

臭氧浓度升高对昆虫影响的研究进展^{*}

崔洪莹 苏建伟 戈 峰^{**}

(中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101)

摘 要 臭氧 (O_3) 是最具危害性的空气污染物之一。目前流层中的臭氧水平从 100 多年前的 10 ppb 到今天的 40 ppb, 预计到 2050 年将达到 68 ppb 左右。臭氧通过改变植物“质量”而影响植食性昆虫的取食偏嗜性、行为、生长和发育, 进而影响天敌昆虫的适合度。臭氧还通过改变化学信息物质而影响昆虫的行为。本文根据国内外研究进展, 结合作者的研究, 论述了大气臭氧浓度升高对刺吸式昆虫、咀嚼式昆虫和天敌昆虫的影响, 展望了未来研究的前景。

关键词 臭氧, 刺吸式昆虫, 咀嚼式昆虫, 天敌

Advances in research on the effect of elevated ozone concentration on insects

CUI Hong-Ying Su Jian-Wei GE Feng^{**}

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Ozone (O_3) is one of the most harmful air pollutants. The global atmospheric concentration of ozone has risen from less than 10 ppb (part per billion) a century ago to 40 ppb today and will continue to increase at an annual rate of 1%–2%. Levels of atmospheric O_3 are anticipated to reach 68 ppb by 2050. Due to alterations in plant quality, the preference, behavior, growth and life history of herbivorous insects are influenced by elevated O_3 levels. Elevated O_3 impacts on insect behaviors by changing semiochemicals. Consequently interactions between herbivores and the next trophic levels are greatly affected. In this paper, we review advances in domestic and foreign research on the effects of elevated ozone concentration on phloem-feeding insects, browsing insects and their natural enemies and discuss prospects for future research in this area.

Key words O_3 , phloem-feeding insect, chewing insect, natural enemy

1 前言

由于在工业上大量使用化石燃料, 在农业上大量使用含氮 (N) 化肥以及汽车数量的急剧增加, 大气中氮氧化物 (NO) 和氧有机挥发物 (VOC) 的含量剧增, 导致近地层大气臭氧 (O_3) 浓度日益升高。据报道, 工业化革命前大气臭氧浓度为 $10 \mu L/L$, 而至今已上升到 $30 \sim 40 \mu L/L$ (Vinzargan, 2004; Jaffe and Ray, 2007), 预计到 21 世纪中叶, 大气臭氧浓度将在现有的基础上增加到 $68 \mu L/L$ 左右 (Wilkinson and Davies, 2010)。

臭氧 (O_3) 是最具危害性的空气污染。大量的研究表明, 臭氧浓度升高降低了植物的光合作用和核酮糖二磷酸缩化酶的活性, 影响植物的生理作用, 通过改变植物的初级产物及其分配, 从而引起营养物质和次生物质含量的变化 (Mauzerall and Wang, 2001; Ashmore, 2005)。臭氧对植物“质量”的影响, 必然会通过食物链引起以植物为食的昆虫的变化, 进而影响更高营养层的天敌昆虫。由于昆虫具有生活史短、体形小、种类繁多, 且对环境变化较为敏感, 因此臭氧浓度升高对不同植物上生长的昆虫影响不同 (Holopainen,

^{*} 资助项目: 国家自然科学基金 (30970510, 30921063)。

^{**} 通讯作者, E-mail: gef@ioz.ac.cn

收稿日期: 2011-08-05, 接受日期: 2011-08-25

2002; Jondrup *et al.*, 2002)。目前,关于臭氧对昆虫的影响,国际上已经取得了很大的进展,主要集中于对昆虫生物学的影响方面;而我国除作者研究组开展一些研究外,这方面的研究较少。本文将根据国外研究进展,结合作者的研究工作,系统地论述臭氧浓度升高对昆虫影响的研究进展,并对其发展前景进行讨论。

2 臭氧升高对昆虫的影响

2.1 臭氧对植物的作用

在植物的整体水平上,臭氧对植物的形态、光合系统、生物量和产量都产生巨大的影响。如:臭氧可降低植物的叶面积,加速叶片衰老;叶片的光合速率受到严重抑制,植物的生物量和产量降低等。同时植物本身一直处于原生代谢与次生代谢的交替开放变化过程中,植物体内无论营养物质还是次生物质都处于不断波动的变化中,臭氧打乱了这一植物生理过程的进程(Ashmore, 2005)。在升高的臭氧浓度下,不同植物中的营养物质、次生物质如酚类化合物和萜烯类物质或增加,或降低或不变(Saleem *et al.*, 2001; Wustman *et al.*, 2001; Kainulainen *et al.*, 2003; Oksanen, 2003a, 2003b; Kozovits *et al.*, 2005; Oksanen *et al.*, 2005)。臭氧浓度增加还将改变植物的激素(SA 和 JA 路径)变化,如在臭氧浓度升高下,SA 含量增加,而对 JA 含量却没有影响(Cui *et al.*, in review)。因此,臭氧浓度升高诱导的植物叶片中的生理物质或激素的变化,将改变了植物-植食性昆虫的交互作用,影响植食性昆虫的生长发育(Holopainen *et al.*, 1997; Holton *et al.*, 2003; Awmack *et al.*, 2004; Agrell *et al.*, 2005)。

2.2 臭氧浓度升高对刺吸式昆虫的影响

越来越多的研究表明,昆虫对升高的臭氧浓度非常敏感,而且升高的臭氧浓度通过改变植物的“质量”间接作用于昆虫(Holopainen, 2002; Menéndez *et al.*, 2010)。按照口器的不同,植物性昆虫可分为刺吸式昆虫和咀嚼式昆虫等,它们对臭氧浓度升高的响应不同。从表 1 中臭氧对刺吸式昆虫的影响的研究报告可以看出,臭氧升高会影响刺吸式昆虫的生长发育,导致昆虫生长发育增加、降低或不变 3 种类型。

目前,国际上臭氧对刺吸式昆虫的影响主要

集中于对蚜虫的研究。大部分蚜虫在高浓度臭氧条件下生长发育更好。如高浓度臭氧处理后,生长在豌豆上的豌豆蚜相对生长率增加 24% (Whittaker *et al.*, 1989),取食春大麦的禾谷缢管蚜的平均相对生长率提高(Stuart, 1989),危害欧洲桦上的山毛榉叶蚜生长速度增加(Braun and Flückiger, 1989);欧洲云杉上的松长足大蚜的产卵量增加(Holopainen *et al.*, 1997);小麦上的麦无网长管蚜内禀增长率增加(Jackson, 1995);杨树和纸皮桦的蚜虫种群(Percy *et al.*, 2002; Awmack *et al.*, 2004)、俄罗斯小麦蚜虫种群(Summers *et al.*, 1994)和生长在挪威云杉上的云杉长足大蚜种群(Holopainen *et al.*, 1994)明显增加。在高浓度 O_3 污染条件下,蚜虫之所以受到促进,其原因可能在于 O_3 加快了植物似老化过程,使植物细胞内含物(特别是蛋白质)被转移到韧皮部,从而改善了蚜虫的营养条件(Dohmen, 1988)。但也有报道指出,高浓度臭氧对部分蚜虫具有抑制作用。如:臭氧浓度增加抑制了四季豆上豆豇蚜的生长(Braun and Flückiger, 1989);臭氧处理钝叶酸模,其上酸模蚜的相对生长率降低 6% (Whittaker *et al.*, 1989);取食臭氧污染过蚕豆的黑豆蚜和蚕豆蚜的平均生长率降低(Dohmen, 1988; Brown *et al.*, 1992);臭氧处理挪威云杉,其上的杨粗毛棉蚜和毛角长足大蚜的种群平均增长率降低(Salt and Whittaker, 1995; Holopainen and Kossi, 1998)。除了蚜虫,高浓度臭氧也会导致樟子松上的棉盲蝽幼虫的平均生长率降低(Manninen *et al.*, 2000)。作者对烟粉虱的研究表明,臭氧浓度升高降低了取食番茄植株上 B 型烟粉虱的内禀增长率(Cui *et al.*, in review)。

此外,一些蚜虫则不受臭氧水平的影响。如:在欧洲赤松上的欧松针蚜、赤松长足大蚜以及北美云杉上的云杉长足大蚜、云杉高蚜,暴露于 48 ppb 的臭氧中,种群数量与对照没有影响(Zhang *et al.*, 2002);暴露于 200 ppb 臭氧中的紫花苜蓿上的豌豆蚜与对照没有显著性差异(Elden *et al.*, 1978; Mondor *et al.*, 2010);暴露于 120 ppb 臭氧中的芝麻上的桃蚜与对照没有显著性差异(Menéndez *et al.*, 2010);取食臭氧污染过的豌豆上的豆无网长管蚜,其发育与对照没有差异(Whittaker *et al.*, 1989);臭氧处理过的挪威云杉、

欧洲赤松、欧洲云杉、白桦树及樟子松上蚜虫的生长发育率与对照无差异 (Holopainen *et al.*, 1995; Holopainen *et al.*, 1997; Manninen *et al.*, 2000; Peltonen *et al.*, 2006)。

臭氧对蚜虫不同发育阶段的影响也不同。例如,在高臭氧浓度下,取食北美云杉的毛角长足大蚜及大麦的麦无网长管蚜,蚜虫的平均生长率表现出先增加后降低的趋势 (Brown *et al.*, 1993; Jackson, 1995)。而且,臭氧不仅影响蚜虫的种群

数量,而且会影响其基因型和表现型的表达频率 (genotypic and phenotypic frequencies) (Mondor *et al.*, 2005)。同时臭氧不仅对昆虫的生长发育产生影响,而且改变了其信息物质比如信息素。例如,似欧洲山杨上的毛蚜,在高浓度臭氧浓度下,对报警信息素的反应加强,表现为逃逸行为增强,且成蚜比若蚜受臭氧浓度影响明显 (Mondor *et al.*, 2004)。

表 1 臭氧对刺吸式昆虫的影响

Table 1 Effects of elevated O₃ concentrations on phloem-feeding insects

刺吸式昆虫 Phloem-feeding insect	寄主植物 Host plants	O ₃ 浓度 (ppb) O ₃ level (ppb)	试验暴露环境 Experiment environments	响应特征 Responses	参考文献 References
豌豆蚜 <i>Acyrtosiphon pisum</i>	豌豆	70	OTC	生长率增加	Whittaker <i>et al.</i> , 1989
山毛榉叶蚜 <i>Phyllaphis fagi</i>	欧洲榉		OTC	生长速度增加	Braun and Flückiger, 1989
禾谷缢管蚜 <i>Rhopalosiphum padilinaeus</i>	春大麦	36	温室	提高平均相对生长率	Stuart, 1989
俄罗斯小麦蚜虫 <i>Diuraphis noxia</i>	谷物作物	102	OTC	种群增加	Summers <i>et al.</i> , 1994
云杉长足大蚜 <i>Cinara pilicornis</i>	挪威云杉	120	温室	种群明显增加	Holopainen <i>et al.</i> , 1994
麦无网长管蚜 <i>Metopolophium dirhodum</i>	小麦	100	温室	内禀增长率增加	Jackson, 1995
松长足大蚜 <i>Cinara pini</i>	欧洲云杉	1.2 – 1.7 times the ambient O ₃	open-air exposure system	92 年产卵量升高	Holopainen <i>et al.</i> , 1997
蚜虫 <i>Aphids spp.</i>	杨树	55.5	OTC	种群扩大	Percy <i>et al.</i> , 2002
蚜虫 <i>Cepigillettea betulaefoliae</i>	纸皮桦	50 – 60 (1.5 times)	OTC	相对生长率不变,产 卵量降低,种群增加	Awmack <i>et al.</i> , 2004
杨粗毛绵蚜 <i>Pachypappa tremulae</i>	挪威云杉		OTC	发育率降低	Salt and Whittaker, 1995
豆卫矛蚜 <i>Aphis fabae</i>	四季豆		OTC	抑制生长	Braun and Flückiger, 1989
酸模蚜 <i>Aphis rumicis</i>	钝叶酸模	70	OTC	相对生长率降低	Whittaker <i>et al.</i> , 1989
蚕豆蚜 <i>Aphis fabae</i>	蚕豆	100	OTC	平均生长率降低	Brown <i>et al.</i> , 1992
毛角长足大蚜 <i>Cinara pilicornis</i>	挪威云杉	120	OTC	种群的平均 增长率降低	Holopainen and Kossi, 1998
黑豆蚜 <i>Aphis fabae</i>	蚕豆	85	indoor chamber	生长率降低	Dohmen, 1988

续表 1

刺吸式昆虫 Phloem-feeding insect	寄主植物 Host plants	O ₃ 浓度(ppb) O ₃ level (ppb)	试验暴露环境 Experiment environments	响应特征 Responses	参考文献 References
棉盲蝽 <i>Lygus rugulipennis</i>	樟子松	1.5 or 1.7 times the ambient O ₃	OTC	幼虫的平均 生长率降低	Manninen <i>et al.</i> , 2000
豌豆蚜 <i>Acyrtosiphon pisum</i>	紫花苜蓿	200		很小或没有影响	Elden <i>et al.</i> , 1978
豆无网长管蚜 <i>Acyrtosiphon pisum</i>	豌豆	206		无影响	Whittaker <i>et al.</i> , 1989
毛角长足大蚜 <i>Cinara pilicornis</i>	北美云杉	100	OTC	平均生长率先增加后 降低(20℃ 为界限)	Brown <i>et al.</i> , 1993
毛角长足大蚜 <i>Cinara pilicornis</i>	挪威云杉	100	OTC	无影响	Holopainen <i>et al.</i> , 1995
松粉针大蚜 <i>Schizolachnus pineti</i>	欧洲赤松	100	OTC	无影响	Holopainen <i>et al.</i> , 1995
麦无网长管蚜 <i>Metopolophium dirhodum</i>	大麦	100	温室	平均相对生长率 先升高后降低	Jackson, 1995
松长足大蚜 <i>Cinara pini</i>	欧洲云杉	1.2 – 1.7 times the ambient O ₃	open-air exposure system	93 年幼虫的相对 生长率没有影响	Holopainen <i>et al.</i> , 1997
松粉针大蚜 <i>Schizolachnus pineti</i>	欧洲赤松	1.2 – 1.7 times the ambient O ₃	open-air exposure system	90 年种群密 度没有影响	Holopainen <i>et al.</i> , 1997
松粉针大蚜 <i>Schizolachnus pineti</i>	欧洲赤松	1.2 – 1.7 times the ambient O ₃	open-air exposure system	93 年幼虫的相对 生长率没有影响	Holopainen <i>et al.</i> , 1997
松长足大蚜 <i>Cinara pini</i>	樟子松	1.5 or 1.7 times the ambient O ₃	OTC	平均生长 率无影响	Manninen <i>et al.</i> , 2000
松粉针大蚜 <i>Schizolachnus pineti</i>	樟子松	1.5 or 1.7 times the ambient O ₃	OTC	幼虫的平均 生长率无影响	Manninen <i>et al.</i> , 2000
欧松针蚜 <i>Cinara pinitabulae</i>	欧洲赤松	48	连续性暴露	种群取食减少	Zhang <i>et al.</i> , 2002
欧松针蚜 <i>Cinara pinitabulae</i>	欧洲赤松	48	间断性暴露	无影响	Zhang <i>et al.</i> , 2002
云杉长足大蚜 <i>Cinara pilicornis</i>	北美云杉	48	间断性暴露	无影响	Zhang <i>et al.</i> , 2002
云杉长足大蚜 <i>Cinara pilicornis</i>	北美云杉	48	连续性暴露	无影响	Zhang <i>et al.</i> , 2002
云杉高蚜 <i>Elatobium abietinum</i>	北美云杉	48	间断性暴露	无影响	Zhang <i>et al.</i> , 2002
云杉高蚜 <i>Elatobium abietinum</i>	北美云杉	48	连续性暴露	无影响	Zhang <i>et al.</i> , 2002
赤松长足大蚜 <i>Cinara pini</i>	欧洲赤松	48	间断性暴露	无影响	Zhang <i>et al.</i> , 2002
赤松长足大蚜 <i>Cinara pini</i>	欧洲赤松	48	连续性暴露	无影响	Zhang <i>et al.</i> , 2002
毛蚜 <i>Chaitophorus stevensis</i>	似欧洲山杨	51 ± 22	OTC	对报警信息素的反应 加强, 逃逸行为增强	Mondor <i>et al.</i> , 2004

续表 1

刺吸式昆虫 Phloem-feeding insect	寄主植物 Host plants	O ₃ 浓度 (ppb) O ₃ level (ppb)	试验暴露环境 Experiment environments	响应特征 Responses	参考文献 References
豌豆蚜 <i>Acyrtosiphon pisum</i>	蚕豆	51 ± 22	OTC	种群数和有翅蚜数量 降低,改变了基因型 和表型的表达频率	Mondor <i>et al.</i> , 2005
短绵斑蚜 <i>Eucraphis betulae</i>	白桦树	2 times the ambient O ₃	OTC	对产卵无影响	Peltonen <i>et al.</i> , 2006
桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	芝麻	100 – 120	OTC	无影响	Menéndez <i>et al.</i> , 2010
豌豆蚜 <i>Acyrtosiphon pisum</i>	三叶草/苜蓿	51	OTC	生长发育无影响	Mondor <i>et al.</i> , 2010
烟粉虱 <i>Bemisia tabaci</i>	番茄	73	OTC	适合度降低	Cui <i>et al.</i> , in review

2.3 臭氧浓度升高对咀嚼式昆虫的影响

咀嚼式昆虫与刺吸式昆虫有所不同,它不会像刺吸式昆虫特异性地吸食植物木质部或韧皮部中营养成分丰富的汁液,而是直接地取食植物,但臭氧浓度升高同样会对咀嚼式昆虫产生增加、降低或不变的影响(表2)。

一些咀嚼式昆虫在高浓度臭氧条件下生长发育更好。如取食受臭氧危害的钝叶酸模的叶甲存活率和繁殖率增加(Whittaker *et al.*, 1989);臭氧处理番茄会使番茄蠹蛾的发育加快,但产卵量和寿命不受影响(Trumble *et al.*, 1987);取食受臭氧危害的颤杨植株的森林天幕毛虫的发育加快,蛹重增加(Holton *et al.*, 2003; Kopper and Lindroth, 2003b);高浓度臭氧导致茼蒿上的大菜粉蝶的化蛹率加快,体重增加(Jondrup *et al.*, 2002);取食臭氧污染菜豆叶的墨西哥豆瓢虫,其蛹重明显大于取食未受臭氧污染的菜豆叶的瓢虫蛹重(Chappelka *et al.*, 1988; 吴亚等, 1990);臭氧处理樟子松会使其上菜叶蜂幼虫的生长发育率提高(Manninen *et al.*, 2000);高浓度臭氧导致烟草上的烟田蛾存活率和生长率提高(Jackson *et al.*, 2000);取食臭氧污染过的颤杨的潜叶细蛾的发育时间加快(Kopper and Lindroth, 2003b);取食臭氧污染过的纸皮桦上的白斑天幕毛虫的蛹重增加,发育率加快(Kopper *et al.*, 2001);高浓度臭氧导致甘蓝上的小菜蛾的种群增加(Pinto *et al.*, 2008);森林天幕毛虫取食暴露在3倍于空气中臭氧浓度的银白槭,其发育加快(Fortin

et al., 1997)。

研究也表明,高浓度臭氧对部分咀嚼式昆虫具有抑制作用。如臭氧浓度升高导致白桦树上的茸毒蛾、尺蠖蛾及秋白尺蛾的生长率降低(Peltonen *et al.*, 2010)。作者研究组的研究发现,臭氧浓度升高将降低棉铃虫中肠酶的活性(Ren *et al.*, in review)。

另外一些咀嚼式昆虫则不受臭氧水平的影响。如取食臭氧污染过的樟子松上的松黄叶蜂,其幼虫平均生长率与对照没有差异(Manninen *et al.*, 2000);取食臭氧污染马利筋的黑脉金斑蝶的蛹重与取食未受臭氧污染的马利筋的瓢虫蛹重无显著差异(Bolsinger *et al.*, 1992);取食臭氧污染过的白杨、糖枫上的舞毒蛾与取食对照相比,其并无显著差异(Lindroth *et al.*, 1993);取食臭氧污染过的糖枫上的鞍形天社蛾,其发育与对照没有差异(Fortin *et al.*, 1997);臭氧对马铃薯甲虫种群没有影响(Costa *et al.*, 2001);取食臭氧污染过的Bt、非Bt芸苔上的小菜蛾与对照相比,其种群无显著差异(Himanen *et al.*, 2008; Himanen *et al.*, 2009a);臭氧对生长在欧洲赤松上松叶蜂及卷叶锯蜂的生长发育没有影响(Lyytikainen *et al.*, 1996)。

臭氧除了影响昆虫的生长发育以外,还影响昆虫的嗜食性。如舞毒蛾幼虫偏嗜臭氧浓度150 ppb处理的白桦树,用90 ppb臭氧浓度处理以后,幼虫更偏嗜对照植株,从偏嗜到不偏嗜的变化出现60~90 ppb臭氧浓度之间,而在90~120 ppb

之间发生逆转 (Jeffords and Endress, 1984) 。取食暴露在 200 ppb 臭氧浓度的棉白杨上的柳蓝叶甲幼虫和成虫趋向于取食该植株, 并且取食更多的叶片和喜欢在臭氧处理过的植株上产卵 (Jones and Coleman, 1988) 。在白桦和白杨 2 种树木上,

随着臭氧浓度的升高, 森林天幕毛虫对白杨的趋性减弱, 对白桦的趋性增强 (Agrell *et al.*, 2005) 。墨西哥豆瓢虫对用臭氧处理的大豆叶片的趋性随着臭氧浓度的增加而增加 (Endress and Post, 1985; Lin *et al.*, 1990) 。

表 2 臭氧对咀嚼式昆虫的影响

Table 2 Effects of elevated O₃ concentrations on chewing insects

咀嚼式昆虫 Chewing insect	寄主植物 Host plants	O ₃ 浓度 (ppb) O ₃ level (ppb)	试验暴露环境 Experiment environments	响应特征 Responses	参考文献 References
番茄蠹蛾 <i>Keiferia lycopersicella</i>	番茄	144	outdoor chamber	发育加快, 产卵量和寿命无影响	Trumble <i>et al.</i> , 1987
墨西哥豆瓢虫 <i>Epilachna varivestis</i>	大豆	60	OTC	蛹重增加, 发育率加快	Chappelka <i>et al.</i> , 1988
叶甲 <i>Gastrophysa viridula</i>	钝叶酸模	70		幼虫的存活率和繁殖率提高	Whittaker <i>et al.</i> , 1989
墨西哥豆瓢虫 <i>Epilachna varivestis</i>	菜豆	114		蛹重加重	吴亚等, 1990
森林天幕毛虫 <i>Malacosoma disstria</i>	银白槭	3 times the ambient O ₃	OTC	发育加快	Fortin <i>et al.</i> , 1997
菜叶蜂 <i>Gilpinia pallida</i>	樟子松	1.5 or 1.7 times the ambient O ₃	OTC	幼虫生长发育率提高	Manninen <i>et al.</i> , 2000
烟天蛾 <i>Manduca sexta</i>	烟草	1.4 or 1.7 times the ambient O ₃	OTC	存活率, 生长率提高	Jackson <i>et al.</i> , 2000
白斑天幕毛虫 <i>Orgyia leucostigma</i>	纸皮桦	1.5 times the ambient O ₃	OTC	蛹重增加, 发育率加快	Kopper <i>et al.</i> , 2001
大菜粉蝶 <i>Pieris brassicae</i>	茼蒿	75	OTC	化蛹率加快, 体重增加	Jondrup <i>et al.</i> , 2002
森林天幕毛虫 <i>Malacosoma disstria</i>	颤杨	sunny day 90 – 100, cloudy day 50 – 60	OTC	发育加快, 蛹重增加	Kopper and Lindroth, 2003a
潜叶细蛾 <i>Phyllonorycter tremuloidiella</i>	颤杨	sunny day 90 – 100, cloudy day 50 – 60	OTC	发育时间增加	Kopper and Lindroth, 2003b
森林天幕毛虫 <i>Malacosoma disstria</i>	颤杨	sunny day 90 – 100, cloudy day 50 – 60	OTC	发育速率增加	Holton <i>et al.</i> , 2003
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	甘蓝	2 times the ambient O ₃	open-air exposure	种群增加	Pinto <i>et al.</i> , 2008
茸毒蛾 <i>Dasychira pudibunda</i>	白桦树	66.3	OTC	不利于早期虫的发育	Peltonen <i>et al.</i> , 2010
尺蠖蛾 <i>Rheumaptera hastata</i>	白桦树	66.3	OTC	不利于早期虫的发育	Peltonen <i>et al.</i> , 2010
秋白尺蛾 <i>Epirrita autumnata</i>	白桦树	66.3	OTC	幼虫生长率降低	Peltonen <i>et al.</i> , 2010
黑脉金斑蝶 <i>Danaus plexippus</i>	马利筋			蛹重无影响	Bolsinger <i>et al.</i> , 1992

续表 2

咀嚼式昆虫 Chewing insect	寄主植物 Host plants	O ₃ 浓度 (ppb) O ₃ level (ppb)	试验暴露环境 Experiment environments	响应特征 Responses	参考文献 References
舞毒蛾 <i>Lymantria dispar</i>	白杨	99 – 115	OTC	无影响	Lindroth <i>et al.</i> , 1993
舞毒蛾 <i>Lymantria dispar</i>	糖枫	99 – 115	OTC	无影响	Lindroth <i>et al.</i> , 1993
鞍形天社蛾 <i>Heterocampa guttivitta</i>	糖枫	1. 5/3 times the ambient O ₃	OTC	无影响	Fortin <i>et al.</i> , 1997
松叶蜂 <i>Neodiprion sertifer</i>	欧洲赤松	1. 5 – 1. 6 times the ambient O ₃	open-air exposure	无影响	Lyytikainen <i>et al.</i> , 1996
卷叶锯蜂 <i>Gilpinia pallida</i>	欧洲赤松	1. 5 – 1. 6 times the ambient O ₃	open-air exposure	无影响	Lyytikainen <i>et al.</i> , 1996
松黄叶蜂 <i>Neodiprion sertifer</i>	樟子松	1. 5 or 1. 7 times the ambient O ₃	OTC	幼虫平均生长 率无影响	Manninen <i>et al.</i> , 2000
马铃薯甲虫 <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	马铃薯			无影响	Costa <i>et al.</i> , 2001
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	Bt 芸苔	75/150	OTC	无影响	Himanen <i>et al.</i> , 2008
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	Bt/non Bt 芸苔	50/75/100	OTC	无影响	Himanen <i>et al.</i> , 2009a
舞毒蛾 <i>Lymantria dispar</i>	白桦	60/90/120/150	OTC	喜欢取食臭氧 污染的植物	Jeffords and Endress, 1984
墨西哥豆瓢虫 <i>Epilachna varivestis</i>	大豆			喜欢取食臭氧 污染的植物	Lin <i>et al.</i> , 1990; Endress and Post, 1985
柳蓝叶甲 <i>Plagioder a versicolora</i>	棉白杨	200	OTC	喜欢取食和产卵 臭氧污染的植物	Jones and Coleman, 1988
森林天幕毛虫 <i>Malacosoma disstria</i>	白桦、白杨	sunny day 90 – 100, cloudy day 50 – 60	OTC	相对于白杨 更喜欢白桦	Agrell <i>et al.</i> , 2005

2. 4 臭氧浓度升高对天敌的影响

臭氧对天敌的影响研究目前还比较少,主要集中在寄生性天敌上(表 3)。臭氧可通过以下 5 种途径影响寄生性天敌: 1) 臭氧可以通过改变植物的营养成分,从而影响到寄生性天敌的丰富度及适合度。如臭氧处理 Bt 及非 Bt 甘蓝型油菜,导致寄生在小菜蛾(取食 Bt 甘蓝型油菜)上的菜蛾盘绒茧蜂的丰富度降低(Himanen *et al.* , 2009b)。2) 通过影响寄主发育,从而影响天敌的生长发育与存活。臭氧处理有利于森林天幕毛虫的生长和发育,其天敌康刺腹寄蝇幼虫的存活率却显著下降(Holton *et al.* , 2003)。3) 臭氧通过改变挥发物的释放影响天敌。暴露在 100 ppb 臭氧浓度下的芸苔,其总挥发物的释放量降低,从而阻断了取食其小菜蛾的寄生性天敌的吸引(Himanen *et al.* , 2009b)。4) 臭氧可以通过改变其寻找寄主的效

率而影响寄生性天敌。如 100 ppb 臭氧浓度升高显著降低了寄生在果蝇上的反颚茧蜂的搜寻效率,使其寄生率下降了 10% (Gate *et al.* , 1995)。这主要是臭氧干扰了寄生蜂对寄主的嗅觉识别能量,从而增加了搜索路线,降低了搜寻效率,因此臭氧很可能会降低天敌对许多害虫的控制作用(董文霞和陈宗懋, 2006)。5) 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(Turlings and Benrey, 1998)。

此外,臭氧对捕食性天敌也有一定的影响(表 3)。但在这方面的研究,国际上研究的还很少。如暴露在 60 ppb 臭氧浓度的纸皮桦上的蚜虫,其捕食性天敌如草蜻蛉、瓢虫等种群数量没有影响,但其发生高峰的时间发生了改变(Awmack *et al.* , 2004)。

表 3 臭氧对天敌的影响
Table 3 Effects of elevated O₃ concentrations on natural enemy

昆虫种类 Insect	天敌 Natural enemy	寄主植物 Host plant	O ₃ 浓度(ppb) O ₃ level (ppb)	试验暴露环境 Experiment environments	响应特征 Responses	参考文献 References
果蝇 <i>Drosophila subobscura</i>	反颚茧蜂 <i>Asobara tabida</i>	苹果	100	closed-chamber system	寄生率(下降 10%) 和搜寻频率显著降低	Gate <i>et al.</i> , 1995
森林天幕毛虫 <i>Malacosoma disstria</i>	康刺腹寄蝇 <i>Compsilura concinnata</i>	颤杨	sunny day 90 – 100, cloudy day 50 – 60	OTC	幼虫存活率降低	Holton <i>et al.</i> , 2003
蚜虫 <i>Aphids spp.</i>	草蜻蛉、瓢虫 <i>Chrysopa perla</i> , <i>Coccinellidae</i>	纸皮桦	50 – 60	OTC	种群无影响, 但影响发生高峰的时间 更喜欢取食小菜蛾和臭氧危害过的羽衣甘蓝	Awmack <i>et al.</i> , 2004
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	菜蛾盘绒茧蜂 <i>Cotesia plutellae</i>	羽衣甘蓝	120	OTC	无影响	Pinto <i>et al.</i> , 2007
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	菜蛾盘绒茧蜂 <i>Cotesia plutellae</i>	甘蓝	2 times the ambient O ₃	open-air exposure		Pinto <i>et al.</i> , 2008
小菜蛾 <i>Cotesia plutellae</i>	菜蛾盘绒茧蜂 <i>Cotesia plutellae</i>	甘蓝型油菜 (Bt/non Bt)	100	OTC	Bt 上的寄生物的丰富度降低	Himanen <i>et al.</i> , 2009b
小菜蛾 <i>Cotesia plutellae</i>	菜蛾盘绒茧蜂 <i>Cotesia plutellae</i>	芸苔	100	OTC	植物释放的挥发物会阻断对天敌的吸引	Himanen <i>et al.</i> , 2009b

3 影响臭氧对昆虫作用的因素

昆虫对臭氧浓度升高的响应不同, 主要的原因可能有以下几个方面: 1) 臭氧处理的浓度以及臭氧处理的时间; 2) 臭氧处理的实验设施 (人工气候箱, OTC, 温室)。研究表明, 生长在 OTC 或温室中的植物, 次生物质显著增加, 而生长在人工气候箱中的植物则没有差异, 导致取食该植物的昆虫没有产生显著性影响, 这可能误被认为此植物和昆虫具有很强的抗性 (Oksanen *et al.* , 2005)。因此, 研究植物和昆虫对臭氧的反应, 使用人工气候箱可能会造成不同程度的错误估计, OTC 或温室将会是更好的研究方法 (Valkama *et al.* , 2007); 3) 植物生长的环境。由于植物生理、生态、环境及栽培条件不同, 其受害程度也有很大差异; 4) 植物品种的差异。由于不同的植物对臭氧的耐受性具有一定的差异, 因此对臭氧会有不同的反应; 5) 植物不同的发育阶段。在臭氧浓度的持续时间相同的条件下, 即使同一植物品种, 在不同生育期内, 在一天的不同时间内, 其对臭氧的敏感程度都有明显变化, 甚至同一个体的不同叶片, 对臭氧的感受也有明显差异 (Valkama *et al.* ,

2007)。除此以外, 昆虫取食方式的不同可能是最主要的原因 (Larsson, 1989), 刺吸式口器和咀嚼式昆虫面对臭氧胁迫时, 会表现出不同的反应 (Koricheva *et al.* , 1998; Manninen *et al.* , 2000)。到目前为止, 昆虫的口器类型仍然是检测对臭氧反应表现的重要标准, 刺吸式口器的昆虫相对于咀嚼式口器的昆虫, 对臭氧具有更强的响应 (Valkama *et al.* , 2007)。

4 展望

研究大气臭氧浓度升高对昆虫的影响, 可预测未来臭氧浓度升高对害虫发生发展的影响, 为制定在未来气候条件下害虫管理的策略提供科学依据。到目前为止, 有关臭氧对植物 – 昆虫 – 天敌系统所产生的影响研究较少, 且大部分工作都是针对臭氧对植物所产生的影响, 而且虽然在臭氧对昆虫的影响方面有一些研究, 但仍然处于一些现象的观察, 其产生的机制仍然不清楚。而且, 很多研究主要集中于昆虫的某一个发育阶段或者昆虫的一个世代, 而对昆虫多世代的研究较少。随着臭氧浓度的逐年增加, 如果要正确预测未来昆虫的发生动态, 需要对昆虫进行几个世代的连

续完整的研究,因此昆虫研究者仍然任重道远。

目前已经有大量研究报道升高 O_3 浓度或者提高 CO_2 浓度对植物、昆虫的影响,但这 2 个气候变化的重要因素的联合作用对植物、昆虫影响的研究较少。今后需要加强这方面的研究,积累资料,弥补国内研究的空缺,为将来制定发展农业生产的策略提供科学依据,以应对全球温度升高的气候环境。

参考文献(References)

- Agrell J, Kopper B, McDonald EP, Lindroth RL, 2005. CO_2 and O_3 effects on host plant preferences of the forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria*). *Global Change Biol.*, 11(4):588—599.
- Ashmore MR, 2005. Assessing the future global impacts of ozone on vegetation. *Plant Cell Environ.*, 28(8):949—964.
- Awmack CS, Harrington R, Lindroth RL, 2004. Aphid individual performance may not predict population responses to elevated CO_2 or O_3 . *Global Change Biol.*, 10(8):1414—1423.
- Bolsinger M, Lier ME, Hughes PR, 1992. Influence of ozone air pollution on plant-herbivore interactions. Part 2: Effects of ozone on feeding preference, growth and consumption rates of monarch butterflies (*Danaus plexippus*). *Environ. Pollut.*, 77(1):31—37.
- Braun S, Flückiger W, 1989. Effect of ambient ozone and acid mist on aphid development. *Environ. Pollut.*, 56(3):177—187.
- Brown VC, Ashmore MR, McNeill S, 1993. Experimental investigations of the effects of air pollutants on aphids on coniferous trees. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 112(1):128—132.
- Brown VC, McNeill S, Ashmore MR, 1992. The effects of ozone fumigation on the performance of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop., feeding on broad beans, *Vicia faba* L. *Agric. Ecosystems Environ.*, 38(1/2):71—78.
- Chappelka AH, Kraemer ME, Mebrahtu T, Rangappa M, Benepal PS, 1988. Effects of ozone on soybean resistance to the Mexican bean beetle (*Epilachna varivestris* Mulsant). *Environ. Exp. Bot.*, 28(1):53—60.
- Costa SD, Kennedy GG, Heagle AS, 2001. Effect of host plant ozone stress on Colorado potato beetles. *Environ. Entomol.*, 30(5):824—831.
- Cui HY, Sun YC, Su JW, Ren Q, Li CY, Ge F. Elevated O_3 reduces the fitness of *Bemisia tabaci* via enhancing SA-dependent defense of the tomato plant. *PLoS ONE*, in review.
- Dohmen GP, 1988. Indirect effects of air pollutants: Changes in plant/parasite interactions. *Environ. Pollut.*, 53(1/4):197—207.
- 董文霞, 陈宗懋, 2006. 大气臭氧浓度升高对植物及昆虫的影响. *生态学报*, 26(11):3878—3883.
- Elden TC, Howell RK, Webb RE, 1978. Influence of ozone on pea aphid resistance in selected Alfalfa strains. *J. Econ. Entomol.*, 71(2):283—286.
- Endress AG, Post SL, 1985. Altered feeding preference of mexican bean beetle *Epilachna varivestris* for ozoned soybean foliage. *Environ. Pollut.*, 39(1):9—16.
- Fortin M, Mauffette Y, Albert PJ, 1997. The effects of ozone-exposed sugar maple seedlings on the biological performance and the feeding preference of the forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria* Hbn.). *Environ. Pollut.*, 97(3):303—309.
- Gate IM, McNeill S, Ashmore MR, 1995. Effects of air pollution on the searching behaviour of an insect parasitoid. *Wat. Air Soil Pollut.*, 85(3):1425—1430.
- Himanen SJ, Nerg AM, Holopainen JK, 2008. Degree of herbivore feeding damage as an important contributor to multitrophic plant-parasitoid signaling under climate change. *Plant Signal. Behav.*, 4(3):249—251.
- Himanen SJ, Nerg AM, Nissinen A, Pinto DM, Poppy GM, Holopainen JK, 2009b. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on volatile terpenoid emissions and multitrophic communication of transgenic insecticidal oilseed rape (*Brassica napus*). *New Phytol.*, 181(1):174—186.
- Himanen SJ, Nerg AM, Nissinen A, Poppy GM, Holopainen JK, 2009a. Elevated atmospheric ozone increases concentration of insecticidal *Bacillus thuringiensis* (Bt) CryIAc protein in Bt *Brassica napus* and reduces feeding of a Bt target herbivore on the non-transgenic parent. *Environ. Pollut.*, 157(1):181—185.
- Holopainen JK, 2002. Aphid response to elevated ozone and CO_2 . *Entomol. Exp. Appl.*, 104(1):137—142.
- Holopainen JK, Kainulainen P, Oksanen J, 1995. Effects of gaseous air pollutants on aphid performance on Scots pine and Norway spruce seedling. *Wat. Air Soil Pollut.*, 85(3):1431—1436.
- Holopainen JK, Kainulainen P, Oksanen J, 1997. Growth and reproduction of aphids and levels of free amino acids in Scots pine and Norway spruce in an open-air fumigation with ozone. *Global Change Biol.*, 3(2):139—147.

- Holopainen JK, Kossi S, 1998. Variable growth and reproduction response of the spruce shoot aphid, *Cinara pilicornis*, to increasing ozone concentrations. *Entomol. Exp. Appl.*, 87(1):109—113.
- Holopainen JK, Braun S, Fluckiger W, 1994. The response of spruce shoot aphid *Cinara pilicornis* Hartig to ambient and filtered air at two elevations and pollution climates. *Environ. Pollut.*, 86(2):233—238.
- Holton KM, Lindroth RL, Nordheim EV, 2003. Foliar quality influences tree-herbivore-parasitoid interactions: effects of elevated CO₂, O₃ and plant genotype. *Oecologia*, 137: 233—244.
- Jackson DM, Rufty TW, Heagle AS, Severson RF, Eckel RVW, 2000. Survival and development of tobacco hornworm larvae on tobacco plants grown under elevated levels of ozone. *J. Chem. Ecol.*, 26(1):1—19.
- Jackson GE, 1995. The effect of ozone, nitrogen dioxide or nitric oxide fumigation of cereals on the rose grain aphid *Metopolophium dirhodum*. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 54(3):187—194.
- Jaffe D, Ray J, 2007. Increase in surface ozone at rural sites in the western US. *Atmos. Environ.*, 41(26):5452—5463.
- Jeffords MR, Endress AG, 1984. Possible role of ozone in tree defoliation by the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environ. Entomol.*, 13(5):1249—1252.
- Jondrup PM, Barnes JD, Port GR, 2002. The effect of ozone fumigation and different *Brassica rapa* lines on the feeding behaviour of *Pieris brassicae* larvae. *Entomol. Exp. Appl.*, 104(1):143—151.
- Jones CG, Coleman JS, 1988. Plant stress and insect behavior: cottonwood, ozone and the feeding and oviposition preference of a beetle. *Oecologia*, 76(1):51—56.
- Kainulainen P, Holopainen JK, Holopainen T, 2003. Decomposition of secondary compounds from needle litter of Scots pine grown under elevated CO₂ and O₃. *Global Change Biol.*, 9(2):295—304.
- Kopper BJ, Lindroth RL, 2003a. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the phytochemistry of aspen and performance of an herbivore. *Oecologia*, 134(1):95—103.
- Kopper BJ, Lindroth RL, 2003b. Responses of trembling aspen (*Populus tremuloides*) phytochemistry and aspen blotch leafminer (*Phyllonorycter tremuloidiella*) performance to elevated levels of atmospheric CO₂ and O₃. *Agric. Forest Entomol.*, 5:17—26.
- Kopper BJ, Lindroth RL, Nordheim EV, 2001. CO₂ and O₃ effects on paper birch (Betulaceae: *Betula papyrifera* Marsh.) phytochemistry and whitemarked tussock moth (Lymantriidae: *Orgyia leucostigma* J. E. Sm.) performance. *Environ. Entomol.*, 30(6):1119—1126.
- Koricheva J, Larsson S, Haukioja E, 1998. Insect performance on experimentally stressed woody plants: ameta-analysis. *Annu. Rev. Entomol.*, 43(1):195—216.
- Kozovits AR, Matyssek R, Blaschke H, Gottlein A, Grams TEE, 2005. Competition increasingly dominates the responsiveness of juvenile beech and spruce to elevated CO₂ and/or O₃ concentrations throughout two subsequent growing seasons. *Global Change Biol.*, 11(9):1387—1401.
- Larsson S, 1989. Stressful times for the plant stress-insect performance hypothesis. *Oikos*, 56:277—283.
- Lin H, Kogan M, Endress AG, 1990. Influence of ozone on induced resistance in soybean to the Mexican bean beetle *Coleoptera coccinellidae*. *Environ. Entomol.*, 19(2):854—858.
- Lindroth RL, Reich PB, Tjoelker MG, Volin JC, Oleksyn J, 1993. Light environment alters response to ozone stress in seedlings of *Acer saccharum* Marsh, and hybrid *Populus* L. *New Phytol.*, 124(4):647—651.
- Lyytikäinen P, Kainulainen P, Negr A, Neuvonen S, Virtanen T, Holopainen JK, 1996. Performance of pine sawflies under elevated tropospheric ozone. *Silva Fennica*, 30(2/3):179—184.
- Manninen AM, Holopainen T, Lyytikäinen-Saarenmaa P, Holopainen JK, 2000. The role of low level ozone exposure and mycorrhizas in chemical quality and insect herbivore performance on Scots pine seedlings. *Global Change Biol.*, 5(1):1—11.
- Mauzerall DL, Wang X, 2001. Protecting agricultural crops from the effects of tropospheric ozone exposure: reconciling science and standard setting in the United States, Europe and Asia. *Annu. Rev. Energy Environ.*, 26(1):237—268.
- Menéndez AI, Romero AM, Folcia AM, Martínez-Ghersa MA, 2010. Aphid and episodic O₃ injury in arugula plants (*Eruca sativa* Mill) grown in open-top field chambers. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 135(1/2):10—14.
- Mondor EB, Awmack CS, Lindroth RL, 2010. Individual growth rates do not predict aphid population densities under altered atmospheric conditions. *Agric. Forest Entomol.*, 12(3):293—299.
- Mondor EB, Tremblay MN, Awmack CS, Lindroth RL, 2004. Divergent pheromone-mediated insect behaviour under global atmospheric change. *Global Change Biol.*, 10: 1820—1824.

- Mondor EB, Tremblay MN, Awmack CS, Lindroth RL, 2005. Altered genotypic and phenotypic frequencies of aphid populations under enriched CO₂ and O₃ atmospheres. *Global Change Biol.*, 11(11):1990—1996.
- Oksanen E, 2003a. Physiological responses of birch (*Betula pendula*) to ozone: a comparison between open-soil-grown trees exposed for six growing season and potted seedlings exposed for one season. *Tree Physiol.*, 23(9):603—614.
- Oksanen E, 2003b. Responses of selected birch (*Betula pendula* Roth) clones to ozone change over time. *Plant Cell Environ.*, 26(6):875—886.
- Oksanen E, Riikonen J, Kaakinen S, Holopainen JK, Vapaavuori E, 2005. Structural characteristics and chemical composition of birch (*Betula pendula*) leaves are modified by increasing CO₂ and ozone. *Global Change Biol.*, 11(5):732—748.
- Peltonen PA, Julkunen-Tiitto R, Vapaavuori E, Holopainen JK, 2006. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on aphid oviposition preference and birch bud exudate phenolics. *Global Change Biol.*, 12(9):1670—1679.
- Peltonen PA, Vapaavuori E, Heinonen J, Julkunen-Tiitto R, Holopainen JK, 2010. Do elevated atmospheric CO₂ and O₃ affect food quality and performance of folivorous insects on silver birch? *Global Change Biol.*, 16(3):918—935.
- Percy KE, Awmack CS, Lindroth RL, Kubiske ME, Kopper BJ, Isebrands JG, Pregitzer KS, Hendrey GR, Dickson RE, Zak DR, Oksanen E, Sober J, Harrington R, Karnosky DF, 2002. Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO₂ and O₃. *Nature*, 420:403—407.
- Pinto DM, Himanen SJ, Nissinen A, Nerg AM, Holopainen JK, 2008. Host location behavior of *Cotesia plutellae* Kurdjumov (Hymenoptera: Braconidae) in ambient and moderately elevated ozone in field conditions. *Environ. Pollut.*, 156(1):227—231.
- Pinto DM, Nerg AM, Holopainen JK, 2007. The role of qzone-reactive compounds, terpenes, and green leaf volatiles (GLVs), in the orientation of *Cotesia plutellae*. *J. Chem. Ecol.*, 33(12):2218—2228.
- Ren Q, Ge F, Huang LC, Sun YC, Guo HJ, Ge F, Li CY. Elevated ozone reduces the activities of *Helicoverpa armigera* midgut proteinases by altering the induced defense of tomato. *Plant Cell Environ.*, in review.
- Saleem A, Loponen J, Pihlaja K, Oksanen E, 2001. Effects of long-term open-field ozone exposure on leaf phenolics of European silver birch (*Betula pendula* Roth). *J. Chem. Ecol.*, 27:1049—1062.
- Salt DT, Whittaker JB, 1995. Populations of root-feeding aphids in the Liphook forest fumigation experiment. *Plant Cell Environ.*, 18(3):321—325.
- Stuart W, 1989. Ozone enhances the growth rate of cereal aphids. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 26(1):65—68.
- Summers CG, Retzlaff WA, Stephenson S, 1994. The effect of ozone on the mean relative growth rate of *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Homoptera: Aphididae). *J. Agric. Entomol.*, 11(2):181—187.
- Trumble JT, Hare JD, Musselman PC, McCool PM, 1987. Ozone-induced changes in host-plant suitability: interactions of *Keiferia lycopersicella* and *Lycopersicon esculentum*. *J. Chem. Ecol.*, 13(1):203—218.
- Turlings TCJ, Benrey B, 1998. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *Ecoscience*, 5(3):321—333.
- Valkama E, Koricheva J, Oksanen E, 2007. Effects of elevated O₃, alone and in combination with elevated CO₂, on tree leaf chemistry and insect herbivore performance: a meta-analysis. *Global Change Biol.*, 13(1):184—201.
- Vinzargan R, 2004. A review of surface ozone background levels and trends. *Atmos. Environ.*, 8(21):3431—3442.
- Whittaker JB, Kristiansen LW, Mikkelsen TN, Moore R, 1989. Responses to ozone of insects feeding on a crop and a weed species. *Environ. Pollut.*, 62(2/3):89—102.
- Wilkinson S, Davies WJ, 2010. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant Cell Environ.*, 33(4):510—525.
- Wustman BA, Oksanen E, Karnosky DF, Noormets JG, Pregitzer KS, Hendrey GR, Sober J, Podila GK, 2001. Effects of elevated CO₂ and O₃ on aspen clones varying in O₃ sensitivity: can CO₂ ameliorate the harmful effects of O₃? *Environ. Pollut.*, 115(3):473—481.
- 吴亚, Lee EH, Barrows EM, 1990. 臭氧对墨西哥豆瓢虫 (*Epilachna varivestis*) 的影响及其作用机制的探讨. *昆虫学报*, 33(2):161—163.
- Zhang Y, Ye WH, Li YL, 2002. Effect of atmospheric pollution on phytophagous insects and its mechanism. *Rural Eco-Environ.*, 18(3):49—55.