

稻纵卷叶螟和白背飞虱序列危害及间隔天数对水稻生理生化的影响*

蒋立奔** 朱展飞 戈林泉 吴进才***

(扬州大学园艺与植物保护学院 扬州 225009)

摘 要 【目的】 为了解稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 和白背飞虱 *Sogatella furcifera* 的复合危害对水稻产量相关因子和相关酶类的影响。【方法】 本文设定两种害虫的先后危害顺序, 并通过调整两者开始危害的时间, 研究了受害后水稻在灌浆期根、茎和叶片中淀粉和蔗糖含量的变化以及蔗糖合成酶 (Sucrose synthase, SS) 和蔗糖磷酸合成酶 (Sucrose phosphate synthase, SPS) 活性的变化。【结果】 随着接虫量的增加, 水稻不同组织内各生理指标与对照相比均显著下降。随着间隔天数的增加, 先接白背飞虱为害要重于先接稻纵卷叶螟。比如叶片中蔗糖含量在先接稻纵卷叶螟的处理中随着间隔天数的增加显著增加, 相应的 SPS 活性显著增加, 间隔 24 d 的处理显著高于间隔 6 d 和 12 d; 而先接白背飞虱的处理中蔗糖含量与 SPS 活性均显著降低, 间隔 24 d 的处理显著低于间隔 6 d 和 12 d 的处理。茎部淀粉含量在先接稻纵卷叶螟的处理中随着间隔天数的增加逐渐增加, SS 活性显著增加, 而先接白背飞虱的处理中淀粉含量和 SS 活性均显著降低; 叶片中淀粉含量均随着间隔天数的增加逐渐降低, 而相应的 SS 活性在先接稻纵卷叶螟的处理中显著增加, 在先接白背飞虱的处理中相反。另外, 接虫量和间隔天数间有显著的交互作用。【结论】 本研究对指导水稻生产中的“两迁害虫”防治具有潜在应用价值。

关键词 稻纵卷叶螟, 白背飞虱, 序列危害, 蔗糖, 淀粉, 蔗糖合成酶, 蔗糖磷酸合成酶

Effects of sequential infestation of the rice leaf folder *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) and white-backed planthopper *Sogatella furcifera* (Horváth) on the physiology and biochemistry of rice plants

JIANG Li-Ben** ZHU Zhan-Fei GE Lin-Quan WU Jin-Cai***

(School of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract [Objectives] To determine the effect of sequential infestation (SI) of the rice leaf folder *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) and white-backed planthopper *Sogatella furcifera* (Horváth) on rice yield loss and on rice plant enzymes. [Methods] The effects of SI and days of infestation (DI) by the rice leaf folder (RLF) and white-backed planthopper (WBPH) on the starch and sucrose content and sucrose synthase (SS) and sucrose phosphate synthase (SPS) activity in the roots, stems and leaves of rice plants were investigated. [Results] Starch and sucrose content, SS and SPS all decreased with increased infestation density. Prior infestation by WBPH had a greater effect on the above biochemical substances than prior infestation by RLF, even with increased DI. For example, the sucrose content and SPS activity in rice leaves subject to prior infestation by RLF significantly increased with increasing of DI so that it was significantly higher after 24 DI than at 6 and 12 DI. In contrast, sucrose content and SPS activity in rice leaves subject to prior infestation by WBPH significantly decreased so that these were

* 资助项目: 公益性行业 (农业) 科研专项 (200903051)

**E-mail: jiangliben@163.com

***通讯作者, E-mail: jincaiwu1952@sina.com

收稿日期: 2013-10-20, 接受日期: 2013-12-07

significantly lower after 24 DI than at 6 and 12 DI. Similarly, starch content and SS activity in the stems of rice plants subject to prior infestation by RLF increased with increasing DI. In contrast, starch content and SS activity in the stems of rice plants subject to prior infestation by WBPH significantly decreased with increasing DI. Starch content in rice leaves decreased with increasing DI, but SS activity significantly increased in plants subject to prior RLF infestation but decreased in plants subject to prior WBPH infestation. In addition, there was a significant interaction between infestation density and DI.

Key words *Cnaphalocrocis medinalis*, *Sogatella furcifera*, sequential infestation, sucrose, starch, sucrose synthase, sucrose phosphate synthase

白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horváth) 属同翅目飞虱科, 是亚洲水稻生产上的一种重要害虫。其主要通过刺吸稻株汁液, 造成水稻生长缓慢, 分蘖延迟, 瘪粒增加, 为害严重时, 造成稻株枯死 (沈君辉等, 2003)。近年来, 由于耕作制度的不断改革, 水稻品种的不断更换, 以及栽培管理水平的提高, 尤其是杂交稻的大面积推广, 使白背飞虱在各稻区的发生日趋严重 (邹寿发和黄建民, 1997; 唐启义等, 1998), 给水稻生产带来极大的威胁。稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) (鳞翅目: 螟蛾科) 也是水稻生产上主要害虫之一, 分布在东亚、东南亚及澳洲等地 (申效诚等, 1988)。稻纵卷叶螟在局部地区大暴发, 造成了严重的损失 (许瑞秋, 1996; 朱凤生等, 1998)。一般可造成减产 2~3 成, 严重的可达 5 成以上 (艾国民和王恒亮, 1998; 卢兆成等, 2005; 王兴涛等, 2005; 韦伟等, 2005), 甚至绝收。在长江中下游水稻主产区水稻生长前中期, 稻纵卷叶螟和白背飞虱往往同时发生, 或呈一定时间间隔先后发生 (吴进才等, 1995), 这里称序列发生 (或为害), 两种害虫序列为害及间隔天数对水稻生理生化的影响至今未有研究。而阐明两种害虫序列为害及间隔天数对水稻的影响对优化两种害虫防治策略具有重要科学意义。

蔗糖是水稻源器官光合作用的主要终产物, 也是韧皮部同化物长距离运输至库器官的最主要的形式, 水稻叶片形成的光合碳水化合物主要用于合成蔗糖, 并且在植物中大多数库器官都是以蔗糖的形式供应碳源。而水稻开花前储存在茎中非结构碳水化合物主要形式为淀粉, 水稻产量实际上是水稻种子淀粉的产量, 因此影响淀粉合

成的因素对水稻产量有着很大的影响。而植物中淀粉、蔗糖的实际积累量是由合成与降解共同控制的 (熊福生等, 1994), 蔗糖磷酸合成酶 (Sucrose phosphate synthase, SPS) 一般认为是催化蔗糖合成的酶 (Huber and Huber, 1996)。植物组织中 SPS 的活力大小直接影响光合产物在淀粉与蔗糖之间的分配, SPS 活力越高, 蔗糖积累得越多 (Huber, 1983)。而通常认为蔗糖合成酶 (Sucrose synthase, SS) 主要起分解蔗糖作用, 为胞壁提供合成底物和合成淀粉, 它的活性在那些合成淀粉或是细胞壁的组织中最高 (McCollum *et al.*, 1988), 其参与的生理功能主要为调控果实输入蔗糖量和代谢蔗糖的能力 (张明方和李志凌, 2002)。本研究的目的是要阐明水稻受两种害虫不同复合为害方式和为害间隔天数处理后, 各组织内蔗糖和淀粉以及它们合成分解相关的 SS 和 SPS 活性的变化, 以期对这两种害虫的合理防治提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 水稻品种

水稻品种为宁粳 1 号, 将各供试水稻品种移栽于直径 45 cm 深 40 cm 的缸中, 每缸 1 穴, 每穴 3~4 株, 用 40 目网纱罩护, 待水稻分蘖期时用于实验。

1.2 供试虫源

稻纵卷叶螟从扬州大学试验稻田用纱笼捕集成虫, 配对放入铺满产卵纸的玻璃瓶中, 并用黑布蒙口, 放上 5% 的蜂蜜液浸泡的脱脂棉, 饲养过程在可调控温度和光照的光照培养箱中进行。在幼虫开始孵化时, 揭去黑布, 用软毛笔蘸

水接入缸中。

白背飞虱在 1.5 m×1.5 m 的水泥池内进行繁殖。待若虫盛发期用自制吸虫器采集 1~2 龄白背飞虱, 接入缸中。

1.3 实验方法

1.3.1 接虫方式

1.3.1.1 同时接虫 在分蘖初期每穴分别接稻纵卷叶螟 1 龄幼虫 2、4 和 8 头, 同时对应每穴分别接白背飞虱 1~2 龄若虫 20、40 和 80 头, 每个处理 3 个重复。待害虫危害一个世代后, 清除稻株上的虫子, 保证每种虫只危害一代。

1.3.1.2 序列接虫 先稻纵卷叶螟后白背飞虱为害: 在缸栽水稻中进行完全随机接虫, 接虫方式为: 在分蘖初期每缸分别接稻纵卷叶螟 2、4 和 8 头, 分别在危害 6、12 和 24 d 后每缸对应接白背飞虱 20、40 和 80 头 (分别记为 2→20, 4→40, 8→80), 另设不接虫处理为对照, 每个处理 3 个重复, 待害虫危害一个世代后, 清除稻株上的虫子, 保证每种虫只危害一代。

先白背飞虱后稻纵卷叶螟为害: 在缸栽水稻中进行完全随机接虫, 接虫方式为: 在分蘖初期分别每缸接白背飞虱 20、40 和 80 头, 分别在危害 6、12 和 24 d 后每缸对应接稻纵卷叶螟 2、4 和 8 头 (分别记为 20→2, 40→4, 80→8), 另设不接虫处理为对照, 每个处理 3 个重复, 待害虫危害一个世代后, 清除稻株上的虫子, 保证每种虫只危害一代。

在水稻灌浆末期剪取水稻根、茎、剑叶, 放入冰箱内保存, 用于各种指标测定。

1.3.2 水稻组织中各生化指标测定 蔗糖和淀粉含量测定参考周祖富和黎兆安 (2005) 的方法略加改进。蔗糖合成酶 (SS) 和蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 的测定由上海江莱生物科技有限公司代测。

1.4 统计分析

数理统计分析采用文献 (唐启义和冯明光, 2002) 提供的软件包。试验中所有数据均采用二因素方差分析的方法, 多重比较采用 Tukey 法。

2 结果与分析

2.1 灌浆末期水稻根、茎、叶中各生化物质变化

2.1.1 蔗糖含量变化 图 1 (A, B) 数据二因素方差分析表明无论是先接稻纵卷叶螟还是先接白背飞虱, 接虫间隔天数、接虫量对水稻根部蔗糖含量均有显著的影响, 并且两者有显著的交互作用。密度间多重比较表明, 随着接虫量的增加, 与对照相比蔗糖含量均逐渐下降; 与同时接虫处理相比, 在先接稻纵卷叶螟的处理中逐渐降低, 而在先接白背飞虱的处理中有增大趋势 (表 1)。而间隔天数间多重比较表明, 在先接稻纵卷叶螟的处理中, 间隔 24 d 时, 蔗糖含量有最大值, 比同时接虫处理高 2.40%, 而先接白背飞虱的处理蔗糖含量比同时接虫处理增加 11.20%, 由两种接虫方式比较可知, 先接白背飞虱的处理在接虫间隔较长时间 (24 d) 后, 水稻根部蔗糖含量要显著的高于先接稻纵卷叶螟的处理。

图 1 (C, D) 数据二因素方差分析表明两种序列为害均对水稻茎部蔗糖含量有显著性影响。多重比较表明, 与对照相比随着接虫量的增加蔗糖含量逐渐下降; 与同时接虫处理相比, 在先接稻纵卷叶螟的处理中 4→40 的处理有最小值, 而先接白背飞虱的处理中, 蔗糖含量均低于同时接虫处理, 但呈增加的趋势 (表 1)。而间隔天数间多重比较表明, 在先接稻纵卷叶螟的处理中, 间隔 24 d 的处理比同时接虫处理下降 11.09%, 均低于间隔 6 d (下降 12.31%) 和间隔 12 d (下降 13.78%) 的处理。在先接白背飞虱的处理中间隔 6、12 和 24 d 的处理分别比同时接虫处理降低 11.09%、4.61% 和 2.30%。由此可见, 随着间隔天数的增加, 先接白背飞虱的处理对水稻茎部蔗糖含量的影响比先接稻纵卷叶螟处理要小。

图 1 (E, F) 水稻叶片蔗糖含量二因素方差分析表明, 在两种接虫方式处理中, 接虫间隔天数、接虫量对水稻叶片蔗糖含量有显著的影响, 并且两者有显著的交互作用。密度间多重比较表明, 随着接虫量的增加, 蔗糖含量与对照相比显著降低; 与同时接虫处理相比, 在先接稻纵卷叶

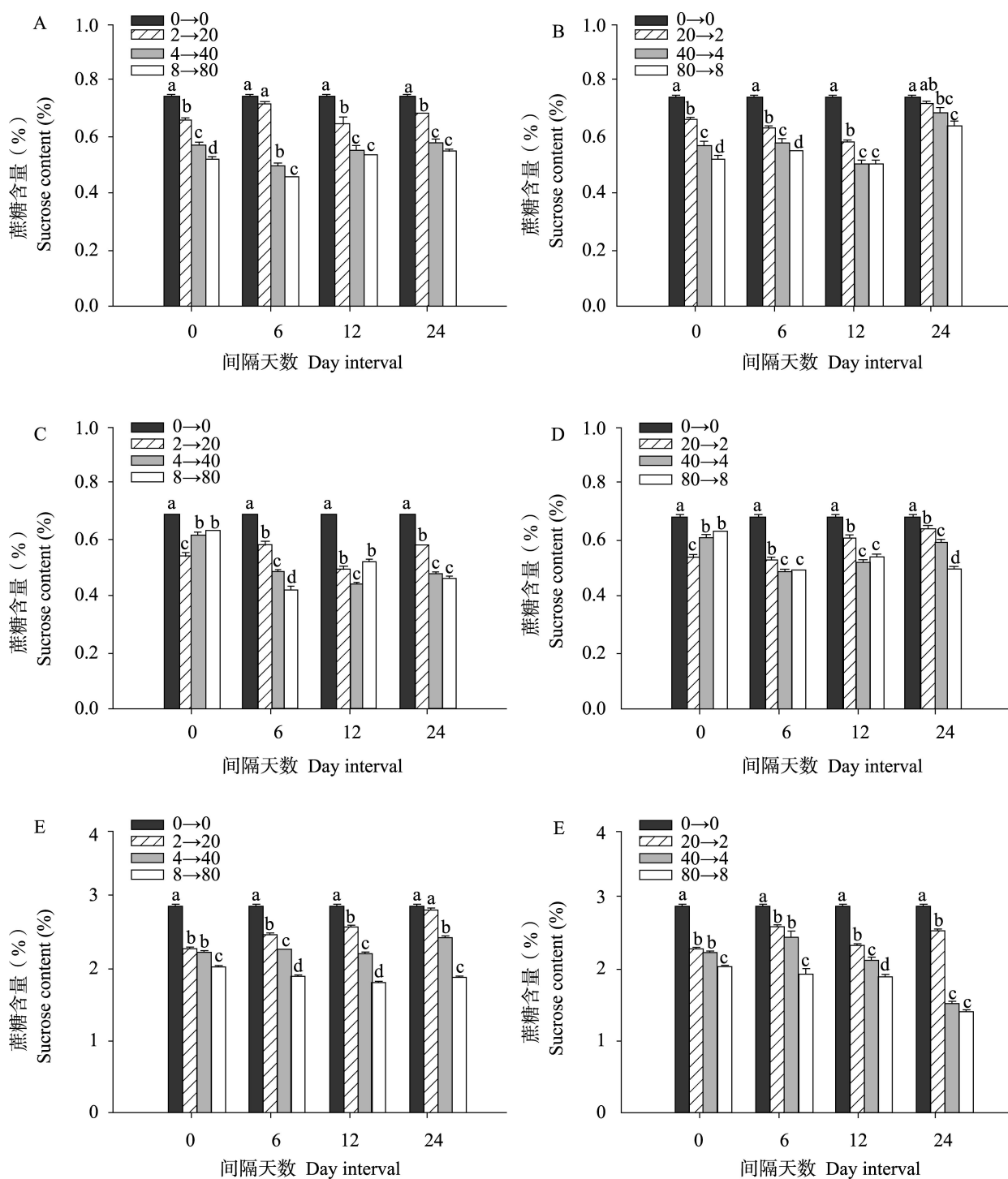


图1 两种害虫序列为害与间隔天数对水稻蔗糖含量的影响

Fig. 1 Effects of sequential infestation of two insects and their day intervals on content of sucrose

A, B: 根部; C, D: 茎部; E, F: 叶片。“X→Y”中“X”表示先接害虫的数量,“Y”表示后接害虫的数量。其中2,4,8分别表示稻纵卷叶螟的数量,20、40、80分别表示白背飞虱的数量。下同。

A, B: Root; C, D: Stem; E, F: Leaf. In “X→Y”, “X” represents the number of pests that first settled onto rice plant, “Y” represents the number of pests that later settled onto rice plant. “2, 4, 8” is the number of rice leafhopper, *Cnaphalocrocis medinalis* and 20, 40, 80 is the number of white-backed rice planthopper, *Sogatia furcifera*. The same below.

表 1 不同序列接虫方式与对照（或同时接虫处理）相比增加或减少百分率（%）
Table 1 Increase or decrease percentage comparing sequential infestation of two insects with control (or with infestation at the same time) (%)

接虫方式 Ways of infestation	蔗糖含量（%） Content of sucrose(%)			淀粉含量（%） Content of starch(%)			SS 活性（IU/L） SS activities (IU/L)			SPS 活性（IU/L） SPS activities (IU/L)		
	根	茎	叶	根	茎	叶	根	茎	叶	根	茎	叶
	Root	Stem	Leaf	Root	Stem	Leaf	Root	Stem	Leaf	Root	Stem	Leaf
2→20	-9.0 (+6.6)	-20.1 (-17.0)	-12.3 (+1.5)	-9.9 (+8.7)	-6.4 (-1.8)	-6.9 (-2.0)	-9.5 (+1.9)	-5.2 (-0.9)	-10.2 (+5.0)	-9.9 (-1.0)	-10.5 (+0.3)	-6.9 (+2.5)
4→40	-25.8 (-3.0)	-26.0 (-19.1)	-21.1 (+0.1)	-26.2 (+18.4)	-11.8 (+3.6)	-13.5 (-4.1)	-13.1 (+6.7)	-6.8 (+4.2)	-10.7 (+11.3)	-12.1 (+0.5)	-11.1 (+1.8)	-8.4 (+5.4)
8→80	-30.4 (-16.8)	-26.5 (-15.3)	-34.2 (+8.8)	-30.7 (-6.7)	-52.4 (+1.6)	-20.2 (-14.1)	-14.2 (+6.4)	-8.1 (+7.3)	-11.7 (+12.8)	-16.4 (+3.5)	-11.9 (+3.5)	-10.6 (+6.8)
20→2	-12.8 (+0.2)	-15.1 (-15.3)	-15.9 (+6.6)	-11.7 (+13.6)	-18.4 (-9.6)	-15.5 (-7.7)	-9.0 (+8.5)	-5.2 (-0.1)	-12.3 (+9.3)	-10.4 (+1.7)	-10.3 (+1.8)	-3.7 (+6.7)
40→4	-21.2 (-9.1)	-19.0 (-6.3)	-27.9 (-3.0)	-23.1 (+10.1)	-22.7 (-16.2)	-22.9 (-9.9)	-12.7 (+5.3)	-10.4 (+0.9)	-13.4 (+6.4)	-11.5 (+0.2)	-11.1 (+0.7)	-9.3 (+4.9)
80→8	-25.6 (+15.9)	-21.1 (-3.2)	-37.1 (-16.8)	-27.9 (+3.9)	-35.6 (-17.6)	-24.3 (-18.4)	-13.3 (+3.8)	-11.7 (-0.8)	-13.6 (+0.5)	-14.1 (+5.0)	15.0 (-0.2)	-12.9 (+2.9)

注：括号内为不同接虫方式与同时接虫处理增加或减少百分率（%）。
Increase or decrease percentage comparing sequential infestation of two insects with infestation at the same time in parentheses (%).

螟的处理中,随着接虫量的增加蔗糖含量有增加的趋势,而先接白背飞虱的处理中,随接虫量的增加,蔗糖含量逐渐降低(表 1)。对先接稻纵卷叶螟的处理进行间隔天数间多重比较表明,间隔 24 d 的处理有最大值,比同时接虫处理高 6.08%。而先接白背飞虱的处理在间隔 24 d 的处理中有最小值,比同时接虫处理降低 11.63%。通过以上两种接虫方式的比较可知,蔗糖含量均随接虫量的增加而降低,但是先接白背飞虱的处理下降的程度大于先接稻纵卷叶螟的处理;而随着接虫间隔天数的增加,先接稻纵卷叶螟的处理蔗糖含量有上升的趋势,先接白背飞虱的处理反之。

2.1.2 淀粉含量变化 图 2 (A, B) 根部淀粉含量二因素方差分析表明,不同接虫处理之间均有显著性差异,与对照相比淀粉含量均随着接虫量的增加而显著降低。与同时接虫处理比较表明,在先接稻纵卷叶螟的处理中,4→40 的处理有最

大值,而先接白背飞虱的处理中,淀粉含量均高于同时接虫处理,但随接虫量的增加有降低趋势(表 1)。对先接稻纵卷叶螟的处理进行间隔天数间多重比较表明,间隔 24 d 的处理有最小值,比同时接虫处理低 4.60%;而在先接白背飞虱的处理间隔 6、12 和 24 d 的处理分别比同时接虫的处理增加 9.38%、6.99%和 2.68%。由此可知,随着间隔天数的增加先接稻纵卷叶螟的处理根部淀粉含量有下降趋势,而先接白背飞虱的处理反之。

图 2 (C, D) 茎部的淀粉含量二因素方差分析表明,两种不同的接虫方式中,淀粉含量受接虫间隔天数和接虫量以及两者交互作用的显著影响。多重比较表明,随着接虫量的增加,淀粉含量与对照相比显著降低;与同时接虫处理相比,先接稻纵卷叶螟的处理中,4→40 有最大值,而先接白背飞虱的处理中淀粉含量均低于同时接虫处理,并且随接虫量的增加呈下降趋势。间

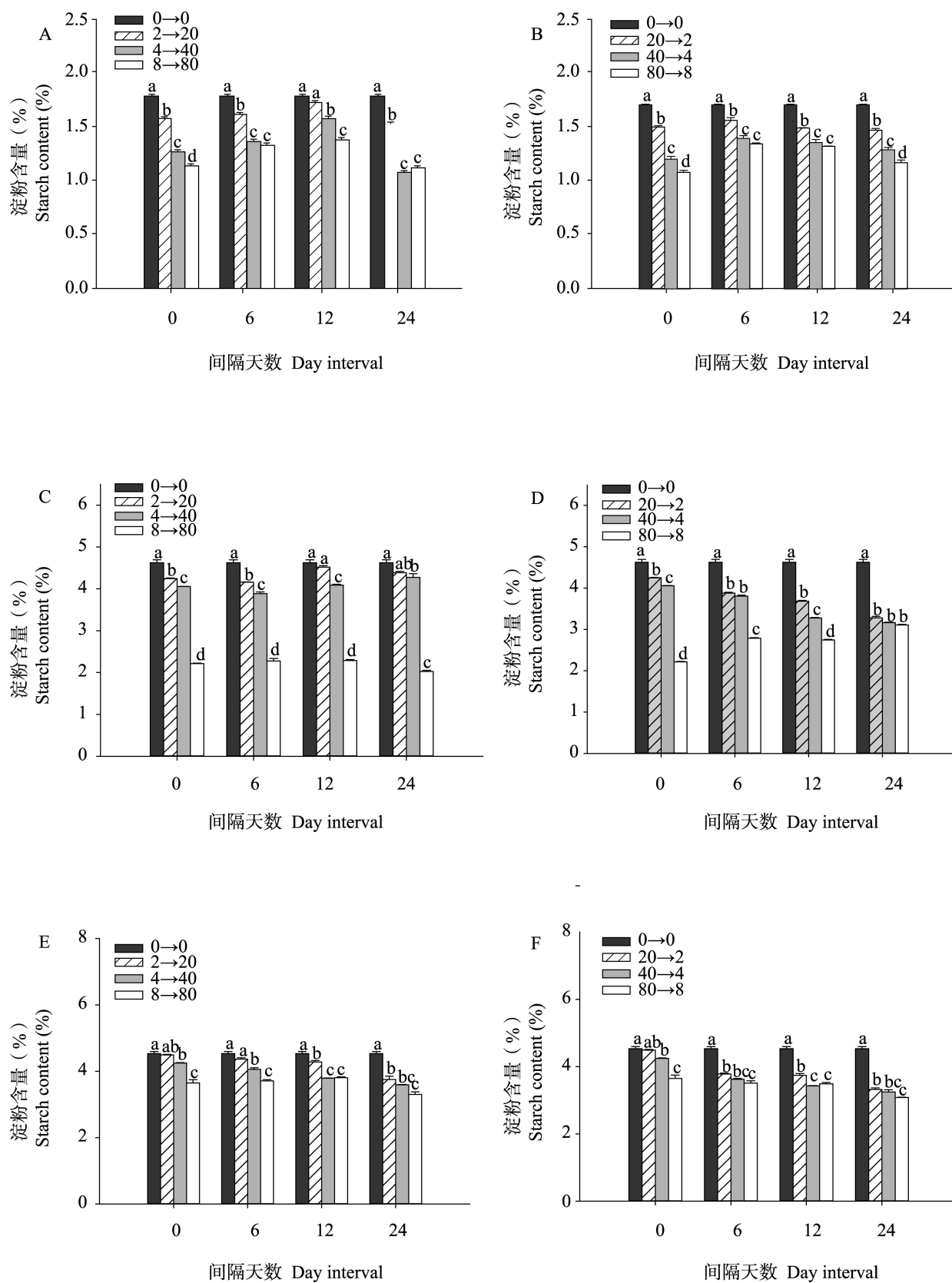


图 2 两种害虫序列为害与间隔天数对水稻淀粉含量的影响

Fig. 2 Effects of sequential infestation of two insects and their day intervals on content of starch

隔天数间多重比较表明, 在先接稻纵卷叶螟的处理中, 各间隔天数处理与同时接虫处理之间差异不明显, 而在先接白背飞虱的处理中, 间隔 6、12 和 24 d 的处理分别比同时接虫的处理低 6.9%、11.6% 和 12.6%。由此可知, 先接白背飞虱的处理随着间隔天数的增加, 虫害对茎部淀粉含量的影响要大于先接稻纵卷叶螟处理。

图 2 (E, F) 叶片淀粉含量二因素方差分析表明, 不同序列接虫处理之间存在显著性差异。两种接虫方式淀粉含量与对照相比均随着虫量增加而降低。与同时接虫处理比较表明, 序列接虫处理的淀粉含量均低于同时接虫处理, 且随着接虫量的增加呈下降趋势 (表 1)。另外, 随着间隔天数的增加, 叶片中淀粉含量逐渐下降, 在先接稻纵卷叶螟的处理中, 间隔 6 d、12 d 与同时接虫的处理差异性不显著, 而 24 d 的处理则比同时接虫的处理低 10.31%。对先接白背飞虱的处理进行间隔天数间多重比较表明, 间隔 6、12 和 24 d 的处理分别比同时接虫的处理低 5.55%、7.14% 和 13.29%。由以上分析可知, 先接稻纵卷叶螟的处理对叶片淀粉含量的影响要轻于先接白背飞虱的处理。

2.1.3 蔗糖合成酶 (SS) 变化 图 3 (A, B) 水稻根部 SS 二因素方差分析表明, 在接虫间隔天数、虫量之间均存在显著差异。两种接虫方式中, 随着接虫量的增加, SS 活性与对照相比均显著降低, 各序列接虫处理 SS 活性均高于同时接虫处理, 但在先接稻纵卷叶螟的处理中, SS 活性有增加趋势, 而在先接白背飞虱的处理中有下降趋势 (表 1)。间隔天数间多重比较表明, 在先接稻纵卷叶螟的处理中随着间隔天数的增加, SS 活性有上升趋势, 而先接白背飞虱的处理则反之。

图 3 (C, D) 茎部 SS 活性二因素方差分析表明, 在接虫间隔天数、虫量之间均存在显著性差异。密度间多重比较表明, 两种接虫方式中, SS 活性与对照相比, 均随着接虫量的增加而降低; 与同时接虫处理相比, 先接稻纵卷叶螟的处理中随接虫量的增加 SS 活性逐渐增加, 且 2→20

的处理有最小值, 而先接白背飞虱的处理中 80→8 的处理有最小值 (表 1)。先接稻纵卷叶螟的处理中对间隔天数进行多重比较表明, 间隔 24 d 的处理有最大值, 比同时接虫的处理高 5.36%。而先接白背飞虱的处理中, 间隔天数间没有显著性差异。

图 3 (E, F) 水稻叶片中 SS 活性二因素方差分析表明, 间隔接虫天数、虫量之间均存在显著的影响, 并且两者对 SS 活性有显著的交互作用。密度间多重比较表明, 两种接虫方式中, SS 活性与对照相比均随着接虫量的增加而降低; 各序列接虫处理 SS 活性均高于同时接虫处理, 并且在先接稻纵卷叶螟的处理中, 随接虫量的增加 SS 活性呈增加趋势, 而先接白背飞虱的处理反之 (表 1)。间隔天数间多重比较表明, 在先接稻纵卷叶螟的处理中, 随着间隔天数的增加, SS 活性逐渐上升, 间隔 24 d 的处理比同时接虫的处理高 8.56%。而先接白背飞虱的处理中, 间隔 24 d 的处理与同时接虫的处理间没有显著差异。

2.1.4 蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 变化 图 4 (A, B) 水稻根部蔗糖磷酸合成酶二因素方差分析表明受接虫间隔天数、虫量以及两者之间交互作用的显著影响。两种接虫方式中, 对密度进行多重比较表明, 随着接虫量的增加, SPS 活性与对照相比均显著下降; 各序列接虫处理与同时接虫处理相比, 随接虫量的增加 SPS 活性有增加趋势 (表 1)。但间隔天数间两种接虫方式差异性不明显。

图 4 (C, D) 水稻茎部蔗糖磷酸合成酶二因素方差分析表明, 先接稻纵卷叶螟和先接白背飞虱的处理组, 接虫间隔天数、接虫量均有显著的影响, 并且两者具有显著的交互作用。并且随着接虫量的增加, SPS 活性与对照相比呈下降趋势; 各序列接虫处理与同时接虫处理比较表明, 在先接稻纵卷叶螟的处理中 SPS 活性随接虫量的增加而增加, 而在先接白背飞虱的处理中反之 (表 1)。在先接稻纵卷叶螟的处理中, 间隔天数间多重比较表明, SPS 活性随着间隔天数的增加而增加, 间隔 24 d 的处理有最大值, 比同时

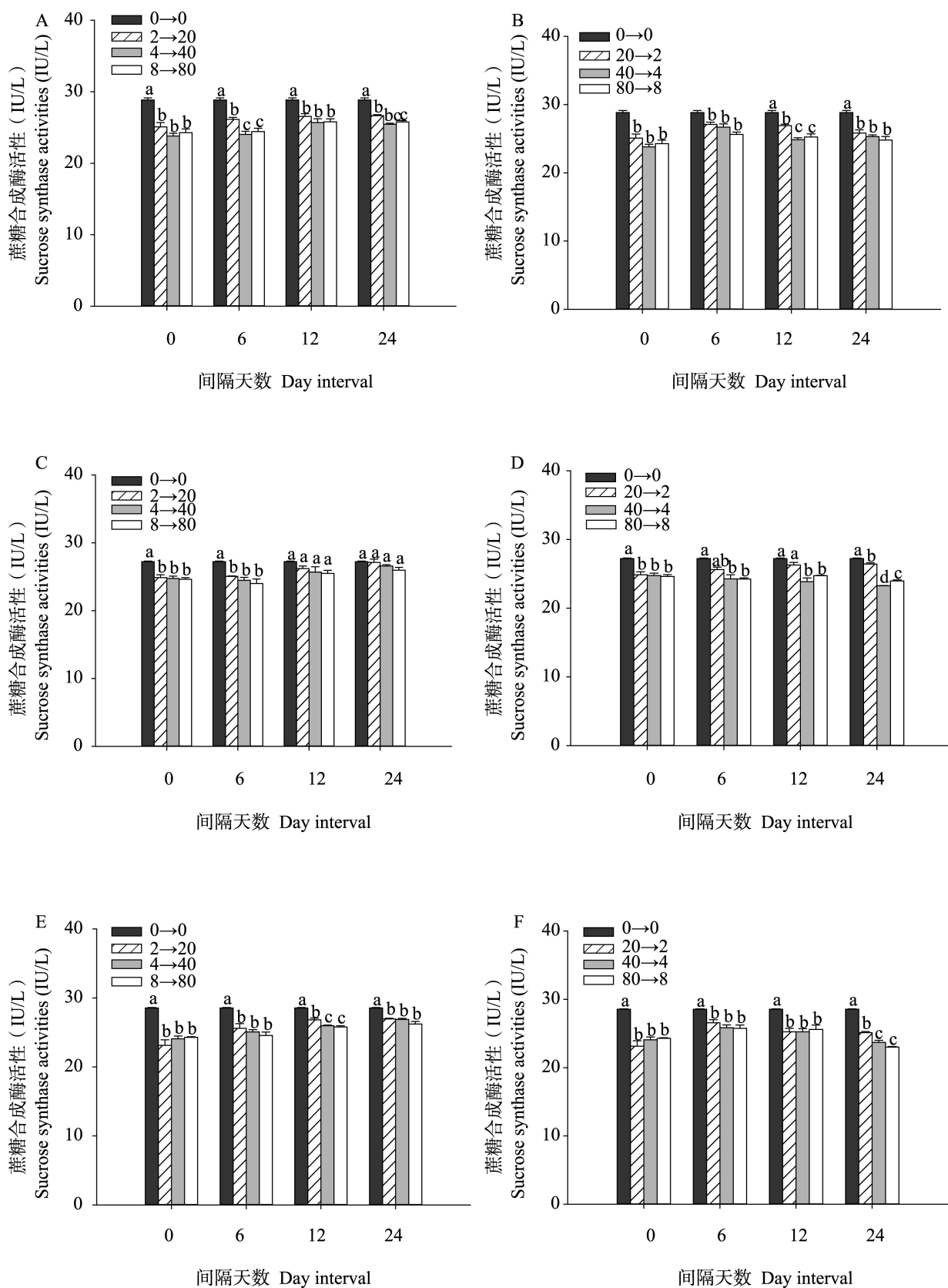


图3 两种害虫序列为害与间隔天数对水稻蔗糖合成酶活性的影响

Fig. 3 Effects of sequential infestation of two insects and their day intervals on content of SS activities

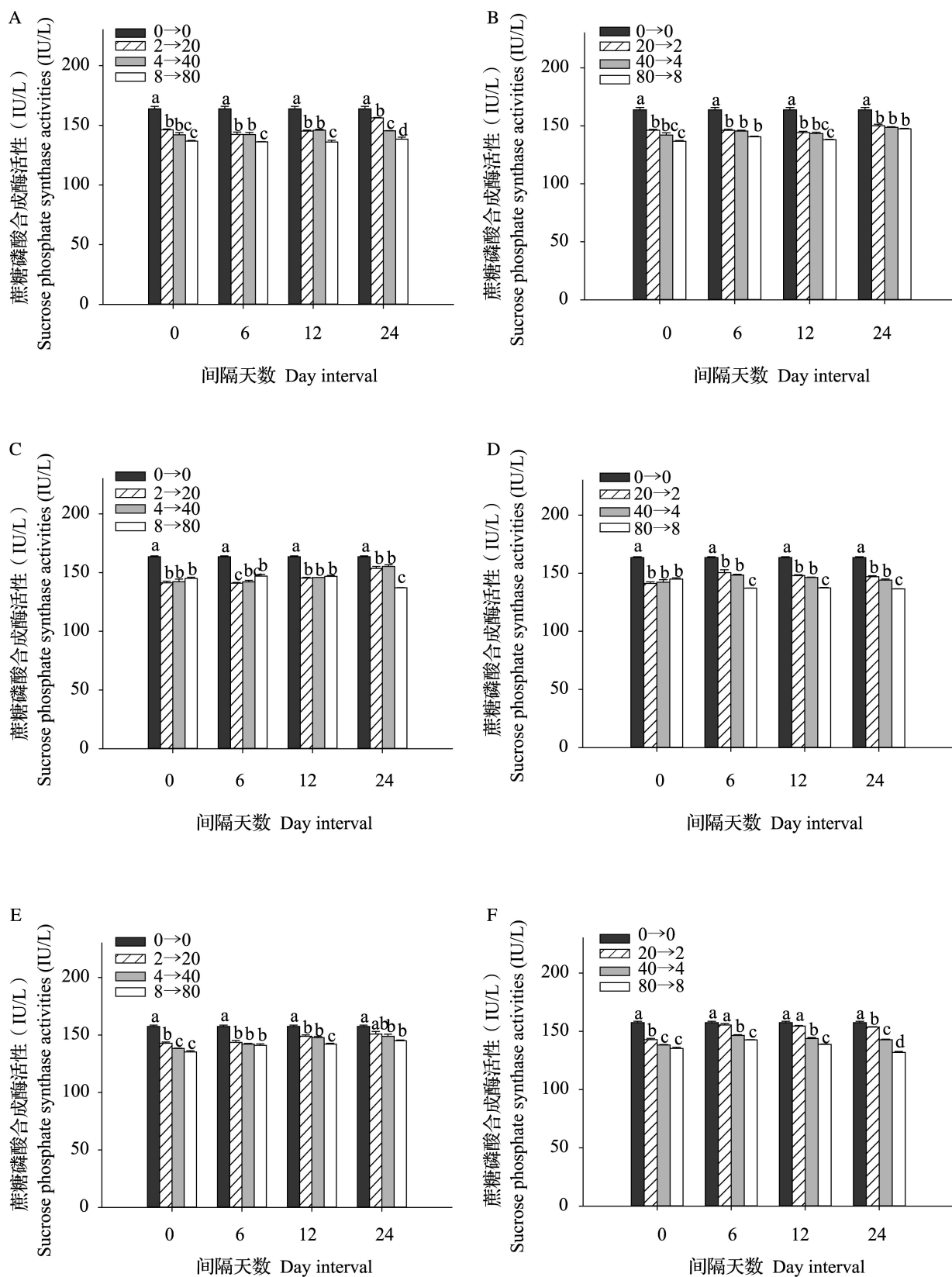


图4 两种害虫序列危害与间隔天数对水稻蔗糖磷酸合成酶活性的影响

Fig. 4 Effects of sequential infestation of two insects and their day intervals on content of sucrose phosphate synthase (SPS) activities

接虫处理高 2.94%。而先接白背飞虱的处理中, 间隔天数间多重比较发现, 在间隔 24 d 时, SPS 活性有最小值, 仅比同时接虫处理低 0.16%。

图 4 (E, F) 水稻叶片中的 SPS 活性二因素方差分析表明, 受接虫间隔天数、虫量以及两者之间交互作用的显著影响。在两种接虫方式的处理中, 密度间多重比较表明, SPS 活性与对照相比均随着接虫量的增加而降低; 各序列接虫处理与同时接虫处理比较表明, 在先接稻纵卷叶螟的处理中 SPS 活性随接虫量的增加而增加, 而在先接白背飞虱的处理中反之 (表 1)。在先接稻纵卷叶螟的处理中, 间隔天数间多重比较表明, SPS 活性随着间隔天数的增加而升高, 间隔 24 d 的处理有最大值, 比同时接虫的处理高 4.94%。而先接白背飞虱的处理中, 随着间隔天数的增加, SPS 活性变化趋势和先接稻纵卷叶螟的处理相反, 间隔 24 d 的处理比同时接虫的处理高 2.08%。

3 讨论

有研究表明水稻前期受害使器官形成和分化受到限制, 而且中期的受害可导致后期植株生活力的下降, 从而影响到后期生物量的积累 (郝树广等, 1997)。先接稻纵卷叶螟的处理中, 接稻纵卷叶螟的时期水稻正处于分蘖期, 对稻纵卷叶螟的为害具有补偿作用, 表现在对水稻生理和形态指标影响不明显, 对有些害虫甚至表现出超补偿作用 (胡国文等, 1993), 而后期水稻其自身的生长健壮, 硅质细胞积累, 对白背飞虱有更强的抗性, 这时候受白背飞虱危害后, 叶绿素不会受明显破坏, 基本保持正常的光合作用强度 (俞晓平等, 1990; 陈建明等, 2000, 2003a), 所以说在先接稻纵卷叶螟的处理中, 水稻可以在其生长前期通过自身的补偿作用减少稻纵卷叶螟的危害, 后期通过自身的物理及生理抗性抵御白背飞虱的危害, 从而达到恢复其正常生长的能力。而先接白背飞虱的处理中, 由于水稻也处于分蘖期, 此时褐飞虱取食粳稻 Nipponbare 和籼稻 TN1 后, 水稻的补偿能力均下降, 表现为稻株的高度、叶面积、光合作用速率和主茎干重等

指标均减少 (Rubia-Sanchez *et al.*, 1999), 另外有研究表明, 分蘖期水稻的营养条件正适合飞虱的取食, 此时褐飞虱危害对水稻的影响较重, 其为害程度要比剪分蘖处理对稻株的影响还要大, 即前者稻株的恢复比后者慢 (陈建明等, 2003b), 此时水稻受害可以有效分蘖数的减少, 最终导致有效穗数的减少 (梁家荣和陈学礼, 1990), 说明白背飞虱对分蘖期的水稻为害较稻纵卷叶螟重。由以上可以初步得出, 随着间隔天数的增加, 先接白背飞虱的处理对生理指标的影响要大于先接稻纵卷叶螟处理的原因。

在水稻体内, 蔗糖是碳源长距离运输的主要组分 (李合生, 2000), 同时水稻中还原糖 (主要是蔗糖) 含量与稻飞虱抗性的关系有多种说法, 大多数认为是有负效应, 即当水稻体内还原糖的含量升高, 对稻飞虱的抗性下降 (李汝铎等, 1996, 吴进才等, 2003)。在本实验中蔗糖含量随接虫量的增加显著降低, 表明水稻在受到为害后, 采取了主动提高对两迁害虫的抗性来减少自身的伤害。水稻受害虫为害后, 其光合作用是补偿作用的组成部分, 属于生理补偿, 而蔗糖是绿色叶片光合作用主要产物之一, 并且占据了光合作用所固定碳源的多数, 所以蔗糖含量的高低在一定程度上体现了水稻植株的补偿作用强度, 本实验中随着接虫量的增加, 蔗糖含量逐渐下降, 表明其补偿作用在一定程度上呈下降趋势。而随着间隔天数的增加, 在两种不同接虫方式处理中, 根部、茎部的蔗糖含量均有上升的趋势; 叶片中蔗糖含量在先接稻纵卷叶螟的低密度接虫处理中, 呈上升趋势, 而在先接白背飞虱的处理中呈下降趋势, 表明其补偿作用并没有像先接稻纵卷叶螟的处理一样, 随着间隔天数的增加而增加。同时水稻叶片形成的光合碳同化力主要用于合成蔗糖, 也是水稻的主要源组织, 所以叶片对于水稻的碳同化和生长起着不可替代的作用, 也是水稻补偿作用的主要贡献者, 因此在本试验中对于叶片生理指标的研究不可忽视。而 SPS 与蔗糖合成密切相关, 有研究表明, 植物组织中蔗糖合成的曲线与 SPS 的活性表达曲线基本一致, 即

SPS 的活力大小直接影响光合产物在淀粉与蔗糖之间的分配, SPS 活力越高, 蔗糖积累得越多 (Huber, 1983)。Harbron 等 (1981) 曾指出蔗糖磷酸合成酶可能是蔗糖合成途径中的一个重要控制点, 它的活性反应蔗糖生物合成途径的能力。Doehlert 和 Huber (1983) 对菠菜叶研究均表明, SPS 是影响大豆叶片中蔗糖合成的关键酶。李永庚等 (2001) 也发现 SPS 在小麦旗叶光合产物向蔗糖的转化中也起关键性的调节作用。本实验结果表明, 灌浆末期各组织内蔗糖含量随着接虫量的增加而降低, SPS 活性与各组织内蔗糖含量呈正相关, 这与前人研究的结果一致。而在间隔天数间对不同接虫方式进行比较发现, 大多数处理中根部和茎部蔗糖含量与 SPS 活性呈现负相关性 (除了先接稻纵卷叶螟的处理根部蔗糖含量与 SPS 活性正相关), 而叶片中蔗糖含量和 SPS 活性有正相关关系, 这也许是由于水稻的根部和茎部的作用异于叶片的作用, 并且其对生化物质的运输具有延后性, 同时, 参与蔗糖合成的还有其他酶类, 但是叶片中 SPS 在蔗糖合成过程中起主要作用。

许多研究表明植物在逆境条件下淀粉含量会下降 (Rijven, 1986; Keeling *et al.*, 1993; Umemoto *et al.*, 1995)。本研究结果表明, 水稻灌浆末期随着接虫量的增加, 各组织内淀粉含量显著下降, 这与前人的研究结果一致。光合作用是植物补偿作用的主要物质基础, 而淀粉是植物光合作用的重要产物, 淀粉和蔗糖之间可以互相转化, 所以说淀粉在一定程度上可以反映植物的补偿作用。本实验中先接稻纵卷叶螟的处理中, 茎部和叶片中淀粉含量随着间隔天数的增加, 整体呈上升趋势, 而先接白背飞虱的处理反之。说明随着间隔天数的增加, 先接稻纵卷叶螟的处理与先接白背飞虱的处理相比, 补偿作用有增强的趋势。而 SS 一般被认为是主要起降解蔗糖的作用, 但生育期的不同, 结果也会有些不同 (夏叔芳等, 1989)。叶片光合作用的产物以蔗糖为主, 成熟健康叶片的主要功能是蔗糖的合成与输出, 本研究结果表明, 灌浆末期水稻各组织

内 SS 随接虫量的增加总体呈下降的趋势, 与淀粉含量变化的趋势一致。而随着间隔天数的增加, 除在水稻茎部淀粉含量和 SS 活性正相关外, 根部和叶片中两者均呈负相关性。这可能是由于在受到不同为害方式为害后, 还有其他酶参与到储藏性的淀粉转变为蔗糖的这一过程, 或者为害激活了其他水解淀粉的酶类 (本实验中没有作研究)。而茎鞘部是水稻主要的临时库组织, 这里淀粉含量和 SS 正相关, 并且在先接稻纵卷叶螟的处理中, 随着间隔天数的增加淀粉含量逐渐增加, SS 活性也显著增加, 而先接白背飞虱的处理中淀粉含量和 SS 活性均显著降低。

由以上对不同为害方式对水稻各组织生理指标的研究可以得出结论: 先接稻纵卷叶螟的处理随着接虫间隔天数的增加, 虫害对于水稻的伤害可以逐渐减小; 而如果先接白背飞虱, 则随着间隔天数的增加, 虫害对水稻的伤害则逐渐增大。由此在这两种害虫防治实践中如果前期白背飞虱发生放宽了防治, 则对后期三代稻纵卷叶螟防治应从严控制。相反如果稻纵卷叶螟发生在前, 白背飞虱发生在后, 均可适当放宽防治。至于两种害虫序列为害的防治指标有待经多年的室内和田间试验确定。

参考文献 (References)

- Doehlert DC, Huber SC, 1983. Regulation of spinach leaf sucrose phosphate synthase by glucose-6 phosphate, inorganic phosphate and pH. *Plant Physiol.*, 73(4): 989-994.
- Huber SC, 1983. Role of sucrose phosphate synthase in partition of carbon in leaves. *Plant Physiol.*, 71 (4): 818-821.
- Huber SC, Huber JL, 1996. Role and regulation sucrose phosphate synthase in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 47 (1): 431-445.
- Harbron S, Foyer C, Walker D, 1981. The purification and properties of sucrose-phosphate synthetase from spinach leaves: the involvement of this enzyme and fructose bio-phosphatase in the regulation of sucrose biosynthesis. *Arch. Biochem. Biophys.*, 212 (1): 237-246.
- Keeling PL, Bacon PJ, Holt DC, 1993. Elevated temperature reduces starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase. *Planta*, 191(3): 342-348.

- McCollum TG, Huber DJ, Cantliffe DJ, 1988. Soluble sugar accumulation and activity of related enzymes during muskmelon fruit development. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 113 (3): 399-403.
- Rijven AHGC, 1986. Heat inactivation of starch synthase in wheat endosperm tissue. *Plant Physiology*, 81(2): 448-453.
- Rubia-Sanchez E, Suzuki Y, Miyamoto K, Watanabe T, 1999. The potential for compensation of the effects of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* Sål. (Homoptera: Delphacidae) feeding on rice. *Crop Prot.*, 18 (1): 39-45.
- Umemoto T, Nakamura Y, Ishikura N, 1995. Activity of starch synthase and the amylose content in rice endosperm. *Phytochemistry*, 40(6): 1613-1616.
- 艾国民, 王恒亮, 1998. 水稻纵卷叶螟的综合防治技术. 农药, 37(5): 48-49. [Ai GM, Wang HL, 1998. Comprehensive control technology of *Cnaphalocrocis medinalis* Guenee. *Pesticides*, 37(5): 48-49.]
- 陈建明, 俞晓平, 陈俊伟, 吕仲贤, 程家安, 陶林勇, 郑许松, 徐红星, 2003a. 水稻植株光合作用能力的变化与其抗白背飞虱的关系. 核农学报, 17(6): 423-426. [Chen JM, Yu XP, Chen JW, Lv ZX, Cheng JA, Tao LY, Zheng XS, Xu HX, 2003a. Relationship between photosynthesis changes in leaves of rice plants infested by whitebacked planthopper, *sogatella furcifera* Horvath and its resistance. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 17(6): 423-426.]
- 陈建明, 俞晓平, 程家安, 吕仲贤, 郑许松, 徐红星, 2003b. 不同水稻品种对褐飞虱为害的耐性和补偿作用评价. 中国水稻科学, 17(3): 265-269. [Chen JM, Yu XP, Cheng JA, Lv ZX, Zheng XS, Xu HX, 2003b. Evaluation for tolerance and compensation of rice varieties to infesting of brown planthopper, *nilaparvata lugens*. *Chinese Journal of Rice Science*, 17(3): 265-269.]
- 陈建明, 俞晓平, 葛秀春, 吕仲贤, 程家安, 颜红岚, 刘光杰, 郑许松, 陶林勇, 孔令军, 2000. 水稻植株防御白背飞虱为害的某些生理反应. 中国水稻科学, 14(1): 43-47. [Chen JM, Yu XP, Ge XC, Lv ZX, Cheng JA, Yan HL, Liu GJ, Zheng XS, Tao LY, Kong LJ, 2000. Some physiological changes of rice plants infested by the white-black planthopper, *sogatella furcifera*. *Chinese Journal of Rice Science*, 14(1): 43-47.]
- 郝树广, 程遐年, 罗跃进, 1997. 褐飞虱为害水稻不同生育期对产量的影响. 植物保护学报, 24(4): 321-325. [Hao SG, Cheng XN, Luo YJ, 1997. Impact of *Nilaparvata lugens*'s damage to different growth stages of rice on production. *Journal of Plant Protection*, 24(4): 321-325.]
- 胡国文, 郭玉杰, 李绍石, 1993. 中国稻纵卷叶螟的治理. 北京: 中国农业科技出版社. 45-50. [Hu GW, Guo YJ, Li SS, 1993. Management of *Cnaphalocrocis medinalis* Guenee in China. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press. 45-50.]
- 梁家荣, 陈学礼, 1990. 白背飞虱危害损失的通径分析及防治指标研究. 江苏农业科学, (5): 36-38. [Liang JR, Chen XL, 1990. Path analysis of damage loss and its control index of *Sogatella furcifera*. *Jiangsu Agricultural Sciences*, (5): 36-38.]
- 李合生, 2000. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社. 194-195. [Li HS, 2000. Plant physiological and biochemical experiments and technology. Beijing: Higher Education Press. 194-195.]
- 李汝铎, 丁锦华, 胡国文, 苏德明, 1996. 褐飞虱及其种群管理. 上海: 复旦大学出版社. 74-76. [Li RD, Ding JH, Hu GW, Su DM, 1996. *Nilaparvata lugens* and its population management. Shanghai: Fudan University Press. 74-76.]
- 李永庚, 于振文, 姜东, 余松烈, 2001. 冬小麦旗叶蔗糖和籽粒淀粉合成动态及与其有关的酶活性的研究. 作物学报, 27(5): 658-644. [Li YG, Yu ZW, Jiang D, Yu SL, 2001. Studies on the dynamic changes of the synthesis of sucrose in the flag leaf and starch in the grain and related enzymes of high-yielding wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 27(5): 658-644.]
- 卢兆成, 赵海英, 朱庆松, 李继红, 范学军, 2005. 稻纵卷叶螟发生的影响因素及防治措施. 安徽农业科学, 33(5): 787-811. [Lu ZC, Zhao HY, Zhu QS, Li JH, Fan XJ, 2005. Influence factors and control measures of *Cnaphalocrocis medinalis* Guenee's occurrence. *Anhui Agricultural Sciences*, 33(5): 787-811.]
- 沈君辉, 尚金梅, 刘光杰, 2003. 中国的白背飞虱研究概况. 中国水稻科学, 17(增刊): 7-22. [Shen JH, Shang JM, Liu GJ, 2003. Management of the whitebacked planthopper, *sogatella furcifera* in China: A Mini-review. *Chinese Journal of Rice Science*, 17(Suppl): 7-22.]
- 申效诚, 张桂芬, 赵白鸽, 薛俊杰, 1988. 稻纵卷叶螟研究的国内外概况. 中国植保导刊, (03): 34-35. [Shen XC, Zhang GF, Zhao BG, Xue JJ, 1988. Studies on *Cnaphalocrocis medinalis* Guenee domestic and foreign survey. *Chinese Plant Protection*, (03): 34-35.]
- 唐启义, 冯明光, 2002. 实用统计分析及其DPS数据处理系统. 北京: 科学出版社. 367-372. [Tang QY, Feng MG, 2002. Practical statistical analysis and its DPS data processing system. Beijing: Science Press. 367-372.]

- 唐启义, 胡国文, 唐健, 胡阳, 程家安, 1998. 白背飞虱猖獗频率增加与杂交稻面积增加的关系分析. 西南农业大学学报, 20(5): 456–459. [Tang QY, Hu GW, Tang J, Hu Y, Cheng JA, 1998. Analysis of the relationship between the increase and area of hybrid rice *sogatella furcifera* rampant frequency increases. Journal of Southwest Agricultural University, 20(5): 456–459.]
- 王兴涛, 章东, 马丽云, 鞠仙明, 2005. 水稻纵卷叶螟特大发生原因及防治对策. 上海农业科技, (2): 117–119. [Wang XT, Zhang D, Ma LY, Ju XM, 2005. The cause and control of the serious occurrence of *Cnaphalocrocis medinalis Guenee*. Shanghai Agricultural Sciences, (2): 117–119.]
- 韦伟, 谢发红, 姚为广, 2005. 稻纵卷叶螟演变规律和控害措施. 安徽农学通报, 11(1): 54–55. [Wei W, Xie FH, Yao WG, 2005. The evolution regularity and control measure of rice leaf roller. Anhui Agricultural Science Bulletin, 11(1): 54–55.]
- 吴进才, 梁家荣, 张凤举, 葛玉林, 1995. 水稻三种害虫组合侵害及对籽粒生长的影响. 昆虫学报, 38(1): 30–37. [Wu JC, Liang JR, Zhang FJ, Ge YL, 1995. Effects of three kinds of insect pests on rice seed growth and its effect on grain growth. Acta Entomologica Sinica, 38(1): 30–37.]
- 吴进才, 许俊峰, 冯绪猛, 刘井兰, 邱慧敏, 罗时石, 2003. 稻田常用农药对三个水稻品种生理生化的影响. 中国农业科学, 36(5): 536–541. [Wu JC, Xu JF, Feng XM, Liu J, Qiu HM, Luo SS, 2003. Impacts of pesticides on physiology and biochemistry of rice. Scientia Agricultura Sinica, 36(5): 536–541.]
- 夏叔芳, 徐健, 苏丽英, 於新建, 1989. 水稻叶片的蔗糖合成酶. 植物生理学报, 15(3): 239–243. [Xia SF, Xu J, Su LY, Yu XJ, 1989. Sucrose synthase of rice leaves. Plant Physiology Journal, 15(3): 239–243.]
- 熊福生, 高煜珠, 詹勇昌, 李国锋, 1994. 植物叶片蔗糖、淀粉积累与其降解酶活性关系研究. 作物学报, 20(1): 52–57. [Xiong FS, Gao YZ, Zhan YC, Li GF, 1994. Relationship between sucrose, starch accumulation and degradation enzyme activity of plant leaves. Acta Agronomica Sinica, 20(1): 52–57.]
- 许瑞秋, 1997. 1996 年稻纵卷叶螟大发生特点和原因分析. 植保技术与推广, 17(3): 14–15. [Xu RQ, 1997. The characteristics of the *Cnaphalocrocis medinalis Guenee*'s occurrence and the analysis of causes. Plant protection technology and extension, 17(3): 14–15.]
- 俞晓平, 巫国瑞, 胡萃, 1990. 水稻品种对白背飞虱耐性和抗生性的研究. 植物保护学报, 17(4): 327–330. [Yu XP, Wu GR, Hu C, 1990. Studies on rice varieties' tolerance and antibiosis to *Sogatella furcifera*. Journal of Plant Protection, 17(4): 327–330.]
- 张明方, 李志凌, 2002. 高等植物中与蔗糖代谢相关的酶. 植物生理学通讯, 38(3): 289–295. [Zhang MF, Li ZL, 2002. Sucrose-Metabolizing enzymes in higher plants. Plant Physiology Communications, 38(3): 289–295.]
- 朱凤生, 陈海新, 徐金妹, 张国林, 1999. 1998 年稻纵卷叶螟大发生原因及防治对策. 江苏农业科学, (3): 40. [Zhu FS, Chen HX, Xu JM, Zhang GL, 1999. Great causes and measures of prevention and cure of *Cnaphalocrocis medinalis Guenee*. Jiangsu Agricultural Sciences, (3): 40.]
- 邹寿发, 黄建民, 1997. 稻飞虱田间种群变化分析. 植保技术与推广, 17(1): 9–11. [Zhou SF, Huang JM, 1997. Analysis of the change of rice planthopper field population. Plant protection technology and extension, 17(1): 9–11.]
- 周祖富, 黎兆安, 2005. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社. 83–85. [Zhou ZF, Ni ZA, 2005. Experimental guidance of Plant Physiology. Beijing: China Agricultural University Press. 83–85.]