

水分胁迫对植物与植食性昆虫互作的影响*

谭 柳^{1,2**} 徐文彦^{1,2} 商晗武^{1***} 祝增荣^{2***}

(1. 浙江省生物计量及检验检疫技术重点实验室, 中国计量学院生命科学院, 杭州 310018;

2. 农业部昆虫科学研究所农业害虫/水稻生物学重点实验室, 浙江大学, 杭州 310058)

摘 要 水分作为一种重要的环境因子, 对陆地生物生长发育有着至关重要的作用。随着全球气候变暖, 异常天气频发, 水分胁迫也成为了影响农作物及其害虫生长发育的重要逆境胁迫。本文从水分胁迫对植食性昆虫的直接和间接影响进行阐述: 从湿度、降雨量和土壤含水量角度讨论了水分胁迫对昆虫的直接影响; 从水分影响植物和天敌角度, 讨论了水分胁迫对植物-植食者性昆虫-天敌三营养阶层互作的间接影响, 以期理解农业害虫发生机制及其可持续治理决策提供研究信息和理论参考。

关键词 水分胁迫, 植物, 植食性昆虫

The influence of water stress on the plant-herbivore interactions

TAN Ye^{1,2**} XU Wen-Yan^{1,2} SHANG Han-Wu^{1***} ZHU Zeng-Rong^{2***}

(1. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Biometrology and Inspection & Quarantine, College of Life Sciences, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China; 2. State Key Laboratory of Rice Biology, Key Laboratory of Agricultural Entomology,

Ministry of Agriculture, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract Water as an important environment factor that plays a vital role in the growth and development of terrestrial life. With global warming and the consequent more frequent occurrence of abnormal weather conditions, water stress has become an important adverse stress factor which influences the growth and development of both plants and herbivores. This article describes both the direct and indirect influence of water stress on phytophagous insects. Direct effects include humidity, rainfall and soil moisture content and indirect effects include the effects of water stress on the host plants and the natural enemies of herbivorous insects. The object of this review is to provide a theoretical reference for understanding the effects of water stress on agricultural pests and to thereby improve their prevention and control.

Key words water stress, plant, herbivores

在陆地生物生长发育过程中, 会经常发生一些逆境胁迫为害, 例如非生物因子的水分胁迫、高温、高盐、冷冻或生物因子的病原体感染等, 对生物有着灾难性的影响 (Suzuki *et al.*, 1989)。其中, 温度和水分是影响陆地生物分布和丰度的两大最重要的非生物因素, 而昆虫因为其个体小, 尤其容易受到水分胁迫的影响 (Addo-Bediako

et al., 2001)。在全球环境变化的趋势下, 许多研究的重点都放在温度改变上, 然而, 降雨量和可利用水资源的改变对昆虫也有着重大影响, 尤其是农作物害虫的生理特性, 干旱甚至诱发害虫中期暴发。因此了解水分胁迫对昆虫的影响及其耐旱机制对农业生产有重要作用。

水分胁迫 (Water stress) 包括水分过多的水

* 资助项目: 国家科技部重点基础研究计划 (973) (2010CB126200); 浙江省重点科技创新团队项目 (2010R50028)

**E-mail: tanye0722@126.com

***通讯作者, E-mail: hwshang@cjlu.edu.cn; zrzhu@zju.edu.cn

收稿日期: 2014-05-16, 接受日期: 2014-06-13

淹、浸水胁迫与过少的干旱胁迫 (Drought stress), 可以直接影响昆虫生理生化尤其是水分代谢, 从而导致昆虫行为、扩散模式和种群动态甚至暴发 (Chown *et al.*, 2011) 等生态过程及结果, 还可以通过影响植物的生理生化特性, 从而对取食该植株的昆虫的生理生化特性产生间接影响, 更可通过植物-植食者-天敌多营养阶层或植物-昆虫共生关系改变植物-昆虫互作动态。本文就水分胁迫对昆虫的直接和间接影响两方面展开讨论。

1 水分胁迫对昆虫的直接影响

水分胁迫不仅可以对单个虫体的含水量、表皮失水率、呼吸代谢速率等生理特性产生影响, 还可以影响到虫体的生长发育、交配选择及繁殖, 从而可能改变种群的增长趋势、迁移扩散和栖息地选择等众多生态特征。

1.1 昆虫体内水平衡及水分耐受性变化

Parkash 等 (2009) 研究 6 种山地果蝇的种群个体黑化程度 (Melanisation) 和抗水分胁迫能力发现, 在种群间和种群内个体黑化与水分耐受性呈正相关, 而与表皮失水率成负相关。有趣的是, 随着海拔与季节的变化果蝇的表皮脂肪量并没有发生变化, 因此表皮脂肪不能解释果蝇的抗水分胁迫能力。因此, 他们认为季节性的黑化现象增加了高山果蝇种群的抗水分胁迫能力。

Khasa 等 (2013) 研究发现, 在低相对湿度下, 深色型果蝇的含水量较高、水分损失率较低、抗脱水能力较强, 使其具有更强的抗旱性。在水分胁迫过程中, 两种色型的果蝇均以碳水化合物作为代谢燃料, 但是在低湿条件下, 深色果蝇中贮存碳水化合物的含量明显要高。而且, 在两种湿度条件下, 这两种色型果蝇之间的总能量收支显著不同。据此认为, 果蝇色型特异性分化与水平衡相关, 即与其对水分胁迫环境的适应性相关。这与 Parkash 等 (2011) 在另一个研究中发现不同果蝇黑化程度与水分胁迫相关特性有关的结论相一致。

1.2 水分胁迫对昆虫生物学特性的影响

水分是影响昆虫种群扩散和行为形成的主要因素。已有研究表明, 昆虫会对水分胁迫表现出不同的响应, 主要包括地理分布变化、发生期改变、生长发育加快及繁殖代数增加等方面 (胡朝兴等, 2013)。某些昆虫因无法应对水分胁迫以及气候变化的带来的负面影响, 对个体生长及种群动态产生变化, 例如, 果蝇由于不能在失水情况下存活而仅分布于热带雨林区域; 一些昆虫的产卵容量 (Egg-laying capacity) 对栖息地选择性的反应表明, 栖息地的严重干旱也许会导致该种群的灭绝。同样的, 间歇性的水分胁迫可以减少尖音库蚊 *Culex pipiens* 新陈代谢的速率以及产卵量, 而由此影响其种群动态 (Bazinet *et al.*, 2010)。

昆虫经受的水分胁迫主要包括环境湿度变化、降雨量以及土壤水分变化。

1.2.1 湿度的影响 湿度是反应环境中水分的一个重要指标。一般来说, 大部分昆虫的最适宜湿度范围大约在相对湿度 70% 至 90% 之间。在适宜的湿度范围内, 昆虫生长发育较快、繁殖力强、寿命也长。环境湿度过低将影响昆虫产卵率和孵化率, 例如在温度过高、湿度偏小时, 斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 蛹体重较轻, 雌成虫产卵量也较少, 尤其对幼虫取食有较大的影响。在相对湿度 62%~90%, 幼虫取食量随湿度升高而增加, 据此可认为斜纹夜蛾是一种喜湿性的害虫 (钟国洪, 2001)。但低湿对昆虫生长发育的影响没有光周期和温度等其他非生物因子明显, 主要原因在于短期水分胁迫下, 昆虫能够通过自身的血淋巴系统进行一定的调节, 只有在持续的干旱环境下, 低湿引发的水分胁迫才会对昆虫的生长发育有显著的影响。王青锋 (1977) 报道, 在对田间湿度进行长期的有效控制后, 褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 产卵量急剧下降, 天敌活力和数量明显加强和增多, 持久控制田间湿度是一项行之有效的农业措施, 不利的生存条件能有效减少了褐飞虱的发生数量。搁田是控制水稻多种植食者种群的重要措施。

袁哲明和陈永年(1999)在研究温湿度对菜青虫 *Pieris rapae* 幼虫发育历期及食叶量影响时得出,在同一温度下,随湿度升高,一方面菜青虫幼虫通过体表的失水减缓,需经食物获取水分的压力减轻;另一方面,湿度升高也缩短了幼虫历期,因而总食叶面积呈下降趋势。黄冠辉和马世骏(1964)研究水分在东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 飞翔过程中所起的影响时,发现在高温低湿的情况下,由于水分消耗速度随环境湿度饱和差而增加,因失水速度加大,造成虫体水分的失调,则会影响飞蝗飞翔的持续时间。

Parkash 等(2013)进行了雌性果蝇在不同环境胁迫下对雄果蝇选择偏好性的研究发现,在低湿条件下,有翅斑的雄性果蝇比无翅斑的雄性果蝇的交配成功率明显要高;相反,在高湿条件下,无翅斑雄性果蝇的交配频率更高;在水分缺失较重的条件下,与有翅斑雄性交配的雌性果蝇的生殖力以及所得后代由卵发育至成虫的存活率更高。说明不同水分胁迫下交配选择能给雌性带来间接好处,这与优良基因性选择假说相一致。

1.2.2 降雨量的影响 降雨量的变化对昆虫的生存和发展有着重要作用。霍治国等(2012)报道,一定区域、时段的降水偏少、高温干旱有利于部分害虫的繁殖加快、种群数量增长,水分亏缺严重的年份可使部分病虫害大发生,飞蝗可比常年多发生 1 代,西太平洋副热带高压偏强年份有利于害虫迁入始见期提早、数量增加、范围扩大、危害加重。有专家认为,水分胁迫会导致植食性昆虫数量的变化需具体分析,在干旱少雨的情况下,棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 幼虫及其蛹溺水的情况会减少,其种群密度就会增加;同样,在水分胁迫下,蚜虫吸食汁液少,不会因水分过多而饱胀致死,数量也自然会增多,如此分析,水分胁迫确会导致棉铃虫和蚜虫数量的增加,但不能代表全部植食性昆虫,有些植食者还可能因为水分的缺失而减少(Heong and Hardy, 2009)。

许瑞秋等(1999)研究稻纵卷叶螟

Cnaphalocrocis medinalis 主害代发生量与降雨量关系得出,稻纵卷叶螟迁入量随雨日和降雨量的增加而增多,1~2 龄幼虫存活率随降雨强度的增大而降低:降雨强度分别为 68.7 mm/d 和 27.3 mm/d 的年份,其 1~2 龄幼虫存活率较低,分别仅为 1.2%和 2.5%;降雨强度分别仅 0.1 mm/d 和 0.6 mm/d,其 1~2 龄幼虫存活率较高,分别为 72%和 50%。这主要是因为稻纵卷叶螟蚁螟(ant larva)盛孵期遇到强度较大的降雨,刚孵化不久的 1~2 龄幼虫会在卷叶之前被冲走或冲死,影响存活卷叶;反之,降雨强度小(如毛毛雨)时则有利于 1~2 龄幼虫存活。

1.2.3 土壤含水量变化的影响 王守生(1995)认为除了降雨量减少,淹水也会造成植物与昆虫的水分胁迫。例如太干或太湿的土壤对蛾子的展翅和出土不利,羽化适宜相对含水量为 20%~60%,其中最适为 40%。相对含水量超过 80%,正常羽化率明显降低。土壤水分增多后棉铃虫主要死亡机制是幼虫和蛹因缺氧而窒息死亡,土壤浸水时间超过 1 d,蛹和蛾子的死亡率显著上升。土壤遇雨后风干或晒干,土表变硬,可使羽化率明显低于较潮土壤中的羽化率(杨燕涛, 2000)。

张建军等(2001)研究发现雨水和土壤含水量对棉铃虫种群有较大的抑制作用。棉铃虫卵经雨水浸泡 8 h,幼虫孵化率明显下降;中等雨水对棉铃虫卵有较大的冲刷作用,雨量越大,卵被冲刷的数量越多;初孵幼虫经雨水浸泡 1 h,其存活率明显低于对照;土壤湿度对棉铃虫蛹的影响主要表现在化蛹初期与羽化前,25%的含水量对虫蛹有致死作用。

2 水分胁迫对昆虫的间接影响

植物特性在植食性昆虫种群动态中所起的作用已经引起了众多争论,争论的一个主要问题就是寄主植物生理特性改变的重要性,并且这种特性的改变是否会导致植食性昆虫取食状况的改变。已经有假说认为,非生物胁迫下的植株会更适合作为昆虫的食物。这种被广泛接受的假说建立在两种观点的基础上:第一,众多证据证明

植物受到环境胁迫后, 常常引起植食性昆虫到达爆发密度值; 第二, 胁迫后植株的生理生化改变促进了昆虫的表现 (Performance) (Larsson, 1989)。

气温和土壤温度的升高、植物蒸腾耗水量和土壤的蒸发量增加, 致使土壤大量失水而导致作物的水分胁迫 (于莹等, 2013)。在生理生态水平, 水分胁迫导致了植物形状、营养等多方面的变化; 在分子水平, 水分胁迫能显著影响其基因表达及基因组的变化。

2.1 对植物生理生化的影响

潘根生 (2001) 对茶树的水分胁迫研究表明, 4 个茶树品种叶片的脯氨酸含量在干旱胁迫过程中持续上升, 脯氨酸在植物细胞中主要起渗透调节作用, 叶片脯氨酸含量增加, 可提高细胞溶质含量, 增强渗透调节能力; 茶树内源脱落酸 (ABA) 大量累积, 在胁迫过程中, 叶片内源 ABA 含量不断增加, 胁迫 3 d 增加较缓慢, 6 d、9 d 含量上升幅度加剧。研究得出, 在土壤含水量小于 9% 和叶片含水量小于 42% 的状况下, 叶片 ABA 累积量增加, 胁迫 6~9 d 达到高峰值。

不同生育期水稻水分胁迫研究结果表明, 叶片水势均显著下降, 根系和叶片的有机渗透调节物质和无机渗透调节物质包括 K^+ 、 Mg^{2+} 等含量均大幅度上升 (蔡昆争等, 2008)。用聚乙二醇模拟水稻的干旱胁迫研究发现, 胁迫后水稻叶片中可溶性糖含量、游离氨基酸总量、脯氨酸/游离氨基酸总量比值均成倍增加, 特别是其中的脯氨酸成倍增加 (朱维琴和吴良欢, 2003); 对幼苗叶片的光合作用和水分状况进行比较分析发现, 在水分胁迫下叶片水势和含水量都显著下降, 水稻叶片的光合速率、气孔导度、叶肉导度、总导度和叶绿体内 CO_2 浓度等都显著降低 (丁雷等, 2014)。

2.2 对植物分子水平的影响

王玉成等 (2007) 研究了水分胁迫下柽柳 (*Tamarix androssowii*) 基因的表达情况, 发现与脱水诱导蛋白 RD22 (CF199692) 和 Lea (Late embryogenesis abundant protein, CF199700) 序

列相似性高的基因表达量上升; 柽柳体内许多胁迫相关基因, 如与金属硫蛋白 (Metallothionein, CN605576) 序列相似性高的基因表达量增加。此外, 水分胁迫使与 Trx 蛋白 (Thioredoxin, CV121773) 序列相似性高的基因表达量增加 3 倍以上, 干旱诱导产生的 Trx 蛋白 CDSP32, 其 mRNA 可因胁迫的诱导而大量聚集, 并通过保护叶绿体的结构方式来对抗由水分亏缺引起的氧化胁迫。一些柽柳信号传导及表达调控类基因的表达量发生了变化, 信号类蛋白序列相似性高的基因表达量升高, 如丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶基因的表达量增加最大, 许多代谢类基因的表达量明显上升。

路运才等 (2006) 采用 cDNA-AFLP 技术对玉米幼苗在聚乙二醇胁迫和土壤干旱胁迫下的基因表达进行了研究分析, 在表型上, -0.5 Mpa 渗透压条件下, 玉米幼苗叶片很快初始感应, 叶子耷拉 (6 h)、深度萎蔫 (24 h) 及永久萎蔫 (48 h), 然后恢复供水, 植株也很难恢复生长。在基因表达上, 分析了水分胁迫条件下玉米基因差异表达规律, 获得转录本衍生片段 (TDFs) 488 条, 经测序和同源比对获得 42 个 cDNAs。cDNAs 所对应的基因与已经发现的干旱胁迫相关基因在蛋白水平上有很高的同源性, 如 3-磷酸甘油醛脱氢酶、线粒体转运蛋白、丙糖磷酸转运蛋白、蛋白激酶 C、GTP 结合蛋白、丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶、锌指蛋白和 MYB 等。

肖金平等 (2011) 对不同水分胁迫处理下柑橘叶片的基因表达谱进行分析, 发现 113 条差异表达 TDF 中, 上调表达 71 条 (63%), 下调表达 29 条 (26%), 另外 13 条 (11%) 为瞬时表达。TDF13 编码的细胞色素 P450 是广泛存在于动植物及微生物体内的一个古老基因超家族的产物, 参与植物体的基础代谢, 在植物防御体系中起重要作用, TDF13 的下调表达提高了柑橘中 ABA 的积累, 促进了叶片气孔的关闭, 减少了细胞内水分丧失, 从而提高耐水分胁迫的能力。cDNA-AFLP 分析的结果表明, 柑橘植物在遭受到外界水分胁迫时, 体内的基因表达会发生很大的变化, 而且大部分的基因都是被胁迫诱导而上

调表达,其产物应该是参与提高植株对干旱的耐受性和抵御能力。

2.3 水分胁迫植物对昆虫的影响

植物对环境胁迫的反应表现在其适应性的改变,这种变化是十分复杂的,并且可以通过植物的防御机制进行协同或相反的调整。Rani 和 Prasannalaxmi (2014) 研究了由非生物逆境水分胁迫引起的萎叶 (*Piper betle*) 和蓖麻 (*Ricinus communis*) 生理生化和氧化水平的反应变化,以及此种变化对植食性昆虫夜蛾取食行为的影响。结果表明,在水分胁迫下植物叶片的叶绿素含量和相对含水量均低于对照。用 HPLC (High performance liquid chromatography) 分析了两种植物的酚酸含量,发现其在水分胁迫后均下降。两种植物的初级代谢产物的下降水平十分明显,而蓖麻中黄酮类物质随氨基酸含量上升而增多。这些变化为取食这两种植物的夜蛾创造了良好的生存环境,并且提高了夜蛾在水分胁迫植株上的取食率。萎叶和蓖麻叶片中抗氧化酶以及过氧化氢酶活性的增强表明了它们对水分胁迫下产生的氧自由基的防御或抵抗作用。他们认为水分胁迫导致萎叶和蓖麻的防御反应,并由此影响了植食性昆虫的取食行为。

Huberty 和 Denno (2004) 采用了计数法 (Vote-counting) 和荟萃分析 (Meta-analysis) 两种方法来评价目前已发表的文章中,昆虫对实验条件下植物水分亏缺反应的探究结果。两种方法都显示水分胁迫对大部分的吸汁昆虫尤其部分韧皮部和叶肉取食者的行为有不利反应。水分胁迫对亚取食群影响的不均衡性,导致咀嚼式昆虫对水分胁迫的反应不明显。例如,分析表明水分胁迫对喜好钻孔的昆虫有持续的有利作用,对产瘿瘤昆虫有不利反应,而对非寄生物和潜叶蛾则没有持续的反应。

该研究挑战了长久以来的观点,即昆虫在水分胁迫植株上表现出积极的行为并引起昆虫种群动态的大暴发。然而,仍然有广泛的证据证明持续的水分胁迫对许多植食性昆虫尤其是吸汁类昆虫有显著影响。为了解释自然界中植食性昆

虫取食水分胁迫植物后大暴发现象与实验中植物持续的水分胁迫对昆虫的负面影响之间的矛盾, Huberty 和 Denno 提出了“脉冲胁迫假说 (Pulsed Stress hypothesis)”,凭借间歇的水分胁迫和细胞膨压的恢复,使得吸汁昆虫从胁迫诱导的氮元素增加中获利,发现韧皮部取食昆虫对间歇性的植物胁迫有正反应,而对持续性的胁迫表现出不利反应,这一点支持了假说的观点,并表明气候性的水分胁迫调节了氮素的可利用度,这也许是了解水分胁迫影响植食性昆虫种群动态的关键因素。此后, Huberty 和 Denno (2006) 进行了进一步的验证,发现植食性昆虫在氮磷充足的植株上生长时,它们表现出很强的存活力,并长成为较大个体,发育更加迅速,并且较氮素缺乏植物上达到的密度值更高。

据 English-Loeb (1990) 报道,由于营养物质的增加,或者防御物质的减少,植食性昆虫的行为会在中度胁迫下加强,而在重度胁迫下其行为会减缓,因为植物已经接近死亡而不适合作为食物来源。尽管害虫的暴发常常与干旱的环境相联系,但是这种情况不是简单的像假说中植物营养成分增加或化学防御物质减少而导致的。他们的研究提供了 3 种不同的可能因素:首先,干旱胁迫的强度与植食者的表现有着非线性的功能关系,这表明害虫的暴发与干旱的强度有关。其次,植食性昆虫通过取食来减少死亡率,尽管其繁殖率、生长速率和存活率不受显著影响,但干旱也许能够促进害虫的暴发。第三,因为干旱胁迫使植物形态变小,这使植食者在干旱胁迫植株上的种群数与植物大小相应或更小,但对于植物所受伤害而言,在干旱植株上会更严重。

此外,干旱胁迫下植物组织细胞的膨压降低,导致了植物与蚜虫“上行效应”的互动。与咀嚼式口器的昆虫不同,刺吸式口器昆虫利用其特化的口针,依靠韧皮部内部的压强将筛管汁液压入口器中进行被动吸食 (Mittler, 1957)。因此,保持恒定的水分含量和水势是维持这类植食者正常取食、防止自身脱水的必要条件。一旦遭遇干旱胁迫,植物组织失水细胞膨压降低,这类昆虫的生长发育将受到抑制 (Simpson *et al.*,

2012)。然而,在田间试验中,干旱被认为是诱导刺吸式口器昆虫大暴发的重要因子。植物胁迫假说(Plant stress hypothesis, PSH)认为:由于干旱引起水分亏缺,植物要很好地调节其渗透压,就必须提高自身的多糖类物质浓度,而可溶性糖浓度的升高往往不利于植食性昆虫对食物的吸取,尤其是植物韧皮部汁液,其蔗糖浓度过高会对植食性昆虫的消化功能产生抑制作用(Thomas and Hodkinson, 1991),而同咀嚼式口器昆虫相比,刺吸式口器的昆虫受可溶性糖含量变化的影响会更大(Koricheva *et al.*, 2014)。

同时,前述 Huberty 和 Denno (2004) 的研究也表明,植物为了避免水分胁迫导致的水势降低,会产生并积累大量的含氮渗透保护物,这种间接诱导氮素的增加导致了刺吸式昆虫在干旱胁迫下种群的暴发。显然,从植物的水分含量和氮素营养两个不同的角度,对刺吸式昆虫相应干旱胁迫的结论并不一致。

3 水分胁迫对植物-植食者-天敌三者关系的影响

水分胁迫除了通过影响植物来间接影响植食性昆虫,还能通过天敌作用来间接影响植食性昆虫(Zhu *et al.*, 1995),这种关系可用图1的正四棱锥体来形象地表示。在昆虫取食植物或植物受到环境胁迫后,都会产生挥发性有机物,这些有机物都可以作为天敌和寄生者找寻目标的重要线索。就水分胁迫而言,对天敌控制植食性昆虫的作用有两种不同的解释。

3.1 水分胁迫促进天敌的控制

3.1.1 植物挥发物对天敌的吸引作用

虫害引起植被的挥发物排放增加已经被反复报道,尤其是绿叶挥发物和萜烯类,而水分胁迫同样能引起植物的挥发性物质排放增加(Holopainen and Gershenzon, 2010)。

Copolovici 等(2014)研究了绿色桉木叶蜂 *Monsoma pulveratum* 幼虫在水分胁迫下,取食的落叶植物普通赤杨引起其叶片挥发物排放的情况发现,水分胁迫严重抑制赤杨的光合速率和气

孔导率,水分胁迫植株释放的水杨酸甲酯在受虫害的第一天显著增加,并在第6天复水后仍保持很高的水平,并且,在仅有水分胁迫植株中有同样明显的排放趋势。这个证据表明,尽管虫害的伤害较小,但水分胁迫的挥发物排放仍然很强烈。虫害能够导致脂氧合酶途径的挥发物和单萜类挥发性物质排放。在植物水分胁迫的初始阶段,挥发物排放强烈并达到最大值。Raguso 等(2011)认为萜类是一种特别的挥发物,常常通过受伤植被给植食性昆虫天敌发射信号,从而与植物对植食性昆虫的间接反应相关。值得考虑的是,虫害会导致植物萜类化合物释放从而吸引天敌,但水分胁迫是否也会引起植物挥发物中萜类物质的增加,从而引起某些天敌的注意来预防植食性昆虫的侵害,还需要进一步的研究。

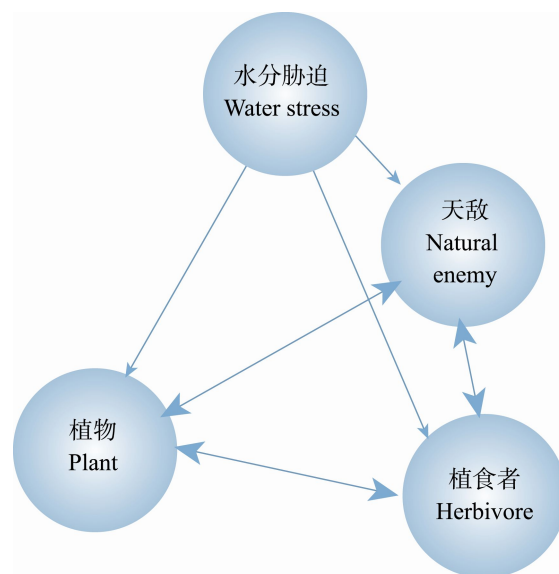


图1 水分胁迫对植物-植食者-天敌三营养阶层影响的金字塔关系

Fig. 1 Pyramid schematic effect of water stress on the tritrophic interactions of plant-herbivore-natural enemy

3.1.2 水分胁迫下的共生作用

生态系统的相互作用强度是由每个物种消耗和获益平衡来判断的,这取决于相互作用发生时的环境背景,胁迫环境下会促进物种间的“交易”作用。协同作用,是一种使两个相互作用的物种都有净利益的作用,在环境胁迫下也会加强。Pringle 等(2013)

在研究昆虫和植物的共生情况时发现,非生物环境的变化强烈的影响着种群间相互的作用,种群间的共生作用在资源受限制时会变得更加强烈。他们沿着不同年降水量梯度的地方探测了蚂蚁和植物的共生体系,这个体系中植物提供食物和栖息地给蚂蚁,而蚂蚁保护植物不受植食性昆虫的侵害。Pringle 等发现在降水量低的情况下,蒜味破布木 (*Cordia alliodora*) 通过取食其植株的昆虫向阿兹特克蚁 (Aztecaant) 提供更多的碳源,使蚂蚁获得更多的糖分,促使蚂蚁更好地保护产碳的叶片 (图 2)。他们认为两物种共生的强度随着可获得水的减少而增加,当水分胁迫时,碳短缺会更加频繁,植物会为防御者提供更多资源,以便它们抵御植食者的侵害,因为在水分胁迫下,受到植食性昆虫侵害的植物会更容易死亡。因此,水分胁迫加强了昆虫和植物的共生力,这种作用虽然不是天敌对植食性昆虫的直接捕食,但可以认为是一种间接的防御作用,起到了控制植食性昆虫侵害植物的作用。

3.2 水分胁迫抑制的天敌控制

Mattson 和 Haack (1987) 认为干旱通过提高热量和营养水平来促进植食者的生长,同时增

强其解毒作用及免疫活性来促进昆虫大暴发,并且,这些变化也使得昆虫易于逃离天敌的控制,如在干旱期间,高温导致植食性昆虫逃离天敌的控制。例如 Wilson (1974) 曾报道云山卷叶蛾 *Nosema fumiferanae* 的小孢子寄生虫最适温度为 23℃ 以下,但云山卷叶蛾的最适温接近 27℃。类似最适温的分歧还存在于班克斯草螨 *Oligonychus pratensis* 和它的捕食者中。Zhu 等 (1995) 也发现稻飞虱类主要的捕食者尖钩宽尾蝽 *Microvelia horvathi*, 在干旱的地区种群会显著减少;在含有白背飞虱 *Sogatella furcifera* 卵的基质内饲养寄生蜂 (稻虱缨小蜂 *Anagruss nilaparvatae*) 进行水分胁迫实验,发现在含中度水分基质内的寄生蜂生长速率显著高于高水分和干旱胁迫基质内的生长速率,这表明,在长期干旱胁迫下,寄生蜂的生长发育会受到延迟或不能进行正常生长,显然这对害虫的控制是不利的。此外, Mattson 和 Haack (1987) 认为与干旱相关的低湿和强光照也许能降低病原菌的数量和毒性。干旱限制真菌性病害,因为孢子需要高湿环境来对昆虫体被进行出芽和渗透作用。同样,细菌和病毒性疾病在干旱时也会减少,因为

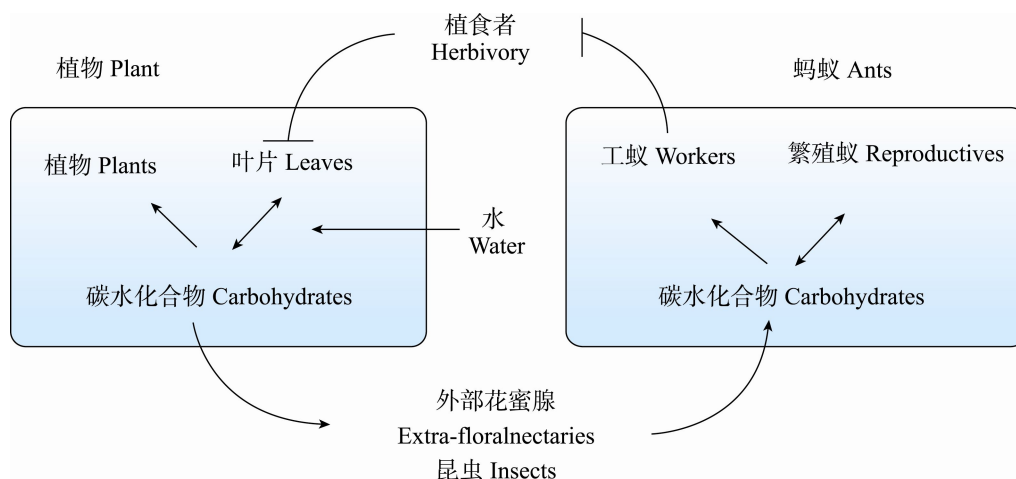


图 2 蒜味破布木 (*Cordia alliodora*) 与阿兹特克蚁 (*Aztecaant*) 共生系统中的水、碳和共生碳水化合物分布策略示意图 (源自 Pringle 等, 2013)

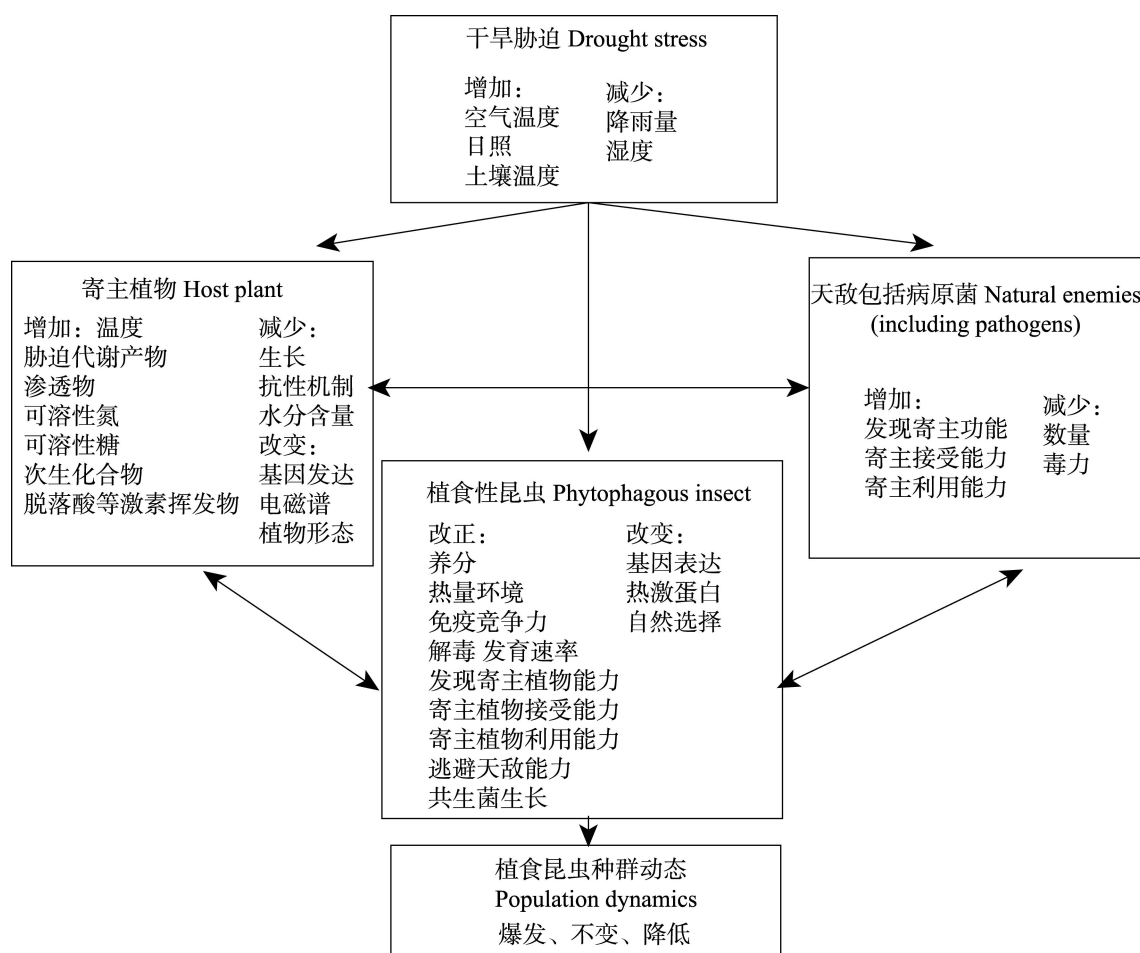
Fig. 2 Schematic of relationships among water, carbon, and mutualistic carbohydrate allocation strategies (from Pringle *et al.*, 2013)

在高紫外线条件下许多病毒失去了活性。因此，在干旱时，天敌正常群集发挥的作用变小，从而失去了在暴发初始时的遏制作用（图 3）。

也有研究认为干旱初期对固有的挥发物排放没有影响，然而，随着胁迫时间延长（重度胁迫）导致挥发物大量减少，包括甲醇挥发物，脂氧合酶途径产物的排放物，莽草酸途径产物挥发物以及特异的单萜和倍半萜烯（Niinemets, 2010）。我们知道萜类是吸引天敌的重要挥发物之一，随着胁迫的加重，萜类挥发物减少，那么对天敌的引诱作用可能就有所下降，这势必也会削减天敌对植食者的控制作用。

4 小 结

Jactel 结合众多研究进行荟萃分析后发现，取食植物茎秆（秆）上的主要害虫对水分胁迫的植株造成的伤害是很低的，而取食叶片的主要害虫却能对水分胁迫的植株造成很大的伤害，并且与胁迫的严重程度无关。相反的，次要害虫的伤害随胁迫程度加重，这可以由黎明前胁迫植株叶片的水势与木质部水势之比来估计。因此，昆虫取食行为、取食植物部位以及水分胁迫程度这三者可以作为干旱条件下植被受虫害程度的重要预警信号（Jactel *et al.*, 2012）。这是图 3 与其



* 资助项目：国家科技部重点基础研究计划（973）（2010CB126200）；浙江省重点科技创新团队项目（2010R50028）

**E-mail: tanye0722@126.com

***通讯作者，E-mail: hwshang@cjlu.edu.cn；zrzhu@zju.edu.cn

收稿日期：2014-05-16，接受日期：2014-06-13

图3 水分胁迫对植物-植食者-天敌三者关系影响要素(参照 Mattson 和 Haack, 1987, 结合新进展重绘)

Fig. 3 Brief elements of the effect of water stress on tritrophic interaction of plant - phytophagous insect - natural enemy (redraw from Mattson and Haack, 1987 with inputs from current advances)

原图 (Mattson *et al.*, 1987) 只图解干旱胁迫引发植食者种群暴发、而没有顾及种群不变甚或下降的最大不同。

环境胁迫造成的植食性昆虫大暴发, 常常是由于植物诱导防御物质释放延迟和天敌控制作用降低及营养水平变化等混合因素造成的 (Mattson and Haack, 1987)。水分胁迫作为环境逆境中重要的非生物胁迫, 不仅会造成植物、植食者及天敌各自的生长发育变化, 也会造成胁迫后三者的相互作用。目前, 对于水分胁迫对植物和植食性昆虫的影响研究已经十分广泛, 但对水分胁迫植株对昆虫天敌的作用及其胁迫后天敌对昆虫的影响研究还不是很深入, 建议从三者的相互作用展开研究, 重点在于水分胁迫后植物挥发物对害虫天敌的引诱, 以及天敌对害虫种群动态的调控, 为进一步水分胁迫对昆虫种群动态的分子机理研究奠定基础。

参考文献 (References)

- Addo-Bediako A, Chown SL, Gaston KJ, 2001. Revisiting water loss in insects: a large scale view. *J. Insect Physiol.*, 47(12): 1377–1388.
- Bazinet AL, Marshall KE, MacMillan HA, Williams CM, Sinclair BJ, 2010. Rapid changes in desiccation resistance in *Drosophila melanogaster* are facilitated by changes in cuticular permeability. *J. Insect Physiol.*, 56(12): 2006–2012.
- Chown SL, Sørensen JG, Terblanche JS, 2011. Water loss in insects: an environmental change perspective. *J. Insect Physiol.*, 57(8): 1070–1084.
- Coplovici L, Kännaste A, Rimmel T, Niinemets Ü, 2014. Volatile organic compound emissions from *Alnus glutinosa* under interacting drought and herbivory stresses. *Environ. Exp. Bot.*, 100(1): 55–63.
- English-Loeb GM, 1990. Plant drought stress and outbreaks of spider mites: a field test. *Ecology*, 71(4): 1401–1411.
- Heong KL, Hardy B, 2009. Planthoppers: new threats to the sustainability of intensive rice production systems in Asia (eds.). Philippines: Int. Rice Res. Inst.
- Holopainen JK, Gershenson J, 2010. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs. *Trends Plant Sci.*, 15(3): 176–184.
- Huberty AF, Denno RF, 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology*, 85(5): 1383–1398.
- Huberty AF, Denno RF, 2006. Consequences of nitrogen and phosphorus limitation for the performance of two planthoppers with divergent life-history strategies. *Oecologia*, 149(3): 444–455.
- Jactel H, Petit J, Desprez-Loustau ML, Delzon S, Piou D, Battisti A, Koricheva J, 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biol.*, 18(1): 267–276.
- Khasa E, Badhwar P, Bhan V, 2013. Seasonal changes in humidity level in the tropics impact body color polymorphism and water balance in *Drosophila jambulina*. *Acta Entomol. Sinica*, 56(12): 1367–1380.
- Koricheva J, Larsson S, Haukioja E, 1998. Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta analysis. *Annu. Rev. Entomol.*, 43(1): 195–216.
- Larsson S, 1989. Stressful times for the plant stress: insect performance hypothesis. *Oikos*, 56(2): 277–283.
- Mattson WJ, Haack RA, 1987. Role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience*, 37(2): 110–118.
- Mittler TC, 1957. Studies on the feeding and nutrition of *Triblerola chnuallignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphididae) I. The uptake of phloem sap. *Experim. Biol.*, 34(3): 334–341.
- Niinemetts Ü, 2010. Mild versus severe stress and BVOCs: thresholds, priming and consequences. *Trends Plant Sci.*, 15(3): 145–153.
- Parkash R, Aggarwal DD, Kalra B, Ranga P, 2011. Divergence of water balance mechanisms in two melanic *Drosophila* species from the western Himalayas. *Comp. Biochem. Phys. A*, 158(4): 531–541.
- Parkash R, Lambhod C, Singh D, 2013. Ecological significance of wing spot dimorphism in *Drosophila biarmipes* (Diptera, Drosophilidae). *Acta Entomol. Sinica*, 56(11): 1267–1274.
- Parkash R, Sharma V, Kalra B, 2009. Impact of body melanisation on desiccation resistance in montane populations of *D. melanogaster*: Analysis of seasonal variation. *J. Insect Physiol.*, 55(10): 898–908.
- Pringle EG, Akçay E, Raab TK, Dirzo R, Gordon DM, 2013. Water stress strengthens mutualism among ants, trees, and scale insects. *PLoS Biol.*, 11(11): e1001705.
- Raguso RA, Boland W, Hartmann T, Pickett JA, Strack D, 2011.

- Plant-insect interactions. *Phytochemistry*, 72(13): 1495–1496.
- Rani PU, Prasannalaxmi K, 2014. Water stress induced physiological and biochemical changes in *Piper betle* L. and *Ricinus communis* L. plants and their effects on *Spodoptera litura*. *Allelopathy J.*, 33(1): 25–41.
- Simpson KLS, Jackson GE, Grace J, 2012. The response of aphids to plant water stress—the case of *Myzus persicae* and *Brassica oleracea* var. *capitata*. *Entomol. Exp. Appl.*, 142(3): 191–202.
- Suzuki N, Rivero RM, Shulaev V, Blumwald E, Mittler R, 2014. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 56(2): 277–283.
- Thomas AT, Hodkinson ID, 1991. Nitrogen water stress and the feeding efficiency of lepidopteran herbivores. *Appl. Ecol.*, 28(2): 703–720.
- Wilson GF, 1974. The effects of temperature and UV radiation on the infection of *Choristoneura fumiferana* and *Malacosoma pluviale* by a microsporidian parasite, *Nosema fumiferanae* (Thom.). *Can. J. Zool.*, 52(1): 59–63.
- Zhu ZR, Li HY, Cheng JA, 1995. Management strategies for insect pests and diseases affecting semi-irrigated rice: focus on the white-backed planthopper/IRRI(ed.). *Fragile lives in fragile ecosystems*. Philippines: Los Baños, Laguna. 593–611.
- 蔡昆争, 吴学祝, 骆世明, 2008. 不同生育期水分胁迫对水稻根叶渗透调节物质变化的影响. *植物生态学报*, 32(2): 491–500. [Cai KZ, Wu XZ, Luo SM, 2008. Effects of water stress on osmolytes at different growth stages in rice leaves and roots. *Acta Phytoecologica Sinica*, 32(2): 491–500.]
- 丁雷, 李英瑞, 李勇, 沈其荣, 郭世伟, 2014. 梯度干旱胁迫对水稻叶片光合和水分状况的影响. *中国水稻科学*, 28(1): 65–70. [Ding L, Li YR, Li Y, Shen QR, Guo SW, 2014. Effects of drought stress on photosynthesis and water status of rice leaves. *Chinese Journal of Rice Science*, 28(1): 65–70.]
- 胡朝兴, 魏国树, 侯茂林, 2013. 未来气候变暖对褐飞虱越冬界限的影响分析. *植物保护*, 39(6): 21–25. [Hu CX, Wei GS, Hou ML, 2013. Influences of future climate warming on overwintering boundary of the brown planthopper. *Plant Protection*, 39(6): 21–25.]
- 黄冠辉, 马世骏, 1964. 东亚飞蝗飞翔过程中脂肪和水分的消耗及温湿度所起的影响. *动物学报*, 16(3): 372–378. [Huan GH, Ma SJ. 1964. Fat consumption and water loss of the oriental migration Locust (*Locust migratoria manilensis* Meyen) during flight, and their relation to temperature and humidity. *Acta Zoologica Sinica*, 16(3): 372–378]
- 霍治国, 李茂松, 王丽, 肖晶晶, 黄大鹏, 王春艳, 2012. 降水变化对中国农作物病虫害的影响. *中国农业科学*, 45(10): 1935–1945. [Huo ZG, Li MS, Wang L, Xiao JJ, Huang DP, Wang CY, 2012. Impacts of precipitation variations on crop diseases and pests in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 45(10): 1935–1945.]
- 路运才, 石云素, 宋燕春, 黎裕, 王天宇, 2006. 玉米苗期水分胁迫下相关基因差异表达研究. *玉米科学*, 14(3): 78–82. [Lu YC, Shi YS, Song YC, Li Y, Wang TY, 2006. Isolation and analysis of water stress induced gene-specific fragments from maize seedling. *Journal of Maize Sciences*, 14(3): 78–82.]
- 潘根生, 钱利生, 吴伯千, 沈生荣, 2001. 茶树新梢生育的内源激素水平及其调控机理(第三报)干旱胁迫对茶树内源激素的影响. *茶叶*, 27(1): 35–38. [Pan GS, Qian LS, Wu BQ, Shen SR, 2001. Endogenous plant hormone level and its regulation mechanism during growth of tea plant shoot (III) fluctuation of endogenous hormone level under drought stress in tea plant shoot. *Journal of Tea*, 27(1): 35–38.]
- 王青锋, 1977. 控制田间湿度预防褐飞虱发生. *湖北农业科学*, 1(6): 29–30. [Wang QF, 1977. Plant hopper management by managing humidity in field. *Hubei Agriculture Sciences*, 1(6): 29–30]
- 王守生, 1995. 茶树游离脯氨酸含量及水分胁迫对其影响. *茶叶*, 21(1): 22–25. [Wang SY, 1995. The effects of free amino acid and water stress on tea plant. *Journal of Tea*, 21(1): 22–25.]
- 王玉成, 李红艳, 杨传平, 张国栋, 2007. cDNA 微阵列技术研究干旱胁迫下柞柳基因的表达. *植物研究*, 27(2): 186–194. [Wang YC, Li HY, Yang CP, Zhang GD, 2007. Study on expression of genes in tamarix androssowii under drought stress using cDNA microarray technology. *Bulletin of Botanical Research*, 27(2): 186–194.]
- 肖金平, 陈俊伟, 张慧琴, 徐红霞, 王慧亮, 谢鸣, 2011. 干旱胁迫下柑橘叶片基因表达谱的 cDNA-AFLP 分析. *园艺学报*, 38(3): 417–424. [Xiao JP, Chen JW, Zhang HQ, Xu HX, Wang HL, Xie M, 2011. Gene expression profiling in response to drought stress in citrus leaves by cDNA-AFLP. *Acta Horticulturae Sinica*, 38(3): 417–424.]
- 许瑞秋, 曾成香, 黄岩彬, 黄荣锋, 江善赐, 1999. 稻纵卷叶螟主害代发生量与降雨关系的研究. *福建农业学报*, 14(3): 23–25. [Xu RQ, Zeng CX, Huang YB, Huang RF, Jiang SC, 1999. Relation between the occurrence amount of the major pestilent generation of *cnaphalocrocis medinalis* guenee and rainfall. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 14(3): 23–25.]
- 杨燕涛, 2000. 降雨对棉铃虫化蛹和羽化的影响机制及对发生程度的抑制作用研究. 硕士学位论文. 南京: 农业大学. [Yan YT, 2000. Effects of raining on the population and emergence of cotton bollworm and its occurrence. Master Thesis. Nanjing:

- Nanjing University].
- 于莹, 徐红星, 郑许松, 杨亚军, 吕仲贤, 2013. 在高温下干旱胁迫对褐飞虱生态适应性的影响. *植物保护学报*, 40(3): 193-199. [Yu Y, Xu HX, Zheng XS, Yang YJ, Lv ZX, 2013. Effects of drought stress on the ecological fitness of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* at high temperature. *Acta Phytophylacica Sinica*, 40(3): 193-199.]
- 袁哲明, 陈永年, 1999. 温湿度对菜青虫幼虫发育历期及食叶量影响研究. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 25(2): 133-136. [Yuan ZM, Chen YN, 1999. Influence of temperature and humidity on the development duration and leaf consumption of *pieris rapae*. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 25(2): 133-136.]
- 张建军, 杨益众, 2001. 雨水和土壤含水量对棉铃虫种群抑制作用初探. *江苏农业研究*, 22(4): 32-34. [Zhang JJ, Yang YZ, 2001. preliminary study about feect of rainwater and soil moisture on cotton bollworm. *Jiangsu Agricultural Research*, 22(4): 32-34.]
- 钟国洪, 梁广文, 2001. 温湿度对斜纹夜蛾实验种群的影响. *华南农业大学学报*, 22(3): 29-32. [Zhong GH, Liang GW, 2001. Effects of temperature and humidity on development of experimental cotton leafworm population. *Journal of South China Agricultural University*, 22(3): 29-32.]
- 朱维琴, 吴良欢, 2003. 干旱逆境下不同品质水稻叶片有机渗透调节物质变化研究. *土壤通报*, 34(1): 25-28. [Zhu WQ, Wu LH, 2003. Studies on soluble organic osmoticum in the leaves of different rice varieties in response to drought stress. *Chinese Journal of Soil Science*, 34(1): 25-28.]