

作物-害虫-天敌三级营养系统对臭氧增加的响应

周波¹, 马骏^{1,2*}, 戈峰³

(1. 湖南农业大学, 湖南长沙 410128 2. 广东出入境检验检疫局, 广东广州 510623

3. 中国科学院 动物研究所, 北京 100101)

摘要: 综述了臭氧增加对作物-害虫-天敌三级营养系统影响的研究进展, 探讨了其未来研究方向, 旨在为未来害虫的生物防治提供科学依据和预警。

关键词: 臭氧; 作物; 害虫; 天敌; 光合作用; 营养成分

中图分类号: X503 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-8581(2008)07-0067-04

Response of "Crop-Pest-Natural Enemy" Tri-trophic System to Elevate Ozone

ZHOU Bo¹, MA Jun^{1,2*}, GE Feng³

(1. Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China 2. Guangdong Entry-exit Inspection and Quarantine Bureau, Guangzhou 510623, China 3. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract The response of "crop-pest-natural enemy" tri-trophic system to elevate ozone was reviewed in this paper. The future research directions were discussed, so as to provide the scientific evidence and alarm to future pest biological control.

Key words Ozone; Crop; Pest; Natural enemy; Photosynthetic system; Nutritional component

1 引言

随着工业的发展, 建筑涂料、油漆、汽油挥发以及汽车尾气、燃煤氢氧化物的随意排放, 近地层臭氧含量越来越高, 对人和其他动植物的危害也逐渐增加。在对流层中, 清洁大气中臭氧浓度约为 0.02~0.05 mg/L^[1], 污染大气中臭氧含量约为 0.1~0.2 mg/L, 并以每年以 0.3%~2.0% 的速率增加^[2-3]。超标浓度的臭氧能够引发人的呼吸道疾病、神经性疾病、皮肤疾病和破坏人的免疫功能; 能对植物的生长产生不良影响, 从而影响到以之为食的植食性昆虫^[4], 再进一步影响到其天敌^[5-6]。

尤其在工业发达的国家, 臭氧已经成为了一种主要的大气污染物, 美国大气臭氧含量平均每年升高 1%。Chameides 等预计, 世界上 10%~35% 的谷物生产地区已经处于臭氧胁迫之下^[7]。臭氧对农作物损害所造成的经济损失巨大。现就臭氧增加对作物-害虫-天敌三级营养系统的影响进行综述。

2 近地臭氧增加对植物的影响

植物是臭氧最直接的伤害目标, 臭氧的增加严重影响植物的形态、光合系统的功能以及植物体内酶的表达及其活性。

2.1 臭氧对植物形态的影响 近地臭氧增加, 对植物细胞产生胁迫作用, 从而导致植物细胞液渗漏进入细胞间隙, 从而引起植物产生色斑、褪绿、失水、干枯老化、叶脉

畸形等症状。

慢性臭氧伤害可降低植物的叶面积, 加速叶片衰老。在高浓度臭氧胁迫初期, 蔬菜出现不同类型的气候斑, 生长后期叶片或植株气候斑加重, 甚至萎蔫状枯死^[8]。臭氧对植物叶面伤害严重, 0.2 mg/L 和 0.1 mg/L 高浓度臭氧处理下的菠菜, 熏气 5 d 后, 其叶面积分别下降 92% 和 53%, 随着熏气时间的延长, 最大可分别降低 98% 和 83%^[9]。

臭氧对植物株高也有明显的影响。臭氧浓度升高能使白杨株高下降 28%^[10]; 也可以抑制水稻和小麦植株的高度, 且浓度越高、通气时间越长, 影响就越大^[11]。臭氧还能够对植物根系产生负效应, King 等人的研究证明, 臭氧可增加细根周转率, 缩短根长, 降低生物量^[12]。

Kelting 等人的研究表明, 臭氧暴露下的植物根系生物量降低^[13]。臭氧对植物根系的影响主要是通过植物的自我修复机制来实现的, 臭氧直接作用于植物叶片, 使叶片损伤, 破坏其光合作用, 而植物本身的自我修复机制会利用更多的碳来修补叶片和维持光合作用, 这样会导致用于植物根系生长的碳减少^[14]。

2.2 臭氧对植物光合系统的影响 臭氧浓度增加, 对植物产生胁迫, 导致叶片气孔关闭, 使进入叶片的 CO₂ 减少, 从而引起植物光合作用降低。Didier 等人发现臭氧胁迫下的松树幼苗气孔先打开, 随后关闭, 光合作用降低^[15]。郭建平发现大豆、菠菜和青菜的气孔阻力均随臭

收稿日期: 2008-04-11

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助(973计划)(2006CB102006); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-006); 国家自然科学基金(NO. 30571253, 30621003)。

作者简介: 周波(1982-), 男, 湖南常德人, 硕士, 从事农业昆虫与病害防治研究。* 通讯作者: 马骏。

氧的浓度升高而增加^[16]。

臭氧还能破坏光合组织、减少光合色素含量以及改变叶绿素 a/b 比值,从而导致植物光合作用下降、光合效率降低。赵天宏在研究大豆叶绿体超微结构时发现,臭氧浓度的增加导致叶绿体被膜出现不同程度破损,同时基粒片层结构也出现相应的膨散、解体,从而使得叶绿体功能的减弱与丧失^[17]。Susana 等人研究发现,经臭氧熏蒸 53 d 后,松树叶绿素含量减少 16%,且随着处理时间的延长而减少,83 d 后叶绿素含量减少 2%^[18]。Robinson 等报道,在臭氧胁迫下,挪威云杉的叶绿素 a/b 比值下降^[19]。臭氧浓度增加使水稻叶片叶绿素 a/b 比值逐渐下降,随着生育期进程而减少,两者在各生育期都呈负相关关系^[20]。

2.3 臭氧对植物叶片膜透性的影响 臭氧对植物膜透性的伤害机理目前尚不明确,蒋高明等认为臭氧对植物的毒害是由于其强氧化性,通过氧化硫氢链和类脂肪的水解,破坏膜结构的完整性,增加膜透性,降低原初代谢产物的合成,增强酶和基质的反应,提高次生代谢产物的数量,导致细胞代谢活动失调^[21]。而 Kangas jaevi 等认为,臭氧通过气孔进入植物细胞后,可在植物组织内解离成气态氧气和过氧化物,植物组织内较高的氧气分子在还原成水时产生许多自由基,干扰植物细胞中活性氧的产生与清除之间的平衡,从而引起活性氧的积累^[22]。

2.4 臭氧对植物体内酶的影响 臭氧对植物进行胁迫的同时,植物为适应环境,其体内酶的活性也相应的发生改变。保护酶作为植物抗逆性的重要酶类,其活性也随之改变,其中 CAT、POD、SOD 等抗氧化酶由于底物浓度增加而加速合成,他们是植物在遭受臭氧危害后植物的抗逆性反应,Wustman 等以白杨叶片为材料,经臭氧处理后发现,白杨叶片中的 APX、CAT 与 GR 活性随臭氧浓度升高而增加^[23]。Robinson 等人通过对冬小麦、水稻、大豆等研究表明,SOD、CAT 活性开始均随臭氧体积分数的增加而迅速增强,但到达 1 个峰值后又急剧或逐渐下降^[19]。杜秀敏等人研究发现,臭氧可诱导转基因烟草细胞质 APX 基因的表达,提高 APX 的活性,增强植物对臭氧的耐受性^[24]。王勋陵等人用倒挂金钟研究臭氧对植物落叶及植物防护效应时发现,将倒挂金钟用臭氧熏气处理 8 h 后,离体纤维素酶的活性显著上升,且可以延续数天^[25]。

臭氧对酶活性的影响并不是绝对的,杨铁钊的研究表明,低温下烟草叶片遭遇臭氧伤害后,POD 活性急剧下降,这可能是与 POD 作用的双重性有关,即在逆境或衰老初期,POD 可清除 H₂O₂,表现为保护效应,是细胞活性氧保护酶系统的成员之一;另外,POD 也可在逆境或衰老后期参与活性氧的生成、叶绿素的降解,并引发膜脂过氧化作用,表现为伤害效应,是植物体衰老到一定阶段的产物,甚至可作为衰老指标^[26]。王勋陵等用贴梗海棠

和倒挂金钟经臭氧熏气后,坏血酸氧化酶活性先下降后上升,并不是单纯的上升或下降^[27]。

3 害虫对近地臭氧增加的响应

3.1 臭氧对害虫作用途径 臭氧对生物体内外有直接的毒性作用^[28]。寇宇等人研究臭氧对家蝇的生物学效应时,发现臭氧对家蝇卵有致死作用;对蛹有一定的杀伤作用,使羽化受到明显抑制,羽化时间相对延长;对成蝇有一定致死作用,存活的家蝇进行传代,子代 F₁、F₂、F₃ 均出现短翅和翅脉变异,但对子代性别无明显影响,因此,认为臭氧对某些昆虫具有诱变作用^[29]。用臭氧对黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 进行短时间熏蒸后,其聚集信息素粗提物的总量和信息素的生物活性都降低,气谱分析结果证明活性物质减少^[30]。

危害欧洲赤松的欧松针蚜,连续暴露于臭氧浓度为 0.048 mg/L 的空气中 4~96 h 与对照相比,种群取食明显减少;而用同浓度的臭氧,同样的试虫和植物,如果间断性地暴露同等时间,其种群取食与对照相比没有明显差异。用北美云杉上的云杉长足大蚜 (*Cinara pilicornis*)、云杉高蚜 (*Ektobium abietinum*)、欧洲赤松上的赤松长足大蚜 (*Cinara pini*) 做同样的试验,不管是连续暴露还是间断暴露,种群取食和数量均与对照无显著差异^[31]。因此,不同的种类昆虫对臭氧的响应不同。

3.2 臭氧对植物-害虫系统作用途径 大多数学者认为臭氧对昆虫的影响主要途径是通过植物-害虫途径来实现的。此种途径主要通过臭氧污染来改变寄主植物品质、信息素的质量和数量等,使昆虫行为与生理发生改变。与二氧化硫、氮氧化物和酸雨相比,昆虫对臭氧的反应更加复杂多变。

到目前为止,对流层臭氧污染对植食性害虫的影响仍没有总结出较为统一的规律。Dahmen 发现臭氧与二氧化氮的复合污染能促进大多数蚜虫的生长,但其中的臭氧有可能是起相反作用的^[32]。墨西哥豆瓢虫 (*Epilachna varivestis*) 对不同浓度臭氧熏蒸的菜豆叶的喜好次序为: 0.114 ± 0.03 mg/L 臭氧处理 > 0.078 ± 0.018 mg/L 臭氧处理 > 0.05 ± 0.016 mg/L 臭氧处理^[33]。而舞毒蛾 (*Lymantria dispar*) 幼虫对不同臭氧浓度处理的白栎树叶有不同的嗜好倾向, 0.15 ± 0.009 mg/L 臭氧处理 > 0.034 ± 0.006 mg/L 臭氧处理 > 0.088 ± 0.006 mg/L 臭氧处理^[34]。吴亚等人的研究表明,取食受臭氧污染菜豆叶的墨西哥豆瓢虫的蛹重明显高于取食未受臭氧污染菜豆叶的蛹重^[33]。Lyytikainen 等通过分析以欧洲赤松针叶为食的新松叶蜂和吉松叶蜂种群在模拟臭氧环境与对照环境的变化,表明对流层臭氧浓度的升高对欧洲赤松和以它为食的新松叶蜂没有明显影响^[35]。

4 天敌对近地臭氧增加的响应

4.1 臭氧对天敌直接作用途径 臭氧对天敌的直接影响主要是臭氧通过干扰寄生性天敌寄生蜂对寄主的嗅觉

反应,从而增加了其搜索路线,降低了其对寄主的搜索效率,导致天敌对害虫的控害作用减小。Gate和McNeill等以一种群集性的果蝇幼虫(*Drosophila suboscuro*)及其寄生性天敌缩基反颚茧蜂(*Asobara tabida*)为试验材料,用二氧化硫、臭氧、二氧化氮(三者均为0.1 mg/L)在室内分别观测了它们对寄生蜂搜寻效率的影响,结果表明:臭氧显著降低了茧蜂的搜寻效率,使果蝇的寄生率与过滤空气为对照相比,明显下降,而二氧化硫和二氧化氮对茧蜂搜寻效率的影响不显著^[5]。

4.2 臭氧对害虫-天敌系统的作用途径 Holbn等人研究发现,臭氧处理有利于森林天幕毛虫(*Malacosoma disstria*)的生长发育,但其体内的营养成分含量下降,导致其天敌康刺腹寄蝇(*Campisura concinna*)幼虫存活率显著下降,表明臭氧能直接通过影响害虫而影响其天敌^[36]。

4.3 臭氧对植物-害虫-天敌系统作用途径 此途径中臭氧主要是对植物产生胁迫。植物处于一种强氧化环境中,导致植物叶片受损、叶片细胞漏液,同时引起叶片气孔关闭,阻碍植物光合作用,影响植物中酚类化合物和氮素的浓度,此类植物被昆虫取食后,致使昆虫由于消化或营养成分改变的原因,体内营养成分和数量发生改变,引起天敌取食此类昆虫后,由于营养成分和数量的原因,影响到天敌寄生性天敌的存活率、发育、个体大小、性比、繁殖力以及寄生的成功率^[37]。Warren等认为臭氧可以通过植物营养成分的改变,降低寄主的质量并间接影响到寄生性天敌^[38]。Turlings等认为寄主取食的植物营养下降,导致寄主的生理防御功能减弱(例如包裹作用 encapsulation),有可能使寄生性天敌的适合度提高^[39]。

5 展望

全球臭氧正在逐年增加,臭氧对植物、害虫、天敌都有着直接或间接的影响,植物-害虫-天敌系统的响应机制也相应的发生了改变,研究臭氧对制定未来农业生产策略有着重大意义。

植物-害虫-天敌系统是个有机的整体,对农业的可持续发展有着重大意义。研究臭氧对其影响,能为未来制定可持续发展农业的策略提供依据。

到目前为止,有关臭氧对植物-害虫-天敌系统所产生的影响研究仍然较少,且大部分工作都是针对臭氧对植物所产生的影响,而臭氧对昆虫的影响涉及较少,针对臭氧对天敌的影响所做的研究更少。全球面临近地臭氧增加的威胁,昆虫研究者任重而道远。

参考文献

[1] 陈展,王效科,冯兆忠,等. 臭氧对生态系统地下过程的影响[J]. 生态学报, 2007, 26(1): 121~125.
[2] Thompson C R, Kats G, Phippen E L, et al Effect of photochemical air pollution on two varieties of alfalfa [J]. Environmental Science

and Technology, 1992, 10: 1237~1241.
[3] Vingarzan R. A review of surface ozone background levels and trends [J]. Atmospheric Environment, 2004, 38: 3431~3442.
[4] Jondrup P M, Bates J D, Part G R. The effect of ozone fumigation and different *Brassica rapa* lines on the feeding behaviour of *Pieris brassicae* larvae [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2002, 104: 143~151.
[5] Gate I M, McNeill S, Ashmore M R. Effects of air pollution on the searching behaviour of an insect parasitoid [J]. Water Air and Soil Pollution, 1995, 85: 1425~1430.
[6] Percy H E, Awnack C S, Lindroth R L, et al Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO₂ and O₃ [J]. Nature, 2002, 420: 403~407.
[7] Chameides W L, Kasabhatla P S, Yienger J, et al Growth of continental-scale metro-agro-plexes, regional ozone pollution and world food production [J]. Science, 1994, 264: 74~77.
[8] 周康群,冯岩. 臭氧对广州主要栽培蔬菜生长的影响 [J]. 华中农业大学学报, 2001, 20(4): 344~347.
[9] 白月明,王春乙,温民,等. 臭氧浓度和熏气时间对菠菜生长和产量的影响 [J]. 中国农业科学, 2004, 37(12): 1971~1975.
[10] Isebrands J G, McDonald E P, Kuger E, et al Growth responses of *populus tremuloides* clones to interacting elevated carbon dioxide and tropospheric ozone [J]. Environmental Pollution, 2001, 151: 359~371.
[11] 白月明,郭建平,王春乙,等. 水稻与冬小麦对臭氧的反应及其敏感性试验研究 [J]. 中国生态农业学报, 2002, 10(1): 13~16.
[12] King J S, Pregitzer K S, Zak D R, et al Fine-root biomass and fluxes of soil carbon in young stands of paper birch and trembling aspen as affected by elevated atmospheric CO₂ and tropospheric O₃ [J]. Oecologia, 2001, 128: 237~250.
[13] Kelting D L, Burger J A, Edwards G S. The effects of ozone on the root dynamics of seedlings and mature red oak (*Quercus rubra* L.) [J]. Forest Ecology and Management, 1995, 79: 197~206.
[14] US Environmental Protection Agency. Air quality criteria for ozone and related photochemical oxidants, Vol. 1 [M]. Environmental Protection Agency, Office of Air Quality Planning and Standards, Research Triangle Park, NC. US EPA Report NO. EPA/600/P-93/004bF, Washington DC, 1996.
[15] Didier L T, Sirkku M. Ozone and water deficient reduced growth of alleppine seedlings [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2003, 41: 55~63.
[16] 郭建平,王春乙,温民,等. 大气中臭氧浓度变化对蔬菜的影响研究 [J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(2): 18~20.
[17] 赵天宏,史奕,黄国宏,等. CO₂和O₃浓度倍增及其交互作用对大豆叶绿体超微结构的影响 [J]. 应用生态学报, 2003, 14(12): 2229~2232.
[18] Susana E, Rocio A, Federico J, et al On the response of pigments and antioxidants of *pinus halpensis* seedlings to Mediterranean climatic factors and long-term ozone exposure [J]. New Phytologist, 1998, 138: 419~432.

- [19] Robinson D C, Wellbum A R. Seasonal changes in the pigments of Norway spruce *Picea abies* L. Karst and the influence of summer ozone exposure [J]. *New Phytologist* 1991, 119: 251~259
- [20] 金明红. 臭氧对水稻叶片脂膜过氧化和抗氧化系统的影响 [J]. *环境科学*, 2000, 21(3): 1~5.
- [21] 蒋高明. 植物生理生态学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2004. 278~283.
- [22] Kangasjaervi J, Takvinen J, Utriainen M, et al. Plant defense systems induced by ozone [J]. *Plant Cell and Environment* 1994, 17: 783~794.
- [23] Wustman B A, Oksanen E, Kamovsky D F, et al. Effects of elevated CO₂ and O₃ on aspen clones varying in O₃ sensitivity: can CO₂ ameliorate the harmful effects of O₃? [J]. *Environmental Pollution* 2001, 115: 473~481.
- [24] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 等. 植物中活性氧的产生及清除机制 [J]. *生物工程学报*, 2001, 17(2): 121~124.
- [25] 王勋陵, 强科斌. 臭氧引起植物落叶及生长物质防护效应的初步研究 [J]. *环境科学学报*, 1982, 2(3): 251~254.
- [26] 杨铁钊, 殷全玉, 丁水乐, 等. 烟草气孔特性、抗氧化酶活性与臭氧伤害的关系 [J]. *植物生态学报*, 2004, 28(5): 672~679.
- [27] 王勋陵, 刘光锈. 臭氧对植物中抗坏血酸氧化酶的影响 [J]. *兰州大学学报*, 1985, 21: 1~6.
- [28] 尹学均, 董苍转. 臭氧的毒性及其作用机理研究进展 [J]. *国外医学卫生学分册*, 1994, (21): 277~280.
- [29] 寇宇, 倪晓平, 蒋辉权, 等. 臭氧对家蝇生物学效应的研究 [J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 2003, 14(2): 108~109.
- [30] Amdt U. Air pollutants and hormones - A problem? [J]. *Chemosphere* 1995, 30(6): 1023~1031.
- [31] Zhang Y, Yu W H, Li Y L. Effect of atmospheric pollution on phytophagous insects and its mechanism [J]. *Rural Eco-Environment* 2002, 18(3): 49~55.
- [32] Dalmen G P. Indirect effects of air pollution changes in plant/parasite interactions [J]. *Environmental Pollution* 1988, 53: 197~184.
- [33] 吴亚, Lee E H, Barows E M, 等. 臭氧对墨西哥豆瓢虫 (*Epilachna varivestis*) 的影响及其作用机制的探讨 [J]. *昆虫学报*, 1990, 33(2): 161~163.
- [34] Jeffords M R, Endress A C. A possible role of ozone in tree defoliation by the Gypsy moth (Lepidoptera: Lymantridae) [J]. *Environmental Entomology* 1984, 13: 1249~1252.
- [35] Lyytikäinen P, Kainulainen P, Neig A, et al. Performance of pine saw flies under elevated tropospheric ozone [J]. *Silva Fennica* 1996, 30(2~3): 179~184.
- [36] Holton M K, Lindroth R L, Nordheim E V. Foliar quality influences tree-Herbivore-parasitoid interactions: effects of elevated CO₂, O₃, and plant genotype [J]. *Oecologia* 2003, 137(2): 233~244.
- [37] Barbosa P, Saunders J A, Waskovogel M. Plant-mediated variation in herbivore suitability and parasitoid fitness [A]. *Proceedings of the 5th International Symposium in Insect-Plant Relationships* [C]. Wageningen: Pudoc, 1982: 63~71.
- [38] Warren J, Raupp W J, Sadoff C S, et al. Host plant used by Gypsy moths affect survival and development of the parasitoid *Cotesia melanoscela* [J]. *Environmental Entomology*, 1992, 21: 173~177.
- [39] Turlings T C J, Benrey B. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps [J]. *Ecoscience*, 1998, 5(3): 321~333.

(上接第 66 页)

温、降雨量、相对湿度等主要气象因子, 进行数理统计和相关分析后发现, 甜菜夜蛾成虫发生数量与种群基数、旬累计平均气温之间存在着极显著的正相关关系; 和旬平均温湿系数之间存在着极显著的负相关关系, 并可用线性回归方程来表述它们之间的关系。因此在甜菜夜蛾的预测预报上可以利用现有的发生数量、气象部门预报的温度、相对湿度等气象因子来预测甜菜夜蛾的发生程度。

害虫的预测预报, 包含着发生期预报和发生量预报两个方面。目前甜菜夜蛾的预测预报, 无论是发生期预报, 还是发生程度(发生量)预报, 都基于当代成虫高峰(高峰时间、发生数量)这一基本要素, 并据此来预测下一代害虫的发生时间、发生程度, 这方面的研究已见报道^[7]。但利用前 2 旬或 3 旬的累计诱集量、累计平均气温、平均温湿系数等来预测甜菜夜蛾的研究未见报道,

本文填补了这方面研究的空白。

参考文献:

- [1] 姚士桐, 吴华新, 郑永利. 茄果类蔬菜病虫原色图谱 [M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2005. 102~105.
- [2] 刘万才, 姜玉英, 汤金仪, 等. 我国甜菜夜蛾的发生现状及治理对策 [J]. *中国农学通报*, 1998, 14(3): 41~45.
- [3] 陈文辉, 林抗美, 刘波. 甜菜夜蛾的发生规律与防治 [J]. *中国蔬菜*, 2001, (1): 17~18.
- [4] 翁启勇, 何玉仙, 赵健, 等. 甜菜夜蛾发生规律及其防治研究 [J]. *华东昆虫学报*, 2002, 11(2): 70~73.
- [5] 周小军, 马赵江, 张珍, 等. 金华菜区甜菜夜蛾的发生及其防治技术 [J]. *上海蔬菜*, 2006, (5): 60~62.
- [6] 唐启义, 冯明光. 实用统计分析及其 DPS 数据处理系统 [M]. 北京: 科学出版社, 2002. 294~304.
- [7] 许方程, 郑永利, 吴永汉, 等. 浙南地区甜菜夜蛾发生规律与测报技术 [J]. *浙江农业学报*, 2007, 19(4): 289~292.