

稻褐飞虱雄虫第二种鸣声及其生殖竞争意义

傅 强 陈 伟 张志涛 唐晓清

(中国水稻研究所 杭州 310006)

(南京农业大学 南京 210095)

摘要 本文研究了稻褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 雄虫第二种鸣声 (SMVS) 及其生殖竞争意义, 结果如下: 1. SMVS 是 2 头或 2 头以上同种雄虫共栖一处时才产生的特殊信号, 不同密度, 不同虫龄雄虫 SMVS 的鸣叫习性不同, 虫龄和温度对 SMVS 有明显影响。2. 具 SMVS 行为的雄虫在求偶、交配系列行为中的优势逐步明显, 最终成功交配的 SMVS 雄虫达 70.2%, 而非 SMVS 雄虫仅 14.9%。3. 回放 SMVS 录音可以显著降低稻褐飞虱交配率 (下降 41.0%)。SMVS 是一种生殖竞争信号, 具种的专一性。

关键词 稻褐飞虱, 声行为, 雄虫第二种鸣声, 生殖竞争, 竞争信号, 攻击信号

稻褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål) 雌雄成虫均能振动腹部、带动胸腹结合部处的摩擦发声器发出由固体介质 (寄主植株) 传播的微弱声信号, 用于交配前的个体间联系^[3]。雌虫只能发出一种鸣声 (Female Vibrational Signal, FVS), 由一串稳定的脉冲组成。雄虫则能发出两种鸣声, 均由周期性重复的音节组成, 其中第一种鸣声 (First Male Vibrational Signal, FMVS) 的每个音节可分为明显不同的三个部分, 持续 5~7 s; 第二种鸣声 (Second Male Vibrational Signal, SMVS) 每个音节仅分为两部分, 持续 0.5~0.7 s^[2,3,5~10]。

雌虫鸣声 (FVS) 和雄虫第一种鸣声 (FMVS) 是种内求偶信号, 具联络和识别同种异性个体、刺激性兴奋及为雄虫寻觅雌虫定向的作用, 对求偶及完成交配具有重要意义^[2,7,9]。对雄虫第二种鸣声 (SMVS) 的研究则较少, 仅见于 Ichikawa 等^[10]和张志涛等^[2]的报道。初步明确 SMVS 的鸣叫与虫口密度有关。Ichikawa 等认为它是一种攻击信号 (Aggressive Signal), 但其依据仅仅是其发生在雄虫的竞争行为中, 而并未考察 SMVS 与竞争行为的直接关系。为此, 笔者在进一步阐明 SMVS 鸣叫规律及其发生条件的同时, 深入研究了 SMVS 雄虫本身在求偶、交配系列过程中的行为及回放 SMVS 录音对雌雄成虫交配的影响, 初步明确了 SMVS 行为的生物学意义。

1 材料与方 法

供试昆虫稻褐飞虱和白背飞虱 *Sogatella furcifera* 取自中国水稻研究所养虫室。饲虫及实验用苗均为感虫水稻品种台中在来一号 (TN1), 苗龄 30~50 d。

成虫饲养与观察笼分大、中、小三种型号, 均为圆筒形, 用无毒透明塑料片制成, 直

* 国家自然科学基金资助项目

1996-01-09 收稿, 1996-07-06 收修改稿

径×高度分别为: 8.4 cm×27.0 cm、5.2 cm×14.0 cm、4.0 cm×8.0 cm。其中, 大型笼用于实验前成虫的饲养, 内有 TN1 稻苗 8~10 株, 接羽化当天同性别成虫 40~50 头, 笼顶为 40 目笼纱; 中型笼用于羽化后不同密度的成虫饲养及群体鸣叫的监听, 内有稻苗 2 株, 用传振杆相连, 其中一株从海绵笼顶中央小孔伸出, 顶端安装拾音器; 小型笼则用于鸣声监听及鸣叫行为的观察, 栽有稻苗 1 株, 拾音器安装同中型笼。

鸣声监听装置采用张志涛等^[1,2]的方法, 即用装有特制前置放大电路的晶体管拾音器 (中华 FD-106) 和盒式磁带录音机 (Sharp GF-888)

1.1 雄虫第二种鸣声 (SMVS)

(1) 虫口密度对 SMVS 的影响: 分别吸取羽化 4 h 以内的雄虫 1、2、3、6、12 头于中型笼, 按不同虫龄 (开始在羽化后 5~6 h, 8~9 h, 其后每隔 8 h 一次, 第 3 d 开始每天一次) 监听 10 min 内各密度试虫 SMVS 的鸣叫情况, 每种密度设 6 个重复。另吸取饲于大型笼的 4~5 日龄雄虫, 在每小型笼中分别接入 1 头和 2 头, 静置约 30 min, 监听 10 min 内 SMVS 的鸣叫情况, 各重复 16 次。(2) 雌虫对 SMVS 的影响: 取羽化 4 h 以内的雌、雄虫各 6 头于中型笼中, 监听试虫 SMVS 的鸣叫情况 (方法同“(1)”)。另吸取饲于大型笼的 4~5 日龄雄虫 2 头于小型笼中, 静置数分钟后, 引入鸣叫活跃或交过配 (不鸣叫) 的雌虫 1 头, 监听 20 min 内雄虫的 SMVS 鸣叫情况。(3) 虫龄和环境温度对 SMVS 的影响: 取饲于大型笼的雌虫, I. 在羽化后不同时间, 每次取 2 头同日龄虫于小型笼中, 25℃~26.5℃ 温度下监听 SMVS 的鸣叫, 用秒表读取 60~120 个连续重复的音节所花时间, 由音节数除以时间 (s) 即得音节重复频率, 各重复 12~15 虫次; II. 在每小型笼中引入 2 头 4~5 日龄雄虫, 分别在不同温度下监听并测定 SMVS 的音节重复频率 (方法同上)。

1.2 对 SMVS 雄虫求偶和交配过程的观察

每小型笼取饲于大型笼的 4~6 日龄雄虫 2 头 (长、短翅型各 1 头), 监听并选取其中只有一头雄虫发出 SMVS 的观察笼, 引入鸣叫活跃的雌虫, 待雌虫鸣叫后, 比较观察 1h 内, 发出 SMVS 与不发出 SMVS 的两类雄虫在求偶、交尾过程中的行为表现, 连续进行了三年实验, 年份间差异不显著, 故合在一起统计分析。

1.3 回放 SMVS 对交配的影响

回放装置由信号源、换能器、传杆及小型观察笼四部分组成。其中信号源采用盒式单放机播放 SMVS 录音; 换能器由小型动圈扬声器改制而成; 传振杆用竹杆削制, 一级传杆长约 10 cm, 直径 6 mm, 连接换能器与六根辐射状排列的二级传杆, 后者每根的长约 11 cm, 直径 2 mm, 顶端削尖, 分别插入小型观察笼稻杆中。如此, 同一信号可以同时传到 6 个观察笼。在观察笼稻杆顶端监测, 信号源音量调至相当于 5~6 cm 处活虫自然鸣叫的强度, 待大型笼饲养的试虫至 4~6 日龄时, 每小型观察笼中引入 1 头雌虫, 播放 SMVS 后, 每笼加入 1 头雄虫并开始计时, 1h 后取出雌虫, 解剖其交配囊检查精包, 以每次 6 个观察笼中共计 6 头雌虫为一组, 计算交配率 (有精包雌虫数÷总雌虫数×100%)。以播放 FMVS 和 FVS 作为实验对照, 不播放任何信号作为空白对照, 各重复 6 次。

实验于每年7~9月(1992~1995)在室内进行,自然光照,除特别说明外,环境温度 $27\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 29\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。

2 结果与分析

2.1 雄虫第二种鸣声(SMVS)

(1) 虫口密度对 SMVS 的影响: 虫口密度对 SMVS 的影响十分明显(表1)。单独饲养的雄虫极少发出 SMVS, 总计近100次观察中, 仅监听到1例雄虫(1%) 在羽化后72 h 发出3声短促的 SMVS, 且不典型。周围有其它雄虫共栖一处时(每笼2头以上饲养), SMVS 鸣叫典型, 且较常见。可以认为, SMVS 是2头或2头以上雄虫共栖一处时才产生的特殊信号, 鸣叫随虫口密度的增加而趋于频繁。

大型笼饲养的4~5日龄雄虫, 在每小型笼1头和2头两种不同密度下检测, 发出 SMVS 的雄虫占总观察试虫的比例分别为43.8%和65.6%, 表明聚集条件下饲养的雄虫, 即使让其独处, 其 SMVS 的鸣叫频度虽有减少, 但仍较频繁。上述雄虫独处两天之后, SMVS 鸣叫则明显减少。

(2) 雌虫对 SMVS 的影响: 每笼6雌6雄饲养的雄虫的鸣叫高峰出现在羽化后48 h, 较每笼6雌饲养的雄虫晚(表1)。雌雄共栖对雄虫 SMVS 鸣叫规律有一定影响。

鸣叫雌虫一般可中止雄虫 SMVS 行为, 但亦有少数雄虫虽受雌虫鸣声的呼唤, 其 SMVS 鸣叫仍可继续数分钟。交过配的雌虫对 SMVS 的发生则没有明显影响。

(3) 虫龄和环境温度对 SMVS 时域特征的影响: 不同虫龄雄虫 SMVS 的音节重复频率不同。其中, 以羽化后4~5 d 最高, 此前, 随虫龄增加频率上升; 而在此之后, 则频率随虫龄增加而下降(图1)。

环境温度对 SMVS 的时域特征亦有明显影响, $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $27\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $33\text{ }^{\circ}\text{C}\sim 35\text{ }^{\circ}\text{C}$ 三种温度下, 4~5日龄雄虫的音节重复频率

表1 不同饲养条件下雄虫 SMVS 的鸣叫情况

饲养条件 (头/笼)	首次鸣叫时间 (h)	鸣叫高峰		鸣叫比例* (%)
		开始时间 (h)	持续时间 (d)	
1雄	72	无	0	1.0
2雄	16	72	1	19.8
3雄	16	32	8	55.2
6雄	16	24	9	63.3
12雄	8~9	16	10~11	67.6
6雌+6雄	16	48	8	59.8

* 鸣叫比例(%) = 监听到 SMVS 的观察次数 ÷ 总观察次数 × 100%

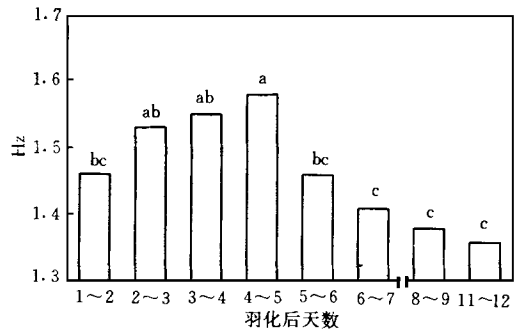


图1 不同虫龄雄虫 SMVS 的音节重复频率

方框上方相同字母示 Duncan's 多重比较

差异不显著 ($P=0.05$)

分别为: $(1.48 \pm 0.03)\text{Hz}$ 、 $(1.97 \pm 0.03)\text{Hz}$ 和 $(2.49 \pm 0.07)\text{Hz}$, 三者差异极显著 ($P=0.01$)。SMVS 的音节重复频率可能反映有关虫龄和环境温度的信息。

2.2 SMVS 雄虫在求偶和交配过程中的表现

当一对雄虫中只有1头发出 SMVS 时, 待引入雌虫之后, 在求偶过程中 (即在对雄虫鸣声产生反应及寻找雌虫的过程中), 发出 SMVS 的雄虫与不发出 SMVS 的雄虫差异不明显, 但此后的行为, 发出 SMVS 的试虫表现绝对优势。从表2亦可看出, 在雄虫“对雌虫鸣声开始反应→找到雌虫→试图交配→最终与雌虫成功交配”的系列行为中, 处于优先的 SMVS 雄虫依次增多, 而优先的非 SMVS 则顺次递减。

表2 发出与不发出 SMVS 的雄虫在求偶和交配过程中的表现 (%)

雄虫性质	对雌虫鸣声先开始反应 ¹	先找到雌虫 ²	先试图交配 ³	最终与雌虫交配 ⁴
发出 SMVS	30.2	57.4	70.2	70.2
不发出 SMVS	41.9	36.2	17.0	14.9
显著水平(P)	0.935	0.125	0.0002	0.0001

1: 另有25.6%的试虫组几乎同时反应, 2.3%的试虫组没有反应($n=43$);

2, 3, 4: 分别有6.4%, 12.8%, 14.9%的试虫组没有表现相应行为($n=47$)

比较前一行行为优先的雄虫在其后续行为中仍处于优先的比例, 两种雄虫差异明显(表3), 其中前一行行为优先的 SMVS 雄虫在后续行为中多数仍占优势, 而非 SMVS 雄虫则大多不能保持优势。实验中还曾观察到非 SMVS 的雄虫虽已抢先伸出腹部试图交配, 但最终仍被较迟动作的 SMVS 雄虫抢先成功。

表3 前一行行为优先的两类雄虫在其后续行为中的优先情况 (%)

后续行为 优先的 雄虫类别	前一行行为优先的雄虫				
	先对雌虫反应者		同时对雌 虫反应者 ¹	先找到雌虫者	
	发出 SMVS	不发出 SMVS		发出 SMVS ²	不发出 SMVS ³
发出 SMVS	76.9	44.4	63.6	92.5	64.7
不发出 SMVS	23.1	55.6	27.3	0	17.6
重复数 (n)	13	18	11	27	17

1, 2, 3: 分别有9.1%, 7.5%和17.6%的试虫组未表现后续行为

在求偶与交配的系列行为中, 两种翅型雄虫没有明显差异。发出 SMVS 的长翅型与短翅型雄虫各占52.3%、47.7%, 先对雌虫反应的各占42.5%、40.0% (另有17.5%两雄虫同时反应), 先找到雌虫的各占45.2%、54.8%, 最终与雌虫交配的各占54.1%和45.9%, 差异均不显著。

2.3 回放 SMVS 对交配的影响

与空白对照相比, SMVS 降低交配率达41.0个百分点, 其它信号则均不能明显影响交配率(表4)。这表明在褐飞虱已知的三种声信号中, 只有 SMVS 含有干扰雌雄虫交配的生物信息。

表4 播放不同信号1 h 所得稻褐飞虱交配率(%)

信号种类	FVS	FMVS	SMVS	空白 CK
平均值	83.6 a	95.2 a	45.7 b	86.7 a
标准误	17.9	24.6	18.3	9.2

注: 平均值后相同字母示 Duncann's 多重比较差异不显著 ($P=0.05$)

对白背飞虱 *S. furcifera* 雌雄成虫, 播放褐飞虱 SMVS 1h 后, 平均交配率为 $(61.4 \pm 17.2)\%$, 而空白对照为 $(69.4 \pm 15.2)\%$, 二者差异不显著 ($P=0.05$)。褐飞虱 SMVS 对白背飞虱的交配没有明显影响, 似具有种的专一性。

3 讨论

在昆虫种内的竞争行为中, 部分个体可以借特定的声信号占有竞争优势。以往对直翅目的研究较多, 而对同翅目昆虫, 特别是对其中以固体传声(振动)信号为通讯媒介的小型头喙亚目昆虫研究甚少, 该类信号的意义尚未在其中任何一个虫种得到明确^[5]。本研究首次阐明了褐飞虱雄虫第二种鸣声(SMVS)在生殖竞争中的重要意义。

3.1 攻击信号含有驱逐同种个体及建立领地的意义^[5]。在稻褐飞虱雄虫 SMVS 的研究中, Ichikawa 等认为 SMVS 含有恐吓的意义, 是攻击信号。他们观察到: 当有雄虫发出 SMVS 后, 不发 SMVS 的雄虫有时会离开原稻株; 而发出 SMVS 的雄虫则不离开。本研究中, 我们发现这只是其中一种现象, 常常还可以看到, 当一头雄虫发出 SMVS 时另一头雄虫很少移动, 此外, 亦常看到不发出 SMVS 的雄虫靠近 SMVS 雄虫, 并用前足和头部撞击后者。这似表明 SMVS 雄虫并不能赶走非 SMVS 雄虫而建立自己的领地。通过比较两类雄虫在求偶和交配过程中的行为, 发现发出 SMVS 的雄虫在求偶阶段并未建立自己的优势, 其优势是在此后的行为中逐步显现出来的, 并在最终与雌虫交配中占绝对优势 ($70.2\%: 14.9\%$)。再者, 回放 SMVS 录音可以显著降低交配率, SMVS 含有干扰交配的生物信息。因此, 我们认为将 SMVS 称为生殖竞争信号更为适合。

SMVS 雄虫具有竞争优势, 似有两种解释: i、发出 SMVS 的雄虫本身生活力较强, ii、部分雄虫借发出 SMVS 干扰其它雄虫的生殖行为; “i” 亦可能是 “ii” 的前提。

3.2 稻褐飞虱有长短两种翅型。对雄虫, Ichikawa 等^[10]认为短翅雄虫在竞争雌虫过程中较长翅雄虫占优势。Novotny^[11]最近研究二者竞争雌虫的成功率, 指出羽化后 12 h~24 h 的短翅雄虫 3 倍于同龄长翅雄虫, 而羽化后 5 d 的长翅雄虫则 2 倍于同龄短翅雄虫。我们亦曾报道^[4], 起飞高峰期(羽化后 2~3 d)起飞的长翅雄虫主动发出 SMVS 的比例显著低于短翅雄虫。可以认为, 短翅雄成虫在早期具有明显的竞争优势。而对羽化后 4~6 d 的雄虫, 本文的结果则不同: 两种翅型雄虫间没有显著差异, 连续 3 年的实验中, 最终与雌虫成功交配的长翅型与短翅型雄虫分别占 50%、50%、63.6%、36.4% 和 50%、50%, 仅有一年的实验结果长翅型雄虫优于短翅型雄虫, 但未达显著水平 ($P>0.37$, $n=11$)。可以肯定的是, 两种翅型雄虫在生殖竞争中的优势地位因虫龄而异, 然其确切的关系尚需进一步的研究。

3.3 回放 SMVS 录音可以显著降低交配率, 对其控制田间稻褐飞虱为害的意义值得探

讨, 笔者从 SMVS 的干扰机理及其影响因子等方面进行了深入的研究, 将另文报道。

参 考 文 献

- 1 张志涛, 陈伦裕等. 三种飞虱、叶蝉求偶鸣声的采集和分析. 科学通报, 1987, (20): 1 583~1 586
- 2 张志涛等. 褐稻虱求偶鸣声和交尾行为. 昆虫学报, 1991, 34(3): 257~265
- 3 张志涛等. 褐稻虱发声机理模型和雌虫鸣声的人工模拟, 中国水稻科学, 1991, 5(1): 29~36
- 4 傅 强, 陈 伟, 张志涛. 褐稻虱 *Nilaparvata lugens* 鸣叫与起飞的关系, 华东昆虫学报, 1994, 3(2): 81~84
- 5 Claridge M F. Acoustic signals in the Homoptera: Behavior. Taxonomy and Evolution Ann. Rev. Entomol., 1985, 30: 297~317
- 6 Claridge M F. *et al.* Variation in courtship signals and hybridization between geographically definable populations of the rice brown planthopper. *Nilaparvata lugens* (Stål). Biol J. Linnean Soc., 1985, 24: 35~49
- 7 Ichikawa T, Ishii S. Mating signal of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae): Vibration of the substrate. Appl. Entomol. Zool., 1974, 9: 196~198
- 8 Ichikawa T, Sakuma M. Ishii S. Substrate vibrations; mating signals of three species of planthoppers which attack the rice plant. Appl. Entomol. Zool., 1975, 10: 162~171
- 9 Ichikawa T. Sexual communications of planthoppers. In: The Rice Brown Planthopper (Compiled by Food and Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region). Taipei, Taiwan, China. 1977, 84~94
- 10 Ichikawa T *et al.* Density-related change in male-male competitive behavior in the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). Appl. Entomol. Zool., 1982, 17: 439~452
- 11 Novotny V. Adaptive significance of wing dimorphism in males of *Nilaparvata lugens*. Entomol. Exp. Appl., 1995, 76: 233~239

THE SECOND MALE VIBRATIONAL SIGNAL OF BROWN PLANTHOPPER *NILAPARVATA LUGENS* (STÅL) AND ITS SIGNIFICANCE IN COMPETITIVE REPRODUCTIVE BEHAVIOR

Fu Qiang Chen Wei Zhang Zhitao

Tang Xiaoqing

(China National Rice Research Institute Hangzhou 310006) (Nanjing Agricultural University Nanjing 210095)

Abstract The second male vibrational signal (SMVS) of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) and its significance in competitive reproductive behavior were studied in laboratory. The results are as following: 1. SMVS was only emitted by co-living males. This SMVS behavior was, while closely associated with density and age of males, also influenced by environmental temperature and the existence of females. 2. In the course of courtship and mating the males emitting SMVS became increasingly dominant with 70.2% successful mating, males with no SMVS, however, showed only 14.9%. 3. The percentage of mated *N. lugens* was $(45.7 \pm 18.3)\%$ with the playback of the SMVS record, which was much lower than those with no playback signal (CK) or playback of female vibrational signal (FVS) and first male vibrational signal (FMVS). The playback of SMVS, on the other hand, had no obvious influence on the percentage of *S. furcifera* mated. The results indicated that SMVS is a species-specific competitive reproductive signal of *N. lugens*.

Key words *Nilaparvata lugens*, acoustic behavior, second male vibrational signal, competitive behavior, competitive reproductive signal, aggressive signal

**NEW ISSUE: ACTA ENTOMOLOGICA SINICA
SUPPLEMENT 1997—To be published in November, 1997**

It is an extra issue embracing a series of reports concerning specially the recent advances in the studies of the behavior, ecology, physiology, biochemistry, toxicology, genetics and control strategies of a few major pest insect in China: The cotton bollworm (*Helicoverpa armigera* (Hübner)), wheat aphids (*Macrosiphum avenae* (Fabricius)), *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus), *Schizaphis graminum* (Rondani) and brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål). The articles in this supplement are parts of the 3-years phase research results of the program entitled "Basic Researches on the Cataclysmic Regularities and Control Techniques of Five Major Pests in Rice, Wheat and Cotton" within the National Climbing Project set by the China National Committee of Science and Technology (CNCST).

The contents in this supplement include:

1. Progress in the foundational researches on the cataclysm and control techniques of the cotton bollworm in China;
2. On the relationship between larval feeding behavior of cotton bollworm and distribution of harmful allelochemicals in cotton;
3. The influences of gene flow between different geographical populations on the changes of insecticide resistance in *Helicoverpa armigera*;
4. Study on the mechanisms of responses to deltamethrin in susceptible and resistant strains of cotton bollworm;
5. Tests of transgenic endogenous bacterium against cotton bollworm;
6. Studies on the biotypes of the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) with a view to its control;
7. The influence of temperature on the flight potential of *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus) measured with a flight-mill system;
8. Variation in virulence of the brown planthopper to resistant rice varieties and its relation changes in the activities of endogenous enzymes. and so on.

The supplement 128 pages will be published in November, 1997

Price: US \$ 12 per issue (postage included)

Subscriptions are requested to send to the following address:

Ms. Yanrong Wang

Acta Entomologica Sinica Editorial Board

C/O Institute of Zoology, Academia Sinica

19 Zhongguancun Lu, Haidian

Beijing 100080

China

Payment should be made in US dollars.

Make checks or money orders payable to the Entomological Society of China.