

「田間抗蟲型」稻種對褐飛蝨抵抗力檢定方法之研究¹

鄭清煥

臺灣省農業試驗所嘉義分所

摘 要

「田間抗蟲型」稻種對褐飛蝨之抵抗力，可由田間栽植之成長稻株對褐飛蝨之危害反應加以鑑別，但很難使用慣行之秧苗接蟲法檢定。為尋求一種便於判別田間抗蟲型稻種的方法，以供抗蟲育種雜交後代之檢定，本項研究就多種可能供給檢定此類抗蟲品種之方法，進行比較試驗。結果顯示褐飛蝨在某些田間抗蟲型稻品種取食之蜜露分泌量，存活率及棲群成長等雖略較在感蟲品種上取食者為少，但依品種而有變異。以其中任何一項作為檢定基準，均不易將上述兩類型稻種給予判別。以移植後30日之盤栽秧苗，每4稻株接長翅雌蟲1隻，於次代若蟲危害期間，可明顯地鑑定出田間抗蟲型稻種。

前 言

褐飛蝨 (*Nilaparvata lugens* (Stål)) 為本省近二十餘年的水稻主要害蟲，由於本省原來栽培之稻種對褐飛蝨均呈感蟲性，於飛蝨發產期間，常需施用多次藥劑保護，始能避免遭受嚴重危害。本分所為育成抵抗褐飛蝨稻種，自民國59年起從國際稻米研究所陸續引入各種抗蟲稻種，經室內及田間檢定，擇具抗蟲性及農藝性狀較優者，提供本省抗褐飛蝨育種之材料。在過去10餘年間，由於水稻育種人員之努力以及本分所之配合檢定雜交後代，迄至目前育成命名推廣之抗褐飛蝨品種已有秈稻10種，粳稻2種。因抗蟲品種之逐漸被推廣栽培，褐飛蝨的危害，在不久的將來可望逐漸緩和。

然而由於目前所育成抗褐飛蝨品種之抗蟲性均由一對抗蟲遺傳因子所支配。這類型抗蟲品種，一般相信，較易為新生物小種所適應而失去治蟲作用；由微效因子所支配者（或稱田間抵抗型），則較不易汰選新的有害生物小種，其抗蟲性較為穩定 (Pathak, 1970)。但因單因子控制之抗蟲型，一般抗蟲程度較強，且其抗蟲因子較易轉移，為大部育種人員所樂用。當同一單因子抗蟲型品種大面積連續栽植後，易於產生有害生物小種，如由 *Bph*-1 所支配的 IR 26 於 1975 年前後在印尼、越南及菲律賓大面積栽植 2—3 年後即產生褐飛蝨生物小種 2 號，而遭受嚴重的被害 (Huynh, 1977; Oka, 1977; Varca and Feuer, 1976)。因此由微效因子所支配之田間抗蟲型稻已漸受重視。

水稻抗褐飛蝨之檢定，在過去一直沿用盤栽秧苗檢定法 (Standard seedling bulk test) (Cheng and Chang, 1979; Choi, 1979)。但屬於田間抵抗性之抗褐飛蝨品種，以該方法檢定均屬於感蟲級，難與感蟲稻種區分。因此類型品種之抗蟲程度較弱，且於水稻發育至相當時期始能表現其抗蟲性。栽植於田間任由褐飛蝨危害，固可選拔此類品種，但費時費工，諸多不便。為便於抗蟲育種雜交後代大量檢定之需要，實有必要釐定一套較簡易之方法。本研究針對此項需要，對各種可能用於檢定田間抗蟲型稻之方法，加以比較觀察，擇其較實用者，提供本省將來之應用。爰將研究結果報告如次，以供同道參考。

1 臺灣省農業試驗所 研究報告第1207號。本研究承行政院農業發展委員會70農建-5.1-產-06(3)計畫經費補助，謹致謝忱。

材 料 與 方 法

一、秧苗期及成株期水稻對褐飛蠶危害之反應

本項觀察以國際褐飛蠶檢定圃 (International Brown Planthopper Nursery, IRBPHN) 所選出屬於田間抗蟲型稻種 Kencana, Triveni 及 Utri Rajapan 三品種為材料, 並利用由單因子支配之抗蟲稻種 IR 26 (*Bph*-1), IR 46 (*Bph*-1), ASD 7 (*bph*-2) 及由 2 個抗蟲因子支配之抗蟲稻種 Sinna—Sivappu 和感蟲稻種 TN 1 等為對照。測定秧苗對褐飛蠶危害之反應, 係將供試稻種, 播種於塑膠盤 (43.5×32.5×15 cm), 每品種一行, 含秧苗 10 株, 行距 5 cm, 隨機排列, 重複 3 次。待秧苗至二葉期, 罩上網罩, 並引進第 2—3 齡褐飛蠶若蟲危害, 密度約為每株秧苗 5 隻若蟲。秧苗被害等級依被害程度分 9 級記錄 (SESR, 1980), 每兩日觀察一次。

成株稻對褐飛蠶之危害反應試驗係將每供試品種栽植 4 行, 長 2 m 之小區中, 行株距為 20×20 cm。小區與小區間種植感蟲稻種 TN 1 2 行。每品種 4 小區。依邊機完全區集排列。全期稻作不施用任何殺蟲藥劑。在稻作生育期間, 每 10 天調查褐飛蠶棲群密度及水稻被害程度一次, 每次每小區調查稻株 20 叢。

二、不同生長期秧苗對不同密度褐飛蠶之危害反應

將供試稻種一葉期秧苗, 移植於塑膠盤中, 每盤每品種栽植一行, 每行含秧苗 10 株, 行距 10 cm, 隨機排列。待秧苗移植後 15、30、45 及 60 日, 每生長期稻區分兩種方式接蟲危害。第一種接蟲方式係利用移植後第 15、30、45 及 60 日之水稻, 每稻株平均分別接 5、20、40 及 60 隻 3—4 齡若蟲危害。第二種處理, 接長翅型雌成蟲危害。在移植後 15 及 30 日之水稻上, 平均每 4 株稻苗接 1 隻, 而 45 及 60 日者, 接 2 隻。兩種接蟲處理各重複 4 次。接蟲後每 2 天調查稻株被害等級一次, 直至感蟲稻種被害枯死為止。

三、褐飛蠶在各供試稻種上之蜜露分泌量, 存活率及棲群之成長

褐飛蠶在各供試稻品種取食後之蜜露分泌量, 係按 Sogawa (1973) 所描述的方法, 測量 5 隻 1 日齡雌成蟲, 在各稻種移植後 30 日稻株上取食 24 小時後, 在濾紙上分泌蜜露所佔的面積來計算。每種處理重複 5 次。

存活率與棲群成長之調查, 係以 30 日之盆栽稻, 每盆網罩接入一齡若蟲 10 隻, 接蟲後 20 日計數其存活蟲數, 40 日計數其繁殖蟲數。每品種各重複 5 次。

試 驗 結 果

一、秧苗期及成株期水稻對褐飛蠶之危害反應

供試稻品種秧苗期在室內接褐飛蠶危害, 及種植於田間讓自然成長之褐飛蠶棲群在水稻成株期造成危害, 兩者反應之差異列於表一。供試品種秧苗在室內接蟲危害, 其反應因稻種所含抗蟲因子及所接之褐飛蠶生物小種的不同而異。感蟲稻種 TN 1 對三種褐飛蠶生物小種均呈感蟲反應; IR 26 及 IR 46 均含有 *Bph*-1 抗蟲因子, 對生物小種 I 的危害具抗性, 對生物小種 III 具中等抗性, 但對生物小種 II 則呈感性反應。ASD 7 含有 *bph*-2 抗蟲因子, 對生物小種 I 及 II 均呈中等感性, 對生物小種 III 呈感性反應。Sinna—Sivappu 含有兩個未鑑定之抗蟲因子, 對三種生物小種均呈抗性反應, 而三種屬於田間抗蟲型之稻苗對三種生物小種均呈中等感性反應, 其被害徵狀與感蟲稻種不易區分。

當供試稻種栽植於田間, 各類抗蟲稻種上褐飛蠶之棲群密度較低, 而三種田間抗蟲型稻中, 除 Kencana 一種, 褐飛蠶之棲群密度較高外, 其他品種, 褐飛蠶之棲群密度與在 ASD 7 上者無顯著差異。當感蟲稻種 TN 1 於移植後 80 天左右被害完全枯死時, 三種田間抗蟲型稻之被害徵狀介於中

表一 若干稻種在秧苗及成株期對褐飛蟲之危害反應差異

Table 1. Differences in response of some resistant varieties to the infestation of brown planthopper when tested at seedling stage in the laboratory and adult stage in the field. 1981

Varieties ¹⁾	Damage grading at seedling bulk test ²⁾			Field test ³⁾		
	Biotype I	Biotype II	Biotype III	BPH/hill		Damage grading ⁴⁾
				60 DAT	70 DAT	
IR 26 (<i>Bph</i> -1)	3	9	5	12.2 ab	18.9 ab	2
IR 46 (<i>Bph</i> -1)	2	9	5	8.6 a	17.7 ab	1
ASD 7 (<i>bph</i> -2)	7	7	9	23.3 bc	35.4 bc	2
Sinn-Sivappu (2 R. genes)	2	1	3	8.1 a	7.4 a	1
Kencana (FR)	8	9	7	42.3 c	352.2 d	5
Triveni (FR)	8	8	8	30.2 c	47.3 c	5
Utri Rajapan (FR)	9	8	8	14.6 ab	34.7 bc	3
TN 1 (S)	9	9	9	96.1 d	661.7 e	9

¹⁾ *Bph*-1, *bph*-2: varieties with *Bph*-1 and *bph*-2 resistance genes, respectively; 2 R genes: variety with two unidentified resistance genes; FR: Field-resistant variety; S: susceptible variety.

²⁾ Damage grading is rated from 1 to 9 scale: 1, no visible damage; 9, all plants dead.

³⁾ Biotype I was predominant in the field conditions. DAT: Days after transplanting.

In a column, means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level.

等抗蟲及抗蟲等級之間，易於感蟲品種區分。

由各單因子支配之抗蟲品種在田間對褐飛蟲之危害反應，顯示試驗地區褐飛蟲是屬於生物小種 I。比較秧苗以生物小種 I 之檢定結果及田間各品種對褐飛蟲危害之反應，顯示 IR 26, IR 46, Sinna-Sivappu 及 TN 1 等四品種之秧苗與成株之反應頗為一致。但 ASD 7 及三種田間抗蟲型稻，則秧苗檢定之被害程度顯然較田間成株檢定之結果為嚴重。若以一般秧苗接蟲方法檢定，很難篩選此類抗蟲性較弱之品種。

二、不同生長期秧苗對不同密度褐飛蟲之危害反應

供試稻種不同期受不同密度褐飛蟲危害反應列於表二。在各水稻生長期，以大量接蟲法檢定，不管在任何生長期，當感蟲稻種 TN 1 受害而枯死時，田間抗蟲型稻，均遭受相當嚴重之危害，難與感蟲品種區分。但當供試品種接入少數長翅型褐飛蟲雌成蟲危害，則於次一世代若蟲期，除 15 日秧苗處理，因田間抗蟲型稻品種與感蟲稻品種均受到嚴重危害，不易區分外，在其他各較大之秧苗期，則當感蟲稻種 TN 1 受害枯萎時，三種田間抗蟲型稻均僅遭受中等程度之危害，與感蟲稻種極易區分，而由單因子或雙因子所支配之抗蟲稻種，除 ASD 7 外，其他各品種不受接蟲方式影響，均僅受輕微之危害。

表二 不同秧齡期對不同密度褐飛蟲之危害反應

Table 2. Differences in damage of field-resistant varieties to the brown planthopper when tested at various stage of plant with different screening methods¹⁾

Treatment ²⁾	Varieties ³⁾	Seedling stage (days)			
		15	30	45	60
A	IR 26 (<i>Bph</i> -1)	4	3	4	4
	Sinna-Sivappu (2 R. genes)	3	2	2	3
	Kencana (FR)	9	8	8	9
	Triveni (FR)	9	8	9	8
	Utri Rajapan (FR)	9	9	7	8
	TN 1 (S)	9	9	9	9
B	IR 26 (<i>Bph</i> -1)	4	2	2	2
	Sinna-Sivappu (2 R. genes)	4	1	1	1
	Kencana (FR)	9	4	4	4
	Triveni (FR)	9	2	3	3
	Utri Rajapan (FR)	9	4	2	3
	TN 1 (S)	9	9	9	9

¹⁾ Damage grading is rated from 1 to 9 scale: 1, no visible damage; 9, all plants dead.

²⁾ Treatment A: Seedling at 15-, 30-, 45- and 60-day-old were infested with 5, 20, 40, and 60 2nd- to 3rd-instar nymphs per seeding, respectively. Treatment B: the seedlings at the four stages were infested with mated female at a rate of 1, 1, 2 and 2 insects per seedling, respectively, in this treatment, the symptoms of damage appeared during the nymphal stage of the following generation.

³⁾ Reference to Table 1.

In a column, means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level.

三、褐飛蟲在各供試稻品種上之蜜露分泌量，存活率以及棲群之成長

各種褐飛蟲生物小種的成蟲在各供試稻品種 30 日稻株上取食，其蜜露之分泌量因稻品種之不同而有極為明顯的差異（表三）。一般而言，褐飛蟲在單因子支配之抗蟲稻種上取食，其蜜露分泌量顯著地較在感蟲稻種上取食者為少，但隨生物小種之不同而有明顯的差異。三種褐飛蟲生物小種在田間抗蟲型稻取食，其蜜露分泌量一般均較在由單因子所支配之抗蟲品種上取食者為多，與在感蟲稻種上取食者之分泌量相當接近。以分泌之蜜露量為基準，不易區分感蟲稻種與田間抗蟲型稻。

當褐飛蟲一齡若蟲被釋放於移植後 30 日之稻株上，其存活率及棲群成長，因水稻品種的不同，而有明顯的差異（表三）。一般而言，褐飛蟲在各稻品種上之存活率與棲群成長及其在該品種上取食之蜜露分泌量具明顯的相關性。因此無論以存活率或棲群成長率均難區分田間抗蟲型稻及感蟲稻種。

表三 褐飛蟲生物小種在田间抗蟲型稻種之蜜露分泌量，存活率及棲群成長

Table 3. Amount of excreted honeydew, survival rate and population development of the brown planthopper's biotypes on some field resistant varieties. 1981

Varieties ¹⁾	Honeydew area (mm ²) ²⁾			Survival (%) ³⁾			BPH/pot ⁴⁾		
	B I ⁴⁾	B II	B III	B I	B II	B III	B I	B II	B III
	IR 26 (<u>Bph</u> -1)	54 a	135 b	49 a	21 a	75 cd	14 a	11 a	136 cd
IR 46 (<u>Bph</u> -1)	51 a	162 c	39 a	8 a	54 b	11 a	9 a	98 c	12 a
ASD 7 (<u>bph</u> -2)	83 a	91 a	226 d	20 a	19 a	63 b	69 b	52 b	101 b
Sinna-Sivappu (2 R. genes)	64 a	68 a	56 a	8 a	16 a	14 a	6 a	8 a	11 a
Kencana (FR)	145 b	130 b	134 b	76 b	65 bc	74 b	513 d	348 f	289 d
Triveni (FR)	241 d	154 bc	198 c	71 b	68 c	64 b	168 c	142 d	132 b
Utri Rajapan (FR)	194 c	303 d	182 c	75 b	81 d	76 bc	106 b	264 e	184 c
TN 1 (S)	303 e	193 c	169 c	92 c	87 d	89 c	550 d	389 f	416 e

¹⁾ Reference to Table 1.

²⁾ Excreted by 5 females for 24 hrs.

³⁾ Thirty-day-old plant each infested with 10 first-instar nymphs, survival rate of the insect was recorded 20 days after infestation, and the number of BPH in each pot was recorded 40 days after infestation.

⁴⁾ BI, BII and BIII represent biotypes I, II and III, respectively.

In a column, means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level.

討 論

作物對病蟲害之抵抗力，一般可分為「真正抵抗」(True resistance)及「田間抵抗」(Field resistance)兩大類，前者是由質或由主效因子所支配之抵抗力，而後者是由量或由多因子所控制的抵抗力(Takase, 1962)。Van der Plank(1968)將作物抗病性由主效因子支配者稱為「直式抵抗」(Vertical resistance)，此種抗性一般較強，但易為生物小種所克服；而微效因子所支配之抵抗力稱為「橫式抵抗」(Horizontal resistance)其抵抗程度依微效因子之累積量而定，對生物小種並無專一性，因之其抵抗力被一般認為較穩定。田間抵抗型之抗性，在某些作物只表現於成長植株，故又稱之為「成株抵抗」(Adult resistance)(Russell, 1978)，其抗性機制主要為「容忍」(Ezuka, 1972; Ho, *et al.* 1980)，抗性程度較低，故又被稱為「溫和抵抗」(Moderate resistance)(Chelliak, *et al.* 1981; Ho, *et al.* 1982, IRRI, 1980)。

在檢定水稻對褐飛蝨的抵抗力中，一般而言，秧苗與成株對褐飛蝨的危害反應相當一致(周與鄭 1971; Cheng and Chang, 1979)。但在檢定過程中，偶而亦可發現若干品種，如 Peta、Peloper、Triveni、Kencana 及 Utri Rajapan 等以一般秧苗檢定方法檢定呈感蟲反應，但在田間成株，則呈中等抗蟲性反應(周與鄭, 1971; IRRI, 1980; Mochida *et al.* 1979)。此等在田間呈抗性之品種，被認為可能係受微效因子支配之抗蟲品種(Ho *et al.*, 1980; Mochida *et al.*, 1979)。

對於田間抗蟲型稻之檢定，由本試驗及 IRRI (1980, 1981) 的比較試驗，雖然發現在某些田間抗蟲型品種褐飛蝨之體重、蜜露分泌量、存活率以及棲群成長較在感蟲品種上者為少，可用來判別兩類型品種。但事實上，由於屬於田間抗蟲型稻，並非都具相同之抗蟲機制，如 Utri Rajapan 具較強之容忍能力而缺乏抗生性；但 Kencana 及 Triveni 則具若干程度之容忍及抗生作用(IRRI, 1983)。由於抗蟲機制之差異，將直接影響褐飛蝨之取食，發育以及存活率等。所以上述任何一項作為檢定之標準，並非可靠之方法。

IRRI (1981) 報告以盤栽之 10 日之秧苗，每秧苗接 3—5 隻一齡若蟲的密度危害，可區分感蟲及田間抗蟲型稻品種(IRRI, 1981)。然而應用同樣方法，Chelliah (1981) 指出，在接蟲危害後之第 8 天，由被害徵狀可判別感蟲及田間抗蟲型稻，但在第 10 及 12 天，因田間抗蟲型稻之被害徵狀繼續加重，而難與感蟲稻種區分。由此可見 IRRI (1981) 所建議之方法，必須隨時注意其被害徵狀之進展，稍有疏忽，即可能失落許多田間抗蟲型品種。以此種方法作為大規模檢定抗蟲育種之雜交代，極可能會因接蟲數之不均勻，而難把握正確之選拔時效。

本試驗以不同秧期之稻株，接不同密度之褐飛蝨危害，顯示以移植後 30 日之稻苗，每 4 稻株接一長翅型雌成蟲，或以移植後 45 及 60 日之稻株，每 4 稻株接 2 隻長翅型雌成蟲，於次一世代若蟲危害期間，即可明顯地判別田間抗蟲型稻品種。為方便管理及檢定，以使用移植後 30 日之稻苗為宜。至於以較幼齡之秧苗，接更低密度之褐飛蝨危害，是否可獲同樣明顯之結果，有待進一步探究。

引 用 文 獻

- 周文德、鄭清煥。1971。抗黑尾葉蟬及褐飛蝨水稻品種田間試驗觀察。農業研究 20(2) 1—8。
- Chelliah, S., R. Velusamy, E. A. Heinrichs and S. Murugesan. 1981. Moderate resistance in rice varieties to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) - Methods of evaluation. Paper presented at IRRC, IRRI, Los Banos, Philippines. 15 pp.
- Cheng, C. H. and W. L. Chang. 1979. Studies on varietal resistance to the brown planthopper in Taiwan. pp. 251—272. *In* Brown planthopper: Threat to rice production in Asia. IRRI, Los Banos, Philippines. 369 pp.

- Choi, S. Y. 1979. Screening methods and sources of varietal resistance. pp. 171—186, *In* Brown planthopper: Threat to rice production in Asia, IRRI, Los Banos, Philippines. 369 pp.
- Ezuka, A. 1972. Field resistance of rice varieties to blast diseases. *Rev. Plant Prot. Res.* 5: 1—20.
- Ho, D. T., E. A. Heinrichs and G. S. Khush. 1980. Mechanism of moderate resistance in rice varieties to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). Paper presented at IRRI Saturday Seminar, May 17, 1980, IRRI, Los Banos, Philippines. 20 pp.
- Ho, D. T., E. A. Heinrichs and F. Medrano. 1982. Tolerance of the rice variety Triveni to the brown planthopper. *Nilaparvata lugens*. *Environ. Ent.* 11(3): 598—602.
- Huynh, N. V. 1977. New biotype of brown planthopper in Mekong Delta of Vietnam *IRRN* 2(6): 10.
- IRRI. 1980. The International Rice Research Institute, Annual Report for 1979, IRRI, Los Banos, Philippines. pp. 72—74.
- IRRI. 1981. The International Rice Research Institute, Annual Report for 1980, IRRI, Los Banos, Philippines. pp. 54—56.
- IRRI. 1982. The International Rice Research Institute, Annual Report for 1981, IRRI, Los Banos, Philippines. pp. 70—72.
- IRRI. 1983. The International Rice Research Institute, Annual Report for 1982, IRRI, Los Banos, Philippines. pp. 54—56.
- Mochida, O., A. Wahyu and T. Surjani K. 1979. Some considerations on screening resistant cultivars/lines of the rice plant to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hom., Delphacidae). Paper presented at IRRC, IRRI, Los Banos, Philippines. April 16—20. 8 pp.
- Oka, I. N. 1977. Identification of biotype 2 of the brown planthopper in Indonesia, Laporan Kemajuan Penelitian Seri Hama dan Penyakit No. 6: 1—4.
- Pathak, M. D. 1970. Genetics of plants in pest management. pp. 135—157, *In* Concepts of pest management, (Rabb. R. L. and F. E. Guthrie, eds.) North Carolina State Univ. Raleigh, North Carolina, USA.
- Robinson, R. A. 1976. Plant pathosystems. Springer verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 148 pp.
- Russell, G. E. 1978. Plant breeding for pest and disease resistance. Butterworths, New York.
- SESR. 1980. Standard evaluation system for rice. *Intren. Rice Testing Prog.*, IRRI, Los Banos, Philippines. 44 pp.
- Sogawa, K. 1983. Feeding behavior of the brown planthopper and brown planthopper resistance of Indian rice Mudgo. *Bull. No. 4, Lab. Appl. Ent. Faculty Agric, Nagoya Univ., Chikusa, Nagoya, Japan.* 151 pp.
- Takase, B. N. 1962. Tests and screening for resistance in breeding potato varieties resistant to late blight, *Recent Adv. Breeding* 3: 9—17.

- Van der Plank, J. E. 1968. Disease resistance in plants. Academic Press, New York. 206 pp.
- Varca, A. S. and Feuer, 1976. The brown planthopper and its biotypes in the Philippines. Plant Prpt. News 7(1): 1-4.

STUDIES ON THE METHODS FOR EVALUATION OF FIELD-RESISTANCE IN RICE VARIETIES TO THE BROWN PLANTHOPPER, *NILAPARVATA LUGENS* (STÅL)

C. H. Cheng

Chiayi Agricultural Experiment Station, TARI

The field-resistance in rice varieties to the brown planthopper is easy to be identified with adult plants grown in the field, but they are difficult to be differentiated from susceptible varieties with conventional seedling bulk test method. In order to find a reliable way for screening this type of resistant varieties, some measures which might be used to differentiate the field-resistant varieties from susceptible ones were tested comparatively in this study. The result showed that the excreted honeydew, survival rate and population development of the hopper feeding on a certain field-resistant varieties were slightly lower than those on susceptible ones. However, the two types of rice varieties were difficult to be differentiated by using any of these differences as a criterion due to a great variation existed among the field-resistant varieties. On the other hand, a modified seedling bulk test method by using 30-day-old plants inoculated with mated macropterous females in a density of ca. 1 hopper every 4 plants, could clearly identify the field-resistant varieties from tested varieties.