

稻纵卷叶螟和稻显纹纵卷叶螟幼虫形态差异及其生态位比较研究*

郭嘉雯^{1**} 赵晓昱^{1,2} 杨亚军¹ 徐红星¹ 谢馨³
彭成林³ 李娟³ 吕仲贤^{1***}

(1. 农产品质量安全危害因子与风险防控省部共建国家重点实验室, 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 杭州 310021; 2. 浙江省生物计量及检验检疫技术重点实验室, 中国计量大学生命科学学院, 杭州 310018; 3. 四川省犍为县农业技术推广中心, 乐山 614400)

摘要 【目的】稻显纹纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis exigua* 和稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 幼虫形态特征和为害症状相似, 极易混淆, 限制了对二者种间竞争关系的进一步研究。为明确 2 种纵卷叶螟幼虫的鉴定方法, 并区分这 2 种害虫在水稻上的生态位。【方法】对稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫的形态特征进行系统观察和比较, 获得两种害虫的鉴定方法, 并从时间和空间资源利用上分析二者在水稻上的发生分布和生态位差异。【结果】形态特征比较发现稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟 1 龄幼虫刚毛和头壳的颜色, 2-5 龄幼虫前胸、中胸和后胸背板纹路可作为 2 种幼虫的区分依据。采用鉴别方法分析 2 种纵卷叶螟幼虫在水稻上的发生分布, 结果表明 2 种幼虫在叶片的上部、中部和下部的数量分布比例没有显著差异 ($P>0.05$), 但不同发生时间的数量分布比例存在显著差异 ($P<0.05$)。2 种幼虫仅在特定时间同时为害水稻时, 稻显纹纵卷叶螟时间生态位宽度大于稻纵卷叶螟, 二者在时间上生态位相似系数 (0.181 8) 和种间竞争系数 (0.205 8) 都较低, 在时间上种间竞争不激烈; 但是稻纵卷叶螟的空间生态位宽度更大, 它们在空间上生态相似系数 (0.958 1) 和种间竞争系数 (0.998 0) 都较高, 空间种群竞争严重。【结论】2 种纵卷叶螟在时间和空间资源利用上存在差异, 二者通过对时空资源的分配实现种群共存和同源竞争。

关键词 稻显纹纵卷叶螟; 稻纵卷叶螟; 幼虫; 形态特征; 生态位

Morphological and niche differences of *Cnaphalocrocis exigua* and *Cnaphalocrocis medinalis* larvae

GUO Jia-Wen^{1**} ZHAO Xiao-Yu^{1,2} YANG Ya-Jun¹ XU Hong-Xing¹
XIE Xin³ PENG Cheng-Lin³ LI Juan³ LÜ Zhong-Xian^{1***}

(1. State Key Laboratory for Managing Biotic and Chemical Threats to the Quality and Safety of Agro-Products, Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China; 2. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biometrology and Inspection and Quarantine, College of Life Sciences, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China; 3. Agricultural Technology Extension Center of Qianwei, Sichuan Province, Leshan 614400, China)

Abstract [Objectives] To improve the ability to identify *Cnaphalocrocis exigua* and *Cnaphalocrocis medinalis* larvae, which are morphologically very similar and cause similar types of damage to rice crops, and describe the niches of these species. [Methods] *C. exigua* and *C. medinalis* larvae were identified by systematic observation and comparison of

*资助项目 Supported projects: 浙江省自然科学基金 (LQ22C140006); 农产品质量安全危害因子与风险防控省部共建国家重点实验室开放基金 (2010DS700124-KF1908); 国家水稻产业技术体系 (CARS-01)

**第一作者 First author, E-mail: guojiawen91@126.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: luzxmh@163.com

收稿日期 Received: 2021-11-23; 接受日期 Accepted: 2022-04-16

morphological characteristics. Based on larval characteristics, the spatiotemporal distribution and niches of these species were investigated in Qianwei county, Sichuan province using a sampling survey. **[Results]** Comparison of morphological characteristics indicate that the bristle color and head shells of 1st instar larvae, and the protergum, mesonotum and metanotum patterns of 2-5 instar larvae, can be used to distinguish different developmental stages of *C. exigua* and *C. medinalis*. Based on this, the spatiotemporal distribution of these two types of leaf folder larvae in rice crops was analyzed. There was no significant difference in the spatial distribution of these species on different parts of rice leaves ($P>0.05$), but there were significant differences in their temporal distribution ($P<0.05$). These species only cooccur on rice plants during a specific period of the year and the temporal niche breadth of *C. exigua* is larger than that of *C. medinalis*. The niche proportion similarity (0.181 8) and the interspecific competition coefficient (0.205 8) are low, and temporal interspecific competition is not intense. However, the spatial niche breadth of *C. medinalis* is larger, and the spatial niche proportional similarity (0.958 1) and interspecific competition coefficient (0.998 0) were high, indicating that spatial competition is intense. **[Conclusion]** *C. exigua* and *C. medinalis* larvae differ in their distribution in time and space which allows both species to coexist in rice crops without intense interspecific competition.

Key words *Cnaphalocrocis exigua*; *Cnaphalocrocis medinalis*; larvae; morphological characteristics; niche

在绝大多数情况下,同域发生的昆虫之间往往需要争夺食物和空间等资源而出现不同程度的种间竞争(Pell *et al.*, 2008; Ortiz-Martínez *et al.*, 2019)。当两个竞争种的生活习性越相似时,物种间的竞争往往越激烈,尤其是同属不同种的近缘种昆虫,其生态需求重叠更大且绝大多数都需共享食物资源,这使得近缘种间的竞争更加激烈,近缘种的种间竞争和共存关系决定了其分布和发生时间(Kaplan and Denno, 2007; Yamauchi *et al.*, 2021)。如共同为害樟子松的松树蜂 *Sirex noctilio* 和新渡户树蜂 *Sirex nitobei* (王明等, 2017); 共同为害云南松的云南切梢小蠹 *Tomicus yunnanensis* 和横坑切梢小蠹 *Tomicus minor* (沈绍伟等, 2018) 等都表现出同域分布时生态位明显分化,不同物种在某一方面资源占据优势。明确近缘种间的生态位,可阐释近缘种对资源的分配和利用及竞争共存特性,为种群生态管理提供科学依据(吕仲贤等, 1995; Sfenthourakis *et al.*, 2006)。

稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 是水稻上最具破坏性的迁飞害虫之一,每年在我国有多次迁飞为害,造成的粮食产量损失约占 63%-80%,严重时甚至可造成绝产绝收(杨亚军等, 2015; Yang *et al.*, 2018)。稻显纹纵卷叶螟 *C. exigua* 是稻纵卷叶螟的近缘种之一,与稻纵卷叶螟迁飞为害特性不同,稻显纹纵卷叶螟未被发现

具有迁飞习性(Khan *et al.*, 1988; 杨亚军等, 2020),这使得对其的关注度远低于稻纵卷叶螟。但事实上,稻显纹纵卷叶螟在我国部分地区发生较重,且常与稻纵卷叶螟在四川、重庆等稻区的田间混合发生(潘学贤和汪远宏, 1984; 冯波等, 2017)。而二者的为害特征和形态特征极为相似,尤其是幼虫期混合发生时极难分辨,给稻纵卷叶螟种群的准确监测带来困难(Barrion *et al.*, 1991; 杨亚军等, 2020)。然而,目前对稻纵卷叶螟和稻显纹纵卷叶螟的形态特征研究多集中在单种虫体的形态特征描述或对蛹和成虫之间的鉴别上,对 2 种纵卷叶螟幼虫不同龄期的形态特征区分的研究较少。由于对稻纵卷叶螟和稻显纹纵卷叶螟幼虫形态特征差异的了解较少,限制了对这 2 种水稻纵卷叶螟种间关系的进一步研究,目前对于稻纵卷叶螟和稻显纹纵卷叶螟在水稻上的生态位仍不明确。

为了明确稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫的鉴别特征及龄期区分方法,从而定性和定量地分析二者幼虫的种间关系。本文通过观察稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫的外部形态特征,并对二者不同龄期幼虫的形态特征进行比较;根据生态位理论,采用抽样调查法,从时空资源利用角度研究 2 种纵卷叶螟在水稻上的分布规律及同域、同寄主的种间竞争共存关系,为稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟种群监测及综合防治提

供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

于 2021 年 8 月, 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟蛹采集自四川省犍为县水稻田 (29°12' N, 103°56' E), 分别置于 2 个铺有湿润脱脂棉的塑料盒 (16 cm×24 cm×22 cm) 内, 待羽化后雌蛾和雄蛾以 1:1 配对放置于底部铺有用 5% 蜂蜜水浸润脱脂棉的 500 mL 透明塑料杯中饲养, 该塑料杯顶部覆盖扎孔的塑料膜以产卵。待产卵后, 收集卵片分别放置于塑料盒内, 待卵孵化后转移至分蘖期的水稻苗 (品种为 TN1) 上饲养。所有昆虫均在智能人工气候箱 (RXZ-380C-LED; 宁波江南仪器厂) 中饲养, 饲养条件: 温度为 (26±0.5) °C, 相对湿度为 80%-90%, 光周期为 14L:10D (光期为北京时间 06:00-20:00) 环境中饲养。

1.2 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫形态特征观察

稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫先用 CO₂ 进行麻醉, 然后用配有数码显微系统的 KEYENCE 数码显微镜 (型号: VHX-950F, 基恩士 (中国) 有限公司) 观察每日幼虫形态特征变化。以初孵幼虫作为 1 龄幼虫, 以蜕皮作为进入下一个龄期的标准, 将幼虫期划分为不同龄期, 不同龄期的观察个体数量不少于 15 头。选择不同龄期形态特征较为明显且稳定的幼虫个体做记录, 并采集特征图像。

1.3 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫在水稻上种群空间分布及生态位调查

田间调查于 2020 年 7-9 月在四川省犍为县水稻田 (29°12' N, 103°56' E) 进行。选择该年稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟混合为害的稻田为试验地, 且试验期间试验地未喷洒农药。分别于 2020 年的 7 月 18 日、8 月 13 日和 9 月 24 日, 采用 5 点取样法, 随机抽取 100 株水稻调查 2 种害虫的发生情况。为了比较 2 种纵卷叶螟幼虫在

叶片上的分布情况, 将水稻叶片均分成三等分, 靠近叶尖部分记为叶片上部, 靠近叶基部分记为叶片下部, 叶片中间部位为叶片中部。调查时, 记录 2 种幼虫在水稻叶片上、中和下部的分布数量, 并计算 3 个不同调查时间和叶片不同部位两种幼虫数量分布比例。根据时间和空间资源序列, 对水稻上 2 种幼虫的数量进行生态位资源划分。时间资源生态位划分: 从 2020 年 7-9 月, 2 种纵卷叶螟时间生态位以调查月份为单位划分资源单元。空间资源生态位划分: 2 种纵卷叶螟空间生态位以叶片上、中和下部作为空间资源序列进行划分。

1.4 时空生态位测定方法

生态位宽度和生态位重叠采用 Levins (1968) 的测定公式计算稻纵卷叶螟和稻显纹纵卷叶螟的时空生态位宽度和生态位重叠, 以表明这两种纵卷叶螟在不同数量单元资源序列上的分布情况及对资源的利用情况。生态位宽度公式如下:

$$B = 1 / \left(S \sum_{i=1}^S P_i^2 \right)$$

式中 B 为物种的生态位宽度; S 为每个资源集合中的总单元数; P_i 为一个物种利用第 i 等级资源占利用总资源的比例。生态位重叠公式如下:

$$L_{ij} = B_i \sum_{h=1}^S P_{ih} P_{jh}$$

式中 L_{ij} 为物种 i 重叠物种 j 的生态位重叠指数; P_{ij} 、 P_{jh} 为物种 i 和物种 j 在第 h 资源序列中利用资源占利用总资源的比例; B_i 为物种 i 的生态位宽度。

采用 Levins (1968) 和 Colwell and Futuyma (1971) 的测定公式计算生态位相似性系数, 反映 2 个物种利用资源的相似程度。生态位相似性系数公式如下:

$$PS = 1 - \frac{1}{2} \sum_{h=1}^S |P_{ih} - P_{jh}|$$

式中 PS 为物种的生态位相似性系数; S 为每个资源集合中的总单元数; P_{ij} 、 P_{jh} 为物种 i 和物种 j 在第 h 资源序列中利用资源占利用总资源的比例。

采用 May (1975) 的测定公式计算稻纵卷叶螟和稻显纹纵卷叶螟的种间竞争系数, 反映 2 个物种对资源的竞争激烈程度。种间竞争系数公式如下:

$$\alpha = \sum P_i P_j / \sqrt{(\sum P_i^2)(\sum P_j^2)}$$

式中 α 为种间竞争系数; P_i 、 P_j 分别为第 i 个物种和第 j 个物种在各资源序列中的比例。

1.5 数据分析

不同调查时间稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟在水稻上的数量分布比例及在水稻叶片不同部位取食的数量分布比例均采用卡方检验 (Chi-square test) 进行数据分析。采用统计分析软件 SPSS 21.0 对实验数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫形态特征差异

稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫不同龄期的虫体、头壳、气门和刚毛颜色及前后胸背板纹路存在差异 (表 1)。

2.1.1 1 龄幼虫 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟 1 龄幼虫的体长均在 1.2-1.6 mm 之间, 但 2 种幼虫的体色、刚毛和头壳颜色存在差异。稻显纹纵卷叶螟 1 龄幼虫体色为浅黄色, 头壳为深棕色, 刚毛为白色 (图 1: A); 稻纵卷叶螟 1 龄幼虫体色为浅黄绿色, 头壳和刚毛均为黑色 (图 1: G)。

2.1.2 2 龄幼虫 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟 2 龄幼虫除体长、头壳和刚毛颜色存在差异外, 在前胸和中胸背板出现明显差异特征。稻显纹纵卷叶螟 2 龄幼虫体长在 2.5-3.5 mm, 体色为黄色, 前胸背板和中胸背板均无明显斑纹, 头壳为浅棕色, 刚毛为白色 (图 1: B); 稻纵卷叶螟 2 龄幼虫体长在 3.5-6.0 mm, 体色为黄绿色, 头壳为浅黄褐色, 刚毛为黑色, 前胸背板前缘出现 2 个黑点, 中胸背板隐约可见浅褐色点状纹路 (图 1: H)。

2.1.3 3 龄幼虫 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶

螟 3 龄幼虫形态差异愈加明显, 头壳、刚毛颜色和体长以及前胸和中胸背板特征差异也发生变化, 在后胸背板和气门出现明显的差异特征。稻显纹纵卷叶螟 3 龄幼虫体长在 3.5-6.5 mm, 体色为黄色, 前胸、中胸和后胸背板均无明显斑纹, 头壳为浅黄褐色, 刚毛为浅黄色 (图 1: C); 稻纵卷叶螟 3 龄幼虫体长约 6.2-9.0 mm, 体色为绿色, 头壳为浅黄褐色, 刚毛为黑褐色, 前胸背板有 4 个棕色圆圈, 中胸背板有 2 个深棕色点, 后胸背板有 2 个隐约可见浅棕色点, 气门为半透明棕色 (图 1: I)。

2.1.4 4 龄幼虫 与 3 龄幼虫相比, 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟的形态特征差异部位基本相同, 但差异特征发生变化: 稻显纹纵卷叶螟 4 龄幼虫体长 6.8-8.5 mm, 体色为黄色, 隐约可见浅绿色, 头壳为黄褐色, 刚毛为浅黄色, 前胸背板相较于 3 龄变化明显, 前胸背板前缘与头壳相连处中部呈八字向两边延伸出浅黄褐色斑块 (图 1: D); 稻纵卷叶螟 4 龄幼虫体长 9.2-15.0 mm, 体色为绿色, 头壳为浅黄褐色, 刚毛为棕色, 前胸背板有浅棕色点外侧两个括弧状纹路, 中胸背板有 8 个深棕色圆圈, 后胸背板可见 8 个外深棕内黄色圆圈, 气门呈黑色 (图 1: J)。

2.1.5 5 龄幼虫 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟 5 龄幼虫从体长、头壳和刚毛颜色以及前胸、中胸和后胸背板图案均有明显差异。稻显纹纵卷叶螟 5 龄幼虫体长为 9.0-13.0 mm, 体色为黄色, 头壳呈黄褐色, 刚毛为浅黄色, 前胸背板前缘与头壳相连处中部呈八字向两边延伸出黄褐色斑块 (图 1: E); 稻纵卷叶螟 5 龄幼虫体长为 14.5-20.0 mm, 体色为绿色, 头壳为黄褐色, 刚毛为棕色, 前胸背板呈棕色点外侧两个括弧状纹路, 中胸背板有 8 个外黑内棕色圆圈, 后胸背板有 8 个外黑内棕色圆圈, 其气门为黑色 (图 1: K)。

2.1.6 老熟幼虫 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟的老熟幼虫的形态特征差异明显, 较易区分 (图 1: F, L)。老熟幼虫的体长与 5 龄幼虫相近, 但虫体颜色差异明显。稻显纹纵卷叶螟老熟幼虫体色为黄色, 头壳为黄褐色, 刚毛为浅黄色,

表 1 稻显纹纵卷叶螟与稻纵卷叶螟不同龄期幼虫特征区分
Table 1 The distinguishing characteristics of different instar larvae of *Cnaphalocrocis exigua* and *Cnaphalocrocis medinalis*

部位 Parts	种类 Species	1 龄幼虫 1st instar larvae	2 龄幼虫 2nd instar larvae	3 龄幼虫 3rd instar larvae	4 龄幼虫 4th instar larvae	5 龄幼虫 5th instar larvae	老熟幼虫 Mature larva
头壳 Head capsule	稻显纹纵卷叶螟 <i>C. exigua</i>	深棕色 Dark brown	浅棕色 Light brown	浅黄褐色 Fawn	黄褐色 Tan	-	-
	稻纵卷叶螟 <i>C. medinalis</i>	黑色 Black	浅黄褐色 Fawn	-	-	黄褐色 Tan	棕色 Brown
虫体 Body	稻显纹纵卷叶螟	浅黄色	黄色	-	黄色, 隐约可见浅绿色 Mainly yellow, with faint light green	黄色 Yellow	-
	<i>C. exigua</i>	Light yellow	Yellow	-	-	-	-
	稻纵卷叶螟	浅黄绿色	黄绿色	绿色 Green	-	-	橘红色 Orange
	<i>C. medinalis</i>	Pale yellow-green	Yellow-green	Green	-	-	-
刚毛 Seta	稻显纹纵卷叶螟	白色 White	-	浅黄色 Light yellow	-	-	-
	<i>C. exigua</i>	White	-	Light yellow	-	-	-
前胸背板 Protergum	稻纵卷叶螟	黑色 Black	-	黑褐色 Black brown	棕色 Brown	-	-
	<i>C. medinalis</i>	Black	-	Black brown	-	-	-
	稻显纹纵卷叶螟	无点	无点	-	从头壳中间呈八字向两边延伸出 浅黄褐色斑块 Light yellow-brown spots extending from the middle of the head capsule to the sides	-	-
	<i>C. exigua</i>	Without flecks	Without flecks	-	-	-	-
	稻纵卷叶螟	无点	2 个黑点	4 个棕色圆圈	浅棕色点外侧 2 个括弧状图案 Two bracket outside the light brown dots	棕色点外侧 2 个括弧状图案 Two brackets outside the brown dots	-
	<i>C. medinalis</i>	Without flecks	2 black dots	4 brown circles	-	-	-

续表 1 (Table 1 continued)

部位 Parts	种类 Species	1 龄幼虫 1st instar larvae	2 龄幼虫 2nd instar larvae	3 龄幼虫 3rd instar larvae	4 龄幼虫 4th instar larvae	5 龄幼虫 5th instar larvae	老熟幼虫 Mature larva
中胸背板 Mesonotum	稻显纹纵卷叶螟	无点	-	-	-	-	-
	<i>C. exigua</i>	Without fleck					
	稻纵卷叶螟	无点	隐约可见浅褐色点	2 个深棕色点	8 个深棕色圆圈	8 个外黑内棕色圆圈	-
	<i>C. medinalis</i>	Without fleck	Translucent light brown flecks	2 dark brown flecks	8 dark brown circles	8 outer black inner brown circles	-
后胸背板 Metanotum	稻显纹纵卷叶螟	无点	-	-	-	-	-
	<i>C. exigua</i>	Without fleck					
	稻纵卷叶螟	无点	2 个隐约可见浅棕色点	8 个外深棕内黄色圆圈	8 个外深棕内黄色圆圈	8 个外黑内棕色圆圈	-
	<i>C. medinalis</i>	Without fleck	2 faintly visible light brown flecks	8 outer dark brown inner yellow circles	8 outer dark brown inner yellow circles	8 outer black inner brown circles	-
气门 Spiracle	稻显纹纵卷叶螟	无色 Colorless	-	-	-	-	-
	<i>C. exigua</i>	Colorless					
	稻纵卷叶螟	无色 Colorless	-	半透明棕色 Translucent brown	黑色 Black	-	-
	<i>C. medinalis</i>						

- 表示幼虫在该龄期的特征与前一龄期的特征无明显差异。

- indicates that the characteristics of larvae at this instar are not significantly different from those of the previous instar.

前胸背板黄褐色斑块消失 (图 1: F); 稻纵卷叶螟老熟幼虫体色橘红色, 头壳为棕色, 刚毛为褐

色, 前胸、中胸和后胸背板图案和气门颜色与 5 龄相同 (图 1: L)。



图 1 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟不同龄期幼虫形态特征

Fig. 1 Morphological characteristics of different instars of *Cnaphalocrocis exigua* and *Cnaphalocrocis medinalis* larvae

A-F. 稻显纹纵卷叶螟 1、2、3、4 和 5 龄幼虫及老熟幼虫; G-L. 稻纵卷叶螟 1、2、3、4 和 5 龄幼虫及老熟幼虫。

A-F. 1st, 2nd, 3rd, 4th, 5th instar larva and mature larva of *C. exigua*, respectively;

G-L. 1st, 2nd, 3rd, 4th, 5th instar larva and mature larva of *C. medinalis*, respectively.

2.2 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫在水稻上的生态位

2.2.1 时间生态位 经田间调查发现, 7 月 18 日、8 月 13 日和 9 月 24 日 3 个不同调查时间, 稻显纹纵卷叶螟 ($\chi^2=1\,557.240$, $df=2$, $P<0.001$) 和稻纵卷叶螟 ($\chi^2=520.164$, $df=1$, $P<0.001$) 幼虫数量分布存在显著差异。7 月 18 日、8 月 13 日和 9 月 24 日调查时稻显纹纵卷叶螟幼虫在水稻上的数量分布比例分别为 1.12%、88.34%和 11.66% (图 2), 而这 3 个调查时间点稻纵卷叶螟幼虫在水稻上的数量分布比例分别为 0%、

7.08%和 92.92% (图 2)。稻显纹纵卷叶螟幼虫的时间生态位宽度 (0.419 7) 比稻纵卷叶螟高 (0.383 9) (表 2)。稻显纹纵卷叶螟随着时间的推移先增加后减少, 稻纵卷叶螟从 8 月开始才在水稻上被发现 (图 2), 稻纵卷叶螟与稻显纹纵卷叶螟幼虫相互间对时间资源共享, 但时间生态重叠较少 (0.071 7), 时间生态位相似系数较低 (0.181 8) (表 2)。这说明稻显纹纵卷叶螟幼虫数量在时间上分布相较于稻纵卷叶螟幼虫均匀, 二者在时间分布上生态重叠较少, 稻纵卷叶螟幼虫仅在特定时间段与稻显纹纵卷叶螟幼虫同时为害。

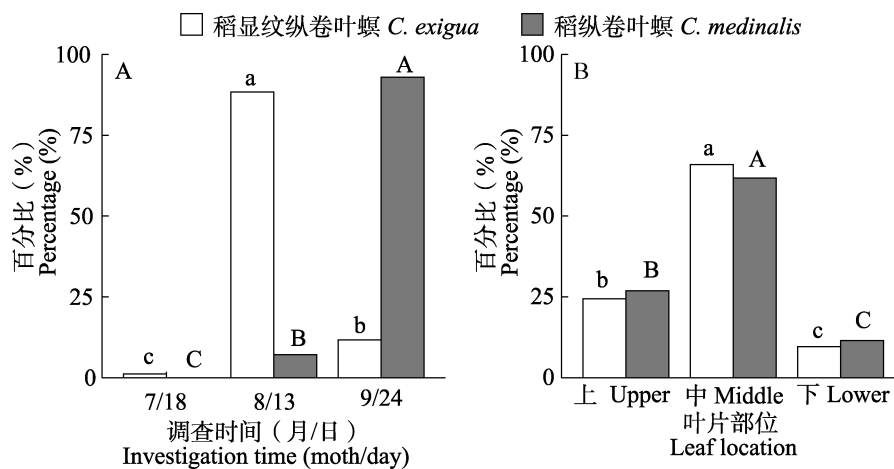


图 2 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟在水稻上不同时间 (A) 和叶片不同部位 (B) 的数量分布
Fig. 2 The number distribution of *Cnaphalocrocis exigua* and *Cnaphalocrocis medinalis* on rice at different times (A) and on different parts of the leaves (B)

柱上标有不同小写字母和大写字母分别表示稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫在水稻上不同时间和空间的数量分布之间存在显著性差异 ($P<0.05$, 卡方检验)。

Histograms with different lowercase and uppercase letters indicate significant differences in the number distribution of *C. exigua* and *C. medinalis* larvae in different time and space on rice by Chi-square test analysis ($P<0.05$), respectively.

2.2.2 空间生态位 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫在水稻上的为害特征相似 (图 3), 二者均可取食水稻叶片的上部、中部和下部, 但对水稻叶片中部有显著的偏好 (稻显纹纵卷叶螟: $\chi^2=68.978$, $df=2$, $P<0.001$; 稻纵卷叶螟: $\chi^2=261.497$, $df=2$, $P<0.001$), 在水稻叶片中部的幼虫数量分布比例分别占 65.93%和 61.74%, 其次是叶片上部, 分别占 24.44%和 26.83% (图 2)。2 种纵卷叶螟幼虫的生态位宽度和生态位重叠相近 (表 2), 二者在空间分布上很接近。空间生态位相似系数较高, 达 0.958 1 (表 2), 说

明稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟在水稻上空间生态位重叠严重。

2.2.3 种间竞争 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫在时间分布上的种间竞争系数仅为 0.205 8 (表 2), 这表明 2 种纵卷叶螟在时间上种间竞争并不激烈。但稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟空间种间竞争系数高达 0.998 0 (表 2), 说明二者在空间资源上存在种间竞争关系。根据调查还发现同一水稻叶片上稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟同时存在的情况, 这表明二者共存时空间竞争激烈。

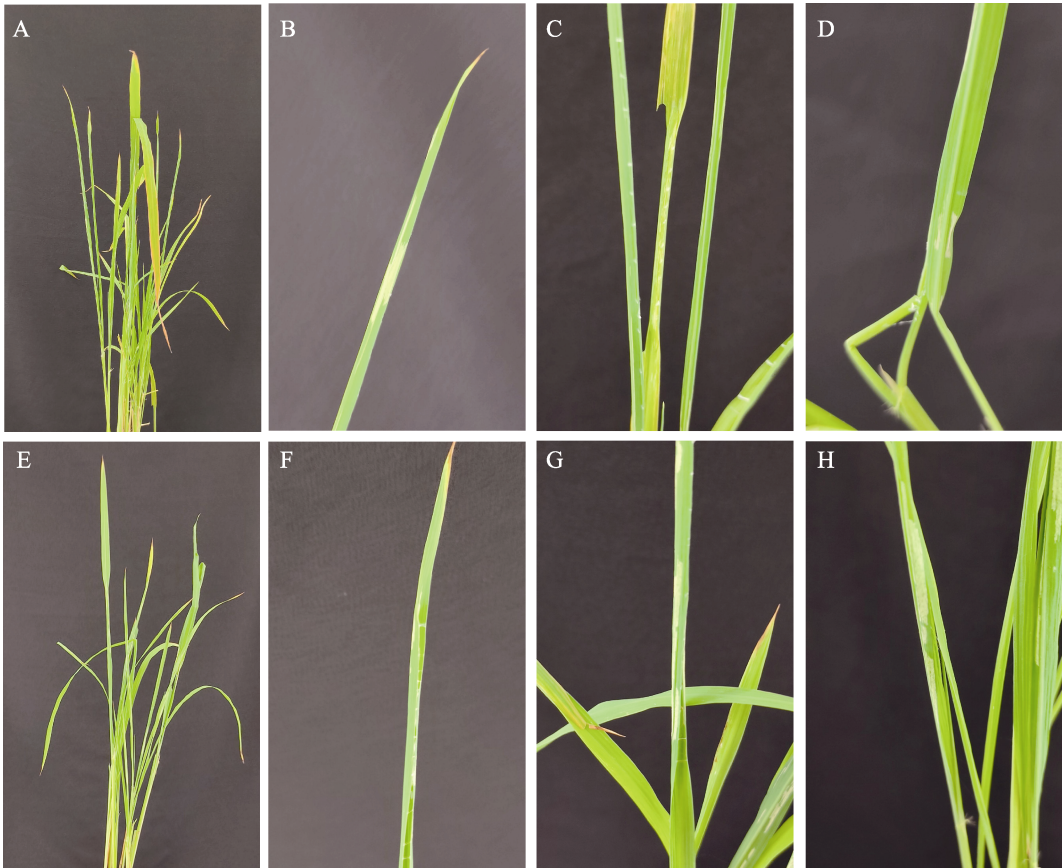


图 3 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟危害的水稻叶片

Fig. 3 Rice leaves damaged by *Cnaphalocrocis exigua* and *Cnaphalocrocis medinalis*

A. 稻显纹纵卷叶螟为害的水稻叶片; B-D. 分别为稻显纹纵卷叶螟为害水稻叶片的上部、中部和下部;
E. 稻纵卷叶螟为害的水稻叶片; F-H. 分别为稻纵卷叶螟危害水稻叶片的上部、中部和下部。
A. Rice leaves damaged by *C. exigua*; B-D. The upper, middle and lower rice leaf damaged by *C. exigua*, respectively; E. Rice leaves damaged by *C. medinalis*; F-H. The upper, middle, and lower rice leaf damaged by *C. medinalis*, respectively.

表 2 稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟的时空生态位宽度、生态位重叠、生态位相似系数和种间竞争系数

Table 2 Temporal-and spatial-niche breadth, overlap, proportion similarity and interspecific competition coefficient of *Cnaphalocrocis exigua* and *Cnaphalocrocis medinalis*

生态位 Niche	种类 Species	时间生态位 Temporal niche		空间生态位 Spatial niche	
		稻显纹纵卷叶螟 <i>C. exigua</i>	稻纵卷叶螟 <i>C. medinalis</i>	稻显纹纵卷叶螟 <i>C. exigua</i>	稻纵卷叶螟 <i>C. medinalis</i>
生态位宽度 Niche breadth	稻显纹纵卷叶螟 <i>C. exigua</i>	0.419 7	—	0.661 8	—
	稻纵卷叶螟 <i>C. medinalis</i>	—	0.383 9	—	0.715 0
生态位重叠 Niche overlap	稻显纹纵卷叶螟 <i>C. exigua</i>	1	0.071 7	1	0.320 1
	稻纵卷叶螟 <i>C. medinalis</i>	0.065 6	1	0.345 8	1
生态位相似系数 Niche proportion similarity	稻显纹纵卷叶螟 <i>C. exigua</i>	1	0.181 8	1	0.958 1
	稻纵卷叶螟 <i>C. medinalis</i>	0.181 8	1	0.958 1	1
种间竞争系数 Interspecific competition coefficient	稻显纹纵卷叶螟 <i>C. exigua</i>	1	0.205 8	1	0.998 0
	稻纵卷叶螟 <i>C. medinalis</i>	0.205 8	1	0.998 0	1

3 讨论

目前对稻纵卷叶螟幼虫形态特征已做了部分研究,但对稻显纹纵卷叶螟幼虫期形态特征研究较少(Khan *et al.*, 1988; Barrion *et al.*, 1991; 杨亚军等, 2015)。虽然冯波等(2017)对2种纵卷叶螟高龄幼虫进行过比较发现,可使用胸部的骨片颜色和中后胸骨片排列方式对其进行区分,但尚缺少二者低龄幼虫区分和不同龄期划分的方法。事实上,田间这2种纵卷叶螟世代重叠严重,水稻上的幼虫龄期混杂(Barrion *et al.*, 1991; 杨亚军等, 2015)。明确稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟不同龄期幼虫划分特征及2种害虫不同龄期幼虫之间的特征差异有助于制定2种害虫有效的防治策略。本研究对稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫形态特征进行系统观察和比较,确定了2种幼虫不同龄期的区分方法。稻显纹纵卷叶螟可根据体色、头壳和刚毛颜色及前胸背板纹路区分不同龄期;稻纵卷叶螟幼虫则可根据体色、气门颜色及前胸、中胸和后胸背板纹路区分不同龄期。虽然鳞翅目昆虫的低龄幼虫形态特征较为相似,极难分辨(OEPP/EPPO, 2015; 郭井菲等, 2019),但在获得2种纵卷叶螟幼虫不同龄期区分方法的基础上,本研究也确定了鉴别2种纵卷叶螟低龄幼虫的方法。稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟1龄幼虫可通过刚毛和头壳颜色进行区分,2-5龄幼虫可根据前胸、中胸和后胸背板处纹路进行区分,3龄以后还可根据气门颜色进行区分。相较于冯波等(2017)利用骨片结构和形态的区分稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟高龄幼虫的方法,本研究不仅增加了对低龄幼虫的鉴定方法,还筛选出了如气门颜色等更多的高龄幼虫鉴别特征。本研究筛选的这些鉴别特征相对独立,即使出现部分虫体损坏等现象仍可根据保留部位的特征进行鉴定,因此本研究的鉴别方法准确性和实用性相对更高。

根据2种纵卷叶螟幼虫形态特征区分方法进一步研究了其在四川省犍为县水稻上的生态位。结果显示,稻显纹纵卷叶螟幼虫在水稻上发生时间比稻纵卷叶螟早,稻显纹纵卷叶螟幼虫时

间生态位宽度比稻纵卷叶螟大。这2种纵卷叶螟幼虫都偏好取食水稻叶片中部,空间分布相近,但稻纵卷叶螟空间生态位宽度相对更大。生态位宽度反映物种对资源环境利用状况,生态位宽度值越大,活动的范围越广泛,对环境变化的适应能力也越强(刘润红等, 2020)。在四川犍为水稻上的2种纵卷叶螟幼虫在时空生态适应能力存在差异,稻显纹纵卷叶螟在时间活动范围上更广泛,而当二者共存时,稻纵卷叶螟在空间活动范围上更广泛。时空生态位重叠和生态位相似系数与昆虫间潜在的竞争有关,2种纵卷叶螟幼虫仅在特定时间同时为害水稻,时间生态位相似系数低(<0.7),但空间生态位相似系数高(>0.7),这说明水稻上发生的2种纵卷叶螟幼虫在时间资源上相对隔离,但同域发生时在空间资源上有明显重叠(Hutchinson, 1959; Levins, 1968; 武承旭等, 2020)。种间竞争系数也表明二者在时间上竞争不激烈,在空间上竞争较激烈。在其它昆虫中也发现了在时间生态位上的种间竞争强度较小而在空间生态位上的种间竞争较大的现象,如大螟 *Sesamia inferens* Walker 和黄螟 *Argyroplote schistaceana* Snellen (罗志明等, 2014),但云南切梢小蠹 *T. yunnanensis* 和横坑切梢小蠹 *T. minor* 却截然相反(沈绍伟等, 2018),这可能是由于不同物种间时空资源的竞争机制不同造成的时空生态位竞争模式不同。综合2种纵卷叶螟的发生分布和时空生态位可发现,2种幼虫在水稻上的时间生态位并不完全重叠,稻显纹纵卷叶螟在犍为越冬,水稻生长后先受其为害,而稻纵卷叶螟因无法在当地越冬(潘学贤, 1985; 杨亚军等, 2020),仅在其迁入后与稻显纹纵卷叶螟共存发生时才发生种间竞争。调查时还发现,在8月稻显纹纵卷叶螟种群数量明显高于稻纵卷叶螟,而9月则相反。目前,尚不清楚2种害虫种群数量的变化是否与稻纵卷叶螟迁入后空间种间竞争有关,还需要进一步研究探讨。

本研究通过获得稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟幼虫的鉴别方法,进一步明确了2种纵卷叶螟幼虫在水稻上的发生分布规律,同时发现二者

在时间资源利用生态位分离, 同域的 2 种纵卷叶螟在寄主水稻叶片上可以通过对时空资源的分配从而实现种群共存和同源竞争, 维持二者在同域和同寄主上的种群稳定性。本研究可为稻显纹纵卷叶螟和稻纵卷叶螟种群监测和综合防治提供理论基础。然而, 本研究对生态位的分析仅为这 2 种害虫竞争的最终现象, 还需从化学生态学和行为学等角度进一步研究这 2 种害虫时空资源分配和种间竞争机制。

参考文献 (References)

- Barrion AT, Litsinger JA, Medina EB, Aguda RM, Bandong JP, Pantua PCJ, Viajante VD, Dela Cruz CG, Vega CR, 1991. The rice *Cnaphalocrocis* and *Marasmia* (Lepidoptera: Pyralidae) leafroller complex in the Philippines: Taxonomy, bionomics, and control. *Philippine Entomologist*, 8(4): 987–1074.
- Colwell RK, Futuyma DJ, 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52(4): 567–576.
- Feng B, Yin Y, Feng CH, Peng XM, Jiang HP, Guo R, Du YJ, 2017. Morphological characteristics of *Cnaphalocrocis exigua* in comparison with *C. medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 60(1): 95–103. [冯波, 尹勇, 封传红, 彭晓明, 姜海平, 郭荣, 杜永均, 2017. 稻显纹纵卷叶螟的形态特征及其与稻纵卷叶螟的比较. 昆虫学报, 60(1): 95–103.]
- Guo JF, Jing DP, Tai HK, Zhang AH, He KL, Wang ZY, 2019. Morphological characteristics of *Spodoptera frugiperda* in comparison with three other lepidopteran species with similar injury characteristics and morphology in cornfields. *Plant Protection*, 45(2): 10–15. [郭井菲, 静大鹏, 太红坤, 张爱红, 何康来, 王振营, 2019. 草地贪夜蛾形态特征及与 3 种玉米田为害特征和形态相近鳞翅目昆虫的比较. 植物保护, 45(2): 10–15.]
- Hutchinson GE, 1959. Homage to santa rosalia or why there are so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93(870): 145–159.
- Kaplan I, Denno RF, 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: A quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters*, 10(10): 977–994.
- Khan ZR, Barrion AT, Litsinger JA, Castilla NP, Joshi RC, 1988. A bibliography of rice leafrollers (Lepidoptera: Pyralidae). *Insect Science and Its Application*, 9(2): 129–174.
- Levins R, 1968. *Evolution in Changing Environment*. Princeton University Press. New Jersey. 95–99.
- Liu RH, Chen L, Tu HR, Liang SC, Jiang Y, Li YJ, Huang DL, Nong JL, 2020. Niche and interspecific association of main species in shrub layer of *Cyclobalanopsis glauca* community in karst hills of Guilin, southwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 40(6): 2057–2071. [刘润红, 陈乐, 涂洪润, 梁士楚, 姜勇, 李月娟, 黄冬柳, 农娟丽, 2020. 桂林岩溶石山青冈群落灌木层主要物种生态位与种间联结. 生态学报, 40(6): 2057–2071.]
- Lü ZX, Yang ZF, Wang GY, Bu WL, 1995. The niche of corn borer and peach borer and their interspecific competition in corn. *Acta Agricultural Zhejiangensis*, 7(1): 31–34. [吕仲贤, 杨樟法, 王桂跃, 卜卫良, 1995. 玉米螟和桃蛀螟在玉米上的生态位及其种间竞争. 浙江农业学报, 7(1): 31–34.]
- Luo ZM, Shen K, Huang YK, Li WF, Yin J, Zhang RY, Wang XY, Shan HL, 2014. The ecological niches of *Sesamia inferens* walker and *Argyroplote schistaceana* snellen and their interspecific competition on sugarcane. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(4): 1046–1051. [罗志明, 申科, 黄应昆, 李文凤, 尹炯, 张荣跃, 王晓燕, 单红丽, 2014. 大螟和黄螟在蔗苗上的生态位及其种间竞争. 应用昆虫学报, 51(4): 1046–1051.]
- May RM, 1975. Some notes on estimating the competition matrix. *Ecology*, 56(3): 737–741.
- OEPP/EPPO, 2015. PM 7/124 (1) *Spodoptera littoralis*, *Spodoptera litura*, *Spodoptera frugiperda*, *Spodoptera eridania*. *OEPP/EPPO Bulletin*, 45(3): 410–444.
- Ortiz-Martínez S, Pierre JS, Baaren JV, Lann CL, Zepeda-Paulo F, Lavandero B, 2019. Interspecific competition among aphid parasitoids: Molecular approaches reveal preferential exploitation of parasitized hosts. *Scientific Reports*, 9: 19641.
- Pan XX, 1985. The migration pattern and control strategy of *Cnaphalocrocis medinalis* in the Sichuan Basin. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 8(3): 32–40. [潘学贤, 1985. 四川盆地稻纵卷叶螟的迁飞规律及防治策略. 南京农业大学学报, 8(3): 32–40.]
- Pan XX, Wang YH, 1984. Studies on the occurrence of *Marasmia exigua*. *Entomological Knowledge*, 21(3): 106–110. [潘学贤, 汪远宏, 1984. 稻显纹纵卷叶螟的发生规律研究. 昆虫知识, 21(3): 106–110.]
- Pell JK, Baverstock J, Roy HE, Ware RL, Majerus MEN, 2008. Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: A review of current knowledge and future perspectives. *BioControl*, 53(1): 147–168.

- Sfenthourakis S, Tzanatos E, Giokas S, 2006. Species co-occurrence: the case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1): 39–49.
- Shen SW, Luo YQ, Yu LF, Lu WJ, Han XG, Ren LL, 2018. Temporal and spatial niches of two sympatric *Tomicus species* pests of *Pinus yunnanensis* Faranch. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(2): 279–287. [沈绍伟, 骆有庆, 俞琳锋, 卢文娟, 韩向国, 任利利, 2018. 两种切梢小蠹危害云南松的时空生态位. 应用昆虫学报, 55(2): 279–287.]
- Wang M, Bao M, Ao TG, Ren LL, Luo YQ, 2017. Population distribution patterns and ecological niches of two *Sirex* species damaging *Pinus sylvestris* var. *mongolica*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(6): 924–932. [王明, 保敏, 敖特根, 任利利, 骆有庆, 2017. 两种共同危害樟子松的树蜂的种群分布格局及生态位对比. 应用昆虫学报, 54(6): 924–932.]
- Wu CX, Liu F, Kong XB, Zhang SF, Zhang Z, 2020. Spatiotemporal niche of competition and coexistence of three *Tomicus* spp. infesting *Pinus yunnanensis* during the transferring stage from shoots to trunk. *Scientia Silvae Sinicae*, 56(3): 90–99. [武承旭, 刘福, 孔祥波, 张苏芳, 张真, 2020. 云南松 3 种切梢小蠹梢转干期竞争共存的时空生态位. 林业科学, 56(3): 90–99.]
- Yamauchi A, Ikegawa Y, Ohgushi T, Namba T, 2021. Density regulation of co-occurring herbivores via two indirect effects mediated by biomass and non-specific induced plant defenses. *Theoretical Ecology*, 14(1): 41–55.
- Yang YJ, Liao QJ, Xu HX, Xie X, Peng CL, Liu YH, Lü ZX, 2020. Density and biological characteristics of *Cnaphalocrocis exigua* (Butler) population of the overwintering generation in Qianwei county, Sichuan. *Plant Protection*, 46(4): 205–209. [杨亚军, 廖秋菊, 徐红星, 谢馨, 彭城林, 刘映红, 吕仲贤, 2020. 四川省犍为县越冬代稻显纹纵卷叶螟冬后虫口密度和生物学特性. 植物保护, 46(4): 205–209.]
- Yang YJ, Wang CY, Xu HX, Lü ZX, 2018. Sublethal effects of four insecticides on folding and spinning behavior in the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae). *Pest Management Science*, 74(3): 658–664.
- Yang YJ, Xu HX, Zheng XS, Tian JC, Lu YH, Lü ZX, 2015. Progresses in management technology of rice leaf folders in China. *Journal of Plant Protection*, 42(5): 691–701. [杨亚军, 徐红星, 郑许松, 田俊策, 鲁艳辉, 吕仲贤, 2015. 中国水稻纵卷叶螟防控技术进展. 植物保护学报, 42(5): 691–701.]