

褐飞虱与灰飞虱间接种内和种间效应的比较研究^{*}

王丽萍 吕 进 曹婷婷 程家安^{**}

(浙江大学农业与生物技术学院昆虫科学研究所 农业部农业昆虫学重点实验室 杭州 310058)

摘 要 为了明确褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) 与灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallén) 经寄主植物而诱导引起的间接种间效应, 在人工气候室内以健康植株为对照, 研究了 2 种飞虱在事先分别经一种稻飞虱危害的汕优 63 和秀水 11 上的表现, 比较由同种或异种诱导的间接种内和种间效应对该 2 种稻飞虱主要生物学参数的影响, 结果表明在每 2 株稻苗接 20 头高龄单一一种飞虱若虫危害 2 d 的条件下, 褐飞虱存在一定的间接种内竞争, 主要表现为在事先由同种危害的寄主上若虫存活率显著下降, 但未发现灰飞虱对褐飞虱的正面或负面的间接种间效应。但是, 在试验条件下灰飞虱并不存在间接种内竞争, 而存在着显著的褐飞虱对灰飞虱诱导的间接种间促进作用, 主要表现为在事先经褐飞虱取食危害的寄主植物上灰飞虱若虫的历期缩短、存活率提高、雌成虫寿命延长、每雌产卵量增加。同时, 褐飞虱对灰飞虱所表现的间接诱导种间促进效应与寄主品种有显著互作关系, 在中抗灰飞虱的汕优 63 品种上, 间接诱导种间促进效应较在感灰飞虱品种秀水 10 上更为明显。本文对稻飞虱间接诱导种内和种间效应的机制和进化意义进行了讨论。

关键词 稻飞虱, 诱导互作关系, 种间竞争, 种间促进, 生物学参数

Comparative study on indirect intra- and inter-specific effects of *Nilaparvata lugens* and *Laodelphax striatellus*

WANG Li-Ping LV Jin CAO Ting-Ting CHENG Jia-An^{**}

(Institute of Insect Sciences & Key Laboratory of Agricultural Entomology, Ministry of Agriculture in College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract Indirect intra- and inter-specific effects of *Laodelphax striatellus* (Fallén) (small brown planthopper, SBPH) and *Nilaparvata lugens* (Stål) (brown planthopper, BPH) on population parameters of each species were studied in a climate – controlled chamber on the host plant varieties Shan You 63 and Xiu Shui 11. No negative interspecific effects were detected but significant positive interspecific effects (facilitation) were observed. No intraspecific effects were observed in SBPH but significant intraspecific competition was detected in BPH; mainly lower nymph survival rate on plants of 2 varieties fed on by 20 old instar nymphs for 2 days prior to the experiments. Interspecific facilitation in SBPH resulted in shorter developmental duration, higher nymph survival rate, prolonged female longevity and higher adult fecundity. There was a significant interaction between interspecific effects in SBPH and host plant variety; interspecific facilitation on the moderately resistant host variety (Shan You 63) was higher than on the susceptible variety (Xiu Shui 11). The relevant mechanisms and evolutionary significance of intra- and interspecific effects on these two species is discussed.

Key words rice planthoppers, induced interactions, inter-specific competition, inter-specific facilitation, biological parameters

长期以来, 植食性昆虫种间的相互关系一直是生态研究的热点, 但通常人们更为关注植食性昆虫种间竞争等负面影响 (Lawton and Strong, 1981; Denno *et al.*, 1995)。Denno 等 (1995) 分

^{*} 资助项目: 国家 973 项目 (2010CB126200)、国家自然科学基金 (30921140407, 30771420)。

^{**} 通讯作者, E-mail: jacheng@zju.edu.cn

收稿日期: 2011-11-16, 接受日期: 2011-12-10

析了 193 对以往研究过的植食性昆虫的种间关系,认为 93% 的刺吸式口器昆虫和 78% 的咀嚼式口器昆虫间存在着竞争 (competition) 关系。然而,近年来的研究表明昆虫种间不仅存在着竞争等不利影响,同时也存在有利的促进 (facilitation) 作用。例如,近年比较分析了以往所研究的 333 例植食性昆虫种间关系中,尽管约 73% 事例为竞争,但也发现有约 11% 的事例为促进,其主要原因是由于一种昆虫取食后可通过改变寄主质量而影响到另一种昆虫 (Awmack and Leather, 2002; Bruno *et al.*, 2003; Kaplan and Denno, 2007)。近年来,在稻飞虱种间关系的研究中也发现了稻飞虱种间存在着不同程度的种间促进的现象 (马巨法等, 1996; 王荣福等, 1997; 赵伟春等, 2000; Cheng *et al.*, 2001; Matsumura and Suzuki, 2003)。

自 20 世纪 60 年代起,灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallén) (small brown planthopper, SBPH)、褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) (brown planthopper, BPH) 和白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horvath) (white-backed planthopper, WBPH) 先后成为亚洲稻区的重要害虫,混合发生,交替危害,严重威胁水稻生产 (程家安等, 2008)。以往研究表明 3 种稻飞虱均以水稻作为最重要的寄主,并主要在稻株基部吸食危害。但是,在长期进化过程中 3 种稻飞虱已在发生时间、栖息空间和营养需求等方面产生了一定分化,形成了种特有的生态位,这种生态位的分化在一定程度上避免了种间在资源、空间和营养利用上的竞争,有利于各物种种群的繁衍 (赵士熙等, 1991)。

自上世纪末,灰飞虱再度暴发成灾。近年长三角稻区稻飞虱发生的一个重要特点是水稻生长后期褐飞虱和灰飞虱的同田成灾,即在晚稻抽穗期前后的褐飞虱虫量高峰后,又在灌浆期出现灰飞虱虫量高峰,发生量可达每穗数十头,达历史最高水平,以致灰飞虱可直接通过吸食稻穗而引起严重危害 (顾伯良等, 2005; 王华弟等, 2007)。以往研究表明褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱,均存在着直接的种内竞争,且种内竞争大于种间竞争。但是,在低密度条件下褐飞虱与白背飞虱,或褐飞虱与灰飞虱 2 种共存时均存在着直接的非对称促进作用,即褐飞虱对白背飞虱或灰飞虱发育和生殖有更明显的促进作用 (Cheng *et al.*, 2001; 吕进等, 2011)。为了进一步比较了解褐飞虱与灰飞虱

2 种间经所危害的寄主植物而诱导引起的间接种间关系是否同样存在着种间的促进效应,并探索褐飞虱与灰飞虱同田成灾的可能机理,特在实验室条件下比较研究了褐飞虱和灰飞虱的间接种内和种间效应对 2 种稻飞虱主要生物学参数的影响及其与寄主品种的关系,现将有关结果报道如下。

1 材料与方法

1.1 供试水稻

供试水稻为杂交稻汕优 63 和粳稻秀水 11,其中汕优 63 对褐飞虱敏感,而对灰飞虱为中抗;秀水 11 对褐飞虱和灰飞虱均敏感 (刘芳等, 2007; 刘向东等, 2007; 陈建明等, 2009)。将 2 个品种的水稻种子分别播于土壤条件一致的塑料盆中,定期均匀施肥 (整个生育期平均每株水稻 0.01 g 尿素)。在秧龄 30 d 左右时开始试验。实验当天将各处理稻苗从泥中挖出,清洗干净,保证根系不受损伤,并用海绵包裹稻苗根部,放入试管 (3 cm × 21 cm) 内,添加木村 B 营养液培养 (华春等, 2003),每管 2 株稻苗。

1.2 供试昆虫

初始褐飞虱、灰飞虱种群均于 2009 年采自浙江大学华家池校区实验农场,在人工气候室内分别在汕优 63 (褐飞虱) 和秀水 110 (秀水 11 的近缘品系) (灰飞虱) 上饲养 10 代以上。

1.3 寄主处理

每品种水稻设 3 个处理,即未经任何稻飞虱危害的健株;事先每 2 株稻苗接 20 头高龄褐飞虱若虫危害 2 d 的褐飞虱危害株;事先每 2 株稻苗接 20 头高龄灰飞虱若虫危害 2 d 的灰飞虱危害株。根据所接稻飞虱种类和寄主处理情况组合,每一品种和稻飞虱种类组合均有 3 个处理,即对照 (一种稻飞虱在各品种健株上取食)、种内间接效应 (一种飞虱在同种事先危害植株上取食) 和种间间接效应 (一种飞虱在异种事先危害的植株上取食),共计 12 个处理。

1.4 间接种内和种间效应对若虫发育与存活的影响

在温度 (25 ± 1) °C,光照 L:D = 14:10 的人工气候室内进行。每管 2 根稻苗,接入同一天初孵化的若虫 12 头,每处理重复 10 次。根据处理类型,每 4 d 换 1 次经上述相同处理的稻苗,以保持

稻苗前期受害的效应。每天调查存活虫数;近羽化时,每天查羽化虫数、记录性别和历期,并将当天羽化虫吸出。全部羽化后统计雌、雄虫平均历期、若虫存活(羽化)率。

1.5 间接种内和种间效应对雌虫寿命和产卵量的影响

在温度(25 ± 1)℃,光照为 L:D=14:10 的人工气候室内进行。每管 2 株稻苗,试验时每管接入同一天初羽化的长翅成虫 2 对,每天检查成虫存活情况,每 5 d 换 1 次经上述相同处理的稻苗,以保持稻苗前期受害的效应。剥查和镜检换下的稻苗上飞虱的卵量,直至成虫全部死亡,统计雌虫平均寿命和平均每雌产卵量。

1.6 统计方法

应用 DPS 统计分析软件(唐启义和冯明光,2009)对试验结果进行方差分析及 LSD 法多重比较,其中若虫羽化(存活)率,分析前先进行反正弦平方根转换。

2 结果与分析

2.1 间接种内和种间效应对若虫期发育和存活的影响

在以汕优 63 和秀水 11 为寄主条件下,灰飞虱和褐飞虱间接种内和种间效应对雌、雄若虫历期和若虫羽化率的影响见表 1。多因素方差分析表明,稻飞虱种类($F_{1,89} = 167.01$, $P < 0.001$)和寄主处理($F_{2,89} = 42.66$, $P < 0.001$)与雌若虫发育历期极显著相关,而水稻品种与稻飞虱种类($F_{1,89} = 10.93$, $P < 0.05$)以及水稻品种与寄主处理($F_{2,89} = 47.55$, $P < 0.001$)对雌若虫发育历期有显著或极显著交互影响。稻飞虱种类($F_{1,89} = 30.42$, $P < 0.0001$)和寄主处理($F_{2,89} = 12.72$, $P < 0.001$)与雄虫历期均极显著相关。总体上,褐飞虱雌虫历期(15.70 ± 0.15)d 和雄虫历期(14.57 ± 0.13)d 均极显著短于灰飞虱的雌虫历期(22.26 ± 0.79)d 和雄虫历期(20.28 ± 0.56)d。水稻品种($F_{1,119} = 26.91$, $P < 0.001$),稻飞虱种类($F_{1,119} = 224.25$, $P < 0.0001$)和寄主处理($F_{2,119}$

表 1 灰飞虱和褐飞虱若虫期种内和种间间接效应对若虫发育历期和羽化率的影响
Table 1 Effects of indirect intra-and inter-specific interaction on nymphal development durations and survival rates of SBPH and BPH

种类 Species	品种 Variety	寄主处理 Treatments	若虫历期 (d) (平均数 ± 标准误) Nymphal development durations (d) (mean ± SD)		存活率 (%) (平均数 ± 标准误) Survival rate (%)
					(mean ± SD)
			雌若虫 Female	雄若虫 Male	(mean ± SD)
灰飞虱 SBPH	汕优 63 SY63	健株 H	—	—	0.00 ± 0.00 bB
		同种危害	—	23.00 ± 0.00	1.64 ± 1.64 bB
		异种危害	17.13 ± 0.34	17.20 ± 0.55	43.01 ± 2.10 aA
	秀水 11 XS11	健株	25.00 ± 1.84 aA	22.58 ± 2.02 aA	16.65 ± 3.28 bB
		同种危害	23.93 ± 0.83 aA	22.33 ± 1.17 aA	22.03 ± 2.12 bB
		异种危害	16.34 ± 0.29 bB	15.83 ± 0.49 bB	50.27 ± 4.64 aA
褐飞虱 BPH	汕优 63 SY63	健株	14.95 ± 0.31 a	13.94 ± 0.41 a	52.84 ± 3.48 aA
		同种危害	15.12 ± 0.37 a	14.18 ± 0.29 a	41.03 ± 5.19 bA
		异种危害	15.30 ± 0.27 a	14.43 ± 0.21 a	51.03 ± 2.93 abA
	秀水 11 XS11	健株	16.06 ± 0.30 a	14.92 ± 0.25 a	72.11 ± 4.18 aA
		同种危害	16.48 ± 0.45 a	15.32 ± 0.35 a	54.24 ± 5.18 bA
		异种危害	16.28 ± 0.30 a	14.60 ± 0.28 a	61.50 ± 6.57 abA

注:统计分析是基于同种飞虱、相同水稻品种上同列不同寄主处理之间的数据,相同字母表示差异不显著($P > 0.05$),不同小写字母和大写字母分别表示在 5% 和 1% 水平上存在差异。下表同。

Statistic analysis was based on the data of different host plant treatments in the same column of the same specie on the same variety, data followed by the same letters indicate no significant difference ($P > 0.05$), and followed by different small or capital letters indicate significant difference at 0.05 and 0.01 level respectively. The same below.

= 13.46, $P < 0.001$) 均与若虫存活率极显著相关, 稻飞虱种类和寄主处理 ($F_{2,119} = 54.32$, $P < 0.001$) 对若虫存活率有极显著交互影响。总体上, 褐飞虱若虫存活率 $64.58\% \pm 2.81\%$ 显著高于灰飞虱 $22.08\% \pm 3.28\%$, 2 种飞虱在秀水 11 上的存活率 $50.69\% \pm 4.24\%$ 显著高于在汕优 63 上的 $35.97\% \pm 3.77\%$ 。

多重比较表明 2 种品种上不同寄主处理的褐飞虱雌、雄若虫平均历期均无显著差异, 但是在秀水 11 上异种危害对灰飞虱雌、雄虫发育均有极显著 ($P < 0.01$) 促进作用, 在事先有异种危害的寄主上, 雌、雄虫发育极显著短于在健康植株和事先同种危害植株上的。同时, 寄主处理对若虫存活率有显著或极显著影响, 但其影响因稻飞虱种类和水稻品种而异。对于褐飞虱而言, 事先在经同种褐飞虱危害植株上生活的, 其存活率显著 ($P < 0.05$) 降低, 而在经异种灰飞虱危害植株上生活, 其若虫存活率与在健株上生活的无显著差异, 即褐飞虱存在着种内间接竞争作用。然而, 对于灰飞虱而言, 在事先经异种褐飞虱危害植株上生活的, 其存活率极显著 ($P < 0.01$) 提高, 而在经同种灰飞虱危害植株上生活的, 其若虫存活率与健株上的无显著差异, 即褐飞虱对灰飞虱若虫存活率存在着种间间接促进作用。

以上结果表明褐飞虱和灰飞虱的种间间接促进作用因稻飞虱种类和寄主处理而异, 即本试验

条件下, 异种危害寄主处理对灰飞虱若虫历期和羽化率有显著的促进作用, 而同种危害处理并未对灰飞虱若虫历期和存活率产生不利影响。然而, 异种危害寄主处理对褐飞虱若虫历期和羽化率并未产生促进作用, 而同种危害处理却对褐飞虱若虫存活率产生了不利影响。

2.2 间接种内和种间间接效应对成虫寿命和产卵量的影响

在以汕优 63 和秀水 11 为寄主条件下, 灰飞虱和褐飞虱间接种内和种间效应对雌虫寿命和每雌产卵量的影响见表 2。多因素方差分析表明, 水稻品种 ($F_{1,119} = 77.14$, $P < 0.001$) 和稻飞虱种类 ($F_{1,119} = 101.89$, $P < 0.001$) 均与稻飞虱雌成虫寿命极显著相关, 而水稻品种与稻飞虱种类 ($F_{1,119} = 35.44$, $P < 0.001$), 以及水稻品种与寄主处理 ($F_{2,119} = 3.23$, $P < 0.05$) 对稻飞虱雌成虫寿命有交互作用。同样, 水稻品种 ($F_{1,119} = 201.95$, $P < 0.001$) 和稻飞虱种类 ($F_{1,119} = 741.55$, $P < 0.001$) 均与稻飞虱每雌产卵量极显著相关, 而水稻品种与稻飞虱种类 ($F_{1,119} = 52.91$, $P < 0.001$), 以及水稻品种与寄主处理 ($F_{2,119} = 3.29$, $P < 0.05$) 与褐飞虱每雌产卵量有极显著和显著的互作关系。总体上, 褐飞虱平均每雌产卵量 (664.08 ± 36.00) 粒极显著高于灰飞虱的平均每雌产卵量 (84.19 ± 12.88) 粒; 而 2 种稻飞虱在秀水 110 上的平均每雌产卵量 (525.44 ± 51.03) 粒极显著高于在汕优

表 2 灰飞虱和褐飞虱种内和种间间接效应对雌成虫寿命和每雌产卵量的影响
Table 2 Effects of indirect intra-and inter-specific interaction on longevity and fecundity of female SBPH and BPH adults

稻飞虱种类 Species	品种 Varieties	寄主处理 Treatments	雌成虫寿命 (d) Longevity of females (d)	产卵量 (粒/每雌) Fecundity (eggs/ per female)
灰飞虱 SBPH	汕优 63 SY63	健株	5.05 ± 1.09 bB	3.40 ± 3.40 bB
		同种危害	4.70 ± 0.86 bB	0.00 ± 0.00 bB
		异种危害	11.40 ± 1.55 aA	27.60 ± 9.81 aA
	秀水 11 XS11	健株	19.20 ± 1.46 a	118.45 ± 20.97 bB
		同种危害	19.35 ± 2.43 a	134.00 ± 28.92 bAB
		异种危害	18.75 ± 1.64 a	221.70 ± 27.65 aA
褐飞虱 BPH	汕优 63 SY63	健株	19.70 ± 1.51 a	389.60 ± 41.36 a
		同种危害	20.70 ± 1.15 a	436.55 ± 46.68 a
		异种危害	21.05 ± 1.67 a	479.80 ± 45.18 a
	秀水 11 XS11	健株	24.20 ± 1.67 a	929.10 ± 64.66 a
		同种危害	22.55 ± 0.71 a	949.10 ± 36.28 a
		异种危害	21.85 ± 1.39 a	799.45 ± 52.42 a

63 上的平均每雌产卵量(222.83 ± 30.52)粒。

多重比较表明在 2 个品种的不同寄主处理间,褐飞虱雌虫寿命和平均每雌产卵量均无显著差异。但是,不同寄主处理间灰飞虱雌虫寿命和平均每雌产卵量均有极显著差异,异种危害植株,即间接种间关系对 2 个品种上灰飞虱平均每雌产卵量均有极显著促进作用,但仅在汕优 63 上表现出对雌虫寿命具有极显著促进作用,这表明间接种间关系对灰飞虱的促进作用在具有中抗的汕优 631 上表现更为明显。但是,在本试验条件下,种内间接效应并未对 2 种稻飞虱的雌虫寿命和平均每雌产卵量产生不利影响。

3 讨论

本研究选择了与昆虫种群数量动态密切相关的生物学参数,包括若虫发育历期、若虫存活率(羽化率)、雌成虫寿命和平均每雌产卵量等来比较研究 2 种稻飞虱的间接种内和种间关系对种群发展的影响。结果表明在本试验的条件下,即在经平均每株 10 头高龄若虫取食危害 2 d 的危害程度下,除褐飞虱若虫存活率因种内间接效应而显著减低,表现出一定的诱导间接种内竞争(induced indirect intraspecific competition)作用外,种内间接效应对褐飞虱的其它种群参数,以及对灰飞虱的各种种群参数均未产生明显的不利影响。然而,种间间接效应对褐飞虱的各项种群参数未产生任何不利或有利影响,但对灰飞虱的各项种群参数均具有一定的诱导种间促进作用(induced indirect interspecific facilitation)。这里需要特别指出的是在自然农业生态系统中,稻飞虱种群发展时期其种群数量大多是处于中等密度及以下水平,本研究选择了褐飞虱和灰飞虱 2 个害虫中等及以下危害程度为间接危害条件,同时在实验过程中每隔 4~5 d 就更换一次稻苗,以保持试验期间寄主大致处于相似的间接危害条件,可以较合理地反映出种内和种间的间接效应,也可较客观地反映了自然农业生态条件下的间接种内和种间效应对稻飞虱种群增长的影响(吕进等,2011)。本试验选择高龄若虫危害 2 d 的目的在于避免事先取食危害的高龄稻飞虱若虫羽化为成虫并产卵的可能,从而避免在实验过程中引起误差。

本研究结果同样表明褐飞虱和灰飞虱这 2 种稻飞虱的间接种内和种间效应与稻飞虱种类和寄

主水稻品种均有显著的互作关系。相对而言,褐飞虱的间接种内竞争作用强于灰飞虱,而灰飞虱的间接种间促进作用却强于褐飞虱。褐飞虱的取食量远比白背飞虱和灰飞虱大,具有更高的种群增长能力,大发生时可通过直接取食危害而造成全田枯秆倒伏,而灰飞虱主要通过传播病毒病危害(黄次伟和冯炳灿,1993;程家安等,2008)。因而,同样虫量褐飞虱取食危害对寄主生长带来的不良影响,可能大于相同虫量灰飞虱取食危害对寄主水稻所带来的影响,从而带来一定程度的间接种内竞争作用。寄主植物几乎是植食性昆虫的唯一营养来源,寄主植物营养是决定植食性昆虫增长能力的重要因素(Wheeler, 1996; Awmack and Leather, 2002)。例如,稻株中游离氨基酸含量的高低与褐飞虱的发育进度、存活率、短翅率和单雌产卵量关系极为密切,决定着褐飞虱的正常生长发育和繁殖(张增全和顾金炎,1985)。在农业生态系统中多种植食性昆虫同时存在,一些植食性昆虫可以通过取食寄主植物,改变寄主的营养物质和防御物质的比例,或改变寄主植物养分的储存和运移方向来改变寄主植物的营养、诱导其产生次生化合物、诱导寄主植物形态发生改变,从而改变了植食性昆虫及其寄主植物的关系(赵伟春等,2000;Agrawal and Sherriffs, 2001; Awmack and Leather, 2002; Kaplan and Denno, 2007)。褐飞虱与灰飞虱直接种内和种间密度效应试验均表明,褐飞虱与灰飞虱共存时存在着种间促进作用,但这种促进作用是非对称(asymmetry)的,即褐飞虱对灰飞虱的促进作用远大于灰飞虱对褐飞虱种群发展的促进作用(吕进等,2011)。本研究结果与 2 种稻飞虱直接种间关系的研究结果相同,2 种稻飞虱间的间接种间促进作用也表现为非对称的,例如当灰飞虱在中抗汕优 63 健株上生活时,灰飞虱几乎难以完成若虫发育,而雌成虫寿命仅约 5 d 左右;然而在事先经褐飞虱危害的植株上生活时,不仅可以较好地完成若虫发育,其雌虫寿命也延长了约一倍,表现出显著的间接种间促进作用。可是,事先经灰飞虱取食危害并未对褐飞虱的发育和生殖带来任何明显的有利影响。以往的研究已在一定程度上揭示了褐飞虱与白背飞虱共存时所表现的种间促进作用与稻飞虱取食危害后寄主植物的营养生理代谢有关,但对于褐飞虱与灰飞虱 2 种之间这一现象的具体营养生理机制尚

需深入研究(丁锦华和都健,1990;赵伟春等,2000;吕进等,2011)。

上述情况表明褐飞虱和灰飞虱的这一间接种内和种间密度效应的差异实际上是稻飞虱在长期协同进化过程中所形成的有利于种群发展的数量调节策略。当同种种群达到一定密度时,无论是直接的或间接的种内竞争效应均能发挥调节作用,通过发育减慢、存活率降低或生殖力下降,以减缓种群增长速度,而在较为适宜的寄主品种条件下,种内竞争调节作用相对较强,从而降低因种群增长过快而导致种群崩溃的风险。当褐飞虱与灰飞虱共存时所表现出的间接种间促进作用更有利于寄主相同,而在时间生态位有所分化的2种稻飞虱种群共同发展,即一种先进入系统的稻飞虱种群的前期发展,在一定程度上为另一种稍后进入系统的稻飞虱种群的发展创造了一定的条件(吕进等,2011)。在长三角稻区,水稻种植后本地越冬的灰飞虱首先迁入并繁殖,7月初前后达高峰,而后由于高温和自然天敌的控制作用,种群数量迅速下降;7月前后为褐飞虱迁入高峰,8—9月为褐飞虱种群发展期。因此,自8月下旬前后起,随着气温的逐步下降,同时又处于以褐飞虱为主的2种稻飞虱共存发展时期,灰飞虱种群快速增长。随着褐飞虱种群的发展,灰飞虱开始向水稻穗部转移,以致在9月下旬前后田间先出现褐飞虱种群数量高峰,在稻丛基部危害;而后又出现灰飞虱种群数量高峰,在水稻穗期危害的2种稻飞虱同田暴发成灾的现象(汪恩国,2007;王华弟等,2007;程家安等,2008)。因而,褐飞虱和灰飞虱协同进化所形成的这种直接和间接的种间促进作用可能在近年2种稻飞虱在长三角稻区连年同时暴发成灾中起到一定作用。这一现象进一步证明害虫治理中必须强化的2个重要方面:首先,仅以单一靶标害虫检测所得到的品种抗性水平并不一定能代表该品种在田间对该害虫的实际抗性水平,因为不同种类的植食性昆虫共存可能产生诱导敏感性或诱导抗性,现行品种抗性鉴定技术急需完善(俞晓平等,1991;Agrawal and Sherriffs, 2001;Cheng *et al.*, 2001;刘光杰等,2002;娄永根和程家安,1997a)。其次,害虫种群动态的分析和调控应建立在群落的基础上,不仅要考虑天敌营养层,而且还应考虑植食性营养层的物种组成及其主要种类间的相互关系,以能准确预测和有效

调控种群动态(娄永根和程家安,1997b;Kaplan and Denno, 2007)。

在生态系统中,多种植食性昆虫同时存在,而植食性昆虫种间的负面和正面影响也是并存的。在长期进化过程中,种间竞争导致稻田生态系统的3种稻飞虱在发生时间和空间上形成了各物种种特异性生态位以避免竞争(赵士熙等,1991)。然而,稻飞虱种间促进作用有可能引起生态位的可塑性变化,例如在由褐飞虱取食危害过的水稻植株上,在稻株下部分布的白背飞虱显著增加(Cheng *et al.*, 2001)。在本试验过程中也发现,当灰飞虱与褐飞虱在汕优63上共存时,在稻株下部分布的灰飞虱显著增加,出现垂直分布的变化,从而使灰飞虱的空间生态位有所拓宽。这一现象证明生态系统中种间促进作用可以使物种的实际生态位(realized niche)大于其基础生态位(fundamental niche),即种间正面促进作用可缓解种间负面作用,从而为种群发展创造有利条件(Bruno *et al.*, 2003)。稻飞虱是亚洲稻区的重要害虫,近年3种稻飞虱在长三角等稻区同时成灾的现况表明3种稻飞虱种群已进化形成了可以协同成灾的能力,Cheng等(2001)报道的白背飞虱与褐飞虱的直接和间接的种间促进作用,吕进等(2011)报道了褐飞虱和灰飞虱之间的直接种间促进作用,以及本研究所发现的褐飞虱与灰飞虱间的间接种间促进作用均可反映了3种稻飞虱协同成灾的现象。因而,深入研究3种稻飞虱间的关系、效应及其机制,将可进一步在群落水平深入揭示稻飞虱灾变的机理。

参考文献 (References)

- Agrawal AA, Sherriffs MF, 2001. Induced plant resistance and susceptibility to late-season herbivores of wild radish. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 94(1):71—75.
- Awmack CS, Leather SR, 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 47:817—844.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD, 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.*, 18(3):119—125.
- Cheng JA, Zhao WC, Lou YG, Zhu ZR, 2001. Intra-and inter-specific effects of the brown planthopper and white backed planthopper on their population performance. *J.*

- Asia-Pacific Entomol.*, 4(1):85—92.
- Denno RF, McClure MS, Ott JR, 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects-competition reexamined and resurrected. *Annu. Rev. Entomol.*, 40:297—331.
- Kaplan I, Denno RF, 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecol. Letters*, 10:977—994.
- Lawton JH, Jr Strong DR, 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *The American Naturalist*, 118(3):317—338.
- Matsumura M, Suzuki Y, 2003. Direct and feeding-induced interactions between two rice planthoppers, *Sogatella furcifera* (Horváth) and *Nilaparvata lugens* (Stål): effects on dispersal capability and performance. *Ecol. Entomol.*, 28(2):174—182.
- Wheeler D, 1996. The role of nourishment in oogenesis. *Annu. Rev. Entomol.*, 41:407—431.
- 陈建明, 俞晓平, 程家安, 2009. 不同水稻品种对褐飞虱的耐虫特性研究. 作物学报, 35(5):795—801.
- 程家安, 朱金良, 祝增荣, 章连观, 2008. 稻田飞虱灾变与环境调控. 环境昆虫学报, 30(2):176—182.
- 丁锦华, 都健, 1990. 褐飞虱对游离氨基酸的利用. 昆虫知识, 27(2):65—67.
- 顾伯良, 薛萍霞, 施文贤, 周丽花, 2005. 水稻灰飞虱转移穗部为害及其对产量损失的观察. 中国植保导刊, 25(5):7—8.
- 华春, 王仁雷, 刘友良, 2003. 外源 GSH 对盐胁迫下水稻叶绿体活性氧清除系统的影响. 植物生理与分子生物学学报, 29(5):415—420.
- 黄次伟, 冯炳灿, 1993. 水稻白背飞虱、褐飞虱取食动态研究. 昆虫学报, 36(2):251—255.
- 刘芳, 宋英, 包善微, 卢海燕, 祝树德, 梁国华, 2007. 水稻品种对灰飞虱的抗性及其机制. 植物保护学报, 34(5):449—454.
- 刘光杰, 付志红, 沈君辉, 张亚辉, 2002. 水稻品种对稻飞虱抗性鉴定方法的比较研究. 中国水稻科学, 16(1):52—56.
- 刘向东, 翟保平, 胡自强, 2007. 高温及水稻类型对灰飞虱种群的影响. 昆虫知识, 44(3):348—352.
- 娄永根, 程家安, 1997a. 植物的诱导抗虫性. 昆虫学报, 40(3):320—331.
- 娄永根, 程家安, 1997b. 植物—植食性昆虫—天敌三营养层次的相互作用及其研究方法. 应用生态学报, 8(3):325—331.
- 吕进, 曹婷婷, 王丽萍, 蒋明星, 程家安, 2011. 灰飞虱和褐飞虱密度相关种内和种间效应的比较研究. 生态学报, 31(16):4680—4688.
- 马巨法, 胡国文, 程家安, 1996. 褐飞虱、白背飞虱种间、种内密度制约效应研究. 华东昆虫学报, 5(1):82—88.
- 唐启义, 冯明光, 2009. DPS 数据处理系统——实验设计、统计分析及数据挖掘. 北京:科学出版社. 1—1100.
- 汪恩国, 2007. 灰飞虱种群数量变动规律与模型测报技术研究. 植物保护, 188(3):102—107.
- 王华弟, 朱金良, 朱黎明, 陆强, 王金良, 2007. 水稻穗期灰飞虱为害损失测定与防治指标研究. 中国植保导刊, 27(4):17—20.
- 王荣富, 程遐年, 罗跃进, 邹运鼎, 1997. 褐飞虱与白背飞虱共栖时的互作效应. 应用生态学报, 8(4):391—395.
- 俞晓平, 巫国瑞, 陶林勇. 1991. 水稻品种抗稻飞虱筛选技术的评价. 昆虫知识, 28(1):59—62.
- 张增全, 顾金炎, 1985. 褐稻虱饲料稻株中数种氨基酸的营养效应. 昆虫学报, 28(1):15—21.
- 赵士熙, 吴中孚, 杨章华, 1991. 水稻 3 种飞虱生态位的研究. 福建农学院学报, 20(4):385—390.
- 赵伟春, 程家安, 娄永根, 邵伟斌, 2000. 褐飞虱和白背飞虱对不同飞虱取食后稻株的选择性. 植物保护学报, 27(3):193—198.