

DOI: 10.5846/stxb201402250328

张丽, 宋亚茜, 高欢欢, 罗坤, 赵惠燕. 重金属 Zn^{2+} 胁迫下麦长管蚜取食行为的研究. 生态学报, 2016, 36(9): - .

Zhang L, Song Y X, Gao H H, Luo K, Zhao H Y. The effects of long-time exposure of Zn^{2+} on the feeding behavior of English green aphid. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(9): - .

重金属 Zn^{2+} 胁迫下麦长管蚜取食行为的研究

张 丽, 宋亚茜, 高欢欢, 罗坤, 赵惠燕 *

西北农林科技大学植物保护学院, 旱区作物逆境生物学国家重点实验室, 杨凌 712100

摘要: 为了探索重金属锌长期胁迫对麦长管蚜 (*Sitobion avenae*) 取食行为的变化影响, 在模拟自然的实验室条件下, 用不同浓度 Zn^{2+} 溶液浇灌土壤, 通过土壤-小麦-蚜虫体系连续处理麦长管蚜 15 代, 用 EPG (刺探电位技术) 对第 1、5、10、15 代成蚜的取食行为进行了监测。结果表明, 第 1 代和第 5 代时, 200 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理后 np 波和 C 波的总持续时间和数量显著低于对照, 800 mg/kg 的 Zn^{2+} 使其显著增加。到第 15 代, 高剂量的 Zn^{2+} 处理后 np 波和 C 波的总持续时间和数量均显著高于对照。涉及分泌唾液的 E1 波持续时间及涉及被动取食营养的 E2 波出现次数并未受到低剂量 Zn^{2+} 的显著影响, 但高剂量的 Zn^{2+} 处理后单独 E1 波、伴随稳定 E2 的 E1 波总持续时间及 E2 波的数量均显著降低。麦长管蚜的取食行为会受到重金属锌的影响并且会在高剂量 Zn^{2+} 的胁迫条件下产生积累效应, 而低剂量的 Zn^{2+} 则促进麦长管蚜对小麦的取食行为。针对重金属而言, 此效应发生改变的关键浓度为 400 mg/kg, 蚜虫取食行为发生改变的关键世代为第 5 代和第 10 代。

关键词: 麦长管蚜; 重金属 Zn^{2+} ; 刺探电位图谱; 取食行为

The effects of long-time exposure of Zn^{2+} on the feeding behavior of English green aphid

ZHANG Li, SONG Yaxi, GAO Huanhuan, LUO Kun, ZHAO Huiyan *

State key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas, College of Plant Protection, Northwest A&F University Yanglin 712100, China

Abstract: The aim of current study was to determine the effects of long-time exposure of Zn^{2+} on feeding behavior of English green aphid, *Sitobion avenae* (Fabricius). We had stimulated the natural Zn^{2+} stress by watering the different concentration of Zn^{2+} solutions to the wheat plants under controlled greenhouse conditions. The 1st, 5th, 10th and 15th generations of apterous *S. avenae* populations reared on those plants were used in the experiments. At the three leaves stage (about 14 days after germination), a single apterous adult *S. avenae* was transferred to the plants and monitored by electrical penetration graph (EPG). The results showed that the feeding behavior of *S. avenae* was significantly influenced by Zn^{2+} stress. In particular, at the 1st and 5th generations, total duration and number of np and C waveforms were lower than the control at the concentration of 200 mg/kg, while they were higher than the control at 800 mg/kg. Compared with the control, at 15th generation, these parameters of *S. avenae* under the high dose were significantly increased. Moreover, for the penetrating feeding on phloem, no significant influence was found about the duration of E1 involved in salivation and number of E2 waveform involved in passive feeding. However, the durations of single E1, E1 followed by sustained E2 and numbers of E2 were decreased by high-dose Zn^{2+} stress. Meanwhile, the feeding behavior of *S. avenae* was influenced by Zn^{2+} and could produce the accumulated effects under the stress of high-dose Zn^{2+} . However, the feeding behavior of *S. avenae* could be promoted by low dose of Zn^{2+} . Based on that, the effective concentration was 400 mg/kg. The Zn^{2+} stress

基金项目: 国家自然科学基金项目 (39970112, 30470268)

收稿日期: 2014-02-25; 修订日期: 2015-10-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaohy@nwsuaf.edu.cn

have changed the feeding behavior of *S. avenae* since the 5th and 10th generations. That was resulted from the total durations and numbers of np and C were extended and increased, while the number of E2 was decreased. These findings will provide a theoretical basis for controlling the damage from *S. avenae* under Zn²⁺ contamination conditions.

Key Words: *Sitobion avenae*; heavy metal Zn²⁺; EPG; feeding behavior

许多重金属(例如 Cu、Zn 等)是生物代谢必需的微量元素,但是当环境中重金属数量超过某一阈值时,就会对生物产生一定的毒害作用^[1-2]。

我国土壤重金属污染物主要源于工业废物、废渣,城市垃圾及污水灌溉和大气沉降。土壤受污染面积已达上千万公顷,污染物中有 Cd、Hg、Cu、Zn、Cr 等^[3]。重金属在生态系统中会沿着食物链传递和富集,进而深刻的影响整个生态系统各营养阶层的生物^[4]。重金属污染不仅影响种子萌发,还会通过质体流作用和扩散作用进入植物体中,进而影响作物代谢。前期研究表明,Zn、Cu、Cd 能显著影响被其污染的土壤中生长的植物上取食的蚜虫的生长发育与繁殖^[5-6],且小麦中重金属的含量在 800 mg/kg 的 Zn²⁺ 浇灌浓度范围内随着土壤中含量的增加而增加^[7]。长期以来,昆虫和植物存在着协同进化的关系^[8],因此昆虫的取食行为势必会产生相应的变化。

麦长管蚜 *Sitobion avenae* (Fabricius) 广泛分布在全世界各麦区,其通过刺吸汁液影响作物的产量。取食行为的改变则是麦长管蚜应对重金属胁迫的重要方式之一。镉胁迫麦长管蚜一代之后,取食适合度有所下降^[9],但在重金属长期胁迫下,蚜虫取食行为和相关机制的研究尚未见相关报道,而这些内容可以用于探讨外界环境胁迫条件下植物与蚜虫协同进化关系,同时可以为土壤污染治理提供理论基础。

刺探电位技术 (EPG) 是用于研究刺吸类昆虫取食行为的一项重要技术^[10-12]。应用此技术展开研究的昆虫包括蚜虫类^[13-15]、蝽类^[16-17]、飞虱和粉虱类^[18-19]等。在这些研究中,根据昆虫刺吸植物的刺探电位波形,结合植物组织内部位置,研究昆虫对寄主的适应性和环境条件对昆虫取食行为的影响。本研究采用 EPG 技术,选取 np 波、C 波、E1 波和 E2 波四类关于“寻找”、“刺探”、“取食营养”关键过程的指标^[19],蚜虫口针没有插入到叶片时的波形为 np 波;在蚜虫刺探食物,启动口针,尝试穿透植物真皮和叶肉时会形成 C (A+B+C) 波,蚜虫的口针在刺入韧皮部筛管后,在被动吸食植物汁液之前会分泌水溶性唾液,形成唾液鞘,这个过程的 EPG 波形为 E1 波;麦长管蚜被动吸食营养时所呈现出的波形是 E2 波^[11,20]。本文在不同浓度 Zn²⁺ 长期处理寄主植物土壤后,测定不同代数麦长管蚜各个取食阶段刺吸电位的变化,从而明确重金属 Zn²⁺ 长期胁迫条件下,麦长管蚜取食行为的变化规律,为重金属长期胁迫后昆虫的遗传进化理论以及昆虫与植物协同进化理论的研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

麦长管蚜单克隆系由本实验室获得。所有蚜虫均在养虫室内饲养,温度为 (20±0.5) °C;相对湿度为 (60±10)%;光周期为 16 L:8 D、光强为 3 000 lx。连续饲养 15 代单克隆系蚜虫。

1.2 供试小麦

饲养蚜虫的寄主小麦品种和供试小麦品种均为矮抗 58,种植前清水避光催芽,露白后种植在 6 cm×7 cm×8 cm 的塑料花盆中,每盆种植 3 粒种子,出苗后每盆选留一株长势一致的麦苗。用沙,腐殖质,黑壤土体积以 1:3:3 比例混合作为培养基,每盆严格称量 250 g 培养基(干重)。放入光照培养箱内培养,根据麦苗生长的需求定时定量浇水。

1.3 不同浓度重金属锌处理

小麦刚出芽后长至 3—4 cm 出苗时,每盆同时分别浇灌不同浓度处理的 Zn²⁺ 溶液(七水合硫酸锌)使每

1kg 干重土壤中分别含 200、400 和 800 mg 的重金属 Zn^{2+} , 浓度根据 Irena 在污染地区的调查结果稍作修改而设定^[21], 以浇灌相同体积的蒸馏水为对照。根据高欢欢研究结果, 浇灌浓度在 800 mg/kg 以内, 土壤重金属浓度会随浇灌浓度的增加而升高。当麦苗生长至 14 日时, 将同一天出生的单克隆系初龄若蚜接种在重金属处理过的小麦上饲养, 若蚜长至成蚜虫并产仔时, 同样将同一天出生的初龄仔蚜转移至新处理过的小麦叶片上, 此为第二代, 采用同样的方法连续饲养 15 代。分别取第 1、5、10、15 代的羽化 24 小时内的无翅成蚜用于实验。

1.4 EPG 的转换、记录与分析

试验在 $25\pm 2^{\circ}\text{C}$ 的室温下进行, 刺探电位仪为 DC-EPG Giga-4 (荷兰瓦赫宁根大学制造)。选择体型大小较一致的无翅成蚜与出苗后 14 日小麦苗分别连入刺探电位仪生物电流放大器的昆虫电极和植物电极。在与养虫室内相同的环境条件下, 昆虫饥饿 1h 后开始 EPG 记录, 连续 8 h, 每个处理用 20 头蚜虫重复 20 次^[22-24]。

1.5 数据处理

用 EPG 自动分析软件 Probe 4.3 将连续记录的 EPG 按不同的波形进行分类统计各项指标。运用 SPSS17.0 软件进行单因素方差分析, 采用 SNK (Student-Newman-Keuls) 方法进行多重比较, 各处理间的显著性差异均设为 $P<0.05$ 水平。

2 结果与分析

麦长管蚜在重金属锌胁迫下的刺吸电位图与标准图谱一致, 将 np 波、C 波、E1 波和 E2 波共 9 中指标进行统计分析。

2.1 np 波出现的总持续时间及次数

第 1、5 代时, 随着浇灌浓度的增加非刺探波的总持续时间呈先减少后增加的趋势, 且经过 200 mg/kg、400 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理后, np 波的时间显著减少而 800 mg/kg 的则显著增加。到第 10、15 代时, 200 mg/kg、800 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理下 np 波的时间显著长于对照, 但二者间无显著差异。 Zn^{2+} 浓度为 200 mg/kg、400 mg/kg、800 mg/kg 时均从第 10 代开始 np 波时间显著高于对照。说明, 高剂量重金属 Zn^{2+} 处理后蚜虫增加了植物体外寻找适宜刺探植物细胞的时间, 第 10 代是关键世代。

统计 np 波次数分析可知 (如表 1), 各世代随着处理浓度的增加变化趋势不同, 第 1 代时, 非刺探波的数量出现先减少后增加的变化趋势, 200 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理下 np 波的出现次数显著少于对照, 800 mg/kg 的则高于对照。第 5 代时, 与对照相比, 200 mg/kg、800 mg/kg 的 Zn^{2+} 显著增加了 np 波的个数。 Zn^{2+} 连续处理麦长管蚜 10 代后, 各浓度 Zn^{2+} 处理后 np 波的个数均显著多于对照, 800 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理后的结果显著高于其他三组。15 代时与对照相比, np 波出现次数并不明显, 是因为 np 波持续时间相比其它世代均较长。在不同

表 1 锌胁迫下麦长管蚜第 1、5、10、15 代 np 波的总持续时间和数量 (平均值 $\pm$ 标准误)

Table 1 The total durations and numbers of np waveform of 1st generation, 5th generation, 10th generation, 15th generation *Sitobion avenae* under the exposure of Zn^{2+} (mean $\pm$ SE)

参数 Parameters	世代 Generation	处理浓度 Treatments / (mg/kg)			
		0	200	400	800
np 波的总持续时间/min Total duration of np	1	77.50 $\pm$ 2.99 bx	54.52 $\pm$ 2.10 dy	61.48 $\pm$ 1.02 cy	88.28 $\pm$ 1.19 az
	5	77.6 2 $\pm$ 1.42 bx	53.43 $\pm$ 1.24 cy	53.09 $\pm$ 2.03 cz	89.57 $\pm$ 2.03 az
	10	81.18 $\pm$ 7.18 cx	188.60 $\pm$ 4.21 ax	168.33 $\pm$ 2.45 bx	188.69 $\pm$ 2.90 ay
	15	77.67 $\pm$ 3.47 bx	193.40 $\pm$ 5.99 ax	59.45 $\pm$ 2.69 cy	204.20 $\pm$ 6.48 ax
np 波的个数 Number of np	1	29.21 $\pm$ 2.05 bx	18.67 $\pm$ 1.20 cy	25.00 $\pm$ 1.17 by	53.54 $\pm$ 2.25 ay
	5	28.95 $\pm$ 1.74 ax	19.67 $\pm$ 2.50 by	23.33 $\pm$ 3.22 aby	20.13 $\pm$ 1.88 bh
	10	28.88 $\pm$ 2.78 cx	58.10 $\pm$ 4.35 abx	46.47 $\pm$ 4.00 bx	66.55 $\pm$ 4.31 ax
	15	28.82 $\pm$ 1.90 bx	23.93 $\pm$ 1.67 by	18.38 $\pm$ 4.49 by	41.70 $\pm$ 1.85 az

小写字母 a, b, c 表示横向处理水平的差异显著性, 小写字母 x, y, z, h 表示纵向世代水平的差异显著性 ($\alpha = 0.05$, SNK 检验法)

处理浓度下,随着世代的增加 np 波数量均呈现先减少后增加又减少的波状趋势,但第 10 代时 np 波出现次数最多。综上所述,经过多代高剂量 Zn^{2+} 处理后会增加取食难度。

2.2 C 波出现的总持续时间及次数

对 C 波的总持续时间研究发现(如表 2),随着世代的增加,C 波持续时间的变化规律不相同。第 1 代时,C 波的总持续时间先缩短后延长,200 mg/kg 的 Zn^{2+} 则显著缩短了该时间,400 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理与对照无显著差异,而 800 mg/kg 的 Zn^{2+} 显著延长了 C 波的时间。第 5 代时,各处理浓度与对照之间差异不显著。到第 10 代时,200 mg/kg 与 800 mg/kg 的 Zn^{2+} 增加了 C 波的时间但二者间无显著差异。400 mg/kg 处理后的指标与对照差异不明显。第 15 代时,800 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理后 C 波时间显著高于其他三组,而三组间无显著差异。对三个浓度下不同世代的数据分析,第 10 代时 C 波总时间最长。说明,高剂量 Zn^{2+} 处理后蚜虫的刺探时间和难度增加,第 10 代为关键世代。

不同世代,随着处理浓度的增加,麦长管蚜的刺探波次数表现出不同的变化趋势。第 1、10 代分别与 C 波的总持续时间变化趋势相同,只是第 1 代 400 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理后 C 波的数量显著少于对照,第 5 代各浓度的 Zn^{2+} 处理可以使 C 波显著少于对照但处理间差异不显著。第 15 代,C 波的数量变化趋势与差异性与 C 波的时间相同。对不同世代的数据分析发现虽不同浓度下,随着世代的增加变化趋势有异,但第 10 代时 C 波的数量最多。说明,低剂量 Zn^{2+} 的短期处理减少了麦长管蚜刺探波的数量,长期高剂量的 Zn^{2+} 处理不仅延长了刺探波的持续时间,也增加了刺探次数,可见麦长管蚜的取食受到严重的阻碍。且第 10 代对长期胁迫下麦长管蚜的取食行为有着重要的影响。

表 2 锌胁迫下麦长管蚜第 1、5、10、15 代 C 波的总持续时间和数量(平均值 $\pm$ 标准误)

Table 2 The total durations and numbers of C waveform of 1st generation, 5th generation, 10th generation, 15th generation *Sitobion avenae* under the exposure of Zn^{2+} (mean $\pm$ SE)

参数 Parameters	世代 Generation	处理浓度 Treatments / (mg/kg)			
		0	200	400	800
C 波的总持续时间/min	1	142.32 $\pm$ 3.94 bx	98.99 $\pm$ 3.36 cz	140.22 $\pm$ 2.77 bx	164.40 $\pm$ 4.53 az
Total duration of np	5	142.34 $\pm$ 4.99 ax	165.14 $\pm$ 9.29 ay	171.05 $\pm$ 10.33 ax	169.13 $\pm$ 8.36 az
	10	141.96 $\pm$ 14.21 bx	253.99 $\pm$ 11.52 ax	156.62 $\pm$ 11.00 bx	277.45 $\pm$ 12.45 ax
	15	153.95 $\pm$ 11.70 bx	152.49 $\pm$ 10.47 by	144.40 $\pm$ 10.51 bx	206.87 $\pm$ 16.51 ay
C 波的个数	1	33.43 $\pm$ 1.93 bx	22.07 $\pm$ 1.37 dz	28.29 $\pm$ 1.58 cy	55.08 $\pm$ 2.32 ax
Number of np	5	33.07 $\pm$ 1.80 ax	25.36 $\pm$ 2.43 byz	23.83 $\pm$ 2.69 by	23.44 $\pm$ 2.04 bz
	10	33.41 $\pm$ 4.35 cx	51.03 $\pm$ 2.90 abx	43.90 $\pm$ 3.50 bx	56.98 $\pm$ 3.03 ax
	15	33.27 $\pm$ 3.24 bx	31.61 $\pm$ 2.61 by	25.03 $\pm$ 2.26 by	45.00 $\pm$ 3.21 ay

注:小写字母 a, b, c 表示横向处理水平的差异显著性,小写字母 x, y, z 表示纵向世代水平的差异显著性($\alpha = 0.05$, SNK 检验法)

2.3 E1 波的时间

对 E1 波的持续时间研究发现(表 3),第 1 代时随着 Zn^{2+} 浓度的增加,单独 E1 波的持续时间呈现先延长后缩短的趋势,第 5 代时各处理与对照间无明显差异,第 10 代该指标随着 Zn^{2+} 浓度的升高而升高,各处理间差异显著且均高于对照。400 mg/kg 与 800 mg/kg 处理下指标差异不显著。第 15 代的变化趋势及差异性与第 1 代相同。

随着 Zn^{2+} 浓度和处理世代的增加,伴随 E2 波的 E1 波时间呈现先缩短后延长的规律,在 Zn^{2+} 处理第 1 代时,三种浓度的 Zn^{2+} 使其均显著低于对照,随着浓度的增加而不断缩短,800 mg/kg 的 Zn^{2+} 使其缩短至最低。但处理 10 代和 15 代之后,400 mg/kg 和 800 mg/kg 的 Zn^{2+} 胁迫下与对照差异并不显著。

第 1、5 代时伴随稳定 E2 的 E1 波的总持续时间的变化趋势及差异性与伴随 E2 波的 E1 波总持续时间相同。第 10 代时,200 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理后的伴随稳定 E2 的 E1 时间与其他三组有显著差异,但三组间差异不明显,第 15 代时各处理组的时间较对照减少,400 mg/kg、800 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理后的指标间无显著差异,但二者显著多于 200 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理后的时间。说明重金属锌处理后会延长蚜虫分泌唾液的时间,且会缩短伴

随稳定 E2 的被动取食营养的时间,高浓度处理下随着世代的增加会体现出一定的适应性。稳定 E2 波即时间超过 10 分钟的 E2 波更能反映出实际有效取食营养的情况。

表 3 锌胁迫下麦长管蚜第 1、5、10、15 代 E1 波的总持续时间(平均值±标准误)

Table 3 Total durations of E1 waveform of 1st generation、5th generation、10th generation、15th generation *Sitobion avenae* under the exposure of Zn^{2+} (mean±SE)

参数/min Parameters	世代 Generation	处理浓度 Treatments/(mg/kg)			
		0	200	400	800
单独 E1 波的总持续时间 Total duration of single E1	1	12.78±0.58bx	12.81±0.56by	19.28±1.25ay	9.45±0.51cz
	5	13.70±0.56ax	13.18±0.84ay	13.65±0.66az	14.96±0.70ay
	10	13.35±0.71cx	18.58±0.65bx	31.50±1.99ax	33.94±2.12ax
	15	13.32±0.86bx	10.07±0.74bz	22.59±1.87ay	3.45±0.19ch
伴随 E2 的 E1 波总持续时间 Total duration of E1 followed by E2	1	41.22±3.13ax	25.38±2.62by	21.82±1.37bcz	17.53±0.48cy
	5	41.21±1.63bx	53.53±1.74ax	54.83±0.97ax	35.97±0.68cx
	10	42.76±6.87ax	44.60±4.62ax	28.49±2.61ayz	32.75±3.11ax
	15	40.46±4.39ax	15.22±1.82by	33.95±3.69ay	34.44±4.72ax
伴随稳定 E2 的 E1 总持续时间 Total duration of E1 followed by sustained E2	1	32.50±3.47ax	20.82±2.63by	15.57±1.81bcz	9.54±0.63cz
	5	32.51±1.69bx	49.49±5.73ax	48.97±6.63ax	19.21±0.96cy
	10	31.90±4.01bx	41.06±4.43ax	26.60±1.86by	30.93±2.68bx
	15	32.82±3.13ax	9.86±0.93cy	17.22±1.54bz	21.52±3.26by

小写字母 a, b, c 表示横向处理水平的差异显著性,小写字母 x, y, z, h 表示纵向世代水平的差异显著性($\alpha=0.05$, SNK 检验法)

2.4 E2 波出现的次数

研究 E2 波的数量(如图 4)发现,第 1 代时 200 mg/kg 的处理下 E2 波出现的个数与其他三组有显著差异,且三组间差异不明显。第 5 代时 800 mg/kg 的 Zn^{2+} 显著减少了 E2 波出现的次数,另外两各处理组与对照则无差异。第 10 代,各处理浓度会减少 E2 波的个数但处理组间的 E2 波数量无差异。第 15 代,200 mg/kg、800 mg/kg 的 Zn^{2+} 可显著减少 E2 波的个数,而 400 mg/kg 的结果则相反,由此可见,400 mg/kg 是重金属胁迫麦长管蚜时比较关键的浓度。

进一步研究稳定 E2 波的数量发现第 1 代,所有处理组与对照加无显著差异,第 5、10、15 代稳定 E2 波的出现个数的变化趋势及差异性与 E2 波的数量相同。说明,麦长管蚜的被动取食明显受到了总金属 Zn^{2+} 影响,而且重金属对其有一定的累积效应。

表 4 锌胁迫下麦长管蚜第 1、5、10、15 代 E2 波的出现次数(平均值±标准误)

Table 4 The numbers of E2 waveform of 1st generation、5th generation、10th generation、15th generation *Sitobion avenae* under the exposure of Zn^{2+} (mean±SE)

参数 Parameters	世代 Generation	处理浓度 Treatments/(mg/kg)			
		0	200	400	800
E2 波的个数 Number of E2	1	3.57±0.17ax	2.27±0.12by	3.47±0.23ax	3.77±0.26ax
	5	3.40±0.27ax	4.33±0.58ax	3.67±0.44ax	1.40±0.20by
	10	3.38±0.32ax	2.30±0.22by	2.31±0.22by	2.05±0.21by
	15	3.36±0.28ax	2.07±0.16by	3.31±0.20ax	1.60±0.16by
稳定 E2 波的个数 Number of sustained E2	1	1.93±0.07ax	1.73±0.15ay	1.88±0.24ay	1.38±0.14ax
	5	1.95±0.33ax	3.00±0.47ax	2.89±0.48ax	0.40±0.18by
	10	1.88±0.23ax	1.15±0.13by	1.20±0.14by	0.90±0.14bx
	15	1.91±0.21ax	1.07±0.13by	1.81±0.19ay	1.30±0.15bx

小写字母 a, b, c 表示横向处理水平的差异显著性,小写字母 x, y 表示纵向世代水平的差异显著性($\alpha=0.05$, SNK 检验法)

3 讨论

重金属 Zn^{2+} 严重影响蚜虫的取食行为。表现在非刺探波的总持续时间与对照组有显著差异。非刺探

波的增加表明取食难度也相应的增加。研究 E1 波时间与 E2 波数量的共 5 类指标发现,虽然随着浇灌浓度的增加取食波形变化趋势不同,但与对照有显著差异。综合各类指标表明重金属严重影响蚜虫的取食行为^[25],尤其是高剂量的 Zn^{2+} 多代处理后取食难度增加。这与武晶晶研究麦长管蚜在镉胁迫下的取食适合度的结论一致^[9]。

低剂量的 Zn^{2+} 促进麦长管蚜对小麦的取食,高剂量的 Zn^{2+} 则对其有抑制作用。200 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理后,非刺探过程的 np 波、尝试穿透表皮和叶肉细胞的 C 波这两类过程波的总持续时间和数量都显著少于对照,表明其有效取食过程增加,而 800 mg/kg 的高浓度 Zn^{2+} 处理后这两类波的时间和出现次数显著高于对照,表明有效取食过程减少。蚜虫通过增加寻找合适位置的时间与次数来选择合适寄主。研究韧皮部取食的 3 类 E1 波的时间以及两类 E2 波的次数均有低浓度促进取食、高浓度抑制取食的结论,这可能是因为低浓度的 Zn^{2+} 有效的补充了蚜虫体内的必需元素 Zn^{2+} ,而较高浓度的重金属 Zn^{2+} 改变了植物膜通透性,叶片细胞发生变化^[26],从而减少了刺探的几率,增加了寻找合适刺探位置的时间。高欢欢对经过长期镉处理的麦长管蚜进行酶活力测定也得出了类似的结论,低剂量的胁迫会促使超氧化物歧化酶和乙酰胆碱酯酶表达量增加而高剂量的则会抑制两种酶,从而限制防御作用^[7]。低浓度处理时出现单独 E1 波时间、E2 波的个数由起初与对照无显著差异到 15 代时显著减少的现象可能是由重金属 Zn^{2+} 在蚜虫体内的积累效应引起的^[27]。有关过量重金属胁迫昆虫生理、生化及分子生物学研究已经有不少报道^[28,9],但是如何将取食行为变化与生理生化及分子生物学联系起来有待于进一步的研究。

本研究发现,第 1 代麦长管蚜在重金属 Zn^{2+} 胁迫下 np 波和 C 波的总持续时间及数量均呈现先减少后增加的趋势。E1 时间的 3 类指标以及 E2 数量的两类指标的变化趋势不相同。长期胁迫后虽各类指标变化不同,但发现 400 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理后非刺探波和刺探波的时间和出现次数与对照相当或略少,有关韧皮部取食的 E1 和 E2 波的指标均增加,高于此浓度非刺探和刺探波时间与数量增加,但涉及有效取食营养的 E 类波却减少,即取食难度增加。由此可知关键浓度为 400 mg/kg。对多代数据的分析可知, np 波和 C 波类指标从 10 代开始增加。伴随 E2 波的 E1 波时间、E2 类指标则是从第 5 代开始出现变化。由此可知,关键世代为 5 代和 10 代。这可能是因为 400 mg/kg 的 Zn^{2+} 处理土壤,通过食物链影响到麦长管蚜的取食,这个处理浓度是蚜虫的极限耐受浓度,高欢欢研究发现 40 mg/kg 对于镉长期胁迫下的麦长管蚜是关键浓度^[28]。起初蚜虫通过增加非刺探波的时间、数量等方法逃避重金属胁迫,而长期以重金属胁迫后的小麦为食,经过 10 代的诱导,蚜虫伴随着小麦协同进化,可能因受到遗传、可传承的环境因素或学习行为的调控通过改变取食的偏嗜行为以达到逐渐适应胁迫环境的目标^[29],这还需要进行基因组测序等技术手段来进一步明确,因昆虫主要依靠嗅觉和味觉系统来识别一些信息化合物因而可以辅助其他电生理及化学方法来探究^[30]。

研究表明昆虫唾液成分可以诱导植物的抗性反应^[31],蚜虫取食行为是否从第 5 代或第 10 代开始发生相应的防御行为的变化,还需要对其唾液内各种酶活性以及基因的变化情况等进一步的进行进一步的研究。

参考文献 (References):

- [1] Van Ooik T, Rantala M J, Saloniemi I. Diet-mediated effects of heavy metal pollution on growth and immune response in the geometrid moth *Epirrita autumnata*. *Environmental Pollution*, 2007, 145(1): 348-354.
- [2] Sorvari J, Rantala L M, Rantala M J, Hakkarainen H, Eeva T. Heavy metal pollution disturbs immune response in wild ant populations. *Environmental Pollution*, 2007, 145(1): 324-328.
- [3] 陈丽莉, 俄胜哲. 中国土壤重金属污染现状 & 生物修复技术研究进展. *现代农业科学*, 2009, 16(3): 139-140.
- [4] 张玉秀, 柴团耀, Burkard G. 植物耐重金属机理研究进展. *植物学报*, 1999, 41(5): 453-457.
- [5] Gao H H, Zhao H Y, Du C, Deng M M, Du E X, Hu Z Q, Hu X S. Life table evaluation of survival and reproduction of the aphid, *Sitobion avenae*, exposed to cadmium. *Journal of Insect Science*, 2012, 12(44): 1-9.
- [6] 张傲, 赵惠燕. Zn^{2+} 胁迫对麦长管蚜种群生态遗传学的影响. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2009, 37(11): 131-137.
- [7] 高欢欢. 重金属 Cd 和 Zn 长期胁迫下麦长管蚜 *Sitobion avenae* 防御机制的研究[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2013.
- [8] 马亮, 仲昭朝, 陈建群. 丹宁酸对棉蚜取食行为的影响. *贵州农业科学*, 2005, 33(4): 39-41.

- [9] 武晶晶, 高欢欢, 白小惠, 赵惠燕. 镉胁迫对麦长管蚜取食行为的影响. 西北农业学报, 2012, 21(12): 198-201.
- [10] 姜永幸, 郭予元. EPG 技术在刺吸式昆虫取食行为研究中的应用. 植物保护, 1994, 20(2): 33-35.
- [11] Tjallingii W F. Electronic recording of penetration behaviour by aphids. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1978, 24(3): 721-730.
- [12] 罗晨, 岳梅, 徐洪富, 张芝利. EPG 技术在昆虫学研究中的应用及进展. 昆虫学报, 2005, 48(3): 437-443.
- [13] 张广珠, 胡春祥, 苏建伟, 戈峰. 麦长管蚜在高 CO_2 浓度下生长的抗性与感性小麦品种上的取食行为. 生态学报, 2009, 29(9): 4745-4752.
- [14] 胡想顺, 赵惠燕, 胡祖庆, 李东鸿, 张宇红. 禾谷缢管蚜在三个小麦品种上取食行为的 EPG 比较. 昆虫学报, 2007, 50(11): 1105-1110.
- [15] 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.
- [16] 赵秋剑, 吴敌, 林凤敏, 李长友, 张永军, 吴孔明, 郭予元. 绿盲蝽在不同棉花品种(系)上取食行为的 EPG 解析及田间验证. 中国农业科学, 2011, 44(11): 2260-2268.
- [17] 蔡晓明, 吴孔明, 原国辉. 中黑盲蝽在几种寄主植物上取食行为的比较研究. 中国农业科学, 2008, 41(2): 431-436.
- [18] 潘建红, 陈峰, 何佳春, 赖风香, 傅强. 不同致害性褐飞虱种群刺吸电位图 (EPG) 的比较. 中国水稻科学, 2011, 25(1): 86-90.
- [19] 雷宏, 徐汝梅, Tjallingii W F, van Lenteren J C. 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.
- [20] 许柱, 肖昕, 何莉苹, 张双, 朱荣卫. 小麦富集重金属锌的特征分析. 湖北农业科学, 2011, 50(6): 1117-1118.
- [21] Grze I M. Zinc and cadmium regulation efficiency in three ant species originating from a metal pollution gradient. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2010, 84(1): 61-65.
- [22] 胡想顺, 刘小凤, 赵惠燕. 刺探电位图谱 (EPG) 技术的原理与发展. 植物保护, 2006, 32(3): 1-4.
- [23] 苗进, 武予清, 郁振兴, 段云, 蒋月丽, 李国平. 基于 EPG 的麦长管蚜、麦二叉蚜和禾谷缢管蚜取食行为比较. 生态学报, 2011, 31(1): 175-182.
- [24] Ameline A, Couty A, Martoub M, Giordanengo P. Effects of mineral oil application on the orientation and feeding behaviour of *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphidae). Acta Entomologica Sinica, 2009, 52(6): 617-623.
- [25] 刘勇, 陈巨莲, 倪汉祥, 胡萃. 茉莉酸诱导小麦幼苗对麦蚜取食行为的影响. 植物保护学报, 2001, 28(4): 325-330.
- [26] 江行玉, 赵可夫. 植物重金属伤害及其抗性机理. 应用与环境生物学报, 2001, 7(1): 92-99.
- [27] 孙虹霞, 刘颖, 张古忍. 重金属污染对昆虫生长发育的影响. 昆虫学报, 2007, 50(2): 178-185.
- [28] 高欢欢, 杨杰, 白小惠, 张丽, 赵惠燕. 麦长管蚜在长期镉胁迫下超氧化物歧化酶和乙酰胆碱酯酶基因的表达水平变化. 昆虫学报, 2013, 56(7): 747-753.
- [29] 王争艳, 李心田, 鲁玉杰, 莫建初. 昆虫寄主选择行为的进化机制. 应用昆虫学报, 2011, 48(1): 174-177.
- [30] 戈峰, 吴孔明, 陈学新. 植物-害虫-天敌互作机制研究前沿. 应用昆虫学报, 2011, 48(1): 1-6.
- [31] 殷海娣, 黄翠虹, 薛莹, 王戎疆, 闫凤鸣. 昆虫唾液成分在昆虫与植物关系中的作用. 昆虫学报, 2006, 49(5): 843-849.