

# 麦长管蚜在高 CO<sub>2</sub> 浓度下生长的抗性与感性小麦品种上的取食行为

张广珠<sup>1,2</sup>, 胡春祥<sup>1,\*</sup>, 苏建伟<sup>2</sup>, 戈 峰<sup>2</sup>

(1. 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040, 2. 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理国家重点实验室, 北京 100101)

**摘要:** 在加倍 CO<sub>2</sub> 浓度(0.7 mL/L)的人工气候箱中培养小麦感蚜品种(铭贤 169)和抗蚜品种(KOK1679)幼苗 30d, 正常 CO<sub>2</sub> 浓度(0.35 mL/L)处理为对照。应用刺探电位图谱(EPG)技术对麦长管蚜 *Sitobion avenae* (Fab.), 在苗期小麦上的取食行为进行了比较研究。结果表明: 蚜虫在加倍 CO<sub>2</sub> 浓度下生长的 2 个小麦品种上的取食过程中, 电势降落次数(pd 波个数)显著增加, 刺探总时间(C 波总时间)显著延长, 首次出现在小麦韧皮部取食的时间(E2)显著滞后, 被动取食持续时间(E2 波的总时间)显著拉长。因此, 加倍 CO<sub>2</sub> 浓度可能通过影响小麦而对麦长管蚜的取食行为产生了明显的间接影响。

**关键词:** 麦长管蚜; 小麦; 取食行为; 升高 CO<sub>2</sub> 浓度; 刺探电位图谱技术

文章编号: 1000-0933(2009)09-4745-08 中图分类号: Q142, Q968 文献标识码: A

## Electrical penetration graph (EPG) of feeding behavior of *Sitobion avenae* (Fab.) on resistant and susceptible wheat plants grown under elevated CO<sub>2</sub> concentration

ZHANG Guang-Zhu<sup>1,2</sup>, HU Chun-Xiang<sup>1</sup>, SU Jian-Wei<sup>2</sup>, GE Feng<sup>2</sup>

<sup>1</sup> School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

<sup>2</sup> State Key Laboratory of Integrated Management of Pests and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100101, China

*Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(9): 4745 ~ 4752.

**Abstract:** Two wheat varieties, MY169 (susceptible) and KOK1679 (resistant) were planted in controlled chambers under elevated CO<sub>2</sub> (0.7 mL/L) and ambient CO<sub>2</sub> concentrations (0.35 mL/L, as control) conditions for 30 d. Feeding behaviors of wheat aphids, *Sitobion avenae* (Fabricius), on seedling plants were observed and recorded with electrical penetration graph (EPG). Increased number of potential drop waveform (pd waveform), prolonged total time of mechanical stylet penetration (total time of C waveform), delayed initial time of 1st probing from phloem (time to 1st E2 waveform) and extended sustaining time of passive ingestion were observed in *S. avenae* fed on wheat plants grown under elevated CO<sub>2</sub> than that under ambient CO<sub>2</sub> condition. The change of feeding behavior of wheat aphids was probably resulted from the change of host plants grown under elevated CO<sub>2</sub> concentration condition.

**Key Words:** *Sitobion avenae* (Fab.); wheat; feeding behavior; elevated CO<sub>2</sub>; electrical penetration graph (EPG)

随着现代工业的发展, 人类的活动特别是矿物燃料的大量使用和植被的严重破坏, 导致大气 CO<sub>2</sub> 浓度持续上升, 目前已上升到约 0.379 mL/L; 估计到 21 世纪末, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度可能增至 0.54 ~ 0.97 mL/L [IPCC,

**基金项目:** 国家重点基础研究发展计划(973 计划)资助项目(2006CB102002); 国家自然科学基金面上资助项目(30770382); 国家公益性行业科研专项经费资助项目(200803005); 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD08A07-3-2)

收稿日期: 2008-10-29; 修订日期: 2009-02-17

致谢: 感谢北京市农林科学研究院植物保护研究所张帆研究员提供 EPG 实验仪器。

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hcx386@163.com

2007]<sup>[1]</sup>。CO<sub>2</sub>是植物光合作用的原料和重要的温室气体,它的增加势必对地球上的生物和生态系统产生深刻的影响,因而受到人们的关注<sup>[2]</sup>。

大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高能够改变植物的组成结构,如杨松涛等通过在 CO<sub>2</sub> 正常浓度(0.35 mL/L)和倍增(0.7 mL/L)条件下,对小麦、半野生小麦、大麦、野大麦、水稻、野生稻、谷子、狗尾草、高粱和玉米等 10 种禾本科植物幼苗期叶片形态结构进行比较研究,发现在 CO<sub>2</sub> 浓度倍增条件下,除野生大麦和玉米外,其它几种禾本科植物的叶片厚度普遍增加,表皮细胞密度下降<sup>[3]</sup>。韩梅等研究表明,当 CO<sub>2</sub> 浓度升高时,9 种 C3 植物中有 7 种植物的叶片总厚度增加,而 C4 植物叶片厚度减少<sup>[4]</sup>。Pritchard 等对 16 种植物叶片厚度与 CO<sub>2</sub> 浓度关系的分析表明:81% 的叶片厚度增加,19% 无变化<sup>[5]</sup>。Rogers 等<sup>[6]</sup>和 Gaudillere 和 Mousseau<sup>[7]</sup> 也发现,CO<sub>2</sub> 浓度升高使大豆和欧洲栗的栅栏组织层数增加。CO<sub>2</sub> 浓度增加导致植物组织结构的改变,从而有可能对植食性昆虫特别是刺吸式口器昆虫的取食行为产生影响,但这方面的研究报道很少。

刺探电位图谱(electrical penetration graph,EPG)是由 McLean 和 Kinsey 发明,Tjallingii<sup>[8]</sup> 进一步将其改造为带有 109Ω 输入阻抗的直流系统而发展起来的技术。EPG 可以准确地记录刺吸式口器昆虫口针在寄主组织中的刺探行为和位置,使昆虫口针在叶片内的活动转化成一种看得见的信号<sup>[8]</sup>。根据昆虫的取食情况可以分析植物不同的组织对昆虫的影响,结合其他实验技术,它可以和昆虫口针在特定植物层次的刺探行为联系起来,帮助认识植物与刺吸式昆虫之间相互作用的机制<sup>[9]</sup>。目前,EPG 技术已成功地对多种刺吸式昆虫的取食行为进行了研究,如甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae*<sup>[10]</sup>、棉蚜 *Aphis gossypii*<sup>[11]</sup>、大豆蚜 *A. glycine*<sup>[12]</sup>、蚕豆蚜 *A. fabae*<sup>[13,14]</sup>、烟粉虱 *Bemisia tabaci*<sup>[15]</sup>、温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum*<sup>[16]</sup> 等。刘向东等用 EPG 技术研究了棉蚜在转 Bt 基因单价棉、转 Bt 与豇豆胰蛋白酶抑制剂基因双价棉和常规棉上的取食行为<sup>[17]</sup>。张鹏飞等研究棉蚜获得黄瓜花叶病毒的行为<sup>[18]</sup>。胡想顺分析了麦长管蚜在 3 个小麦品种上取食行为比较<sup>[19]</sup>。由于该技术能够长时间连续监测刺吸式口器昆虫的行为,从而可为寄主的喜好程度、寄主的抗虫性大小及抗虫位置等的鉴定提供依据。

麦长管蚜(*Sitobion avenae* Fab.)是我国小麦上的优势蚜虫种群,除直接取食危害外,还可传播病毒病,分泌蜜露遮盖叶片影响光合作用。由于其繁殖力高,世代周期短,危害严重,因此威胁着我国的小麦生产<sup>[20]</sup>。前期的研究表明,麦长管蚜在 CO<sub>2</sub> 浓度升高下种群数量增加、危害加重<sup>[21]</sup>。至于其产生的机理,目前主要从 CO<sub>2</sub> 浓度升高对小麦体内的营养变化与麦长管蚜生长发育和繁殖关系等进行探讨<sup>[22]</sup>。因此非常有必要进一步从小麦组织结构变化对麦长管蚜取食行为影响进行分析。

小麦品种 KOK-1679 和铭贤 169 是常见的试验品种,其中 KOK-1679 常作为培育高抗蚜、高产新品种的亲本材料<sup>[23]</sup>并用于研究小麦旗叶和穗部吡啉生物碱含量与抗麦长管蚜关系<sup>[24]</sup>;铭贤 169 因其高感性而用于分析小麦农家品种大籽糙抗条锈性的遗传<sup>[25]</sup>和小麦上麦蚜及其天敌的数量变动<sup>[26]</sup>。本文以正常和加倍 CO<sub>2</sub> 浓度为作用因子,上述 2 个品种为研究对象,应用 EPG 技术对麦长管蚜在加倍 CO<sub>2</sub> 浓度下生长的 2 个小麦品种上的取食行为进行了研究,阐明大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对麦长管蚜取食行为影响的可能机制,为未来 CO<sub>2</sub> 浓度下小麦抗性品种的培育和麦长管蚜的生物防治提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试小麦培养与 CO<sub>2</sub> 浓度处理

小麦品种铭贤 169 和 KOK-1679,由中国农业科学研究院植物保护研究所提供。小麦种子种在 6cm × 8 cm × 10 cm 的塑料花盆中,用沙:腐殖质:黑壤土 = 1:3:3 作为培养基,放入光照培养箱内培养。培养条件维持在温度(白天 20℃,夜晚 18℃)、光照(L:D = 16 h:8 h)、相对湿度((60 ± 10)%)。根据麦苗生长的需求定量浇水。当麦苗生长至 30 日龄时用于本实验。

按照国际研究惯例,设大气 CO<sub>2</sub> 浓度(0.35 mL/L)和加倍 CO<sub>2</sub> 浓度(0.7 mL/L)2 个 CO<sub>2</sub> 浓度处理。2 种小麦分别种在上述 2 个不同浓度 CO<sub>2</sub> 的光照培养箱。以 Ventostat810 型 CO<sub>2</sub> 浓度测控仪(Telaire Company, USA)监测和控制 CO<sub>2</sub> 浓度,普通钢瓶供给试验 CO<sub>2</sub> 气体,HPG280H 型人工气候箱(哈尔滨东联电子公司)为

试验空间,形成一个密闭式动态气室(closed-dynamic CO<sub>2</sub> chamber, CDCC)。该气室能很好地控制试验要求的 CO<sub>2</sub> 浓度、温度、湿度和光周期等环境条件,可用于研究 CO<sub>2</sub> 浓度变化对植物-昆虫系统的影响<sup>[27]</sup>。除 CO<sub>2</sub> 浓度不同外,其它培养条件一致。

## 1.2 供试虫源

麦长管蚜由中国农业科学院植物保护研究所提供。将其饲养在温度(白天 20℃,夜晚 18℃)、光照(L:D = 16 h:8 h)、相对湿度((60 ± 10)%)的光照培养箱内。饲养超过 3 代以后,取大小和日龄基本一致的无翅成蚜用于实验。

## 1.3 EPG 的转换、记录与分析

全部试验在约 25℃ 的室温下进行。采用 DC-EPG Giga-4 取食电位刺吸仪(荷兰瓦尔根大学制造),选择大小较一致的无翅麦长管蚜成虫与小麦苗分别连入生物电流放大器的昆虫电极和植物电极。昆虫电极是一段长 2 ~ 3 cm,直径 15 μm 的金丝,末端用水溶性导电银胶粘在蚜虫前胸背板上,植物电极插在植物生长的土壤中。麦长管蚜在同一试验条件下进行,每只蚜虫接在小麦从上数第 3 片叶子的背面,1 头成虫和 1 株植物只用于 1 个记录。整个记录系统置于法拉第金属屏蔽罩中以防止外源噪声影响记录。受试麦蚜饥饿 1h 后,每天上午 9 时开始 EPG 记录,连续记录 8h,每只蚜虫记录重复 20 次。蚜虫取食过程中,蚜虫本身的电阻以及口针所在植物组织或细胞的电位都会发生变化。以时间为横坐标,测量电位  $v_i$  为纵坐标输出的波型图就是 EPG 的波型纪录。EPG 记录信号通过 A/D 卡(DI-720 型,Dataq Instruments, Inc)和 WinDaq Lite Acquisition 软件(Dataq Instruments, Inc)记录到电脑硬盘中。EPG 波型分析参照 Tjallingii<sup>[28]</sup> 的方法,使用 WinDaq Waveform Browser 软件(Dataq Instruments, Inc)进行。根据波型和它们的发生顺序,选定一系列连续的或者非连续的指标来分析麦蚜的刺探行为(图 1)。

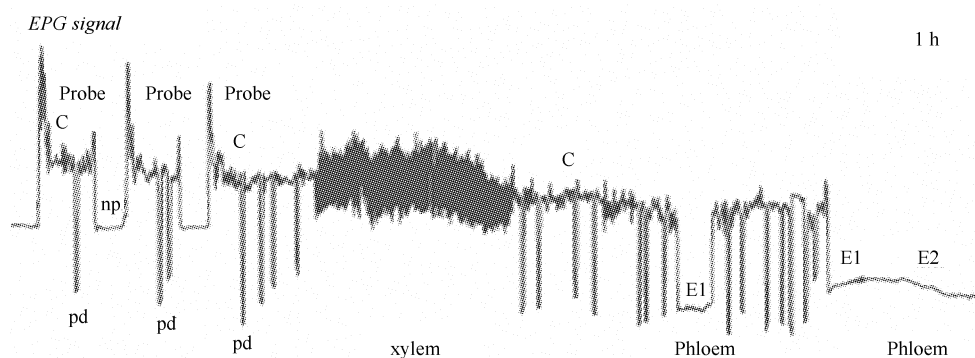


图 1 EPG 典型信号图谱(1h)<sup>[13]</sup>

Fig. 1 EPG signal recording (1 h)

主要波型包括 C 波、pd 波、E1 波和 E2 波。各波型生物学意义如下:

C 波 蚜虫刺探食物,口针启动,尝试穿透植物真皮和叶肉;

pd 波 蚜虫口针刺入叶肉细胞并向其中分泌水溶性唾液并取食细胞内容物;

E1 波 蚜虫口针刺入韧皮部筛管并向其中分泌水溶性唾液;

E2 波 蚜虫口针在韧皮部筛管内被动取食。

本实验主要统计 C 波、pd 波和 E 波(E1 + E2)的首次出现时间的早晚,持续时间的长短,出现次数的多少。

## 1.5 数据处理

所有数据在 Excel 和 SPSS13.0 软件中进行。本试验中的 2 个因子,即大气 CO<sub>2</sub> 浓度和小麦品种都影响着麦长管蚜的取食行为,因此采用双因子方差分析(Two-way ANOVAs)。2 种抗性小麦在 2 个不同 CO<sub>2</sub> 浓度条

件下的差异性比较选用 LSD 多重比较分析。各处理间的显著性差异均设为  $P < 0.05$  水平。

## 2 结果与分析

### 2.1 麦长管蚜取食 2 种小麦时的 4 种波型出现的次数

用 DC-EPG 系统记录到麦长管蚜在正常  $\text{CO}_2$  浓度和加倍  $\text{CO}_2$  浓度下生长的小麦取食过程中,均存在图 1 中的 C、pd、E1、E2 等 4 种基本波型。

通过对麦长管蚜取食 2 种小麦时 4 种波型出现次数的比较(表 1)表明,与对照相比,蚜虫在加倍  $\text{CO}_2$  浓度下生长的 2 个品种小麦上的 C 波、E2 波的次数均没有显著差异,但它们的电势降落次数 pd 波个数均极显著增加( $P < 0.05$ )。同时在  $\text{CO}_2$  加倍条件下,麦长管蚜取食抗性品种出现的 E1 波个数明显少于感性品种。而对照条件下,麦长管蚜取食抗性品种和感性品种出现的 4 种波型的数次均无明显差异。

表 1 麦长管蚜取食 2 种小麦时的 4 种波型出现次数的比较

Table 1 The frequency of C、E1、E2 and pd waveforms of *Sitobion avenae* fed on susceptible and resistance wheat plants grown under elevated and ambient  $\text{CO}_2$  concentrations

|                    | 加倍 $\text{CO}_2$ 浓度 Elevated $\text{CO}_2$ |                                | 正常 $\text{CO}_2$ 浓度 Ambient $\text{CO}_2$ |                                |
|--------------------|--------------------------------------------|--------------------------------|-------------------------------------------|--------------------------------|
|                    | 铭贤 169 MY169                               | KOK-1679                       | 铭贤 169 MY169                              | KOK-1679                       |
| C 波个数 Count of C   | 11.32 $\pm$ 5.56 <sup>a</sup>              | 9.88 $\pm$ 5.16 <sup>a</sup>   | 8.76 $\pm$ 5.65 <sup>a</sup>              | 9.52 $\pm$ 6.64 <sup>a</sup>   |
| E1 波个数 Count of E1 | 3.42 $\pm$ 4.13 <sup>a</sup>               | 1.50 $\pm$ 0.73 <sup>b</sup>   | 3.56 $\pm$ 2.57 <sup>a</sup>              | 2.65 $\pm$ 2.42 <sup>ab</sup>  |
| E2 波个数 Count of E2 | 2.58 $\pm$ 2.43 <sup>a</sup>               | 1.13 $\pm$ 0.34 <sup>a</sup>   | 2.87 $\pm$ 2.41 <sup>a</sup>              | 2.61 $\pm$ 2.14 <sup>a</sup>   |
| pd 波个数 Count of pd | 75.79 $\pm$ 31.79 <sup>a</sup>             | 66.1 $\pm$ 38.25 <sup>ab</sup> | 52.8 $\pm$ 34.94 <sup>bc</sup>            | 37.52 $\pm$ 22.63 <sup>c</sup> |

表中数据为 20 次重复的均值  $\pm$  标准误;同行数据后不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ ) The data in the table are Mean  $\pm$  SE (replicated 20 times). Different small letters in the same row show significant difference between treatments ( $P < 0.05$ )

### 2.2 麦长管蚜取食 2 种小麦时 4 种波型的首次出现时间

麦长管蚜取食加倍和对照  $\text{CO}_2$  浓度下生长的 2 种小麦 4 种波型的首次出现时间分析如下表 2 所示。麦蚜取食过程中首次出现 C 波、pd 波的时间没有显著差异。但麦蚜在取食加倍  $\text{CO}_2$  浓度下生长的抗性品种中的首次出现 E1 波、E2 波的时间明显退后。

$\text{CO}_2$  浓度加倍的条件下,感性品种首次出现 E1 波的时间显著早于抗性品种。但在正常浓度的  $\text{CO}_2$  条件下,两个品种首次出现 E1 波的时间没有显著性差异。加倍  $\text{CO}_2$  浓度下,抗性品种首次出现 E1 波的时间显著晚于对照,但是感性品种首次出现 E1 波的时间无显著差异。 $\text{CO}_2$  加倍条件下,抗性品种首次出现 E2 波的时间显著晚于对照,但是感性品种首次出现 E2 波的时间无显著差异。

表 2 麦长管蚜取食 2 种小麦时 4 种波型的首次出现时间比较

Table 2 The first time (s) of C、E1、E2 and pd waveforms of *Sitobion avenae* fed on susceptible and resistance wheat plants grown under elevated and ambient  $\text{CO}_2$  concentrations

|                                 | 加倍 $\text{CO}_2$ 浓度 Elevated $\text{CO}_2$ |                                   | 正常 $\text{CO}_2$ 浓度 Ambient $\text{CO}_2$ |                                  |
|---------------------------------|--------------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------------|----------------------------------|
|                                 | 铭贤 169 MY169                               | KOK-1679                          | 铭贤 169 MY169                              | KOK-1679                         |
| C 波首次出现时间 The first time of C   | 1175.10 $\pm$ 38.79 <sup>a</sup>           | 1698.93 $\pm$ 56.17 <sup>a</sup>  | 2281.96 $\pm$ 56.28 <sup>a</sup>          | 1390.01 $\pm$ 52.81 <sup>a</sup> |
| E1 波首次出现时间 The first time of E1 | 8217.03 $\pm$ 25.35 <sup>b</sup>           | 12414.59 $\pm$ 78.67 <sup>a</sup> | 8359.81 $\pm$ 71.52 <sup>b</sup>          | 5918.81 $\pm$ 61.59 <sup>b</sup> |
| E2 波首次出现时间 The first time of E2 | 10717.43 $\pm$ 82.85 <sup>ab</sup>         | 15144.32 $\pm$ 82.79 <sup>a</sup> | 9287.47 $\pm$ 81.57 <sup>b</sup>          | 8457.98 $\pm$ 73.76 <sup>b</sup> |
| pd 波首次出现时间 The first time of pd | 3224.74 $\pm$ 64.71 <sup>a</sup>           | 2357.47 $\pm$ 55.51 <sup>a</sup>  | 3893.15 $\pm$ 62.01 <sup>a</sup>          | 2909.04 $\pm$ 57.32 <sup>a</sup> |

表中数据为 20 次重复的均值  $\pm$  标准误;同行数据后不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ ) The data in the table are Mean  $\pm$  SE (replicated 20 times). Different small letters show significant difference between treatments ( $P < 0.05$ )

### 2.3 麦长管蚜取食 2 种小麦时的 3 种波型持续总时间

通过对 2 种  $\text{CO}_2$  浓度下生长的 2 种小麦上取食的麦长管蚜的 3 种波型持续总时间分析(表 3)表明,在相同  $\text{CO}_2$  浓度下,麦蚜在两个品种小麦上的取食过程中,C 波和 E1 波持续总时间没有显著性差异;与正常的  $\text{CO}_2$  浓度下相比,麦蚜在加倍  $\text{CO}_2$  浓度生长的两个品种小麦上的取食过程中的 C 波和 E1 波持续总时间没有

显著性差异;但是抗性品种出现的 E2 波持续总时间显著长于正常浓度 CO<sub>2</sub>。

表 3 麦长管蚜取食 2 种小麦时的 3 种波形持续总时间(s) 比较

**Table 3 The sustained time(s) of C, E1 and E2 waveforms of *Sitobion avenae* fed on susceptible and resistance wheat plants grown under elevated and ambient CO<sub>2</sub> concentrations**

| 项目 Item                          | 加倍 CO <sub>2</sub> 浓度 Elevated CO <sub>2</sub> |                              | 正常 CO <sub>2</sub> 浓度 Ambient CO <sub>2</sub> |                              |
|----------------------------------|------------------------------------------------|------------------------------|-----------------------------------------------|------------------------------|
|                                  | 铭贤 169 (MY169)                                 | KOK-1679                     | 铭贤 169 (MY169)                                | KOK-1679                     |
| C 波总时间 The sustained time of C   | 5162.15 ± 74.19 <sup>a</sup>                   | 4005.73 ± 65.58 <sup>a</sup> | 2313.55 ± 50.22 <sup>a</sup>                  | 5140.00 ± 67.16 <sup>a</sup> |
| E1 波总时间 The sustained time of E1 | 3413.74 ± 67.88 <sup>a</sup>                   | 2709.04 ± 70.97 <sup>a</sup> | 1706.47 ± 48.16 <sup>a</sup>                  | 1607.24 ± 59.04 <sup>a</sup> |
| E2 波总时间 The sustained time of E2 | 6797.23 ± 60.76 <sup>a</sup>                   | 6497.40 ± 66.25 <sup>a</sup> | 5456.39 ± 62.66 <sup>ab</sup>                 | 4191.23 ± 61.14 <sup>b</sup> |

表中数据为 20 次重复的均值 ± 标准误;同行数据后不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) The data in the table are Mean ± SE (replicated 20 times). Different small letters show significant difference between treatments ( $P < 0.05$ )

## 2.4 CO<sub>2</sub> 浓度和品种的交互作用对麦长管蚜取食波型的综合作用

CO<sub>2</sub> 浓度和品种的双因子对麦长管蚜取食波型的 ANOVA 分析(表 4)显示,2 种小麦品种对麦长管蚜取食波形除 E1 波个数外均无显著差异;CO<sub>2</sub> 浓度明显影响麦长管蚜取食过程中 pd 波个数、E1 波首次出现的时间、E2 波首次出现的时间和 E2 波总时间;CO<sub>2</sub> 浓度和品种的交互作用只对麦长管蚜取食过程中 E1 波首次出现的时间、C 波总时间显著影响,而对其它参数均无显著差异。

表 4 CO<sub>2</sub> 浓度和品种的交互作用下麦长管蚜取食小麦的波型的 ANOVA 分析

**Table 4 ANOVA analyses of the effects of CO<sub>2</sub> level, wheat variety and their interaction between CO<sub>2</sub> level and wheat variety on C、E1、E2 and pd waveforms of *Sitobion avenae* fed on susceptible and resistance wheat plant**

| 项目 Item                          | P          |                 |                                  |
|----------------------------------|------------|-----------------|----------------------------------|
|                                  | 品种 Variety | CO <sub>2</sub> | 品种 × CO <sub>2</sub> Interaction |
| C 波个数 Count of C                 | 0.795      | 0.267           | 0.400                            |
| E1 波个数 Count of E1               | 0.024      | 0.297           | 0.413                            |
| E2 波个数 Count of E2               | 0.066      | 0.076           | 0.196                            |
| pd 波个数 Count of pd               | 0.084      | 0.001           | 0.687                            |
| C 波首次出现时间 The first time of C    | 0.766      | 0.518           | 0.253                            |
| E1 波首次出现时间 The first time of E1  | 0.493      | 0.015           | 0.011                            |
| E2 波首次出现时间 The first time of E2  | 0.249      | 0.011           | 0.094                            |
| pd 波首次出现时间 The first time of pd  | 0.261      | 0.458           | 0.943                            |
| C 波总时间 The sustained time of C   | 0.380      | 0.368           | 0.038                            |
| E1 波总时间 The sustained time of E1 | 0.640      | 0.105           | 0.725                            |
| E2 波总时间 The sustained time of E2 | 0.373      | 0.040           | 0.582                            |

## 3 讨论

本文首次应用刺探电位图谱 (EPG) 技术对麦长管蚜 *Sitobion avenae* 在 2 个 CO<sub>2</sub> 浓度 (正常和加倍 CO<sub>2</sub> 浓度) 条件下生长的 2 个小麦品种 (铭贤 169 和 KOK-1679) 苗期的取食行为进行了比较研究。结果表明,麦蚜在两个品种小麦上的取食过程中,E2 波,pd 波首次出现的时间无显著差异,但是首次出现 E1 波的时间有显著差异,并且 C 波的总持续时间显著长于对照。蚜虫在加倍 CO<sub>2</sub> 浓度下培养的 2 个品种小麦上的取食过程中,C 波,E1 波,E2 波出现的次数无显著差异,但是 pd 波出现的次数极显著地多于对照 ( $P < 0.05$ )。C 波和 pd 波首次出现的时间无显著差异,但 E1 波和 E2 波首次出现的时间显著晚于对照。C 波和 E1 波持续总时间无显著差异,而 E2 波的总持续时间显著长于对照。麦长管蚜在加倍 CO<sub>2</sub> 浓度下生长的 2 种抗性小麦上的取食过程中的总体取食行为表现为,电势降落次数 (pd 波个数) 极显著地多于正常浓度 CO<sub>2</sub> 处理;麦蚜在小麦叶片上刺探的总时间 (C 波持续总时间) 显著长于正常浓度 CO<sub>2</sub> 处理,在韧皮部首次取食的时间 (E2 波首次出现时间) 显著晚于正常浓度 CO<sub>2</sub> 处理,麦长管蚜在两个品种小麦韧皮部持续取食的时间 (E2 波持续总时间) 显著

长于正常 CO<sub>2</sub> 浓度。

已有报道表明:CO<sub>2</sub> 浓度升高会使多数植物的叶片厚度增加,C3 植物的叶片厚度会相应改变,植物叶肉细胞和维管束细胞也会相应变化<sup>[29]</sup>。如林金星等发现大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高促进了打斗叶片细胞分裂和表面角质蜡层的产生<sup>[30]</sup>。Cornelissen 等研究得出大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高降低了橡树叶片的振动不对称性<sup>[31]</sup>。Pritchard 等发现高浓度 CO<sub>2</sub> 条件下生长的植物叶片叶面积会显著增加,细胞膨压和细胞分裂也会受其影响<sup>[5]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下叶片厚度增加也与植被类型有关,野生种如野大麦、疣粒野生稻、狗尾草、半野生小麦等叶片的增厚主要是上、下表皮细胞增厚;栽培作物如谷子、大麦、小麦则主要由叶肉细胞增厚引起<sup>[32]</sup>。由于小麦这些组织结构的变化,可能导致麦长管蚜取食加倍 CO<sub>2</sub> 浓度条件下生长的小麦过程中,电势落差次数(pd 波个数)显著增多,显示蚜虫口针更易于在该条件下生长的植株细胞间穿刺。电势落差已被证实是昆虫的口针穿刺细胞膜时造成的,是昆虫在寻找取食部位过程中的一种现象。已有研究表明,电势落差的发生频率与获得及传播非持续性病毒的效率成正相关<sup>[16]</sup>。蚜虫在产生电势落差的过程中很可能有吸食行为,因而可能从植物细胞液中获取必要的化学信息,对蚜虫的成功传毒具有重要意义<sup>[18]</sup>。根据本研究的结果,在刺探位点的搜寻阶段,麦蚜更容易将口针刺入加倍 CO<sub>2</sub> 浓度条件下生长的小麦叶片内,考虑到蚜虫快速繁殖的特点,可以预计,蚜虫和其它刺吸式昆虫很可能在未来 CO<sub>2</sub> 环境下爆发为害。

CO<sub>2</sub> 浓度增加有利于提高植物的光合作用和生产力<sup>[13]</sup>,尤其是 C3 植物(如小麦、水稻、大豆、棉花等)光合作用与生产力的提高<sup>[14]</sup>。CO<sub>2</sub> 是植物进行光合作用的原材料,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高可提高寄主植物的光合作用,使组织碳水化合物增加,含氮量降低,甚至改变了组织氨基酸的含量和组成<sup>[33]</sup>。Bezemer 和 Jones 综合分析以前的研究发现,CO<sub>2</sub> 浓度增加使 33 种供试植物中的 29 种植物含氮量降低,平均下降幅度达 15%;20 种供试植物中有 17 种植物的碳水化合物增加,平均增加幅度达 47%<sup>[33]</sup>。寄主植物中,碳水化合物的增加和氮含量的降低导致高的 C/N 比,意味着植物组织中低的蛋白含量及对植食性昆虫低的营养<sup>[34]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度升高还会影响寄主植物中某些次生代谢物质的含量(如单宁和酚类等)。如在 15 种植物中有 13 种植物的酚类物质含量增加,平均增加幅度 31%<sup>[33]</sup>。Dury 等研究指出 CO<sub>2</sub> 浓度增加和温度升高可以提高橡树叶片的单宁含量<sup>[35]</sup>。植物体内很多次生代谢物质对蚜虫的取食有负面的作用。如 Ponder 等报道禾谷缢管蚜的口针在缺氮的大麦上更难定位取食,所需的时间更长<sup>[36]</sup>。蚜虫在刺入韧皮部筛管之前,C 波为主要波形,是蚜虫的口针在细胞之间刺探过程的反映,刺探时间的长短可以反映叶肉层的抗性因素<sup>[16]</sup>。蚜虫在合适的寄主上比不适合的寄主上路径刺探历期长。从 EPG 的结果可以看到,麦长管蚜在高浓度 CO<sub>2</sub> 条件下生长的小麦上需要花费比在正常小麦上更多的时间才能找到适合刺探的部位。因此表明,在加倍 CO<sub>2</sub> 浓度条件下生长的植物体内营养物质和次生代谢物质的变化,导致麦长管蚜需要花费更多的时间在小麦叶片上刺探,表现在 C 波总持续时间延长,口针到达韧皮部取食的时间滞后。

Abisgold 等曾报道,蚜虫对于寄主植物营养价值的降低具有补偿行为。桃蚜可以通过改变在寄主植物上的取食部位,或改变摄食率和营养代谢等弥补 CO<sub>2</sub> 升高所造成的寄主组织营养品质的降低<sup>[37]</sup>。前期研究发现:高浓度 CO<sub>2</sub> 环境下生长的棉花韧皮部含有较少的氨基酸;而取食高浓度 CO<sub>2</sub> 条件下生长的棉花的棉蚜体内游离氨基酸含量比正常浓度 CO<sub>2</sub> 条件下生长的棉花的棉蚜要高,表明棉蚜摄入了较多的棉花韧皮部汁液来满足它的营养需求以及保持氨基酸的动态平衡<sup>[21]</sup>,高浓度 CO<sub>2</sub> 条件下生长的小麦韧皮部中碳氮比例增高,进而导致蚜虫在韧皮部持续取食的时间(E2 波持续总时间)显著延长。

可以预计,加倍 CO<sub>2</sub> 浓度可能通过影响植物组织结构、体内营养物质和次生代谢物质的变化,从而对麦长管蚜的取食行为产生了间接影响,表现出麦长管蚜在高浓度 CO<sub>2</sub> 环境下取食时间延长,这将导致未来 CO<sub>2</sub> 环境下麦长管蚜的种群增长更迅速,危害将更加严重。

## References:

- [1] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis (2001). In: Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the

- Intergovernmental Panel on Climate Change, Switzerland, 2007. 1—18.
- [ 2 ] Chen P P. The impact of global increasing of CO<sub>2</sub> on plants. *Bulletin of Botany*, 2002, 37(3): 20—22.
- [ 3 ] Yang S T, Li Y F, Hu Y X, *et al.* Effect of CO<sub>2</sub> concentration doubling on the leaf morphology and structure of 10 species in gramineae. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39(9): 859—866.
- [ 4 ] Han M, Ji C J, Zuo W Y, He J S. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on the leaf anatomical characteristics of eleven species. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 326—333.
- [ 5 ] Pritchard S G, Rogers H H, Prior S A, *et al.* Elevated CO<sub>2</sub> and plant structure: a review. *Global Change Biology*, 1999, 5: 807—837.
- [ 6 ] Rogers H H, Thomas J F, Bingham G E. Response of agronomic and forest species to elevated atmospheric carbon dioxide. *Science*, 1983, 220: 428—429.
- [ 7 ] Gaudillere J P, Mousseau M. Short term effect of CO<sub>2</sub> enrichment on leaf development and gas exchange of young poplars (*Populus euramericana* cv I, 214). *Acta Oecologia: Oecologia Plantarum*, 1989, 10:95—105.
- [ 8 ] Tjallingii W F. Electronic recording of penetration behaviour by aphids. *Ent. Exp. Appl.*, 1978, (24):521—530.
- [ 9 ] Xue K, Deng S, Wang R J, Yan F M, Xu C R. The relationship between the feeding behaviors of cotton aphids and the *Bt* cotton surface characteristics. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2008, 38(2):188—198.
- [10] Yan F M. Role of glucosinolates in the host plant part preferences by the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*. *Acta Entomologica Sinica*, 2000, 43(3): 297—304.
- [11] Wang Y M, Zhang P F, Chen J Q. Host preference biotypes of the cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover and the behavioral mechanism in their formation. *Acta Entomologica Sinica*, 2004, 47(6): 760—767.
- [12] Han X L, Yan F S. Stylet penetration behaviour of soybean aphid, *aphis glycines*, on host and non-host plants. *Acta Entomologica Sinica*, 1995, 38(3): 278—283.
- [13] Tosh C R, Walters K F A, Douglas A E. On the mechanistic basis of plant affiliation in the black bean aphid (*Aphis fabae*) species complex. *Entomol. Exp. Appl.*, 2001, 99(1):121—125.
- [14] Tosh C R, Powell G, Hardie J. Maternal reproductive decisions are independent of feeding in the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Journal of Insect Physiology*, 2002, 48(6): 619—629.
- [15] Yue M, Luo C, Guo X J, *et al.* Probing and feeding behaviors of the whitefly *Bemisia tabaci* (Gennadius) B biotype on three host plants. *Acta Entomologica Sinica*, 2006, 49(4):625—629.
- [16] Lei H, Xu N M. Electrical penetration graphs of greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). *Acta Entomologica Sinica*, 1998, 41(2): 113—123.
- [17] Liu X D, Zhai B P, Zhang X X, *et al.* The effect of transgenic cotton on fecundity and feeding behavior of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae). *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2002, 25(3): 27—30.
- [18] Zhang P F, Chen J Q, Zhang X, Wang B, Jiang Q F. The feeding behavior and the acquisition of CMV by the cotton aphid *Aphis gossypii*. *Acta Entomologica Sinica*, 2001, 44(4): 395—401.
- [19] Hu X S, Zhao H Y, Hu Z Q, *et al.* EPG comparison of *sitobion avenae* (Fab.) Feeding behaviors on three wheat varieties. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(7):1989—1994.
- [20] Zhang R L, Yu S Y, Liu M J, *et al.* Population dynamics of wheat aphid *Sitobion avenae* Fabricius. *Chinese Journal of Wheat Research*, 2001, 22(1): 35—36.
- [21] Chen J L, Ding H J, Li Z J, *et al.* A common study on penetration behaviour of wheat aphids on wheat cultivars with different resistant levels. *Acta Entomology*, 1997, 40(Suppl.): 196—201.
- [22] Sun Y C, Jing B B, Ge F. Response of amino acids' changes in *Aphis gossypii* (Glover) to elevated CO<sub>2</sub>. *Journal of Applied Entomology*, 2009, 133: 189—197.
- [23] Sun Y W, Wang C L, Li H J, Wang X Y. The effects of different varieties of aphid-resistant wheat on the population dynamics of wheat aphids. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 1993, (1): 26—29.
- [24] Cai Q N, Zhang Q W, *et al.* Correlation between indole alkaloid content in flag leaves and ears of wheat and its resistance to *Sitobion avenae* (F.). *Plant Protection*, 2002, 4(28): 11—14.
- [25] Dai J L, Niu Y C. Inheritance of stripe rust resistance in the native wheat variety dazicao from China. *Hereditas*, 2003, (3): 73—75.
- [26] Li S J, Liu A Z, Wu Y Q, Li S G, *et al.* Population dynamics of wheat aphids and natural enemies in different varieties. *Entomological Knowledge*, 2001, 38(5):355—358.
- [27] Chen F J, Ge F. A climatic chamber for controlling CO<sub>2</sub> concentrations-CDCC-1 chamber. *Entomological Knowledge*, 2004, 41(3): 279—281.
- [28] Tjallingii W F. Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(4):

739—745.

- [29] Tipping C, David R M. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on leaf anatomy and morphology in *Panicum* species representing different photosynthetic modes. *International Journal of Plant Sciences*, 1999, 160: 1063—1073.
- [30] Lin J X, Hu Y X. The effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration on the structure of *Glycinema* leaves. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(1): 31—34.
- [31] Cornelissen T, Stiling P, Drake B. Elevated CO<sub>2</sub> decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species. *Global Change Biology*, 2003, 10(1): 27—36.
- [32] Wang X F, Li S Y, Bai K Z, *et al.* Influences of double CO<sub>2</sub> serial concentration on plant root surface area and viability and infection intensity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Chinese Science Bulletin*, 1999, 44(1): 63—64.
- [33] Bezemer T M, Jones T H. Plant insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: quantitative analyses and guild effects. *Oikos*, 1998, 82: 212—222.
- [34] Nicolas G, Sillans D. Immediate and latent effects of carbon dioxide on insects. *Annual Review of Entomology*, 1989, 34: 97—116.
- [35] Dury S J, Good J E G, Perrins C M, Buse A and Kaye T. The effects of increasing CO<sub>2</sub> and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects. *Global Change Biology*, 1998, 4: 55—61.
- [36] Ponder K L, Pritchard J, Harrington R, *et al.* Feeding behaviour of the aphid *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) on nitrogen and water-stressed barley (*Hordeum vulgare*) seedlings. *Bulletin of Entomological Research*, 2001, 91: 125—30.
- [37] Abisgold J D, Simpson S J, Douglas A E. Nutrient regulation in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*: application of a novel geometric framework to sugar and amino acid composition. *Physiological Entomology*, 1994, 19: 95—102.

#### 参考文献:

- [2] 陈平平. 大气二氧化碳浓度升高对植物的影响. *生物学通报*, 2002, 37(3): 20~22.
- [3] 杨松涛, 李彦舫, 胡玉熹, 等. CO<sub>2</sub>浓度倍增对 10 种禾本科植物叶片形态结构的影响. *植物学报*, 1997, 39(9): 859~866.
- [4] 韩梅, 吉成均, 左闻韵, 贺金生. CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对 11 种植物叶片解剖特征的影响. *生态学报*, 2006, 26(2): 326~333.
- [9] 薛堃, 邓素, 王戎疆, 闫凤鸣, 许崇任. 转 Bt 基因棉叶片表面特性与棉蚜取食行为的关系: 非靶效应的个案研究. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2008, 38(2): 188~198.
- [10] 闫凤鸣. 芥子油苷在甘蓝蚜寄主部位选择行为中的作用. *昆虫学报*, 2000, 43(3): 297~304.
- [11] 王咏妙, 张鹏飞, 陈建群. 棉蚜寄主专化型及其形成的行为机理. *昆虫学报*, 2004, 47(6): 760~767.
- [12] 韩心丽, 严福顺. 大豆蚜在寄主与非寄主植物上的口针刺吸行为. *昆虫学报*, 1995, 38(3): 278~283.
- [15] 岳梅, 罗晨, 郭晓军, 等. B 型烟粉虱在甘蓝、西葫芦和辣椒上的刺吸取食行为. *昆虫学报*, 2006, 49(4): 625~629.
- [16] 雷宏, 徐汝梅. 温室白粉虱取食行为的刺探电位 (EPG) 研究. *昆虫学报*, 1998, 41(2): 113~123.
- [17] 刘向东, 翟保平, 张孝羲, 等. 转基因棉对棉蚜繁殖与取食行为的影响. *南京农业大学学报*, 2002, 25(3): 27~30.
- [18] 张鹏飞, 陈建群, 张闲, 王斌, 蒋群峰. 棉蚜获得黄瓜花叶病毒的行为与取食过程的关系. *昆虫学报*, 2001, 44(4): 395~401.
- [19] 胡想顺, 赵惠燕, 胡祖庆, 李东鸿, 张宇红. 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*, 2008, 41(7): 1989~1994.
- [23] 孙眷伟, 王餐伦, 李寰娟, 王兴运. 小麦不同抗蚜性品种对麦蚜种群动态构成的影响. *河南农业科学*, 1993, (1): 26~29.
- [24] 蔡青年, 张青文, 等. 小麦旗叶和穗部吲哚生物碱含量与抗麦长管蚜关系研究. *植物保护*, 2002, 4(28): 11~14.
- [25] 代君丽, 牛永春. 小麦农家品种大籽糙抗条锈性的遗传分析. *遗传*, 2003, (3): 73~75.
- [26] 李素娟, 刘爱芝, 武予清, 李世功, 等. 小麦不同品种上麦蚜及其天敌的数量变动. *昆虫知识*, 2001, 38(5): 355~358.
- [27] 陈法军, 戈峰. 一套用于控制 CO<sub>2</sub>浓度的人工气候箱 CDCC-1 型密闭式动态 CO<sub>2</sub>气室. *昆虫知识*, 2004, 41(3): 279~281.