

植物的抗螨机理*

雍小菊 丁伟**

(西南大学植物保护学院 重庆 400715)

摘要 植食性螨类分布广泛,危害多种寄主植物。本文从3个方面介绍了植物的抗螨机理:植物形态如叶型、叶色主要影响螨类的取食产卵位点和营养物质的获取;植物组织结构如叶厚、蜡质、茸毛、气孔等决定螨能否顺利利用口针取食到植物的汁液,而虫菌穴则作用于捕食螨和植食性螨的相互关系,从而达到保护植物的目的;植物理化性质如叶鲜重、生长速度、生育期反映了植物受害后的恢复能力,植物营养成分如水分、氮、可溶性糖、淀粉、叶绿素、氨基酸等的含量会直接影响螨的取食、生长发育和繁殖等,而植物的次生代谢物质,如酚类化合物、单宁、香豆素、类黄酮、生物碱等,则发挥着更加重要的抗螨作用。文章讨论了转Bt基因植物对植食性螨及其天敌的影响,短期内其对植食性螨没有显著的影响,但是螨在Bt植物上有逐渐加深危害的趋势。

关键词 植食性螨,植物形态,组织结构,代谢物质,Bt基因

The resistant mechanisms of plants to mites

YONG Xiao-Ju DING Wei**

(College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract Phytophagous mites are widely distributed and cause damage to various host plants. Three aspects of plant resistance mechanisms are discussed: 1. Plant morphology, such as leaf shape and leaf color, mainly affects the feeding and oviposition sites of mites and obtainable nutrients. 2. Tissue structures, such as leaf thickness, waxiness, leaf trichomes and stomata, may influence the ease of stylet penetrations and leaf domatia play an important role in the relationship between predatory mites and phytophagous mites. 3. Physical and chemical properties, such as leaf weight, growth rate and development stages, reflect recovery of plants from damage. The availability of water, carbon and nitrogen used for the production of soluble sugars, starch and amino acids, directly affects the feeding, growth and reproduction of mites. More critical and more influential are plant secondary metabolites, such as phenolic compounds, tannins, coumarins, flavonoids and alkaloids, amongst others. In addition, the effects of Bt-modified plants on phytophagous mites and natural enemies are discussed; the addition of the transgene does not have an obvious impact on phytophagous mites in short term, but mites on Bt-modified plants display a gradual increase in adverse demographic trends.

Key words phytophagous mites, plant morphology, tissue structure, metabolites, Bt gene

植食性螨类是否对寄主植物进行选择,取决于螨和植物2个方面。螨的因素包括螨的生殖方式、生长发育、取食、产卵、交配行为等生物学特性。植物的因素主要包括植物的形态、组织结构、理化性质以及最近研究较多的转Bt基因作物,其中植株的理化性质在螨类对于寄主植物的选择中发挥着举足轻重的作用,特别是植物次生代谢物质对螨的选择性产生多方面的影响。另外,一些

气候因素如温度、湿度、暴雨等也会对螨的选择性产生短期的影响。本文主要分析了植物在螨类选择寄主的过程中所发挥的作用。对这方面的深入研究和分析,有助于我们很好地理解螨类与寄主植物的相互关系,对于减轻螨类对植物的危害,选育抗螨品种,有效地运用植物提取物或者次生代谢物质开发更多安全高效的植物源杀螨剂具有重要的价值和意义。

* 资助项目:国家自然科学基金(30671392)、重庆市科技攻关项目(CSTC,2008AC1094)、重庆市自然科学基金(CSTC,2010BB1016)。

** 通讯作者, E-mail: dwing818@yahoo.com.cn

收稿日期:2010-11-29,接受日期:2011-04-14

1 植物叶型及叶色的抗螨机理

1.1 植物叶型的抗螨性

通常来说,叶型较窄的叶片螨害轻,这与叶面积指数有关。叶面积指数越低,植物受到的螨害也就越轻,这主要是因为叶面积小的植物限制了螨类所能够摄取到的营养物质(刘雁南和刘明星,1995)。Bailey 等(1978),Bailey 和 Meredith(1983)及 Wilson 和 Fitt(1987),Wilson(1994) 研究发现鸡脚叶棉对于螨的抗性要比一般的棉花品种强,这是由于螨缺少适合取食和产卵的位点而造成对植株的排拒性。

1.2 植物叶色对螨的影响

植物叶的颜色主要是通过影响光合速率、叶绿素含量等因子,进而对植物的抗螨性产生影响。通常绿叶植物受到的螨害较重,而其它颜色植物则具有一定程度的抗螨性。潘学标(1989) 研究发现,在田间条件下,单叶净光合速率、单位叶面积的叶绿素含量等通常以绿叶棉为最高,红叶棉次之,黄叶棉最低。同时许多研究都表明红叶棉

花品种具有潜在的抗螨性,如武予清等(1997) 通过对 98 个棉花品种的苗期鉴定,筛选出了一批对朱砂叶螨 *Tetranychus cinnabarinus*(Boisduval) 抗性强的种质资源,发现所鉴定的红叶品种平均受害指数显著低于所选定的推广品种。而 McEnroe(1971) 研究表明,二斑叶螨 *Tetranychus urticae*(Koch) 雌成螨对波长 375 nm(紫外光)和 500 nm(绿光)光强度反应有 2 个高峰,其前足体侧具有对此二波段的光接收器,这导致了其对绿叶的选择,而不选择红叶。

2 植物组织结构的抗螨机理

植物叶片组织结构可以从多个方面对螨的取食危害产生影响,主要包括叶片厚度、蜡质含量、茸毛密度、茸毛长度、气孔密度以及虫菌穴等,这些因素决定了螨的取食行为和对食物的消化等(表 1)。许多学者都表示寄主植物叶片表面组织结构的复杂性能够调节捕食者与植食性螨的关系,同时还能影响节肢动物的种群密度和群落结构,因此这方面具有很大的研究价值。

表 1 植物叶片组织结构与植物抗螨性的关系

Table 1 The relationship between tissue structure of plant leaf and resistance of plant to mites

植物叶片组织结构 Tissue structure of plant leaf	抗螨品种 Types	主要抗螨机理 Primary resistant mechanism of plants to mites
叶片厚度 Leaf thickness	厚 Thick	螨口针不能刺入叶片取食(刘捷平,1991;王朝生等,1991;刘奕清等,1999;桂连友等,2001a)
蜡质含量 Waxiness	多 Many	阻碍螨的取食,并且取食后不易消化(王朝生等,1991;刘奕清等,1999;袁辉霞等,2009)
茸毛密度 Leaf trichome density	大 Great	影响螨的取食活动以及与叶片的接触(张金发等,1993;武予清等,1997;刘奕清等,1999;Roda <i>et al.</i> ,2001;郑兴国和洪晓月,2009;Hasnain <i>et al.</i> ,2009)
茸毛长度 Leaf trichome length	长 Long	使得螨不能很好地在寄主叶片上附着(刘奕清等,1999;Roda <i>et al.</i> ,2001)
气孔密度 Stomata density	小 Low	减少螨口针刺入叶片取食的通道(陈华才等,1996;刘奕清等,1999;桂连友等,2001b)
虫菌穴 Leaf domatia	有 Exist	保护捕食螨,并使其与植食性螨形成稳定的关系(Brouwer and Clifford,1990;Agrawal and Karban,1997;Roda <i>et al.</i> ,2000;Romero and Benson,2005)

2.1 叶片厚度与植物的抗螨性

植物叶片的组织结构主要分为 4 层:上表皮层、栅栏组织、海绵组织和下表皮层(刘捷平,

1991)。螨是靠口针刺入叶片组织,取食栅栏组织细胞的叶绿素和细胞液,而植物叶片下表皮是害螨栖息的主要场所。植物叶片下表皮增厚对螨口

针刺吸食物具有一定的阻碍效应,因此对植物具有机械保护的作用。叶片越厚,特别是下表皮越厚,植株的抗螨性也就越强。

刘奕清等(1999)研究发现茶树抗侧多食跗线螨 *Polyphagotarsonemus latus*(Banks) 品种叶片具有下表皮厚的形态特征;桂连友等(2001a)在对 27 个茄子品种抗侧多食跗线螨的研究中也发现,该螨口器不发达,口针能通过下表皮层进入海绵组织,但不能进入栅栏组织,叶片下表皮层厚的品种上螨的种群密度和叶片为害指数均显著低,而上表皮层厚的品种,其种群增长倍数高,抗性相对较低。王朝生等(1991)研究发现抗棉叶螨棉花种质川 98 系叶厚 0.5 mm,而螨螫针的长度为 0.117~0.121 mm,不利螨吸食棉叶栅栏组织上层或下层叶绿素,尤其不利于若螨(螫针长 0.102~0.105 mm)的取食。

2.2 蜡质含量与植物的抗螨性

叶片蜡质层主要在植物的水分平衡机制中起作用,但是也含有抑制病原和阻止螨类侵袭的物质。许多研究(王朝生等,1991;刘奕清等,1999;袁辉霞等,2009)都表明叶表面蜡质层越厚,蜡质含量越多,角质化程度也就越强,从而对叶螨取食的机械阻力越大,抗螨性越强,同时还能减缓因螨害损伤叶片组织造成的水分散失。王朝生等(1991)发现抗棉叶螨品种川 98 具有蜡质含量高的特点,指出棉叶蜡质存在于角质层外表,常见的成分为脂肪酸、蜡脂、正烷、正伯醇,螨取食后不利于消化而减少取食量。因此,抗螨性不仅取决于叶组织中各种物质和营养成分的含量与比例,也取决于叶螨对它的取食和消化利用。

2.3 叶片茸毛与植物的抗螨性

叶片茸毛又称绒毛、软毛和香毛簇。叶片表面的茸毛对于螨类种群密度有着很重要的影响,特别是在利用捕食螨进行生物防护中发挥着关键性的作用。植物表面的茸毛对螨类有直接和间接的影响。直接的影响是植物表面的茸毛及其所含或分泌的化学物质影响螨的生长发育和取食活动,间接的影响是植物茸毛通过影响天敌或叶面的微环境影响螨在植物叶片上的附着和生存等(郑兴国和洪晓月,2009)。叶片茸毛主要从茸毛密度和茸毛长度 2 个方面对螨产生影响。

2.3.1 茸毛密度 叶片茸毛密度大是抗螨性植

物品种的重要形态特征。这主要是由于螨类的个体小,其取食活动会受到叶片表面茸毛等附属物的影响,使其不能很好地与叶片表面接触,口针难于深达叶肉内正常的取食部位。张金发等(1993)在 1988—1991 年进行的棉花抗朱砂叶螨的机制研究中表明,叶片具有致密茸毛的品种抗螨性较强。Hasnain 等(2009)分析了巴基斯坦 5 种精选的棉花品种对于叶螨科螨的抗性与植物形态特征之间的关系,发现抗性最强的 NIAB-999,其叶片茸毛密度也最大。

2.3.2 茸毛长度 茸毛的长度会在一定程度上影响螨类的适应性,但是这种影响没有茸毛密度对螨类取食的影响显著。一般而言,茸毛长度越长,越有利于捕食螨的生存,而不利于植食性螨的取食危害。Roda 等(2001)用室内模拟叶毛的对比试验说明,在纤维密度较低时,捕食性螨梨盲走螨 *Typhlodromus pyri*(Scheuten) 选择较长的纤维,而纤维密度较高时,选择较短的纤维,着卵比例在长纤维中较高。刘奕清等(1999)研究发现茶树抗侧多食跗线螨品种的茸毛长度显著大于感性品种。

2.4 叶片气孔密度与植物的抗螨性

叶片的气孔是螨类取食的天然通道。气孔位于上、下表皮层,螨要获得营养,必须刺穿下表皮进入海绵组织,或从上表皮进入栅栏组织,或刺入保卫细胞中取食叶绿体。由于许多植物叶片的上、下表皮层较厚,角质化程度较高,而气孔及周围区域角质化程度较低,所以从气孔及周围区域进入栅栏组织或海绵组织对螨取食更有利。因此,通常叶片气孔密度越大,螨所造成的危害也越严重。

刘奕清等(1999)研究发现茶树叶片气孔密度越大,越有利于侧多食跗线螨口针取食,从而促进了螨类的生长发育和繁殖,使害螨产生选择性,气孔密度小则会对害螨取食产生不利影响。陈华才等(1996)在对茶橙瘿螨 *Acaphylla theae*(Watt) 抗性和感性的两组无性系茶树新梢叶片下表皮组织结构进行分析时,发现茶树新梢叶片下表面具有低气孔密度的形态学抗螨机制。桂连友等(2001b)研究也发现茄子叶片背面气孔密度与侧多食跗线螨的田间种群密度呈显著正相关,而叶片正面气孔密度与之相关不显著。因此叶片下表

面气孔密度小是抗螨性品种的主要形态特征。

2.5 虫菌穴与植物的抗螨性

虫菌穴是植物为与昆虫互惠共生而发展出的一种结构,存在于植株的根、茎、叶上,用来给螨或其它小型节肢动物提供栖身之所,它也被认为是螨巢或螨穴。一方面,虫菌穴为捕食螨提供避难所避免其被捕食;另一方面,一些植食性螨专性寄生于虫菌穴内,虫菌穴通过为这些螨提供避难所,使螨类及其捕食者形成稳定的相互关系,因此减少了植食性螨爆发的机会(Romero and Benson, 2005)。Agrawal 和 Karban(1997)研究发现添加了人工虫菌穴的棉株叶片上寄生的捕食性节肢动物的数量要大于对照,而植食性螨的数量小于对照,并且具有虫菌穴的棉株产量增加了30%,此研究也首次证实了虫菌穴有益于植物的生长。Roda等(2000)表明植物表面的虫菌穴等结构可以为形体细小的梨盲走螨提供逃避其它天敌捕食的庇护所。Brouwer 和 Clifford(1990)也表明鳄梨、咖啡、胡桃和一些苹果、李子、葡萄等作物的叶片上具有虫菌穴结构,可以增加捕食螨的数量。

3 植物理化性质的抗螨机理

植物的理化性质是植食性螨辨别食物和活动场所的重要标准。特别是植物的次生代谢产物,在植物提高自身保护和生存竞争能力、协调与环境关系上充当着重要的角色。植物的叶鲜重、生长速度、生育期、以及代谢物质的含量等都会对螨的取食、生长发育、产卵繁殖及存活产生影响(表2)。

3.1 叶鲜重与植物的抗螨性

植物的叶鲜重越大,说明植物生长越旺盛,适应性也越强,对于螨类的防御机制也更加完善,并且受害后自身的恢复能力很强,从而降低了其受到的螨害程度。例如张金发等(1993)研究棉花抗朱砂叶螨的机制时发现植物叶鲜重与螨害级别之间是呈负相关关系。

3.2 叶片生长速度与植物的抗螨性

叶片的生长速度与螨害级别之间是负相关关系,因为长势好的植物受到螨害后的恢复补偿能力较强,因此受到的螨害程度也就越轻。王朝生等(1991)研究发现抗棉叶螨棉种质川98具有强的生长优势,生长速度较快,主要表现为叶面积扩展快。

3.3 植物组织生育期与植物的抗螨性

处于不同生育期的植物叶片、果实等所含的营养成分不同,而影响螨取食的主要因素之一就是植物中营养成分的含量。通常幼嫩的植物组织受到的螨害重,这主要是由于:(1)幼嫩的组织具有较高的营养价值(Moore and Alexander, 1987; Fernando *et al.*, 2003; Negloh *et al.*, 2010),而老熟的植物组织营养价值下降或者转移到幼嫩的植物组织(Thimann, 1980; Gersani and Kende, 1982),使得植物组织变干,螨的侵染率和种群密度也随之下降;(2)老熟的植物组织由于木质化程度加深,螨的口针不易穿透(Jeppson *et al.*, 1975),从而使其螨害级别降低;(3)随着植物组织的老化,螨的种群数量不断增加,过度侵染加剧了种内的竞争(Bernstein, 1984; Karban and English-Loeb, 1988),同时也导致种群内个体之间的拥挤。

例如 Negloh 等(2010)研究发现椰子瘦螨 *Aceria guerreronis*(Keifer) 在幼嫩果实上的种群增长较快,而老熟的果实上瘦螨侵染率和种群密度下降。Watson(1964)注意到当将二斑叶螨饲养在幼嫩的菜豆叶片上时,其生殖力要比在老熟的叶片上强。王海波等(1993)在对茄子上朱砂叶螨的种群动态进行研究时发现,实验所抽取的样品中约70%的叶螨分布在上部嫩叶上,30%的叶螨在中部健叶上,下部老叶上几乎为零。Coss-Romero 和 Peña(1998)研究发现侧多食附线螨在辣椒营养生长期、开花期、早期果实3个阶段每平方厘米的螨量和卵量均要大于果实成熟阶段。

3.4 植物代谢产物与植物的抗螨性

在植食性螨类与植物的相互关系中,植物对螨的营养效应是一个极为重要的因素。绿色植物一般都含有螨类所需的主要营养成分(如水分、氨基酸、可溶性糖、叶绿素等),也含有某些对螨类具有特殊作用的次生性物质(如酚类化合物、单宁、香豆素、类黄酮、生物碱等)。不同植物叶片营养物质和次生性物质的含量不同,对叶螨产生的影响也不同。

3.4.1 初生代谢产物与植物抗螨性的关系

(1)水分 植物对昆虫和螨类的营养价值首先应当从含水量和含氮量来衡量,其次是从对昆虫和螨类食物的利用产生显著影响的次生代谢物质的性质和含量来衡量(钦俊德, 1987)。

Wermelinger 等(1985) 研究二斑叶蚜与苹果和菜豆叶片营养成分含量的关系时发现,叶片的水分含量与蚜的体重和产卵量之间呈正相关,而与发育历期和产卵前期呈负相关,这说明叶片水分含量的增加有利于蚜的取食和发育繁殖。Sadras 等(2002) 研究发现棉花在水分缺失的情况下能够增强自身对于蚜类的抗性,其作用的机制是:水分的缺失增加了比叶重和叶片抗穿透性,而蚜害级别与比叶重和叶片抗穿透性之间均呈负相关关系,同时雌成蚜喜欢在水分充足的植物叶片上取食和产卵,这些因素共同作用导致植物缺水时抗蚜性的增强。

(2) 氮 植物叶片缺少氮、磷、钾对蚜的生长都会产生不利的影响,其中以缺氮的影响最大(Singh, 1970)。植物叶片的氮含量不仅影响蚜的生长发育,同时也会对蚜的繁殖产生影响。Rodriguez(1958) 研究苹果全爪蚜 *Panonychus ulmi* (Koch) 和二斑叶蚜与苹果叶片氮含量之间的关系时发现 2 种蚜的数量与氮含量之间均为正相关关系,二斑叶蚜与之呈显著正相关。Wermelinger 等(1985) 也发现苹果和菜豆叶片氮的缺失会延长二斑叶蚜未成熟期的发育历期和产卵前期,使雌蚜的体重、生殖力和产卵量下降,表明氮含量的减少不利于蚜的生长。Wermelinger 和 Delucchi(1990) 通过分析含氮量不同的苹果叶片与二斑叶蚜之间的关系后发现,氮含量较高时,蚜的性比和生殖力均出现了一定的增加,并且性比与氮含量之间是显著的正相关,说明氮有利于雌性个体的发育。

(3) 可溶性糖 糖是蚜正常生理活动不可缺少的物质,植食性蚜类一般有极强的蔗糖酶,能充分利用蔗糖。刘学辉等(2007) 研究了苹果、接骨木、苦楝、火炬树对二斑叶蚜生长发育和繁殖的影响,发现苹果和接骨木叶片的可溶性糖(分别为 19.92% 和 12.81%) 含量较高,有利于二斑叶蚜生长发育和繁殖。而火炬树叶片的可溶性糖含量(4.98%) 最低,对二斑叶蚜具有较强的抗性,表明植物的抗蚜性与可溶性糖含量呈负相关关系。刘奕清等(1999) 研究发现低含量的糖可能造成侧多食跗线蚜对糖分正常需求的营养失调,影响到正常取食的结果使害蚜发育不良,繁殖率下降,茶树品种表现出抗蚜性。陈华才等(1996) 研究了茶树对茶橙瘿蚜的抗性机制,结果发现抗性品种

还原糖的含量显著低于感性品种。

而张金发等(1993) 研究表明棉花受到朱砂叶蚜的危害程度与可溶性糖含量之间呈负相关,即与抗蚜性呈正相关。其原因可能是当植物含糖量较低时,蚜为满足对糖的需求会对植物进行过度取食,在取食过程中,叶绿体也被吞食,造成光合产物的减少,从而造成蚜危害程度加剧的恶性循环,植物所表现出的抗蚜性也就越差。

(4) 氯 植物叶片的含氯量与蚜害级别呈正相关关系。例如王朝生等(1991) 在进行棉叶含氯量的测定后,发现感蚜品种的含氯量高于抗蚜品种,品种间含氯量差异达极显著水平,说明蚜喜食含氯量多的棉叶,但机理还有待验证。

(5) 叶绿素 叶绿素含量高的品种蚜害较轻,而叶绿素含量较低品种则蚜害严重。据张金发等(1993) 报道,棉花品种对朱砂叶蚜的抗性与叶绿素含量之间呈明显正相关。王朝生等(1991) 报道,抗蚜品种棉花川 98 系叶绿素含量比感蚜品种高。而桂连友等(2001c) 研究发现不同品种的茄子叶片叶绿素含量与侧多食跗线蚜的田间种群密度相关性不显著,但是叶绿素含量最多的渝早茄 2 号品种,其蚜的密度较小,在所选的 27 个品种中排第 23 位。同时蔡双虎等(2003) 研究发现,随着二斑叶蚜密度的增加,四季豆、棉花、苹果、茄子 4 种寄主作物叶绿素的含量也会随之减少。这是由于当蚜的密度较小时,每天对叶绿素的为害相对来说较小,叶片可以对当天叶绿素的减少做出适量的补偿,这是植物耐受性的表现形式之一,但当蚜的密度达到一个临界点时,植物叶片则无法补偿蚜为害所损失的叶绿素,因此造成蚜害严重。另外,叶绿素含量低的植物叶片被蚜侵染的时间一般要早于叶绿素含量高的叶片(Royalty *et al.*, 1994)。

(6) 氨基酸 氨基酸的含量与植物的抗蚜性之间是正相关关系,但是不同氨基酸在抗、感蚜品种中的含量存在差异。一般来说,茶氨酸、谷氨酸、丙氨酸、甘氨酸、天门冬氨酸、丝氨酸、苏氨酸、缬氨酸、苯丙氨酸和亮氨酸在抗性品种中的含量显著高于感性品种。刘奕清等(1999) 也证实茶树抗侧多食跗线蚜品种具有高氨基酸含量的生化抗蚜机制。王朝生等(1991) 发现川 98 系抗朱砂叶蚜品种的棉叶中低浓度的氨基酸可对叶蚜起助食作用,当氨基酸浓度超过一定限度时,则抑制

表 2 植物理化性质与植物抗螨性的关系

Table 2 The relationship between physicochemical properties and resistance of plants to mites

理化性质 Physicochemical properties	抗螨品种 Types	主要抗螨机理 Primary resistant mechanism of plants to mites	
叶鲜重 Leaf weight	大 Heavy	植株受害后自身的恢复能力很强 (王朝生等, 1991; 张金发等, 1993; 陈德琪和桂连友, 2006)	
叶片生长速度 Leaf growth rate	快 Quick	植株受到螨害后的恢复补偿能力较强 (王朝生等, 1991; 陈德琪和桂连友, 2006)	
生育期 Development stages	植物组织 Plant tissue	老熟 Mature	螨类不易取食并且营养价值较低 (Watson, 1964; Jeppson <i>et al.</i> , 1975; Thimann, 1980; Gersani and Kende, 1982; Bernstein, 1984; Moore and Alexander, 1987; Karban and English-Loeb, 1988; 王海波等, 1993; Coss-Romero and Peña, 1998; Fernando <i>et al.</i> , 2003; Negloh <i>et al.</i> , 2010)
	木质化程度 Lignification degree	高 High	螨的口针不易穿透
初生代谢物质 Primary metabolites	水分含量 Water	低 Low	不利于螨的取食和发育繁殖 (Wermelinger <i>et al.</i> , 1985; 钦俊德, 1987; Sadras <i>et al.</i> , 2002)
	氮含量 Nitrogen	低 Low	影响螨的生长发育和繁殖 (Rodriguez, 1958; Singh, 1970; Scriber and Slansky, 1981; Wermelinger <i>et al.</i> , 1985; Wermelinger and Delucchi, 1990; Waring and Cobb, 1992; 刘学辉等, 2007; 党益春等, 2008)
	可溶性糖含量 Soluble sugar	低 Low	不利于螨的生长发育和繁殖 (陈华才等, 1996; 刘奕清等, 1999; 刘学辉等, 2007)
	氯含量 Chlorin	高 High	螨不会对植物进行过度取食 (张金发等, 1993)
		低 Low	未知 (王朝生等, 1991)
	叶绿素含量 Chlorophyll	高 High	受到螨害后能够迅速恢复 (王朝生等, 1991; 张金发等, 1993; Royalty <i>et al.</i> , 1994; 桂连友等, 2001c; 蔡双虎等, 2003)
	氨基酸 Amino acid	高 High	抑制螨的取食, 甚至拒食 (王朝生等, 1991; 刘奕清等, 1999)
次生代谢物质 Secondary metabolite		低 Low	抑制螨产卵, 延长发育历期 (Wermelinger <i>et al.</i> , 1985)
	酚类化合物 Phenolic compound	高 High	影响螨的取食、产卵和发育, 对螨产生排拒性 (Dabrowski, 1973; Harborne and Van Sumere, 1975; Luczynski <i>et al.</i> , 1990; 张金发等, 1993; 武予清等, 1997; 袁辉霞等, 2009; Katayama <i>et al.</i> , 2010)
	单宁 Tannins	高 High	阻碍螨的消化吸收, 影响其取食行为, 以及取食后的生理代谢活动 (钦俊德, 1987; 张玉麟和王镇圭, 1989; 王海波等, 1993; 武予清等, 1997; 尹淑艳和孙绪良, 2002; 刘学辉等, 2007)
	香豆素 Coumarins	高 High	抑制螨体内多种酶活性, 从而影响螨摄食后对碳水化合物的利用 (武予清等, 1997)
	类黄酮 Flavonoids	高 High	对螨的生长发育表现出毒害效应 (张金发等, 1993; 袁辉霞等, 2009)
	生物碱 Alkaloids	高 High	对螨发生忌避作用, 并能使螨运动频繁, 造成静止取食时间缩短 (陈华才等, 1996; 刘奕清等, 1999; Negloh <i>et al.</i> , 2010)

蚜的取食,甚至拒食。而 Wermelinger 等(1985)却报道苹果和菜豆叶片的氨基酸含量与二斑叶蚜体重和产卵量呈正相关,与发育历期和产卵前期呈负相关关系,即氨基酸含量越高,越有利于二斑叶蚜的发育和繁殖,但并未阐明其可能存在的机理。

3.4.2 次生代谢物质与植物抗蚜性的关系 植食性蚜类对植物的选择主要是由于不同植物叶片中含有的次生物质所造成的。如果蚜类对植物次生物质能够适应,便能选择该植物,这些物质虽然对蚜类的营养效应无重要意义,但它们具有特殊的气味和性质,能影响蚜类的寄主选择、取食、生长发育及繁殖,在蚜类与植物的关系中占有重要位置(钦俊德,1980; Roda *et al.*, 2000; 戴小华等,2001; 蔡双虎等,2003; 袁辉霞等,2009)。

(1) 酚类化合物 天然酚类化合物广泛分布于植物体中,主要以植物代谢的副产物形式存在。酚类化合物被认为是一类非常重要的植物防御化学物质。酚类物质对叶蚜的取食行为、产卵和发育均有一定的影响,并且几乎所有的酚类物质都表现出对叶蚜的排拒性,随着其浓度的增高,植物对叶蚜的排拒性即抗蚜性也会随之增强(Dabrowski, 1973; Luczynski *et al.*, 1990)。武予清等(1997)研究发现与感蚜的爱字棉4-42相比,苗期高抗叶蚜的辽阳1号可显著抑制叶蚜的产卵和幼、若蚜的存活,其抗生性的化学基础是苗期具有较高的儿茶酚基酚含量,但游离棉酚与感蚜品种无显著差异。张金发等(1993)研究也发现叶片棉酚含量高的棉花品种抗蚜性较强。Katayama等(2010)研究了大豆根系与对二斑叶蚜的敏感度之间的关系,发现具有根瘤菌的植株叶片酚含量较少,而叶蚜在具有根瘤菌的植株上产卵量大,从而说明酚浓度的下降会对叶蚜的生殖力产生积极的影响。Luzynski等(1990)发现二斑叶蚜的发育与草莓叶酚的浓度之间是负相关关系,高浓度的酚能够减少二斑叶蚜种群增长率,延长其生育期,而在所有的叶酚中,儿茶酚与蚜的发育之间的关系最为密切。袁辉霞等(2009)研究发现新疆18个不同棉花主栽品种中,叶片棉酚含量越高,土耳其斯坦叶蚜 *Tetranychus turkestanii* (Ugarov & Nikolski) 对棉花的选择性就越弱。同时,酚类物质被叶蚜取食后也会对蚜的生理代谢产生影响,大多数多酚能够与蛋白质进行非特异

性的结合,例如绿原酸(一种儿茶酚基酚)可与蛋白质迅速结合形成稳定的连接体,这种连接的后果将使蚜体内的某些酶活性受到抑制,使得植食性蚜对蛋白质的吸食能力下降(Harborne and Van Sumere, 1975)。

(2) 单宁 单宁是植物次生代谢过程中产生的化学物质,又称为单宁酸、丹宁酸、鞣酸,不仅能阻碍叶蚜的消化吸收,影响其取食行为,而且对叶蚜摄食后生理代谢活动也具有内在的作用(钦俊德,1987; 张玉麟和王镇圭,1989)。单宁具有极强的防御作用,与植物的抗蚜性有着显著的正相关关系。武予清等(1997)研究发现随着棉叶单宁浓度的增加,对朱砂叶蚜取食的排拒性也随之增强,朱砂叶蚜雌成蚜在棉叶上的产卵量随着单宁浓度的增加而下降,并且相关关系显著,同时单宁还能影响叶蚜对碳水化合物的吸收利用。刘学辉等(2007)发现在所研究的4种植物中,火炬树叶片的单宁含量最高,对二斑叶蚜具有较强的抗性。尹淑艳和孙绪良(2002)在对壳斗科树种叶片的化学组成与针叶小爪蚜 *Oligonychus ununguis* (Jacobi) 生长发育的关系进行分析时,发现单宁对该蚜具有较强的抗性。蚜的取食胁迫还会使植物通过调节其自身单宁酸的含量来影响蚜类的取食,而蚜对单宁酸通常非常敏感,从而造成其种群动态的变化(王海波等,1993)。

(3) 香豆素 香豆素类化合物是一大类重要的抗生物质,香豆素对叶蚜的蔗糖转化酶、淀粉转化酶和海藻糖酶均表现出一定的抑制作用,从而影响叶蚜摄食后对碳水化合物的利用(武予清等,1997)。因此,香豆素含量高的植物,抗蚜性也就越强。

(4) 类黄酮 植物的蚜害级别与类黄酮的含量呈负相关关系。类黄酮对叶蚜生长发育表现毒害效应。袁辉霞等(2009)研究证实棉花叶片的黄酮含量越高,土耳其斯坦叶蚜对其的选择性越弱。张金发等(1993)也发现叶片类黄酮含量高的棉花品种抗蚜性较高。

(5) 生物碱 生物碱是一类重要的天然有机化合物,广泛分布于植物界,植物要避免自身受损就需将生物碱加以贮藏。许多植物源杀蚜剂的有效成分都是生物碱,例如烟碱、苦参碱、咖啡碱、罂粟碱、莨菪碱等。植物中生物碱的含量与植物的抗蚜性之间是呈正相关关系,某些生物碱会对蚜

产生忌避作用(陈德琪和桂连友,2006),而螨取食某些高含量的生物碱汁液后,可能会因为过度兴奋而对其后续的取食行为造成抑制作用,从而增强了植物对于螨的抗性。刘奕清等(1999)研究发现茶树抗侧多食跗线螨品种的新梢中咖啡碱的含量显著高于感性品种。陈华才等(1996)通过分析对茶橙瘿螨抗性和感性的两组无性系茶树新梢内含物含量后,明确了咖啡碱具有增加茶橙瘿螨活动时间、抑制其取食,进而影响其生长、繁殖的生理效应,表明茶树新梢高咖啡碱含量的生化抗螨机制。

4 转 Bt 基因作物对螨及其天敌的影响

转基因作物对昆虫群落的影响是转基因生物安全性评价的重要内容。尤其是在转 Bt 基因棉大量推广之后,越来越多的学者开始研究转 Bt 基因棉田中昆虫和螨的群落变化,而其中棉叶螨就是一个重要的研究类群。但是,Bt 基因对棉叶螨选择寄主的影响还没有确切的结论,有些研究证实 Bt 基因在短期内对于螨的影响与非 Bt 基因无显著性差异,如邱晓红(2006)研究发现与常规棉(泗棉3号)相比,在连续12代饲养中,取食转 Bt 基因抗虫棉(GK19,含 Cry1Ab/c)棉叶的朱砂叶螨各代的净增值率、内禀增长率、平均寿命、周限增长率和种群加倍时间无显著差异。而有些研究则表明螨在 Bt 植物上有逐渐加重的趋势,如崔金杰和夏敬源(1998)在田间系统研究了转 Bt 基因棉品种中棉所30(R93-6)在麦套种植方式下,对棉田主要害虫及其天敌种群的影响,结果发现转基因棉自然控制田的朱砂叶螨种群数量比种植中棉所16的常规棉田中的种群数量增加了138.9%,这可能和 Bt 基因的存在导致天敌和食物竞争对手大量死亡的原因有关。然而 Li 和 Romeis(2010)的研究却指出深点食螨瓢虫 *Stethorus punctillum*(Weise) 取食转 Bt 基因作物饲养的螨后,对其生长发育和生活史参数没有显著的影响,并且随着食物链中营养级的增加,Bt 基因所表达的毒素在昆虫或螨体内的浓度会越来越低,不会在螨的天敌体内积累。并且崔金杰(2003)的研究也发现 Bt 棉对提高捕食性天敌龟纹瓢虫 *Propylaea japonica*(Thunberg) 的捕食效率和增加其捕食量有一定的促进作用。因此,Bt 基因对螨及其天敌的影响还有待进一步验证。

5 展望

植物与螨之间有着密切的联系,螨类的活动直接影响植物的生长发育,而植物的各种特性也同样影响着螨类对于寄主植物的选择,这就使得我们具有一个广阔的研究和利用空间。研究植物抗螨性的机理,不仅有利于我们更加清楚的认识植物与螨之间的互作机制,同时我们还能够利用植物的某些特性对害螨进行生物防治,这样不但能够减少化学农药的使用,延缓螨类抗药性的产生,还有益于人类与自然环境的和谐相处。

参考文献(References)

- Agrawal AA, Karban R, 1997. Domatia mediate plantarthropod mutualism. *Nature*, 387: 562—563.
- Bailey JC, Furr RE, Hanny BW, Meredith WR, 1978. Field populations of twospotted spider mites on sixteen cotton genotypes at Stoneville. *J. Econ. Entomol.*, 71(6): 911—912.
- Bailey JC, Meredith WR, 1983. Resistance of cotton, *Gossypium hirsutum* L., to natural field populations of twospotted spider mites (Acari: Tetranychidae). *Environ. Entomol.*, 12(3): 763—764.
- Bernstein C, 1984. Prey and predator emigration responses in the acarine system *Tetranychus urticae* - *Phytoseiulus persimilis*. *Oecologia*, 61(1): 134—142.
- Brouwer YM, Clifford HT, 1990. An annotated list of domatia-bearing species. *Notes from the Jodrell Laboratory*, (12): 1—33.
- 蔡双虎,程立生,沙林华,2003. 二斑叶螨为害与寄主植物叶绿素含量变化的关系. *热带作物学报*, 24(3): 54—57.
- 陈德琪,桂连友,2006. 植物形态和组织结构抗螨机理的研究进展. 华中三省(河南、湖北、湖南)昆虫学会2006年学术年会论文集,河南鹤壁. 30—33.
- 陈华才,许宁,陈雪芬,陈宗懋,虞富莲,1996. 茶树对茶橙瘿螨抗性机制的研究. *植物保护学报*, 23(2): 137—142.
- Coss-Romero MD, Peña J, 1998. Relationship of broad mite (Acari: Tarsonemidae) to host phenology and injury levels in *Capsicum annuum*. *Fla. Entomol.*, 81(4): 515—526.
- 崔金杰,2003. 转双价基因(Cry1Ac + CpTI)棉对昆虫群落的影响及其作用机制. 硕士学位论文. 北京:中国农业科学院.
- 崔金杰,夏敬源,1998. 麦套夏播转 Bt 基因棉田主要害虫

- 及其天敌的发生规律. 棉花学报, 10(5): 255—262.
- Dabrowski ZT, 1973. Studies on the relationships of *Tetranychus urticae* Koch and host plants. II. Gustatory effect of some plant extracts. *Bull. Entomol. Pologne*, 43: 127—138.
- 党益春, 张建萍, 王力军, 2008. 不同氮肥条件下棉叶螨的发生动态. 新疆农业科学, 45(A02): 99—101.
- 戴小华, 尤民生, 付丽君, 2001. 美洲斑潜蝇寄主选择性与寄主植物叶片营养物质含量的关系. 山东农业大学学报(自然科学版), 32(3): 311—313.
- Fernando LCP, Aratchige NS, Peiris TSG, 2003. Distribution patterns of the coconut mite *Aceria guerreronis* Keifer and its predator *Neoseiulus paspalivorus* in coconut palms. *Exp. Appl. Acarol.*, 31(1/2): 71—78.
- Gersani M, Kende H, 1982. Studies on cytokinin-stimulated translocation in isolated bean leaves. *J. Plant Growth Reg.*, 1: 161—171.
- 桂连友, 龚信文, 孟国玲, 2001a. 茄子叶片组织结构与对侧多食跗线螨抗性的关系. 植物保护学报, 28(3): 213—217.
- 桂连友, 龚信文, 孟国玲, 熊三浩, 2001b. 茄子叶片气孔密度与侧多食跗线螨发生数量的关系. 园艺学报, 28(2): 170—172.
- 桂连友, 龚信文, 孟国玲, 严赞开, 2001c. 茄子叶片叶绿素含量与侧多食跗线螨发生数量的关系. 湖北农学院学报, 21(2): 126—128.
- Harborne JB, Van Sumere CF, 1975. The Chemistry and Biochemistry of Plant Proteins. London, New York, San Francisco: Academic Press. 211—256.
- Hasnain M, Afzal M, Nadeem S, Nadeem MK, 2009. Morphological characters of different cotton cultivars in relation to resistance against tetranychid mites. *Pakistan J. Zool.*, 41(3): 241—244.
- Jeppson LR, Keifer HH, Baker EW, 1975. Mites Injurious to Economic Plants. University of California Press, Los Angeles. 17—42.
- Karban R, English-Loeb GM, 1988. Effects of herbivory and plant conditioning on the population dynamics of spider mites. *Exp. Appl. Acarol.*, 4(3): 225—246.
- Katayama N, Nishida T, Zhang ZQ, Ohgushi T, 2010. Belowground microbial symbiont enhances plant susceptibility to a spider mite through change in soybean leaf quality. *Popul. Ecol.*, 52(4): 499—506.
- Li Y, Romeis J, 2010. Bt maize expressing Cry3Bb1 does not harm the spider mite, *Tetranychus urticae*, or its ladybird beetle predator, *Stethorus punctillum*. *Biol. Control.*, 53(3): 337—344.
- 刘捷平, 1991. 植物形态解剖学. 北京: 北京师范学院出版社. 312—314.
- 刘学辉, 李中新, 尹淑艳, 裴元慧, 孔锋, 孙绪良, 2007. 四种树种上二斑叶螨生长发育及繁殖差异及其与植物叶片化学组成的关系. 昆虫学报, 50(11): 1135—1139.
- 刘雁南, 刘明星, 1995. 茶黄螨对辣椒的危害及其防治. 湖南农业科学, 4: 38—39.
- 刘奕清, 徐泽, 周正科, 谢冬祥, 杨秀和, 1999. 茶树品种抗侧多食跗线螨的形态和生化特征. 四川农业大学学报, 17(2): 187—191.
- Luczynski A, Isman MB, Raworth DA, 1990. Strawberry foliar phenolics and their relationships to development of the two-spotted spider mite. *J. Econ. Entomol.*, 83(2): 557—563.
- McEnroe WD, 1971. The red photoreponse of the spider mite, *Tetranychus urticae*. *Acarologia*, 13: 113—118.
- Moore D, Alexander L, 1987. Aspects of migration and colonization of the coconut palm by the coconut mite, *Eriophyes guerreronis* (Keifer) (Acari: Eriophyidae). *Bull. Entomol. Res.*, 77: 641—650.
- Negloh K, Hanna R, Schausberger P, 2010. Season and fruit age-dependent population dynamics of *Aceria guerreronis* and its associated predatory mite *Neoseiulus paspalivorus* on coconut in Benin. *Biol. Control.*, 54(3): 349—358.
- 潘学标, 1989. 不同叶色基因型棉花的一些光合特性比较. 植物生理学通讯, 5: 20—23.
- 钦俊德, 1980. 植食性昆虫食性的生理基础. 昆虫学报, 23(1): 106—122.
- 钦俊德, 1987. 昆虫与植物的关系. 北京: 科学出版社. 12—29.
- 邱晓红, 2006. Bt棉与朱砂叶螨及其天敌之间的互作规律研究. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学.
- Roda A, Nyrop J, Dicke M, English-Loeb G, 2000. Trichomes and spider-mite webbing protect predatory mite eggs from intraguild predation. *Oecologia*, 125(3): 428—435.
- Roda A, Nyrop J, English-Loeb G, Dicke M, 2001. Leaf pubescence and two-spotted spider mite webbing influence phytoseiid behavior and population density. *Oecologia*, 129(74): 551—560.
- Rodriguez JG, 1958. The Comparative NPK nutrition of *Panonychus ulmi* (Koch) and *Tetranychus telarius* (L.) on apple trees. *J. Econ. Entomol.*, 51(3): 369—373.
- Romero GQ, Benson WW, 2005. Biotic interactions of mites, plants and leaf domatia. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 8(4): 436—440.
- Royalty RN, Phelan PL, Hall FR, 1994. Effects of host-plant

- quality on male two-spotted spider mite (Acari: Tetranychidae) mate location and guarding behavior. *J. Insect Behav.*, 7(5): 739—752.
- Sadras V, Wilson L, Lally D, 2002. Water deficit enhanced cotton resistance to spider mite herbivory. *Ann. Bot.*, 81(2): 273—286.
- Scriber JM, Slansky FJ, 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Ent.*, 26: 183—211.
- Singh P, 1970. Host-Plant Nutrition and Composition: Effects on Agricultural Pests. Information Bull. No 6, Canada Department of Agriculture. 1—103.
- Thimann KB, 1980. Senescence in Plants. Boca Raton, Florida: CRC Press. 85—115.
- 王朝生, 杨刚, 董顺文, 付一中, 陈素彬, 高定坤, 邓建修, 1991. 抗棉叶螨棉花种质川 98 系的选育. *中国农业科学*, 24(4): 32—40.
- 王海波, 吴千红, 高闻达, 1993. 茄子和朱砂叶螨相互作用系统的研究 I. 叶螨种群动态与茄子叶片丹宁酸含量变动的关系. *应用生态学报*, 4(2): 174—177.
- Waring GL, Cobb NS, 1992. The impact of plant stress on herbivore population dynamic // Bernays EA (ed.). *Insect-Plant Interactions*, Vol. 4. Boca Raton, FL: CRC Press. 167—226.
- Watson TF, 1964. Influence of host plant condition on population increase of *Tetranychus telarius* (Linnaeus) (Acari: Tetranychidae). *Hilgardia*, 35: 273—322.
- Wermelinger B, Delucchi V, 1990. Effect of sex-ratio on multiplication of the twospotted spider mite as affected by leaf nitrogen. *Entomol. Exp. Appl.*, 9(1/2): 11—18.
- Wermelinger B, Oertli J, Delucchi V, 1985. Effect of host plant nitrogen fertilization on the biology of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 38(1): 23—28.
- Wilson LJ, 1994. Resistance of okra-leaf cotton genotypes to twospotted spider mites (Acari: Tetranychidae). *J. Econ. Entomol.*, 87(6): 1726—1735.
- Wilson LJ, Fitt GP, 1987. Varietal resistance to spider mites. *Cotton Grower*, 8(3): 8—10.
- 武予清, 刘芹轩, 钟昌珍, 1997. 不同棉花品种苗期对朱砂叶螨抗性的筛选鉴定. *河南农业大学学报*, 31(3): 217—220.
- 袁辉霞, 张建萍, 李庆, 2009. 土耳其斯坦叶螨对棉花不同品种(系)的寄主选择性及机理初步研究. *新疆农业科学*, 46(6): 1258—1262.
- 尹淑艳, 孙绪良, 2002. 寄主植物的化学组成与针叶小爪螨生长发育的关系. *林业科学*, 38(4): 105—110.
- 张金发, 孙济中, 正彬, 刘金兰, 1993. 棉花对朱砂叶螨抗性的鉴定和机制研究. *植物保护学报*, 20(2): 155—161.
- 张玉麟, 王镇圭, 1989. 生态生物化学导论. 北京: 中国农业出版社. 135—137.
- 郑兴国, 洪晓月, 2009. 植物表面的毛对螨类的影响及其对害螨生防的启示. *昆虫知识*, 46(2): 210—215.