

不同生殖生长期大豆器官对斜纹夜蛾抗性分析

胡壮壮,徐先超,潘霖,李蒙,曾健,Muhammad Khuram Razzaq,邢光南,盖钧铭

(南京农业大学大豆研究所/国家大豆改良中心/农业部大豆生物学与遗传育种重点实验室(综合)/作物遗传与种质创新国家重点实验室/江苏省现代作物生产协同创新中心,江苏南京210095)

摘要:为探究不同生殖生长期大豆器官对斜纹夜蛾的抗性,本研究选用不同抗性大豆品种R2、R4和R6期叶片,R4和R6期荚皮及R6期籽粒强迫喂食3龄斜纹夜蛾幼虫,评价不同生殖生长期不同抗虫性大豆品种的器官对斜纹夜蛾幼虫抗生性的影响。结果表明,喂食R2期叶片,3个品种平均的幼虫取食量、虫增重及粪便量均显著高于R4和R6期,即R2期为叶片对斜纹夜蛾的易感期。喂食R4期荚皮,幼虫的取食量、虫增重及粪便量均显著高于R6期,从而认为R4期为荚皮对斜纹夜蛾的易感期。取食R4期叶片虫增重高于荚皮,但取食量和粪便量低于荚皮,特别粪便量达显著水平,说明叶片因利用率高而对幼虫抗生性低。取食量、虫增重和粪便量在R6期器官间均达到极显著水平,取食量和虫增重均表现为喂食籽粒>叶片>荚皮,且存在显著差异。R4和R6期的取食选择性试验也表明3种器官对斜纹夜蛾的抗生性为:荚皮>叶片>籽粒。R4期荚皮抗生性和叶片抗生性在品种间表现较为一致。R6期叶片抗生性在品种间差异明显,而荚皮和籽粒抗生性在品种间差异较小,荚皮的抗生性都偏高,籽粒抗生性相反都偏低。取食量、虫增重及粪便量3个指标相对一致,而虫增重具有易称量等优点,可作为抗虫鉴定的主要指标。

关键词:大豆;器官;生育期;斜纹夜蛾;抗虫性

Resistance Analyses of Soybean Organs to Common Cutworm (*Spodoptera litura*) at Different Reproductive Stages

HU Zhuang-zhuang, XU Xian-chao, PAN Lin, LI Meng, ZENG Jian, Muhammad Khuram Razzaq, XING Guang-nan, GAI Jun-yi

(Soybean Research Institute of Nanjing Agricultural University/National Center for Soybean Improvement/Key Laboratory for Biology and Genetic Improvement of Soybean (General), Ministry of Agriculture/National Key Laboratory for Crop Genetic and Germplasm Enhancement/Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Crop Production, Nanjing 210095, China)

Abstract: In order to explore the resistance of soybean organs of different reproductive stages to common cutworm (CCW, *Spodoptera litura* Fabricius), the leaves at R2, R4 and R6, the pods at R4 and R6, and the seeds at R6 of soybean varieties with different resistance were used to forcibly feed the third-instar larvae for evaluating their resistances against *S. litura*, mainly antibiosis, in the present study. At R2, the average consumed leave amount, body weight increase and larval excrement amount of three varieties were significantly higher than those at R4 and R6 stages, while at R4, the consumed pod amount, body weight increase and excrement amount of larvae were significantly higher than those at R6 stage, thus R2 and R4 were the sensitive stages of antibiosis to *S. litura* for leaf and pod, respectively. The body weight increase of larvae fed on leaves at the R4 was higher than that of the pods, while consumed amount and excrement amount was lower, especially excrement amount reached a significant level, which means the antibiosis of leaves was lower than that of pods. The consumed amount, body weight increase and excrement amount of larvae reached significant level among the organs at R6 stage, in which the consumed seeds and body weight increase of larvae was significantly higher, followed by the amount of leaves, and pods were least. Thus, the antibiosis of soybean pod was higher, while that of the seed was lower. The feeding preference of different soybean organs at R4 and R6 stages showed pod < leaf < seed or the antixenosis against *S. litura* being: pod > leaf > seed. The antibiosis of pod and leaf against *S. litura* at R4 stage were relatively consistent among varieties but the antibiosis of

收稿日期:2020-05-09
基金项目:国家自然科学基金(31571694);国家重点研发计划(2016YFD0100201);中央高校基本科研业务费专项资金(KYT201801);长江学者和创新团队发展计划(PCSIRT_17R55);教育部111项目(B08025);国家大豆产业技术体系(CARS-04);江苏省优势学科建设工程专项;江苏省JCIC-MCP项目。
第一作者简介:胡壮壮(1991-),男,硕士,主要从事大豆抗虫育种研究。E-mail:2018101120@stu.njau.edu.cn。
通讯作者:邢光南(1980-),男,博士,副教授,主要从事大豆抗虫育种和种质资源研究。E-mail:xinggn@njau.edu.cn;
盖钧铭(1936-),男,教授,主要从事大豆种质资源与遗传育种研究。E-mail:sri@njau.edu.cn。

leaf against *S. litura* at the R6 stage was significantly different among varieties, while the antibiosis difference of pod and seed against *S. litura* among varieties were relatively less. The consumed amount, body weight increase and excrement amount of larvae were relatively consistent, while body weight increase of larvae had the advantages for easy evaluation, and was recommended as the major indicator of CCW resistance evaluation.

Keywords: Soybean; Organ; Growth stage; *Spodoptera litura*; Resistance to insect

大豆[*Glycine max* (L.) Merrill]种子内含有人类和动物所需的蛋白和油脂^[1-2],是中国非常重要的农作物之一。大豆一生中,植株经常遭受害虫侵染,严重影响大豆产量和品质^[3-4]。斜纹夜蛾[*Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae)]因其暴食性和繁殖快等特点成为大豆生产上较严重的害虫之一^[1, 5],也是南方大豆产区的主要食叶性害虫之一。4 月份斜纹夜蛾开始为害南方早季毛豆苗,严重时可将叶片吃光,影响光合作用;中期影响开花结荚,造成豆粒不饱满;后期严重为害时会把豆荚啃得残缺不全、斑痕累累,失去商品价值^[6]。

Terry 等^[7]研究大豆开花前到籽粒成熟等不同生育期对玉米穗螟幼虫[*Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae)]存活率和生长发育的影响,发现幼虫可在所有测试阶段存活,高龄幼虫存活率较高,且于大豆开花前取食植株,12 d 后幼虫体重显著高于取食花期和鼓粒期植株,但取食荚期蛹重显著高于取食其它生长阶段。Oliveira 等^[8]用不同生育期豆荚对 *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) 进行抗虫性研究,发现若虫和成虫都在籽粒灌浆期(R5-R6)表现较好。Eckel 等^[9]研究玉米穗螟取食大豆花、叶片和豆荚对产量的影响,发现花期接虫时花朵上幼虫密度显著高于植株其它部位且能够显著降低大豆产量和品质。Kobayashi 等^[10]用 8 个大豆品种的子叶(VE)和叶片(V3)对 3 个大豆蚜[*Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae)]生态型进行抗生性试验,发现叶片对蚜虫的抗性较强。Coelho 等^[11]通过测定棉铃虫[*Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae)]喂食叶片和豆荚各幼虫龄期、取食量、幼虫存活率、蛹重、蛹存活率、产卵量等指标评估大豆基因型对棉铃虫的抗生性,发现豆荚的抗虫性高于叶片。Rachel 等^[12]通过选择性取食试验发现棉铃虫 2 龄幼虫偏向选择取食叶片,生长指标均好于取食其它器官,且在花、茎和荚上的存活率较低;抗生性试验中 4 龄幼虫取食鼓粒期豆荚生长指标表现最好。李巧丝等^[13]发现棉铃虫取食大豆豆荚较取食叶片的幼虫存活率低、单雌产卵量低,但发育速度快、蛹重大。Kim 等^[14]使用斜纹夜蛾幼虫重量作为抗生性指标,通过关联分析检测了大豆资源中的抗虫 QTL。

大豆生殖生长期是食叶性害虫危害的关键时

期,不同生殖生长期不同器官对斜纹夜蛾幼虫的抗虫性研究较少。本试验在前人研究的基础上,对不同生殖期不同器官对斜纹夜蛾幼虫的抗虫性进行探索,研究不同抗虫性大豆品种 R2(盛花期)、R4(盛荚期)和 R6(鼓粒期)叶片的抗虫性,R4 和 R6 荚皮的抗虫性,R6 期籽粒的抗虫性,比较不同器官抗虫性的差异。旨在探明大豆对斜纹夜蛾的敏感期及敏感器官,建立各器官的抗虫鉴定方法,为大豆抗虫育种和化学防控提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试大豆为抗虫品种 Lamar,感虫品种为南农 89-29 和沔阳白毛豆^[15],均由南京农业大学国家大豆改良中心提供。供试虫源斜纹夜蛾幼虫由南京农业大学国家大豆改良中心养虫室人工饲料续代饲养所得。当蜕皮进入 3 龄幼虫时,在每个试验开始前选择大小及活跃性一致的 3 龄幼虫,饥饿 6 h 处理后作为试验用虫。饲养条件:温度为 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$,湿度为 $(60 \pm 10)\%$,光/暗时间为 14 h/10 h。

1.2 试验地概况

试验在安徽省马鞍山市当涂县南京农业大学皖江基地($31^\circ33'4''\text{N}$, $118^\circ37'22''\text{E}$)进行。为了确保大豆同一生育期器官的持续供给,本试验分 3 期播种,播种时间分别为 2019 年 6 月 15 日、6 月 20 日和 6 月 25 日,进行条播,每个品种 4 行,行长 4 m,行距为 0.5 m,株距 0.1 m。常规田间管理,但不施任何农药。室内试验在基地养虫室进行,室内条件控制为与斜纹夜蛾饲养条件一致。

1.3 方法

1.3.1 不同生殖生长期大豆器官对斜纹夜蛾的抗生性试验 于 R2(8 月 8 日)、R4(9 月 1 日)和 R6(9 月 25 日)期分别摘取供试材料的新鲜倒三叶,R4 期增加摘取大小一致质地柔软且无籽粒形成的新鲜豆荚,R6 期增加摘取大小一致籽粒饱满的豆荚。分别用自封袋封装并做标记,装入冰盒带回基地养虫室,以进行强迫喂食试验。随机选取经过饥饿处理的 3 龄斜纹夜蛾幼虫,每处理 5 次重复,每重复 5 头 3 龄幼虫。用万分之一天平分别称量并记录不同品种器官和幼虫初始重量,置于直径为 9 cm 垫有湿润滤纸的培养皿中。初始接虫均重都约为 60 mg,豆荚接虫时用锋利的刀片将豆荚沿边缘对称

割开分别取出幼胚和籽粒,R4 期仅留荚皮喂食,R6 期荚皮和籽粒分开喂食。每 2 d 更换一次大豆器官及滤纸,称量并记录剩余器官重、幼虫重和粪便重,试验持续 6 d。计算斜纹夜蛾幼虫的取食量、虫增重和粪便量,比较 R4 期倒三叶、荚皮的喂食结果,研究 R4 期不同器官对斜纹夜蛾幼虫的抗生性差异。比较 R6 期叶片、荚皮及籽粒间抗生性差异。其中,取食量 = 总取食量/虫数;虫增重 = 总虫增重/虫数;粪便量 = 总粪便量/虫数,以 10 mg 作为各指标的基础单位^[14]。

1.3.2 不同器官取食选择试验 R4 期同一品种叶片和荚皮用万分之一天平称量并记录初始重量,置于直径为 15 cm 垫有湿润滤纸保湿的玻璃培养皿两侧。R6 期叶片、荚皮及籽粒同样用万分之一天平称量并记录初始重量,后均匀置于直径为 15 cm 垫有湿润滤纸保湿的玻璃培养皿侧边。将 10 头经过饥饿处理的 3 龄斜纹夜蛾幼虫放置在玻璃培养皿中间,任其选择取食,5 次重复。48 h 后称量并记录剩余叶片、荚皮及籽粒的重量。

1.4 数据分析

用 Excel 2013 软件对试验数据进行整理,用 SAS 9.4 软件进行统计分析,采用 PROC GLM 进行方差分析,采用 Duncan 法进行多重比较。

表 1 不同生殖生长期大豆器官对斜纹夜蛾抗生性的方差分析

Table 1 Variance analysis on antibiosis of soybean organs against <i>S. litura</i> at different reproductive stages										
器官 Organ	变异来源 Source of variation	取食量 Consumed amount			虫增重 Body weight increase			粪便量 Excrement amount		
		DF	MS	F	DF	MS	F	DF	MS	F
叶片 Leaf	品种 Varieties	2	2107.2	41.5 **	2	877.0	31.9 **	2	610.9	53.3 **
	生殖生长期 Reproductive stages	2	1382.2	27.2 **	2	623.4	22.7 **	2	219.6	19.2 **
	品种 × 生殖生长期 Varieties × Reproductive stages	4	533.9	10.5 **	4	168.2	6.1 **	4	104.0	9.1 **
	误差 Error	36	50.8		36	27.5		36	11.5	
荚皮 Pod	品种 Varieties	2	1433.7	7.8 **	2	110.4	9.8 **	2	281.7	4.4 *
	生殖生长期 Reproductive stages	1	2816.9	15.4 **	1	244.5	21.7 **	1	1837.7	28.6 **
	品种 × 生殖生长期 Varieties × Reproductive stages	2	370.0	2.0	2	43.5	3.9 *	2	106.0	1.7
	误差 Error	24	183.2		24	11.2		24	64.2	
籽粒 Seed	品种 Varieties	2	401.3	27.7 **	2	5.2	1.2	2	76.9	14.2 **
	误差 Error	12	14.5		12	4.4		12	5.4	

* 和 ** 分别表示在 $P \leq 0.05$ 或 $P \leq 0.01$ 水平存在显著或极显著差异。下同。
* and ** indicates there is significant or extremly significant difference at $P \leq 0.05$ or $P \leq 0.01$ level. The same below.

2.1.1 不同生殖生长期叶片对斜纹夜蛾的抗生性

由表 2 可知,抗虫品种 Lamar 的叶片在 R2、R4 和 R6 期相比感虫品种南农 89-29 和沔阳白毛豆均表现为抗虫。3 个品种的平均幼虫取食量、虫增重和粪便量随生殖生长期的推进逐渐降低。斜纹夜蛾幼虫对 3 个品种 R2 期叶片的平均取食量、虫增重和粪便量均显著高于 R4 和 R6 期,且品种间的变异系数也最大,其中对沔阳白毛豆和南农 89-29 R2 期

叶片的取食量和虫增重显著高于 R4 和 R6 期,但 R4 和 R6 期间除对南农 89-29 的取食量外无显著差异,Lamar 也有相似趋势但 3 个时期叶片间取食量和虫增重差异均不显著,表明 R2 期大豆叶片对斜纹夜蛾易感且品种间抗虫性差异也达到最大。随着大豆生殖生长期的推进,大豆叶片抗虫性随之提高,品种间的抗虫差异逐渐减小。

表 2 不同生殖生长期大豆叶片对斜纹夜蛾抗生性的多重比较

Table 2 Multiple comparisons of antibiosis of soybean leaves against <i>S. litura</i> at different reproductive stages (10 mg)				
指标 Indicator	品种 Variety	大豆生殖生长期 Soybean reproductive stages		
		R2	R4	R6
取食量 Consumed amount	Lamar	15.6 cA	11.3 bA	13.0 cA
	沔阳白毛豆 Mianyangbaimaodou	36.6 bA	22.1 aB	27.0 aB
	南农 89-29 Nannong 89-29	59.3 aA	32.0 aB	18.6 bC
	平均 Mean	37.2 A	21.8 B	19.5 B
	变异系数 CV/%	52.4	51.0	33.5
虫增重 Body weight increase	Lamar	5.1 cA	2.1 cA	3.3 bA
	沔阳白毛豆 Mianyangbaimaodou	18.8 bA	10.7 bB	7.5 aB
	南农 89-29 Nannong 89-29	31.8 aA	17.4 aB	6.9 aB
	平均 Mean	18.6 A	10.1 B	5.9 C
	变异系数 CV/%	71.1	68.4	41.4
粪便量 Excrement amount	Lamar	6.8 cA	6.0 bA	7.0 cA
	沔阳白毛豆 Mianyangbaimaodou	20.0 bA	14.6 aB	16.1 aAB
	南农 89-29 Nannong 89-29	28.2 aA	15.1 aB	11.5 bB
	平均 Mean	18.3 A	11.9 B	11.5 B
	变异系数 CV/%	51.9	45.5	35.9

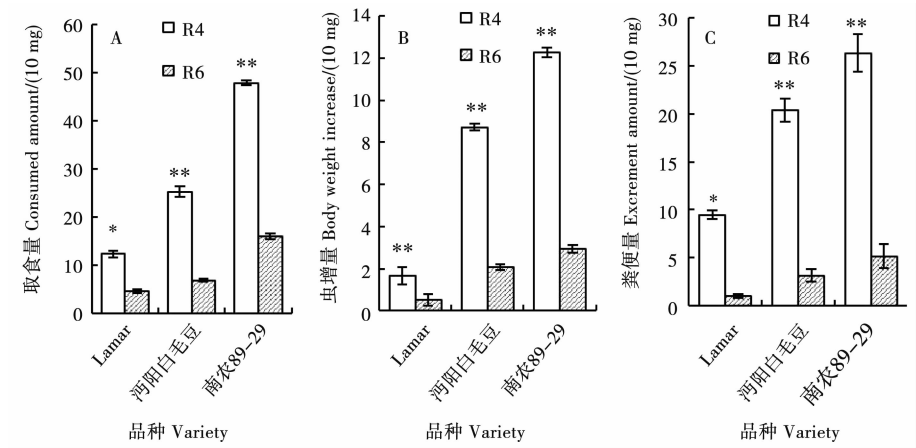
同一列数字后的不同小写字母说明同一生殖生长期内品种间差异显著($P\leq0.05$),同一行的不同大写字母说明同一品种在不同生殖生长期间的差异显著($P\leq0.05$)。

Values within a column followed by different lowercase mean significant difference among varieties in the same reproductive stage($P\leq0.05$), and values within a row with different uppercase mean significant difference among reproductive stages of the same variety($P\leq0.05$).

2.1.2 不同生殖生长期荚皮对斜纹夜蛾的抗生性

R4 期荚皮的取食量、虫增重和粪便量均显著高于 R6 期(图 1),即 R6 期荚皮具有较强的抗生性,表明

随着荚皮生长发育的进行,逐渐形成抗虫物质或结构。与喂食叶片试验相似,3 种抗生性指标在不同生殖生长期表现均基本一致。

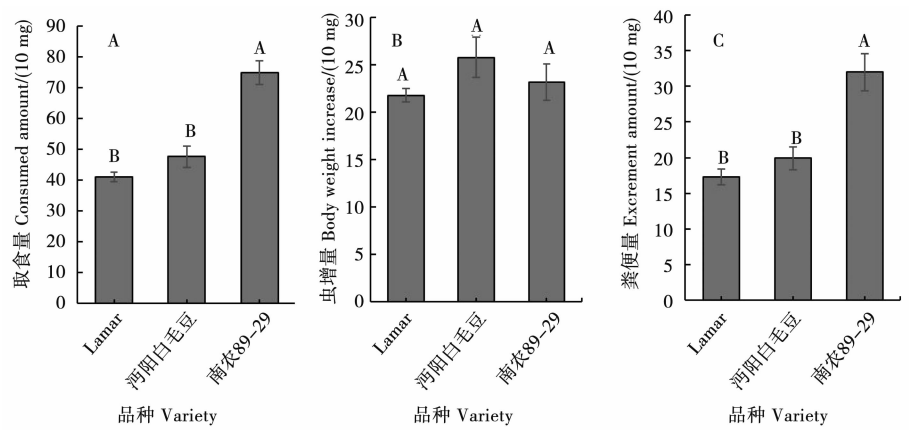


* 和 ** 分别表示 R4 和 R6 间存在显著差异($P\leq0.05$)和极显著差异($P\leq0.01$)。下同。
* and ** indicates there is significant($P\leq0.05$) or extremely significant difference($P\leq0.01$) between R4 and R6 respectively. The same below.

图 1 斜纹夜蛾喂食不同生殖生长期大豆荚皮时的生理表现
Fig. 1 The physiological phenomenon of *S. litura* fed with soybean pods at different reproductive stages

2.1.3 R6 期籽粒对斜纹夜蛾的抗生性 斜纹夜蛾幼虫对南农 89-29 籽粒的取食量和粪便量均显著高于 Lamar 和沔阳白毛豆,而虫增重在品种间差异不显著,说明籽粒的抗生性在品种间有一定差异但与

其它器官相比较小(图 2)。就籽粒抗生性而言,南农 89-29 仍表现为较感虫,而沔阳白毛豆与 Lamar 间则差异不显著。



不同大写字母表示不同品种间差异显著($P\leq0.05$)。
Different uppercase mean significant difference among varieties($P\leq0.05$).

图 2 斜纹夜蛾喂食 R6 期不同大豆品种籽粒时的生理表现
Fig.2 The physiological phenomenon of *S. litura* fed with different soybean seeds at R6 stage

2.2 同一生殖生长期大豆器官对斜纹夜蛾的抗生性

由表 3 可知,R4 期不同品种不同器官的方差分析表明品种间的取食量、虫增重和粪便量差异均达到极显著水平,说明在 R4 期不同品种间存在明显的抗生性差异;而器官间差异不显著;品种 × 器官互作间仅粪便量差异达到显著水平。R6 期不同品种不同器官喂食斜纹夜蛾幼虫生长指标的方差分

析表明,品种间取食量、虫增重和粪便量差异都达到极显著水平,说明在 R6 期不同品种间存在明显的抗生性差异;不同器官间 3 个抗生性指标 *F* 值也均达到极显著水平且高于品种间,说明 R6 期器官间存在明显抗生性差异;R6 期大豆品种与器官间互作相对较小,仅取食量和粪便量差异达到极显著水平,说明 R6 期叶片、荚皮和籽粒的抗生性变化规律在品种间存在一定的差异。

表 3 同一生殖生长期各器官对斜纹夜蛾抗生性的方差分析

Table 3 Variance analysis on antibiosis of organs against *S. litura* at the same reproductive stage

时期 Stage	变异来源 Source of variation	取食量 Consumed amount			虫增重 Body weight increase			粪便量 Excrement amount		
		DF	MS	F	DF	MS	F	DF	MS	F
R4	品种 Varieties	2	1997.8	9.6**	2	426.0	26.2**	2	389.4	7.1**
	器官 Organs	1	332.9	1.6	1	48.1	3.0	1	74.1	1.4
	品种 × 器官 Varieties × Organs	2	161.8	0.8	2	14.4	0.9	2	196.1	3.6*
	误差 Error	24	208.8		24	16.3		24	54.6	
R6	品种 Varieties	2	481.1	35.8**	2	30.1	11.4**	2	117.9	31.3**
	器官 Organs	2	1252.7	93.3**	2	375.7	142.3**	2	355.7	94.5**
	品种 × 器官 Varieties × Organs	4	174.7	13.0**	4	4.6	1.7	4	41.8	11.1**
	误差 Error	36	13.4		36	2.4		36	3.8	

2.2.1 R4 期各器官对斜纹夜蛾的抗生性 斜纹夜蛾幼虫对抗虫品种 Lamar R4 期叶片的取食量、虫增重和粪便量显著低于感虫品种南农 89-29 和沔阳白毛豆(表 4);对抗虫品种 Lamar 荚皮的取食量、虫增重和粪便量也均显著低于感虫品种南农 89-29 和沔阳白毛豆,说明荚皮抗生性与叶片抗生性一致(表 4)。喂食 R4 期叶片及荚皮的取食量和虫增重 3 个

品种平均的差异虽不显著,但取食叶片量低于荚皮,虫增重反而高于荚皮且粪便量显著低于荚皮,说明幼虫对叶片利用率高,从而叶片抗生性低。R4 期荚皮在品种间 3 种抗生性指标的变异系数均高于叶片的品种间(表 4),说明 R4 期荚皮品种间抗生性差异较大。

表 4 大豆各器官对斜纹夜蛾抗生性的多重比较
Table 4 Multiple comparisons of antibiosis of soybean organs against *S. litura* (10 mg)

指标 Indicator	品种 Variety	R4		R6		籽粒 Seed
		叶片 Leaf	荚皮 Pod	叶片 Leaf	荚皮 Pod	
取食量 Consumed amount	Lamar	11.3 cA	12.3 cA	13.0 cB	4.5 bC	20.6 bA
	沔阳白毛豆 Mianyangbaimaodou	25.1 bA	28.2 bA	27.0 aA	6.8 bB	23.9 bA
	南农 89-29 Nannong 89-29	32.0 aB	47.9 aA	18.6 bB	15.9 aB	37.5 aA
	平均 Mean	21.8 A	28.5 A	19.5 B	9.1 C	27.3 A
	变异系数 CV/%	51.0	78.5	33.5	65.2	29.6
虫增重 Body weight increase	Lamar	2.1 cA	1.6 bA	3.3 bB	0.5 cC	10.9 aA
	沔阳白毛豆 Mianyangbaimaodou	10.7 bA	8.7 aA	7.5 aB	2.1 bC	12.9 aA
	南农 89-29 Nannong 89-29	17.4 aA	12.3 aB	6.9 aB	3.0 aC	11.6 aA
	平均 Mean	10.1 A	7.5 A	5.9 B	1.8 C	11.8 A
	变异系数 CV/%	68.4	80.8	41.4	63.2	17.4
粪便量 Excrement amount	Lamar	6.0 bB	9.5 cA	7.0 cB	1.0 cC	8.6 bA
	沔阳白毛豆 Mianyangbaimaodou	14.6 aA	20.4 bA	16.1 aA	3.1 bC	10.0 bB
	南农 89-29 Nannong 89-29	15.1 aB	26.4 aA	11.5 bB	5.1 aC	16.0 aA
	平均 Mean	11.9 B	18.7 A	11.5 A	3.1 B	11.5 A
	变异系数 CV/%	45.5	65.4	35.9	67.0	33.1

同一列数字后的不同小写字母表示大豆同一生殖生长期同一器官品种间在 $P\leq 0.05$ 水平差异显著,同一行不同大写字母说明大豆同一生殖生长期同一品种不同器官间在 $P\leq 0.05$ 水平的差异显著。

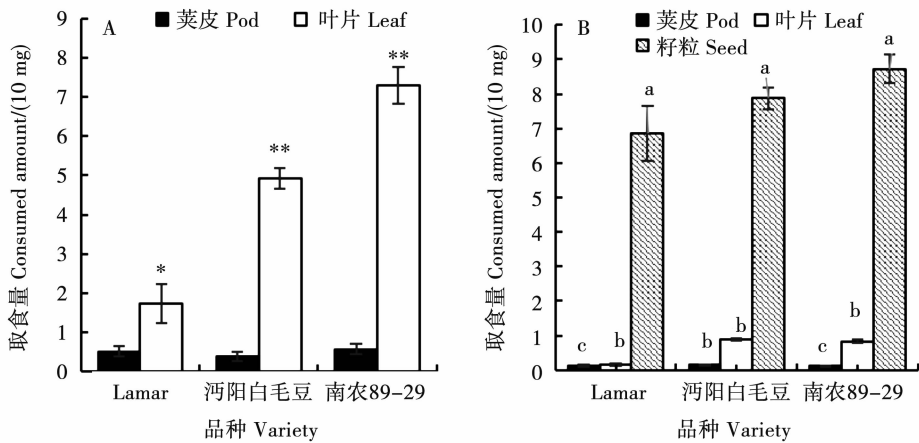
Values within a column followed by different lowercase mean significant difference among varieties of the same organ in the same reproductive stage and values within a row with different uppercase mean significant difference among organs of the same variety in the same reproductive stage at $P\leq 0.05$ level.

2.2.2 R6 期各器官对斜纹夜蛾的抗性性 斜纹夜蛾幼虫喂食抗虫品种 Lamar R6 期叶片时的取食量、虫增重和粪便量上均显著低于喂食感虫品种南农 89-29 和沔阳白毛豆(表 4)。喂食不同品种荚皮后的取食量、虫增重及粪便量整体偏小,但喂食南农 89-29 后 3 个抗虫指标均显著高于喂食其它 2 个品种,表现为较感虫(表 4)。品种间籽粒抗性差异较小,3 个抗虫指标整体较大。喂食南农 89-29 籽粒后取食量和粪便量显著高于喂食其它 2 个品种,但虫增重差异不显著。喂食 3 个品种籽粒后,斜纹夜蛾幼虫的取食量和虫增重均显著高于喂食叶片和荚皮,喂食籽粒与叶片间粪便量无显著差异但显著

高于荚皮;喂食叶片后的取食量、虫增重和粪便量均显著高于荚皮。

2.3 不同器官对斜纹夜蛾的抗性分析

同一时期斜纹夜蛾幼虫对不同器官的选择性取食试验表明:斜纹夜蛾幼虫无论取食 R4 期抗虫品种还是感虫品种,取食叶片量显著高于荚皮量,但感虫品种的差距更大(图 3A),这与强迫喂食试验结果不同,说明无论品种的抗性如何斜纹夜蛾幼虫会优先取食叶片,但在感虫品种上优先程度更明显。R6 期器官间的取食倾向表现为:籽粒 > 叶片 > 荚皮(图 3B),说明荚皮对籽粒起了保护作用,否则幼虫最喜取食籽粒。



* 和 ** 分别表示器官间 $P\leq 0.05$ 和 $P\leq 0.01$ 水平下存在显著和极显著差异。不同小写字母说明同一品种不同器官间在 $P\leq 0.05$ 水平的差异显著。

* and ** represent significant and extremely significant difference between leaves and pods at level of $P\leq 0.05$ and $P\leq 0.01$, respectively. Values within a column followed by different lowercase are significantly different among organs in the same variety at $P\leq 0.05$.

图 3 R4(A) 和 R6(B) 期不同器官对斜纹夜蛾的抗性性
Fig. 3 The antixenosis of soybean organs against *S. litura* at (A) R4 and (B) R6 stages

3 讨 论

3.1 不同生育期的抗虫性

大豆不同生育期都有害虫对不同器官造成危害,导致减产和降低品质^[9]。洪承昊等^[16]发现楸树林龄低时,楸蠹野螟取食部位多样性强,随着林龄增长,取食部位呈现出单一性,受害部位逐渐从主干、侧枝、嫩梢到只取食侧枝甚至无取食危害。楸树的林龄与楸蠹野螟的种群数量呈负相关,随着林龄的增长,种群数量呈显著下降趋势^[16]。陈建明等^[17]及徐雪亮等^[18]比较苗期不同抗性的水稻品种在成株期对褐飞虱的抗性,发现苗期中抗以上的水稻品种在成株期均表现出明显的抗性;苗期高感的水稻品种成株期亦感虫,但田间虱烧出现时间和虱烧程度有所差异,若用高龄(3~4龄)若虫为害多数品种的耐虫指数上升。Smelser等^[19]研究了大豆叶片、茎秆及豆荚含水量及老嫩程度对豆叶甲虫的抗性,发现含水量越低抗虫性越强,生育期越往后,防御害虫侵染能力越好。本研究中随着大豆生殖生长期的推进,叶片的抗生性逐渐升高,R2期叶片抗生性最低,推测R2期大豆叶片处于快速生长期,抗虫物质含量最低或营养物质含量最高。R2期感虫品种南农89-29和沔阳白毛豆的虫增重显著高于抗虫品种Lamar,这与Xing等^[15]研究中苗期的抗虫性一致。李剑桥等^[20]通过不同生育阶段不同程度的剪叶处理发现R3和R5期为大豆对叶片机械损失敏感时期,对大豆产量影响较大。根据本研究结果这些时期大豆的抗虫性还较差,生产中需密切关注斜纹夜蛾的发生动态。本研究供试材料及试验生育期各为3个,生育期处理较少,是对不同生育期抗虫性的初步探索,在后续研究中要细化生育期。

3.2 不同器官的抗虫性

器官间的抗虫性差异可能是由器官的形态结构、组织结构及器官内含的营养物质及抗虫化学物质差异等引起。谢为民等^[21]发现玉米心叶、雄穗和花丝对亚洲玉米螟幼虫的成活和发育有明显不同的影响,从而认为玉米螟发生期不同,对其种群数量和为害程度有较大影响。与玉米功能叶相比,雌穗及心叶等幼嫩组织更适合草地贪夜蛾生长发育及营养积累^[22]。涂小云等^[23]通过毛健夜蛾对不同寄主和寄主不同部位的取食选择性试验发现毛健夜蛾幼虫主要喜食寄主葱莲的较嫩器官(花、花茎和叶)。吕德东等^[24]发现荚毛密度和大豆食心虫单荚落卵量呈正相关,大豆荚皮中果皮细胞层和内壁细胞组织层越厚,抗虫性越强。R4期选择取食试验中,幼虫选择取食叶片量极显著高于取食荚皮量,强迫取食试验中喂食叶片幼虫的粪便量显著低于喂食荚皮但取食量和虫增重差异不显著,推测R4期荚皮中的营养物质含量较低,或存在抗虫化学物质或抗选择因子。R6期无论是选择取食还是强迫

取食试验,不同器官间的抗虫性排序均为荚皮>叶片>籽粒,荚皮的抗虫性显著高于叶片和籽粒,推测是由于随着豆荚发育完成,荚皮中逐渐形成较为坚硬的中果皮细胞层和内壁细胞组织层,可有效抵御取食。无论是强迫性取食还是选择性取食,斜纹夜蛾都喜食籽粒,可能是因为籽粒中含有丰富的营养物质而无抗虫物质。

3.3 对大豆抗虫性评价的启示

杨莹等^[25]以斜纹夜蛾幼虫重为指标对中国野生大豆进行抗虫性鉴定并筛选出抗感材料各10份。卢毅等^[26]及朱敏等^[27]利用斜纹夜蛾幼虫的取食量、虫增重和粪便量干重计算所得营养指标评价环境条件变化对幼虫生长发育的影响。然而,称干重工作量较大,不利于大规模的抗虫鉴定。本研究选用3种湿重指标,快速、便捷、规模化进行抗虫鉴定,但误差相对较大。大豆不同器官对斜纹夜蛾的敏感时期不同,叶片和荚皮分别为R2和R4期,因而可作为叶片和荚皮抗虫性鉴定的最佳时期。幼虫取食量、虫增重及粪便量3种抗虫指标在品种间、器官间及生育期间均能达极显著差异,即3种抗生性指标都可以反映抗虫差异,而虫增重具有易称量且直接反映幼虫生长状况等优点,从而可作为大豆抗生性的主要指标。植物抗生性的常见指标包括幼虫龄期、取食量、幼虫存活率、蛹重、蛹存活率和产卵量等^[11]。本研究通过幼虫取食量、虫增重及粪便量反映大豆对斜纹夜蛾抗生性的部分现象,如要全面反映抗生性还需研究幼虫历期、蛹历期、产卵量、孵化率等。同时结合具体时期、具体器官、在斜纹夜蛾侵害时的具体生长状态更能反映对斜纹夜蛾的抗虫性。

4 结 论

R2期大豆叶片对斜纹夜蛾抗生性很低,为大豆叶片对幼虫的易感期。R4期大豆叶片对斜纹夜蛾的抗生性较低,荚皮对斜纹夜蛾的抗生性也较低,为豆荚对幼虫的易感期,叶片和豆荚的抗生性在品种间较为一致,但荚皮对斜纹夜蛾的抗生性比叶片高。R6期大豆叶片和荚皮对斜纹夜蛾抗生性都高,但籽粒的抗生性小且在品种间存在一定差异,这时的叶片、荚皮和籽粒对斜纹夜蛾幼虫抗生性和抗性顺序都为荚皮>叶片>籽粒。随着大豆生殖生长期的推进,叶片的抗生性逐渐升高,R2期叶片抗生性最低,荚皮的抗生性前期低后期高。取食量、虫增重及粪便量3个幼虫生长指标在品种间的表现相对一致,虫增重具有易称量等优点可作为抗生性的主要指标。

参考文献

[1] Kim H, Xing G N, Wang Y F, et al. Constitution of resistance to common cutworm in terms of antibiosis and antixenosis in soybean

- RIL populations[J]. *Euphytica*, 2014, 196: 137-154.
- [2] Ainsworth E A, Yendrek C R, Skoneczka J A, et al. Accelerating yield potential in soybean: Potential targets for biotechnological improvement[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35: 38-52.
- [3] Wille P E, Pereira B A, Wille C, et al. Natural resistance of soybean cultivars to the soybean looper larva *Chrysodeixis includens* (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 2017, 52: 18-25.
- [4] Oliveira C M, Auad A M, Mendes S M, et al. Crop losses and the economic impact of insect pests on Brazilian agriculture[J]. *Crop Protection*, 2014, 56: 50-54.
- [5] Ramakrishnan N, Saxena V S, Dhingra S. Insecticide resistance in the population of *Spodoptera litura* (Fabricius) in Andhra Pradesh[J]. *Pesticides*, 1984, 18:23-27
- [6] 吴若蕾, 杨玉桂. 闽南毛豆田斜纹夜蛾的发生为害特点与测报防治技术[J]. *中国植保导刊*, 2007(5): 25-26. (Wu R L, Yang Y G. Occurrence and damage characteristics of *Spodoptera litura* in the soybean field of southern Fujian[J]. *China Plant Protection*, 2007(5): 25-26.)
- [7] Terry I, Bradley J R, Duyn J W. Survival and development of *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae on selected soybean growth stages[J]. *Environmental Entomology*, 1987, 16(2): 441-445.
- [8] Oliveira É D M, Panizzi A R. Performance of nymphs and adults of *Piezodorus guildinii* (Westwood) (Hemiptera: Pentatomidae) on soybean pods at different developmental stages[J]. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 2003, 46(2): 187-192.
- [9] Eckel C S, Bradley J R, Duyn J W V. Reductions in soybean yield and quality from corn earworm flower feeding[J]. *Agronomy Journal*, 1992, 84(3): 402-409.
- [10] Kobayashi M, Nabata H, Murai T. Testing soybean antibiosis to three clones of soybean aphid, *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) using sprouts and leaflets[J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2013, 48(3): 295-300.
- [11] Coelho M, Godoy A F, Baptista Y A, et al. Assessing soybean genotypes for resistance to *helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuid)[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2019, 113(1): 471-481.
- [12] Rachel S, Dominic R, Hannah B. Feeding preference and performance of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae on various soybean tissue types[J]. *Florida Entomologist*, 2017, 100(1): 162-167.
- [13] 李巧丝, 高宗仁, 王文夕, 等. 不同寄主对棉铃虫生长发育及种群动态的影响[J]. *华北农学报*, 1999(1): 102-106. (Li Q S, Gao Z R, Wang W X, et al. Effect of cultivated host plants on development and population dynamics of cotton bollworm[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1999(1): 102-106.)
- [14] Kim H, Xing G N, He J B, et al. An environmental differential association analysis of antibiosis to common cutworm in a Chinese soybean germplasm population and optimization of the cross design[J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35: 76.
- [15] Xing G N, Liu K, Gai J Y. A high-throughput phenotyping procedure for evaluation of antixenosis against common cutworm at early seedling stage in soybean[J]. *Plant Methods*, 2017, 13(1): 66.
- [16] 洪承昊, 陈京元, 王俊青, 等. 楸蠹野螟与楸树侧枝的关系及其取食部位多样性研究[J]. *中国森林病虫*, 2016, 35(5): 30-33. (Hong C H, Chen J Y, Wang J Q, et al. Relationship between the occurrence of *Omphisa plagialis* and side-branches of *Catalpa bungei* and the diversity of feeding sites[J]. *Forest Pest and Disease*, 2016, 35(5): 30-33.)
- [17] 陈建明, 俞晓平, 程家安. 不同水稻品种对褐飞虱的耐虫特性研究[J]. *作物学报*, 2009, 35(5): 795-801. (Chen J M, Yu X P, Cheng J A. Evaluation for tolerance characteristics of different rice varieties to brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens* Stål [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(5): 795-801.)
- [18] 徐雪亮, 肖叶青, 陈大洲, 等. 2 个新培育水稻材料对褐飞虱的抗性机制研究[J]. *中国农学通报*, 2015, 31(10): 181-185. (Xu X L, Xiao Y Q, Chen D Z, et al. Resistance mechanism of different rice varieties to brown planthopper[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(10): 181-185.)
- [19] Smelser R B, Pedigo L P. Bean leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) herbivory on leaf, stem, and pod components of soybean[J]. *Journal of Economic Entomology*, 1992, 85(6): 2408-2412.
- [20] 李剑桥, 张逢凯, 邢光南, 等. 不同生育阶段剪叶量对大豆品种南农 99-6 农艺和品质性状的影响[J]. *大豆科学*, 2018, 37(5): 65-72. (Li J Q, Zhang F K, Xing G N, et al. Influence of different defoliation rates at different growth stages to agronomic and quality traits of soybean cultivar NN99-6 [J]. *Soybean Science*, 2018, 37(5): 65-72.)
- [21] 谢为民, 王蕴生, 杨桂华. 取食玉米植株不同部位对玉米螟幼虫成活和发育的影响[J]. *植物保护*, 1989, 15(4): 16-18. (Xie W M, Wang Y S, Yang G H. Effects of feeding different parts of corn plants on survival and development of corn earworm [J]. *Plant Protection*, 1989, 15(4): 16-18.)
- [22] 唐庆峰, 房敏, 姚领, 等. 取食玉米不同组织对草地贪夜蛾生长发育及营养指标的影响[J]. *植物保护*, 2020, 46(1): 24-27,33. (Tang Q F, Fang M, Yao L, et al. Effects of feeding different corn organizations on growth, development and nutritional indexes of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2020, 46(1): 24-27,33.)
- [23] 涂小云, 陈元生. 毛健夜蛾对不同寄主和寄主不同部位的取食选择性[J]. *北方园艺*, 2013(1): 149-151. (Tu X Y, Chen Y S. Feeding preference of *Brithys crini* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae) larvae to host plants and plant parts [J]. *Northern Horticulture*, 2013(1): 149-151.)
- [24] 吕德东, 徐伟, 胡英露, 等. 160 个春大豆品种豆荚结构及其对食心虫抗性相关分析[J]. *中国油料作物学报*, 2018, 40(3): 413-419. (Lyu D D, Xu W, Hu Y L, et al. Structure of soybean pod of 160 spring soybean varieties and analysis of resistance to *Leguminivorag lycinivorella* [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2018, 40(3): 413-419.)
- [25] 杨莹, 邢光南, 盖钧镞. 中国野生大豆对斜纹夜蛾的抗生性鉴定及资源遴选[J]. *大豆科学*, 2016, 35(3): 448-454. (Yang Y, Xing G N, Gai J Y. Evaluation of antibiosis to common cutworm (*Spodoptera litura*) and screening for resistance sources among wild soybeans (*Glycine soja*) in China [J]. *Soybean Science*, 2016, 35(3): 448-454.)
- [26] 卢毅, 李保平, 孟玲. 氮肥对斜纹夜蛾食物利用及生长发育特征的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2014, 37(3): 72-76. (Lu Y, Li B P, Meng L. Effects of nitrogen fertilization on food utilization and developmental parameters in *Spodoptera litura* Fab. (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2014, 37(3): 72-76.)
- [27] 朱敏, 孟玲, 李保平. 高 CO₂ 浓度和固氮菌对斜纹夜蛾幼虫食物利用效率的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(2): 333-339. (Zhu M, Meng L, Li B P. Effects of elevated CO₂ and nitrogen-fixing bacteria on food utilization efficiency in *Prodenia litura* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(2): 333-339.)