度是与昆虫生长发育、生殖、飞行行为密切相关的环境因素,昆虫要在适宜的温度条件下完成生活史,同时季节性的温度变化也会影响昆虫的发育。许多迁飞昆虫的季节性迁飞就与温度变化密切相关;温度对昆虫的迁飞型分化也有重要作用,幼虫期不利温度会诱导迁飞型个体的产生(陈若簏等,1989;Rankin and Burchsted,1992;江幸福和罗礼智,2008)。江幸福等(2000)发现饲养温度对粘虫的飞行和生殖均有显著的影响,推测逃

避高温是粘虫每年开春由南往北迁飞的主要原因之一。迁飞昆虫翅型分化的发育过程中往往存在一个感受环境变化的关键时期(Hardie, 1980; Iwanaga and Tojo, 1986; Zera and Tiebel, 1988; Han and Gatehouse, 1991; Duan *et al.*, 1998; Zera, 2007),在关键时期以外的不利的环境变化并不影响昆虫的发育方向。研究发现粘虫成虫期调控迁飞型向居留型转化的关键时期为羽化后 1 日龄,迁飞个体在羽化后 1 日龄遭遇低温(5℃)刺激 24

^{*} 资助项目:公益性行业(农业)科研专项(200903051)。

^{**}通讯作者, E-mail: lzluo@ippcaas.cn

收稿日期:2012-03-12, 接受日期:2012-05-03

h 后产卵前期显著缩短,产卵量显著增加,发育方向由迁飞转向生殖(Zhang *et al.*, 2008a)。

研究表明,温度也是调控稻纵卷叶螟迁飞和生殖的主要环境因素。稻纵卷叶螟生殖发育的适宜温度为 20~28℃,其中以 26℃ 为稻纵卷叶螟生殖发育最适宜的温度(罗盛富和黄志农,1983;吴进才和张孝羲,1984);在适温范围内,雌蛾的生殖发育随温度的升高而加快,随温度的降低而延缓(庞雄飞和梁广文,1982)。陈永年(1986)利用田间众数历期测定计算出稻纵卷叶螟全世代发育起点温度为 15.13℃;通过自然变温条件下饲养稻纵卷叶螟,得到卵、幼虫、蛹、产卵前期的发育起点温度分别为 14.06、16.23、14.28 和 19℃。通过室内吊飞实验研究发现:稻纵卷叶螟的起始飞行温度为 12.9℃(郑祖强和张孝羲,1989);最适飞行温度为 20~24℃,在此条件下雌、雄成虫飞行能力较强且两者之间无显著差异(韩志民等,未发表资料)。张孝羲等(1981)研究表明,短光照和高温是引起稻纵卷叶螟成虫生殖延滞(卵巢发育延迟)而迁飞的主导生态因子。吴进才(1985)研究表明温度升高会引起稻纵卷叶螟雌蛾卵巢发育延迟,升高到 30℃ 时生殖停滞率达到 83.3%。温度高于 29℃ 时,稻纵卷叶螟的产卵前期延长,产卵量急剧下降,成虫寿命缩短(吴进才和张孝羲,1984)。然而,以上这些研究都是针对稻纵卷叶螟接受持续的环境信号刺激对成虫生长发育、生殖和迁飞的影响。由于自然界中的环境条件往往是瞬时多变的,当稻纵卷叶螟成虫遭遇温度暂时下降时,对其生殖又会产生什么样的影响,尚不得而知。明确稻纵卷叶螟成虫期温度调控的关键时期及其有效作用温度,将为阐明其迁飞特性、提高预测预报的准确性提供理论依据。因此,我们对不同日龄温度处理对稻纵卷叶螟成虫生殖行为的影响进行了初步的探索,现将研究结果报道如下。

1 材料与方法

1.1 虫源采集

实验虫源为 2011 年 7 月下旬从广西兴安县(北纬 25.615°,东经 110.66°)单季末防治中稻田采集的迁出代蛹经室内羽化所得的成虫。

1.2 温度处理方法

处理温度选择试验:设计了 10℃ 和 15℃ 两种

处理温度,所有测试成虫均为初羽化的稻纵卷叶螟蛾,处理时间为羽化后 0~24 h。

不同日龄处理试验:确定了最佳的处理温度后,在该温度下对不同日龄稻纵卷叶螟成虫进行低温处理。低温处理时间为羽化后 1、2、3 日龄,处理 24 h。具体处理方法如下:

1 日龄低温处理成虫,羽化后立即雌雄配置于直径 8 cm,高 20 cm 的塑料罩中,饲喂 10% 紫云英蜂蜜,放入设定好处理温度的人工气候箱中进行处理。除温度外,人工气候箱中的其它条件和对照的饲养条件相同。低温处理 24 h 后,立即转入与对照条件完全一致的人工气候箱中,饲喂 10% 紫云英蜂蜜,每天更换 10% 新鲜蜂蜜水,直至试验结束。其他日龄处理试验,成虫羽化后配对放置于塑料罩中,放入与对照条件完全一致的人工气候箱中,饲喂 10% 紫云英蜂蜜,每天更换 10% 新鲜蜂蜜水。低温试验开始时,选取配对饲养的不同日龄成虫,放入设定好处理温度的人工气候箱中进行处理。低温处理 24 h 后,转入与对照条件一致的人工气候箱中,饲喂新鲜蜂蜜水,每日更换。以饲养在温度为 $(26 \pm 1)^\circ\text{C}$,光周期为 L:D=16:8,湿度为 85%~90% 的光照培养箱中的成虫作为对照。

1.3 有关参数的确定

将当日羽化的成虫配对置于塑料罩内,罩的底部置于放有滤纸的培养皿中,罩内放入 10% 紫云英蜂蜜水,顶端罩上带透气孔的保鲜膜。每日更换 10% 新鲜蜂蜜水,并记录成虫开始产卵的时间和逐日产卵量,直至成虫死亡为止。并由此统计成虫的产卵前期、总产卵量、首次产卵历期、产卵历期、雌虫寿命和雄虫寿命,雌虫死亡后进行卵巢解剖记录交配情况。首次产卵历期的确定参照 Cheng 等(2012)文献中的描述进行统计。

1.4 数据处理

所得数据用平均值 $\pm$ 标准误来表示,处理之间经方差分析(ANOVA)后,用 LSD(最小显著差数法)多重比较法进行差异显著性测定,所用的统计分析软件为 SPSS 16.0.0.247 版。

2 结果与分析

2.1 不同温度处理对稻纵卷叶螟成虫生殖和寿命的影响

羽化后 1 日龄不同温度处理对稻纵卷叶螟雌蛾的产卵前期具有显著影响(图 1:A),并且仅 15℃ 处理条件下成虫产卵前期显著短于对照,产卵前期为 4.21 d ($P < 0.05$)。10℃ 处理后的成虫产卵前期为 4.94 d,与 26℃ 条件下饲养的对照及 15℃ 处理组相比均无显著差异 ($P > 0.05$)。结果表明:1 日龄 15℃ 处理能显著促进稻纵卷叶螟雌蛾卵巢发育,缩短产卵前期。

羽化后 1 日龄不同温度处理对稻纵卷叶螟雌蛾首次产卵历期具有显著影响 ($P < 0.05$, 图 1:B)。对照成虫在该组中第一头成虫开始产卵后,平均需要 2.04 d 才开始产卵,显著长于 15℃ 处理 ($P < 0.05$),但与 10℃ 处理相比无显著差异 ($P > 0.05$)。这表明 15℃ 处理使稻纵卷叶螟成虫产卵同步性增强,开始产卵的时间更整齐。

羽化后 1 日龄 15℃ 处理对稻纵卷叶螟雌蛾产卵具有显著的促进作用 ($P < 0.05$, 表 1)。其中 15℃ 处理后成虫总产卵量显著高于对照和 10℃ 处理组,分别为对照的 1.91 倍,10℃ 处理的 2.13 倍。10℃ 处理的成虫产卵量比对照低 10.78%,差异不显著 ($P > 0.05$)。结果表明:1 日龄 15℃ 处理能显著增加稻纵卷叶螟雌蛾的产卵量。

羽化后 1 日龄 15℃ 处理对稻纵卷叶螟成虫交配次数和交配率具有明显影响(表 1)。15℃ 处理后成虫交配次数显著高于对照和 10℃ 处理 ($P < 0.05$)。15℃ 处理后成虫交配率最高,为 40.00%,分别高出对照和 10℃ 处理 23.33% 和 33.33%。10℃ 处理组交配率最低,为 6.67%;对照组的交配率次之,为 16.67%。这表明 1 日龄 15℃ 处理能有效促进稻纵卷叶螟雌雄成虫交配,显著增加成虫交配次数。

羽化后 1 日龄低温处理对稻纵卷叶螟雌蛾的产卵历期无显著影响 ($P > 0.05$, 表 1)。其中 15℃ 处理后成虫产卵历期最长,10℃ 处理组的产卵历期最短。羽化后 1 日龄低温处理对稻纵卷叶螟成虫寿命有显著影响 ($P < 0.05$),并且因性别不同而异(表 1)。10℃ 处理后雌蛾寿命最短,显著低于对照和 15℃ 处理的雌蛾,分别比对照短 2.24 d,15℃ 处理短 1.94 d。15℃ 处理的雌蛾寿命比对照短 0.30 d,但差异不显著 ($P > 0.05$)。15℃ 处理的雄蛾寿命最长,比 10℃ 处理的长 2.20 d,且差异显著 ($P < 0.05$),10℃ 处理和对照差异不显著 ($P > 0.05$)。结果表明:1 日龄 15℃ 处理对稻纵卷叶螟

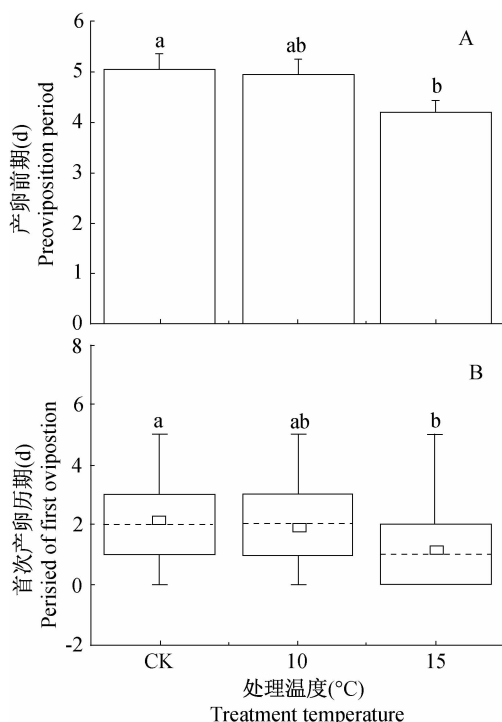


图 1 1 日龄稻纵卷叶螟蛾不同温度处理 24 h 后产卵前期 (A) 和首次产卵历期 (B) 的变化

Fig.1 The preoviposition period (A) and period of first oviposition (B) of *Cnaphalocrocis medinalis* moths following 24 h treatment under different temperature on 1 day old after emergence

A 图中数据为平均数 $\pm$ 标准误, B 图中数据为(从每个盒的顶部到底部)最大值(—)、上四分位数(—)、平均值($\square$)、中位数(……)和下四分位数(—)。图中统计蛾数从左到右均为 24、16、29 对,下同。柱上标有不同字母表示 LSD 多重比较差异显著 ($P < 0.05$)。

Data in panel A are presented as mean $\pm$ SE. Data in panel B are presented (from top to bottom in each of the box and-whiskers plots) as the maximum (—), upper quartile (—), mean ($\square$), median (……), lower quartile (—), and the minimum (—). The sample size of the two panels from left to right is 24, 16, 29 pairs, respectively. The same below. Bars with different letters are significantly different at 0.05 level by LSD.

雌、雄成虫的寿命没有显著影响,但 10℃ 处理显著缩短稻纵卷叶螟雌、雄成虫的寿命。

2.2 低温处理关键时期的确定

不同日龄低温处理对稻纵卷叶螟成虫产卵前期的影响差异显著 ($P < 0.05$, 图 2:A)。1 日龄

15℃ 处理的成虫产卵前期最短,显著低于对照和 2、3 日龄处理的产卵前期。随着处理日龄的延后,产卵前期逐渐延长,2、3 日龄处理的产卵前期分别为 4.95 和 5.14 d,与对照的 5.04 d 相比差异不显著($P > 0.05$)。结果表明,仅 1 日龄 15℃ 低温处理导致稻纵卷叶螟成虫产卵提前,其他日龄处理对成虫产卵前期无显著影响。

不同日龄低温处理对稻纵卷叶螟雌蛾首次产卵历期具有显著影响($P < 0.05$,图 2:B)。1、2、3 日龄低温处理的稻纵卷叶螟成虫首次产卵历期均显著低于对照,但 1、2、3 日龄 15℃ 处理之间没有显著差异($P > 0.05$)。这表明 15℃ 低温处理后,稻纵卷叶螟成虫产卵同步性增强。

不同日龄低温处理对稻纵卷叶螟雌蛾的产卵量也具有显著影响($P < 0.05$,表 2),并且随着处理日龄的延后,产卵量逐渐下降。羽化后 1 日龄处理成虫的产卵量最大,显著高于对照和 3 日龄处理成虫,分别为对照的 1.91 倍,3 日龄处理的 2.13 倍;但是与 2 日龄处理的产卵量差异不显著的交配次数($P > 0.05$),为 2 日龄处理的 1.77 倍。结果表明,仅 1 日龄 15℃ 处理能促进稻纵卷叶螟成虫产卵,提高产卵量。

稻纵卷叶螟成虫的交配次数和交配率随处理日龄的不同而有明显的差异,表现为交配次数和交配率随处理时间的推迟而明显下降(表 2)。1 日龄低温处理成虫的交配次数显著高于对照和 2、3 日龄低温处理的交配次数($P < 0.05$),1 日龄处理的交配率分别高出对照和 2、3 日龄处理的 23.33%、26.67% 和 33.33%。2、3 日龄处理的交配率分别比对照的低 3.34% 和 10.00%。因此,仅 1 日龄 15℃ 处理显著促进稻纵卷叶螟成虫交配,提高交配次数和交配率。

羽化后不同日龄 15℃ 处理对稻纵卷叶螟产卵历期、成虫寿命均无显著影响($P > 0.05$,表 2)。虽然 1 日龄处理的成虫产卵历期最长,但与对照和 2、3 日龄处理差异不显著。不同日龄 15℃ 处理对雌蛾寿命也无显著影响。不同日龄低温处理后的雄蛾寿命均长于对照,但差异均不显著。

3 讨论

本研究发现成虫期温度变化对稻纵卷叶螟生殖和寿命均具有显著影响。成虫羽化后 1 日龄 15℃ 处理对生殖具有显著促进作用,导致具有迁

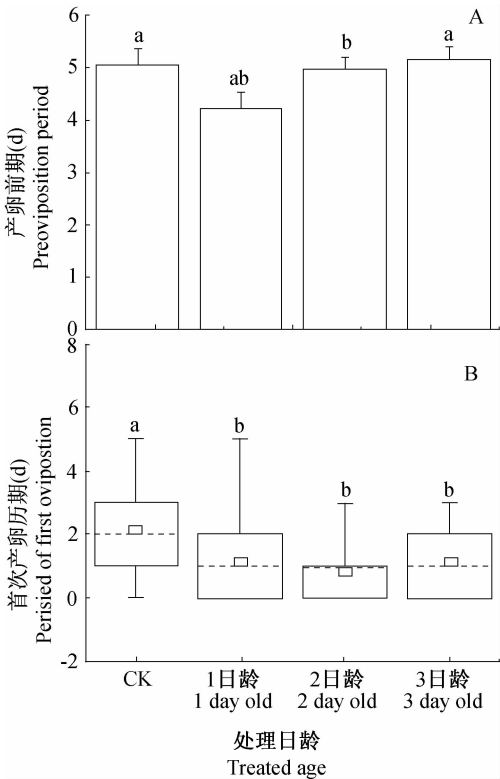


图 2 不同日龄稻纵卷叶螟雌蛾 15℃ 处理 24 h 后产卵前期 (A) 和首次产卵历期 (B) 的变化
Fig.2 The preoviposition period (A) and period of first oviposition (B) of *Cnaphalocrocis medinalis* moths following 24 h treatment at 15℃ on different days after emergence

飞倾向的迁出代稻纵卷叶螟雌蛾产卵显著提前,产卵量和交配次数显著增加,首次产卵历期显著缩短,产卵整齐度显著增加。以往的研究认为,稻纵卷叶螟成虫期生殖的最适宜温度为 26℃,过高或过低的温度都对生殖产生不利影响(张孝羲等,1981;罗盛富和黄志农,1983;吴进才和张孝羲,1984)。但是这些结论均是建立在对成虫期持续温度处理的研究结果上,本文则是研究成虫期短时期温度变化对生殖的影响。和传统的研究结果不同的是,尽管对照稻纵卷叶螟始终处于最佳的生殖条件下,但是各项生殖参数仍显著低于 1 日龄 15℃ 处理成虫,短时期的低温刺激对迁飞型稻纵卷叶螟成虫生殖反而具有显著促进作用。然而,并不是所有温度刺激均对生殖有促进作用,过低的温度对其生殖和寿命仍然会造成损伤。1 日龄 10℃ 处理对成虫生殖有一定的抑制作用,并且显著缩短了雌雄成虫的寿命。

不同日龄温度处理结果显示,仅羽化后 1 日龄低温处理才能显著促进成虫生殖。因此,成虫羽化后 1 日龄是温度调控稻纵卷叶螟生殖的关键时期。大多数迁飞昆虫的飞行与生殖存在共轭关系,迁飞型个体一般具有较长的产卵前期;飞行结束后飞行肌降解,并伴随着卵巢发育和开始产卵,能源物质供应由飞行转向生殖(Rankin and Burchsted,1992;Tanaka and Suzuki,1998;李克斌等,2001;Zera and Harshman,2001)。昆虫的迁飞多发生在成虫幼嫩阶段后期,即成虫羽化到具备飞行能力后,交配产卵之前。幼嫩阶段是迁飞昆虫决定分化成迁飞型或居留型的关键时期,此时期环境因素作用可能导致两型比例的变化(Johnson,1969;张孝羲,1980)。孙贝贝等(待发表数据)发现,稻纵卷叶螟的飞行能力和生殖之间存在有共轭关系,表现为 1 日龄保幼激素类似物点滴后,稻纵卷叶螟的产卵前期显著缩短,同时飞行能力、飞行肌干重以及飞行能源物质含量显著下降。吴进才(1985)认为稻纵卷叶螟的飞行往往伴随有生殖的滞育,当生殖一旦开启,则预示着迁飞的终止。这些结果均表明稻纵卷叶螟产卵前期和飞行能力之间存在正相关关系。据此我们推测:羽化后 1 日龄低温刺激导致稻纵卷叶螟成虫生殖发育开启而引起迁飞结束,成虫羽化后 1 日龄是温度调控稻纵卷叶螟迁飞型向居留型转化的关键时期;拟迁飞的稻纵卷叶螟在成虫初羽化时接收到降温信号后,会临时改变自己原有的发育方向转而生殖,将能量供应重点由飞行系统发育转移至生殖发育,致使卵巢发育加速、产卵提前,交配率上升从而引起产卵量的显著增加。这可能对当地的稻纵卷叶螟的发生情况产生影响。此外,1 日龄低温处理导致首次产卵历期显著缩短,表明成虫期暂时低温刺激会增加雌蛾产卵的同步性。在草地螟中研究发现,成虫飞行后导致草地螟的产卵整齐度显著增加,并认为除了迁飞行为本身导致的草地螟成虫空间上的集中而引起后代的发育整齐为幼虫的大暴发提供前提外,迁飞后的草地螟成虫产卵同步性增加这一特征使得有限的卵量可能在较短的时间内同时孵化,这进一步增加了迁飞成虫的后代暴发危害的可能性(Cheng *et al.*, 2012)。据此,我们推测 1 日龄低温处理后,稻纵卷叶螟成虫产卵前期缩短、产卵量增加,产卵时间整齐,这些无疑为下代幼虫的暴发成灾提供了可

能。

目前,仅在粘虫中研究发现成虫羽化后 1 日龄是温度、饥饿等环境因子“二次调控”粘虫迁飞和生殖的关键时期(Zhang *et al.*, 2008a, 2008b)。与粘虫中的研究结果类似,本文研究表明稻纵卷叶螟成虫期也存在温度决定生殖及迁飞行为发生的“二次调控”关键时期。通过高空网捕研究发现稻纵卷叶螟空中飞行高度的上限温度为 18℃,下限温度为 26℃(玉林地区农科所植保组飞虱课题组,1982);Riley 等(1995)通过 8.8 mm 昆虫扫描雷达和高空网捕相结合的方式观测到稻纵卷叶螟秋季回迁时主要集中在温度为 15.6~18.7℃的高空层;高月波等(2008)研究发现稻纵卷叶螟空中虫层主要集中在 100~500 m,而高温季节这个高度的温度均在 20℃以上。由于稻纵卷叶螟的起始飞行温度为 12.9℃(郑祖强和张孝羲,1989),最适飞行温度为 20~24℃,超出此范围能源利用效率明显降低(韩志民等,未发表资料)。因此,过低的温度对于稻纵卷叶螟的飞行无疑是不利的,在此条件下只有选择在当地繁殖产卵。但是由于稻纵卷叶螟实验低温的能力有限,当温度低于发育起点温度以下过多时,会导致成虫寿命显著缩短的情况出现。在自然界中,由于稻纵卷叶螟成虫羽化多集中在夜晚,因此 1 日龄遭遇到 15℃左右的温度是有可能的。尤其是在秋季回迁时夜晚遇到类似温度的机会更高,此研究无疑为预测稻纵卷叶螟的发生提供了另一种可能。

然而,由于此项研究仅限于对稻纵卷叶螟迁出代的研究,对于当地繁殖的稻纵卷叶螟生殖是否也有类似的促进效果,仍不得而知。但是本研究结果无疑对预测稻纵卷叶螟的发生提供了新的依据。此外,由于 1 日龄点滴保幼激素类似物显著促进成虫生殖,缩短产卵前期,降低飞行能力(孙贝贝等,待发表资料),因此,我们推测 15℃处理对生殖行为的影响,或许和低温处理后成虫体内 JH 含量上升有关,但是还缺乏直接证据。因此,温度处理后成虫体内保幼激素水平的变化还需进一步研究。

参考文献 (References)

- Cheng YX, Luo LZ, Jiang XF, Sappington TW, 2012. Synchronized oviposition triggered by migratory flight