

大气 CO₂ 浓度升高对 B 型烟粉虱大小、酶活及其寄主的选择性影响

王学霞^{1,2}, 王国红^{1,*}, 戈峰²

(1. 福建师范大学生命科学院发育与神经生物学重点实验室,福州 350108;

2. 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:以 CO₂ 浓度升高为作用因子,观测了连续 3 代饲养在转 Bt 基因棉(GK-12)和亲本棉泗棉 3 号(S3)上 B 型烟粉虱的个体大小、解毒酶活性及第 3 代烟粉虱的选择性和产卵量。结果表明,CO₂ 浓度和棉花品种处理对第 2、3 代烟粉虱卵长、伪蛹大小、雌雄成虫大小的影响均不显著,但 CO₂ 浓度升高使第 1 代烟粉虱的伪蛹长、雌虫翅展和雌、雄虫长显著低于对照 CO₂ 浓度下生长的烟粉虱;取食 S3 的伪蛹长、雌虫长和雌虫翅展分别比相应的对照浓度下的低 2.81%、2.95%、0.94%,取食 GK-12 的雌虫翅展和雄虫长均比相应的对照浓度下的低 2.08% 和 2.58%。3 种解毒酶的活性测定显示,取食高 CO₂ 浓度处理的转基因棉 GK-12 上的 F3 代烟粉虱的谷胱甘肽 S 转移酶(Glutathione S-transferase,简称 GSTs)活性和取食亲本棉 S3 的 F1 代的乙酰胆碱酯酶(Acetylcholinesterase;简称 AchE)的活性分别比对照处理的增加 45.73% 和 27.68%;而羧酸酯酶(Carboxylic Ester hydrolase;简称 CarE)在取食 4 个处理的棉花上烟粉虱的活性均无显著的差异;而取食对照 CO₂ 条件下 GK-12 棉花的 F1 代烟粉虱 GSTs 活性比取食 S3 棉花低 35.12%。对 3 个因子的交互分析结果显示,CO₂ 浓度对 3 种酶活影响均不显著,品种对 GSTs 的影响显著,世代、CO₂ × 品种及 CO₂ × 品种 × 世代间的交互作用对 AchE 酶活影响显著,各因子对 CarE 的活性影响均不显著。烟粉虱的选择实验结果表明,4 种处理的 F3 代 B 型烟粉虱均喜好选择在高 CO₂ 处理的棉花,而且选择高 CO₂ 处理的 GK-12 的数量多于其他 3 个处理,其中对照浓度下生长的烟粉虱选择高 CO₂ 的 GK-12 比高 CO₂ 处理的 S3、对照浓度处理的 GK-12 和 S3 分别增加 9.175%、19.89%、27.93%;而高浓度下生长的烟粉虱选择高 CO₂ 的 GK-12 比高 CO₂ 处理的 S3、对照浓度处理的 GK-12 和 S3 分别增加 12.56%、21.05%、28.73%。72h 的产卵量检测发现,烟粉虱在高 CO₂ 处理的 2 种棉花上的产卵量也是多于对照条件下的棉花,对照条件下的棉花相比,高 CO₂ 和对照浓度下生长的烟粉虱的在高 CO₂ 处理的 2 种棉花上的产卵量分别增加 24.55% 和 19.03%;在高 CO₂ 浓度下生长的 F3 代烟粉虱更喜好在高 CO₂ 浓度处理的 GK-12 上产卵,与对照浓度下的 GK-12 相比增加 26.93%,差异达到显著水平。

关键词: B 型烟粉虱; CO₂ 升高; 大小; 酶活; 寄主选择

Effect of elevated CO₂ on the body size, enzyme activity and host selection behavior of *Bemisia tabaci* biotype B

WANG Xuexia^{1,2}, WANG Guohong^{1,*}, GE Feng²

1 Key Laboratory of Developmental Biology and Neurobiology, College of Life Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China

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

Abstract: Effects of elevated CO₂ (750 μl/L) on the size, enzyme activity of *Bemisia tabaci* biotype B fed on two types of transgenic Bt cotton (GK-12) and nontransgenic cotton (S3) were conducted for three successive generations. The host selection behavior and oviposition in the third generation of *B. tabaci* biotype B were also investigated in Open-top chambers (OTC). The results showed that the sizes of egg, pupa, adult of both sex were not influenced by CO₂ level and cotton variety for the *B. tabaci* in the second and third generations. However, the length of pupa, both sex adult and the unfolded

基金项目: 国家重点项目(31030012); 国家 973 项目(2009CB119200); 国家科技支撑计划(2006BAD08A07-3-2); 公益性行业科研专项经费项目(200803005) 和福建省自然科学基金项目(2007J0305)

收稿日期: 2009-12-24; 修订日期: 2010-10-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guohongw@fjnu.edu.cn.

wing of female were significantly reduced in the first generation of *B. tabaci* grown under the elevated CO₂. Compared with that on ambient level of CO₂, the length of pupa, the length of adult female, and the unfolded wing of adult female *B. tabaci* fed on nontransgenic cotton (S3) grown in elevated CO₂ were reduced 2.81%, 2.95% and 0.94%, respectively. Similarly, the unfolded wing of female and the length of adult male were reduced 2.08% and 2.58% for the *B. tabaci* fed on GK-12 grown in elevated CO₂ compared with that on ambient level of CO₂. Furthermore, several important enzyme activities were analyzed in detailed. The Glutathione S-transferase (GSTs) activity was increased by 45.73% when *B. tabaci* was fed on GK-12 grown in elevated CO₂ in the third generation and the Acetylcholinesterase (AChE) activity was increased by 27.68% when *B. tabaci* was fed on S3 grown under elevated CO₂ in first generation. However, the GSTs activity was reduced by 35.12% when the *B. tabaci* was fed on GK-12 grown in ambient CO₂ in first generation whereas the AChE was elevated by 30.28%. The activity of Carboxylic Esterhydrolase (CarE) was not significantly difference in the *B. tabaci* fed on the four treated cotton above. Furthermore, ANOVA analyses of CO₂, cotton variety and their interactions on above three enzymes suggested that the three enzymes affected by the level CO₂, GSTs activity was only affected by the cotton variety, AChE activity was affected significantly in generations, CO₂ × generation interactions, and CO₂ × variety × generation interactions. The CarE activity among three generations was not affected by the three factors. More adult numbers of *B. tabaci* were observed for preference to cottons grown in elevated CO₂ than in ambient CO₂. The numbers of *B. tabaci* that fed on cottons grown in ambient CO₂ which preferred to cottons grown in elevated CO₂ were increased 9.175%, 19.89%, 27.93% compared with that fed on S3 grown in elevated CO₂, and GK-12 and S3 grown in ambient CO₂. Furthermore, the numbers of *B. tabaci* that fed on cottons grown in elevated CO₂ which preferred to cottons grown in elevated CO₂ were increased 12.56%, 21.05%, 28.73% compared with that fed on S3 grown in elevated CO₂, and GK-12 and S3 grown in ambient CO₂. The number of eggs laid after 72 h that the *B. tabaci* fed on both GK-12 and S3 grown in elevated CO₂ were increased 24.55% and 19.03% respectively compared to that grown in ambient CO₂. Moreover, the egg numbers of *B. tabaci* that fed on GK-12 cotton grown in elevated CO₂ in F3 generation were increased 26.93% compared to that in ambient CO₂. The difference between these two treatments was highly significant. Our data indicated that the size, enzyme activity and host selection behavior of *B. tabaci* biotype B can be changed under elevated CO₂ in the future.

Key Words: *Bemisia tabaci* biotype B; elevated CO₂; body size; enzyme activity; selective behavior

近几十年来,烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 借助人类,已传播和分布到 90 多个国家和地区。在已鉴定出的 26 个品系中,B 型烟粉虱的研究已经引起了国内外学者的广泛关注。至今有关寄主植物对 B 型烟粉虱形态学和生态学的影响^[1],B 型烟粉虱的寄主选择行为,病毒获取、传播及存留,烟粉虱体内酶活及抗药性^[2-4],以及 B 型烟粉虱体内的共生菌及热激蛋白^[5-6]等有大量报道。

烟粉虱也是我国许多棉区棉花的重要害虫之一。在 20 世纪 90 年代中期以后,新疆、河南、河北、山东等我国的重要棉区也先后受到烟粉虱的为害,以 B 型烟粉虱的危害更为严重。随着转 Bt 基因棉花种植面积不断扩大,烟粉虱对转 Bt 基因棉花的影响也受到了越来越多的关注。虽然大量的研究已经证实,转 Bt 基因棉花中的 Bt 毒蛋白对棉田刺吸式口器害虫无明显的直接作用^[2],但研究发现烟粉虱在转基因棉花上的种群密度高于常规品种棉^[7]。

当前,由于人为地作用,导致大气 CO₂ 浓度升高^[8]。高大气 CO₂ 浓度环境可增加植物体内以“碳”源为主的次生物质(如棉酚和单宁)而降低植物体内以“氮”源为主的化学物质(如 Bt 毒素)。Coviella 等^[9-10]研究发现,生长在高大气 CO₂ 浓度条件下的转基因棉花其棉酚和单宁含量比对照浓度显著提高,而 Bt 毒素含量较对照浓度显著降低;在高的大气 CO₂ 浓度下,或低的氮素水平,转 Bt 棉花的含碳化学防卫物质(酚类物质、单宁、棉酚、萜类化合物等)增加,含氮量降低,大气 CO₂ 浓度升高所导致的组织含氮量的降低减少了组织内 Bt 毒素的表达。大气 CO₂ 浓度升高条件下,转基因抗虫棉和常规棉体内的棉酚和单宁含量较对照大气 CO₂ 浓度

条件下显著增加^[11-12]。那么,在大气 CO₂ 浓度升高下取食 GK-12 和 Simian-3 棉花的 B 型烟粉虱大小、常见的解毒酶的活性及其对寄主的选择性如何呢?目前尚未见报道。

本文以 CO₂ 浓度升高为作用因子,研究了连续 3 代饲养在对转基因棉(GK-12)和亲本棉(S3)对 B 型烟粉虱的个体大小、解毒酶活性,测定了 B 型烟粉虱对寄主的选择性,旨在为未来 CO₂ 浓度升高下烟粉虱的发生与防治提出预警。

1 材料与方法

1.1 开顶式气室(OTC)

开顶式 CO₂ 气室实验气室属于中国科学院动物研究所种群生态与全球变化研究组,位于北京市昌平区香屯村实验基地(40°11'N, 116°24'E)。该装置由 CO₂ 气源、CO₂ 浓度控制系统和开顶式气室 3 大部分组成。其中,开顶式气室又由换气扇、框架、室壁和底座 4 部分组成。按照国际惯例,试验设置 2 个大气 CO₂ 浓度,即当前的大气 CO₂ 浓度(对照浓度 375 μL/L)和超出正常 1 倍的大气 CO₂ 浓度(高 CO₂ 浓度 750 μL/L)。每个 CO₂ 浓度水平分别在 4 个 OTC 内进行,相当于 4 次重复。试验期间(阴雨天除外),每天 8—10h 熏气^[12]。

1.2 供试材料

1.2.1 供试棉花及其试验处理

实验所用 2 个棉花品种分别是转 Bt 基因棉花 GK-12 (Transgenic Bt cotton) 及其亲本泗棉 3 号(S3)。转 Bt 基因棉花 GK-12 品种来源于山东省种子总公司,S3 种子为实验室自己种植收获。2008 年 4 月 1 日播种第一批棉苗。4 月 18 日移栽并补种到塑料盆(直径:高 = 220cm:280cm),每盆种 2 株,移入 OTC 开始熏气。每个 OTC 随机放置 GK-12 及其 S3 各 14 盆。出苗以后,每隔 2d 浇水 1 次,每半个月浇 1 次肥水。OTC 顶部用 80 目纱网罩住,以防止外面昆虫侵入。

本实验的棉花共 4 个处理:当前的大气 CO₂ 浓度(375 μL/L)生长的转 Bt 基因棉花 GK-12 及其亲本 S3;加倍的大气 CO₂ 浓度(750 μL/L)生长的转 Bt 基因棉花 GK-12 及其亲本 S3。

1.2.2 供试 B 型烟粉虱

实验所用 B 型烟粉虱为北京市农林科学院植保所室内番茄寄主上多代饲养种群,来源统一。将单一种群的后代分别接入到养虫笼中(长:宽:高 = 60cm:60cm:60cm) GK-12 和泗棉 3 号 2 个棉花品种上适应 2 代,以减少寄主转换对烟粉虱的生长、发育的影响。饲养条件为温室大棚白天 20—26℃,夜间 15—20℃,相对湿度为 60%—70%,光周期和强度为自然条件。然后将适应后的烟粉虱成虫接入 OTC 中相应处理棉花上,繁殖 1 代,用于烟粉虱实验。培养条件为自然光周期和强度、温度为自然温度,但是 CO₂ 浓度分别为自然浓度(375 μL/L)和倍增浓度(750 μL/L)。

1.3 试验方法

1.3.1 B 型烟粉虱的大小测定

取对照 CO₂ 浓度和高 CO₂ 浓度下各棉花品种上的饲养 1 代后的烟粉虱成虫(F0 代),分别对应接入 4 个处理的棉花品种上,其产的卵作为第 1 世代(F1)开始观察,F1 代成虫所产的卵作为 F2 代,相同处理得到 F3 代。F1 代、F2 代、F3 代都是在 OTC 中饲养的。

每个 OTC 选取大小相似的 2 个品种棉花各 1 盆,每盆取 5 个叶片,每个叶片接入 10 对烟粉虱,用 100 目的纱网罩住(长:宽 = 20cm:20cm),接虫 24h 后将烟粉虱成虫去除;用解剖镜(型号为 Motic)镜检烟粉虱的卵,每个叶片保留 30 粒卵,剩余的卵用毛笔除去。自从第 5 天开始检查由卵发育到一龄的虫数,之后每天检查发育到伪蛹和成虫的数量。在解剖镜下进行观察的同时,随机对每个处理相应的虫态取 30 头用测微尺测量各龄若虫长、宽及成虫体长和翅展。

1.3.2 B 型烟粉虱体内解毒酶活性测定

为分析在高 CO₂ 条件下,棉叶产生的次生物质是否影响取食叶片的烟粉虱体内的化学物质,分别收集 F1 代、F2 代、F3 代 B 型烟粉虱成虫,于 -20℃ 冰柜保存备用。对烟粉虱体内的 3 种解毒酶:羧酸酯酶(CarE)、

乙酰胆碱酯酶 (AChE) 和谷胱甘肽 S-转氨酶 (GSTs) 检测。CarE 测定参照^[13] 方法稍加改进, AChE 和 GSTs 测定方法均采用试剂盒测定 (南京建成生物试剂公司)。每个处理重复 4 次, 每次取雌虫 100 头。

1.3.3 B 型烟粉虱的选择性实验

本实验选择正常 CO₂ 浓度下的 F3 和高 CO₂ 浓度下的 F3 代烟粉虱分别进行 4 个棉花处理的选择性实验。从 4 个处理的棉花寄主各取 1 株棉花, 保留棉花中上部完全展开叶 4 片, 将多余棉花叶片去除 (使各个处理的棉花长势一致及叶面积大致相同, 干净无虫) 放在养虫笼 (80cm × 80cm × 80cm) 中, 然后记录好每个网笼中各品种摆放的位置; 用指形管取在不同处理的棉花上饲养的 B 型烟粉虱成虫 100 对释放到笼子内任其自由扩散。之后紧闭笼以防成虫逃逸。分别记录每株植物上 12、24、48、72h 的虫数量和 72 h 的产卵数量。每个处理共设 9 个重复。

1.4 数据统计分析

用 SPSS 13.0 统计分析软件的 General linear model 进行处理间试验数据的差异显著性分析, 其中, 大气 CO₂ 浓度变化为主因子, 棉花品种作为次要因子。处理间平均值之间的差异显著性采用 One-way ANOVA LSD 检验。数据分析前, 先进行适当的数据转换, 对百分数进行反正弦转换, 对不符合正态分布的数据取平方根以满足方差分析的要求 (即数据符合正态分布)。

2 结果分析

2.1 大气 CO₂ 浓度升高下取食 GK-12 和 S3 的 B 型烟粉虱大小

通过连续 3 个世代对 4 个处理棉花上不同龄期的 B 型烟粉虱大小测定的结果 (表 1) 表明, 高 CO₂ 下生长

表 1 不同大气 CO₂ 浓度下取食 GK-12 和 S3 的 3 个连续世代的烟粉虱的大小 (平均数 ± 标准误)

Table 1 The size (Mean ± SE) of three successive generations of the whitefly *B. tabaci* biotype B fed on GK-12 and S3 cotton cultivars in ambient (375 μL/L) and elevated CO₂ (750 μL/L)

世代 Generation	检测指标 Measured indices	对照 CO ₂ (375 μL/L) Ambient CO ₂		高 CO ₂ (750 μL/L) Elevated CO ₂	
		S3	GK-12	S3	GK-12
F1	卵长/cm	0.1631 ± 0.00433aA	0.1606 ± 0.00383aA	0.1533 ± 0.00259aA	0.1524 ± 0.0023aA
	伪蛹长/cm	0.8038 ± 0.00895aA	0.8037 ± 0.0101aA	0.7818 ± 0.00969aB	0.7719 ± 0.0122aA
	伪蛹宽/cm	0.5417 ± 0.0086aA	0.5626 ± 0.011aA	0.5610 ± 0.0191aA	0.5413 ± 0.0145aA
	雌虫长/cm	0.8458 ± 0.00674aA	0.8477 ± 0.00803aA	0.8215 ± 0.00633aB	0.8263 ± 0.00699aB
	雌虫翅展/cm	2.0604 ± 0.00664aA	2.0619 ± 0.0088aA	2.0412 ± 0.00632aB	2.0464 ± 0.00669aA
	雄虫长/cm	0.7982 ± 0.00453aA	0.8020 ± 0.00529aA	0.7843 ± 0.0057aA	0.7856 ± 0.00467aB
	雄虫翅展/cm	1.7823 ± 0.00563aA	1.7775 ± 0.00575aA	1.7672 ± 0.00538aA	1.7777 ± 0.00613aA
F2	卵长/cm	0.1633 ± 0.00268aA	0.1713 ± 0.00365aA	0.1637 ± 0.00194aA	0.1649 ± 0.00258aA
	伪蛹长/cm	0.7898 ± 0.00719aA	0.7958 ± 0.0108 aA	0.7886 ± 0.00846 aA	0.8058 ± 0.00529 aA
	伪蛹宽/cm	0.5250 ± 0.00667 aA	0.5303 ± 0.00924 aA	0.5203 ± 0.00706 aA	0.5292 ± 0.00682 aA
	雌虫长/cm	0.8229 ± 0.00616 aA	0.8093 ± 0.00713 aA	0.8194 ± 0.00646 aA	0.8058 ± 0.0061aA
	雌虫翅展/cm	2.0394 ± 0.00785 aA	2.0396 ± 0.00803 aA	2.0428 ± 0.00566 aA	2.0341 ± 0.00607 aA
	雄虫长/cm	0.7893 ± 0.00574 aA	0.8004 ± 0.00512 aA	0.7809 ± 0.00549 aA	0.7868 ± 0.00553 aA
	雄虫翅展/cm	1.7723 ± 0.00563 aA	1.7839 ± 0.00464 aA	1.7698 ± 0.00722 aA	1.7758 ± 0.012 aA
F3	卵长/cm	0.1634 ± 0.00349aA	0.165 ± 0.00386 aA	0.1663 ± 0.00213 aA	0.1651 ± 0.00275 aA
	伪蛹长/cm	0.7960 ± 0.00825 aA	0.7908 ± 0.00961 aA	0.7762 ± 0.00668 aA	0.78097 ± 0.00653aA
	伪蛹宽/cm	0.5251 ± 0.00606 aA	0.5329 ± 0.0121 aA	0.5140 ± 0.00607 aA	0.5177 ± 0.00609 aA
	雌虫长/cm	0.8371 ± 0.00634 aA	0.8294 ± 0.00625 aA	0.82047 ± 0.00675aA	0.8183 ± 0.00645 aA
	雌虫翅展/cm	2.0634 ± 0.00722 aA	2.0498 ± 0.0652 aA	2.0448 ± 0.00718 aA	2.0466 ± 0.00702 aA
	雄虫长/cm	0.7872 ± 0.00598 aA	0.7913 ± 0.00536 aA	0.7757 ± 0.00424 aA	0.7781 ± 0.00460 aA
	雄虫翅展/cm	1.7723 ± 0.00653 aA	1.7788 ± 0.00435 aA	1.7665 ± 0.005 aA	1.7853 ± 0.00971 aA

大写字母表示不同 CO₂ 浓度处理之间进行比较; 小写字母表示棉花品种之间进行比较, 不同字母表示不同处理间差异达到了显著水平 (LSD, $P < 0.05$)

的常规棉 S3 上 F1 代烟粉虱伪蛹长、雌虫翅展显著低于对照 CO₂ 条件下的(伪蛹长: $F = 1.654$, $df = 1, 29$, $P < 0.05$; 雌虫翅展: $F = 0.08$, $df = 1, 29$, $P < 0.05$) 而对照 CO₂ 条件下转基因棉 GK-12 和常规棉 S3 上的雌虫长显著高于高 CO₂ 条件下的烟粉虱($F = 4.502$, $df = 1, 29$, $P < 0.05$; $F = 2.170$, $df = 1, 29$, $P < 0.05$); 对照 CO₂ 条件下转基因棉 GK-12 上烟粉虱雄虫长显著高于高 CO₂ 条件下的($F = 0.369$, $df = 1, 29$, $P < 0.05$)。但无论是在对照 CO₂ 还是高 CO₂ 条件下 4 个处理的 F2、F3 代烟粉虱卵长、伪蛹大小、雌雄成虫大小均无显著影响。

2.2 大气 CO₂ 浓度升高对 B 型烟粉虱酶活的影响

大气 CO₂ 浓度升高条件下, 取食 GK-12 和 S3 棉叶的 3 个连续世代的 B 型烟粉虱体内的 GSTs、AchE、CarE (α -NA) 的活性如表 2 所示。与对照 CO₂ 条件下的酶活检测结果相比, F2 代烟粉虱体内的 GSTs、AchE、CarE 活性及 F1 代、F3 代烟粉虱体内的 CarE 活性均无显著差异, 但 CO₂ 浓度升高使取食 GK-12 的 F3 代烟粉虱的 GSTs ($F = 0.0227$, $df = 1, 3$, $P < 0.05$) 和取食 S3 的 F1 代烟粉虱的 AchE 活性 ($F = 0.6241$, $df = 1, 3$, $P < 0.05$) 显著增加; 对照 CO₂ 条件下取食 GK-12 的 F1 代烟粉虱 GSTs ($F = 0.5321$, $df = 1, 3$, $P < 0.05$) 显著低于取食 S3 的烟粉虱, 取食 GK-12 的 F1 代烟粉虱的 AchE 活性显著高于取食 S3 的活性 ($F = 0.4098$, $df = 1, 3$, $P < 0.05$) 而取食高 CO₂ 下 S3 的 F1 代 AchE 的活性则显著高于对照条件下的烟粉虱 ($F = 0.3086$, $df = 1, 3$, $P < 0.05$)。

ANOVA 分析表明, 大气 CO₂ 浓度、棉花品种、世代以及它们的交互作用对烟粉虱体内的 3 种酶活的产生一定的影响(表 3)。大气 CO₂ 浓度对烟粉虱体内的 3 种酶活影响均不显著, 棉花品种对 GSTs 酶活影响显著 ($F = 5.212$, $df = 1, 12$, $P < 0.05$), 世代对 AchE 酶活的影响差异显著 ($F = 6.6484$, $df = 1, 12$, $P < 0.05$); CO₂ 和品种交互对 AchE 活性影响显著 ($F = 5.6634$, $df = 1, 12$, $P < 0.05$); CO₂、品种、世代 3 者间的交互作用对 AchE 酶活影响达到显著 ($F = 4.9520$, $df = 1, 12$, $P < 0.05$)。

表 2 大气 CO₂ 浓度升高条件下, 取食不同棉花品种 (GK-12 和 S3) 的 B 型烟粉虱体内 3 种解毒酶活性的变化

Table 2 Changes in GSTs, AchE, CarE activity (Mean \pm SE) of the *B. tabaci* biotype B fed on different cotton cultivars (GK-12 and S3) in ambient and elevated CO₂

寄主植物 Host plant	CO ₂ 浓度 CO ₂ / (μ L/L)	世代 Generation	谷胱甘肽 S 转移酶 GSTs activity (U/mg 蛋白)	乙酰胆碱酯酶 AChE activity (U/mg 蛋白)	羧酸酯酶 CarE activity (U/mg 蛋白)
GK-12	375	F1	89.66 \pm 5.798 aB	3.4979 \pm 0.1417 aA	19.656 \pm 1.736 aA
		F2	116.00 \pm 8.064 aA	3.4568 \pm 0.0940 aA	21.057 \pm 1.816 aA
		F3	97.278 \pm 8.362 aB	3.5605 \pm 0.1406 aA	18.994 \pm 1.459 aA
	750	F1	106.62 \pm 16.708 aA	2.8415 \pm 0.3098 aA	18.574 \pm 1.763 aA
		F2	109.38 \pm 12.623 aA	3.2345 \pm 0.2207 aA	20.245 \pm 1.397 aA
		F3	116.37 \pm 22.516 aA	3.7102 \pm 0.07847 aA	19.572 \pm 2.920 aA
S3	375	F1	121.15 \pm 24.098 aA	2.6849 \pm 0.1951 aB	19.873 \pm 2.426 aA
		F2	112.16 \pm 12.743 aA	3.4858 \pm 0.09563 aA	19.197 \pm 2.588 aA
		F3	141.76 \pm 7.878 aA	3.4826 \pm 0.09429 aA	18.410 \pm 2.104 aA
	750	F1	135.50 \pm 12.818 aA	3.4280 \pm 0.3377 aA	19.233 \pm 1.680 aA
		F2	139.52 \pm 38.455 aA	3.45084 \pm 0.1389 aA	20.017 \pm 1.714 aA
		F3	123.23 \pm 9.630 aA	3.5247 \pm 0.07865 aA	18.876 \pm 1.689 aA

大写字母表示不同 CO₂ 浓度处理之间进行比较; 小写字母表示棉花品种之间进行比较, 不同字母表示不同处理间差异达到了显著水平 (LSD $P < 0.05$)

表 3 大气 CO₂ 浓度、棉花品种以及它们的交互作用对 B 型烟粉虱体内解毒酶活性的影响

Table 3 Effects of CO₂, cotton variety and their interactions on GSTs, AchE, CarE activity of the whitefly *B. tabaci* biotype B (ANOVA)

测定指标 Measured indices	CO ₂ 浓度 CO ₂	品种 Cultivar	世代 Gen	CO ₂ \times 品种 CO ₂ \times Cultivar	CO ₂ \times 世代 CO ₂ \times Gen	品种 \times 世代 Cultivar \times Gen	CO ₂ \times 品种 \times 世代 CO ₂ \times Cultivar \times Gen
GST	0.8136	0.0316	0.8444	0.6024	0.3393	0.7764	0.7171
AchE	0.9733	0.6974	0.005	0.02562	0.6567	0.5441	0.01583
CarE	0.9103	0.7326	0.6888	0.7903	0.8854	0.8701	0.9575

2.3 B 型烟粉虱对 GK-12 和 S3 棉花的选择和产卵实验

2.3.1 正常的 B 型烟粉虱选择和产卵量

对照大气 CO₂ 浓度下 (375 μL/L) 生长的烟粉虱对 4 个处理的棉花的选择性实验和产卵量图 1 (A) 显示: 烟粉虱释放 12h 后, 烟粉虱对 4 个处理棉花的选择数量没有差异; 当释放 24h 后, 选择高 CO₂ 条件下 2 个品种棉花的烟粉虱数量明显多于 ($P < 0.05$) 对照处理的棉花; 当释放 36h、48h 后、72h 后, 选择高 CO₂ 处理的 GK-12 的烟粉虱均显著高于其他处理的棉花 ($P < 0.05$), 当烟粉虱释放 24h 后选择高 CO₂ 处理的 GK-12 和 S3 比正常处理的多 31.25% 和 30.85%; 36h 选择高 GK-12 的比其他 3 个处理分别多 15.79%、37.5% 和 22.22%; 72h 后选择高 GK-12 的分别比其余的 3 个处理显著多 36.36%、21.62%、40.63%。虽然烟粉虱在高 CO₂ 处理的 GK-12 和 S3 上的产卵量分别增加 19.17% 和 26.94%, 但是其在 4 个处理的棉花品种上的产卵量并无显著差异 (如图 2A)。

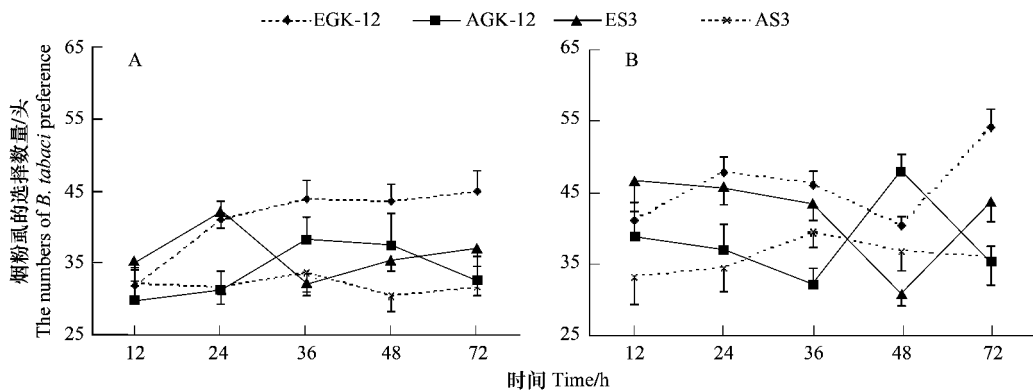


图1 CO₂ 浓度升高对烟粉虱寄主选择的影响

Fig. 1 Effect of elevated CO₂ on host preference of whitefly *B. tabaci* biotype B to GK-12 and S3 cotton cultivars

A: 烟粉虱对低 CO₂ 浓度下棉花的选择; B: 烟粉虱对高 CO₂ 浓度下棉花的选择; AS3、AGK、ES3 和 EGK 分别表示对照 CO₂ 浓度和高 CO₂ 下的 S3 和 GK-12

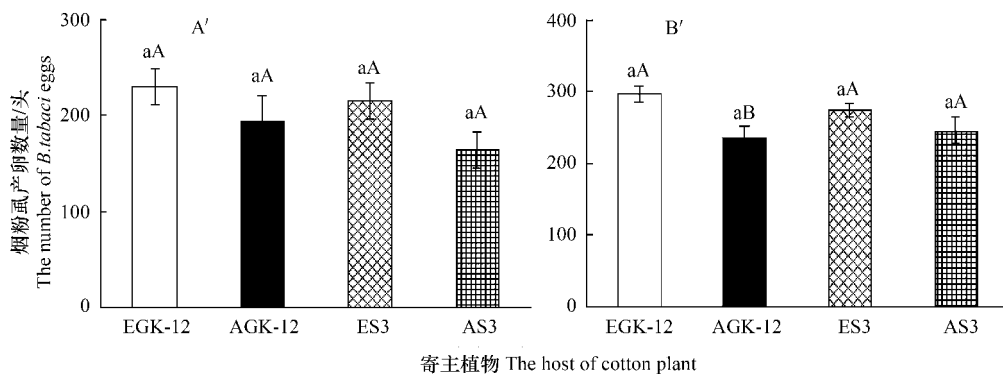


图2 CO₂ 浓度升高对烟粉虱产卵量的影响

Fig. 2 Effect of cotton grown in elevated CO₂ and fed by whitefly *B. tabaci* biotype B on egg number of whitefly *B. tabaci* biotype B after 72h

A' 表示取食对照 CO₂ 浓度下棉花的烟粉虱产卵量; B' 表示取食高 CO₂ 浓度下棉花的烟粉虱产卵量; AS3、AGK、ES3 和 EGK 分别表示对照 CO₂ 浓度和高 CO₂ 下的 S3 和 GK-12; 大写字母表示不同 CO₂ 浓度处理之间进行比较; 小写字母表示棉花品种之间进行比较, 不同字母表示不同处理间差异达到了显著水平 (LSD $P < 0.05$)

2.3.2 取食高 CO₂ 处理棉花烟粉虱的寄主选择和产卵量

取食高 CO₂ 处理棉花烟粉虱的寄主选择和产卵量实验结果如图 1B, 图 2B 所示。释放 12h 后, 选择对照

处理的 S3 烟粉虱少于其他处理的棉花品种 ($P < 0.05$); 释放 24h 选择高 CO₂ 处理的 GK-12 与 S3 棉花寄主的烟粉虱多于选择对照处理的 ($P < 0.05$) 分别增加 29.72% 和 35.29%; 释放 36h 后选择对照处理的 GK-12 的要远低于其他的处理 ($P < 0.05$) 比对照 GK-12 多 37.5%; 释放 48h 后选择高 CO₂ 处理的 S3 要低于选择其他处理的棉花 ($P < 0.05$) 比和对照 GK-12 高 29.03%; 释放 72h 后, 选择高 CO₂ 处理的棉花品种要多于对照处理的品种 ($P < 0.05$), 分别多 54.28%、22.72% 和 50%; 释放 72h 后, 烟粉虱在高 CO₂ 处理 GK-12 和 S3 上产卵量要高于对照处理的棉花, 其分别增加 30.91% 和 11.51%, 高 CO₂ 和对照 CO₂ 浓度下 GK-12 上的产卵量差异显著 ($P < 0.05$)。

上述 2 个选择性实验的结果都证实: 实验中烟粉虱均喜好选择高 CO₂ 处理的棉花寄主并在其上产卵, 并且更喜好选择 GK-12 作为寄主植物。

4 讨论

据 IPCC 报道, 大气 CO₂ 浓度已从工业革命前的 280 $\mu\text{L/L}$ 上升到现在的 385 $\mu\text{L/L}$ 左右, 预计本世纪末 CO₂ 的浓度将增加 1 倍, 达到 700 $\mu\text{L/L}$ 左右^[8]。大气 CO₂ 浓度升高将影响植物体内的营养成分, 从而影响昆虫的生长发育^[14]。本实验通过对 4 个处理的条件下 F1、F2、F3 代烟粉虱的研究表明, CO₂ 浓度仅对 F1 代烟粉虱的大小产生影响较显著, 而对 F2 代、F3 代影响不显著。这与不同的寄主转换对烟粉虱大小、生长发育造成的差异应该是一致的^[15], 主要是由于烟粉虱不适应寄主植物中营养物质、次生代谢物的变化所致。CO₂ 浓度升高使棉花叶片中营养物质的变化, 这种变化影响到烟粉虱的大小, 但是随着世代的增加, 烟粉虱会逐渐适应这种影响。

昆虫在选择利用寄主植物的过程中, 必将遇到对其生长发育产生不利影响的植物次生代谢物质, 例如萜类、酚类、丹宁、生物碱和糖苷等^[9-10]。棉花的抗虫性与单宁酸、苯酚含量成正相关^[16]。在抗性棉中, 苯酚、单宁酸含量也都比感虫棉高^[14]。大气 CO₂ 浓度升高条件下, 植物体内的化学物质发生变化, 尤其是含氮量的减少, 可以导致植物体内以含碳为主的次生物质含量增加, 如单宁和棉酚含量^[14, 16], 对昆虫的生长发育和繁殖产生影响, 但植食性昆虫可以利用体内的解毒酶系来解毒和排毒以适应这些次生物质^[17]。羧酸酯酶 CarE、乙酰胆碱酯酶 AChE 和谷胱甘肽 S-转氨酶 GSTs 对烟粉虱分解外源毒物、维持正常生理代谢起重要作用。王红^[18] 等比较了 4 种寄主植物烟粉虱后代种群中羧酸酯酶和乙酰胆碱酯酶的活力, 发现寄主植物对 2 种酶活影响显著。安志兰^[13] 等对 4 种寄主植物上烟粉虱的酶活检测显示, B 型烟粉虱主要解毒酶活性在不同的寄主植物上具有一定的生理可塑性。这些事例都说明 B 型烟粉虱体内酶的活性受不同的寄主植物影响, 也就是植物体内物质变化的影响。

本实验中, 高 CO₂ 条件下, F3 代取食 GK-12 的 B 型烟粉虱体内 GSTs 的活性由 97.278 U/mg prot 提高到 141.76 U/mg prot, 增加了 45.73%, F1 代取食 S3 的 B 型烟粉虱体内的 AChE 活性增加 27.68%; 在对照条件下, GK-12 上 F1 代烟粉虱 GSTs 活性比 Simian-3 低 35.12%, 而 AChE 的活性则高 30.28%。对 3 个世代的 CarE 活性影响不明显, 品种对 GSTs 的活性影响显著, 世代、CO₂ × 品种 2 者交互及 O₂ × 品种 × 世代 3 者交互对 AChE 的活性影响显著。吴刚等^[19-21] 对棉蚜的研究结果是大气 CO₂ 浓度和棉花品种之间的交互作用仅对棉蚜体内乙酰胆碱酯酶 (AChE) 的含量存在着显著的影响。在本实验中, CO₂ 浓度和品种对不同世代的烟粉虱和不同的解毒酶的影响没有发现规律性的结论。这可能是影响烟粉虱解毒酶活性的因素众多, 解毒酶的合成是受烟粉虱神经调节的十分复杂的过程有关。

国内外有关 B 型烟粉虱在自然条件下的选择性进行了广泛的研究。如安新城^[22] 对烟粉虱的室外与室内实验研究表明, 烟粉虱的寄主选择是通过嗅觉、视觉和味觉共同参与的一个决策过程, 以寄主植物的颜色、气味和质量为线索, 逐步定位到适宜的寄主植物上; B 型烟粉虱 *B. tabaci* 种群在大豆、扶桑、芙蓉和烟草 4 种寄主上连续多代的寄主适应性时发现, 开始取食经验还是决定烟粉虱的寄主选择性, 烟粉虱的寄主评估过程与其取食经验相关。烟粉虱对苘麻、棉花、黄瓜、烟草、甘蓝 5 种寄主植物的选择中, 发现苘麻叶片具中等叶毛, pH 值变动在 5.89—6.22 之间, 糖的含量较高, 烟粉虱对苘麻的选择最高^[22-23]。Soundararajan 等^[24] 研究也证

明了 pH 值在 6.03—6.2 和糖含量高的棉叶较被烟粉虱喜欢,而当茄碱和苯酚含量较高时则不被喜欢。寄主植物的物理性状、营养质量和次生化合物是影响烟粉虱口针刺探时间和频率的主要因子,而且还发现,温度、湿度、植物的物候期和生长状况、种群分布型、降雨及天敌等环境因子也会不同程度地影响烟粉虱的寄主选择性。

上述 2 个选择性实验的结果都证实,实验中烟粉虱均喜好选择高 CO₂ 处理的棉花寄主并在其上产卵,并且更喜好选择高 CO₂ 处理的 GK-12。在选择性实验中, B 型烟粉虱更喜好高 CO₂ 条件下的棉花,并且喜好在其上产卵。同样的研究显示,作为韧皮部危害的昆虫,麦蚜和棉蚜都对大气 CO₂ 浓度的升高表现出了正的效应,喜好选择高 CO₂ 下的春小麦和棉花^[25];毛虫也偏好取食高 CO₂ 条件下的植物叶片^[26]。这是由于 CO₂ 浓度升高改变植物叶片的物理结构、营养物质和次生代谢物的含量、植物挥发物和植物的诱导防御。

CO₂ 浓度升高使得棉花中的营养物质发生改变,尤其是增加叶片中糖、氨基酸的含量^[22],因此,烟粉虱对高 CO₂ 条件生长的棉花的选择和产卵增加;CO₂ 浓度升高使次生代谢物单宁、棉酚的含量增加并没有影响到实验种群中烟粉虱的寄主选择性,这与前人的研究结果有所不同。这可能是由于影响寄主植物的选择性的因素是多方面,是各种因素综合作用的结果。除此以外,CO₂ 浓度升高可能会影响到棉花叶片的厚度、棉花挥发物和棉花诱导防御的变化。

致谢:感谢郑泗军博士对本文写作的帮助。

References:

- [1] Luo C, Xiang Y Y, Guo X J, Zhang F, Zhang Z L. Comparative on development and reproduction between *Bemisia tabaci* biotype B and *Trialeurodes vaporariorum* on four species of host-plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(3): 1035-1040.
- [2] Gerling D, Alomar O, Arno J. Biological control of *Bemisia tabaci* using predators and parasitoids. *Crop Protection*, 2001, 20(9): 779-799.
- [3] Toscano N C, Prabhaker N, Castle S J, Henneberry T J. Inter-regional differences in baseline toxicity of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) to the two insect growth regulators, buprofezin and pyriproxyfen. *Journal of Economic Entomology*, 2001, 94(6): 1538-1546.
- [4] Veenstra K H, Byrne D N. The effect of physiological factors and host plant experience on the ovipositional activity of the sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1998, 89(1): 15-23.
- [5] Head G, Brown C R, Groth M E. Cry II Ab protein levels in phytophagous insects feeding on transgenic corn: implications for secondary exposure risk assessment. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2001, 99(1): 37-45.
- [6] Tan Z J, Xie B Y, Xiao Q M, Yang Y H, Feng L X. Studies on the cloning and prokaryotic expression of groEL, and molecular evolution of endosymbionts in *Bemisia Tabaci*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2004, 34(4): 314-318.
- [7] Wu K M, Xu G, Guo Y Y. The seasonal dynamic of *Bemisia tabaci* adult in cotton field in the north of north china. *Plant Protection*, 2001, 27(2): 14-15.
- [8] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Rep. Work. Group I Intergov. Panel Climate Change, IPCC Secr., Geneva, Switz. (2007.7.01). <http://www.ipcc.ch/>.
- [9] Coviella C E, Morgan D J W, Trumble J T. Interactions of elevated CO₂ and nitrogen fertilization: effects on the production of *Bacillus thuringiensis* toxins in transgenic plants. *Environment Entomologia*, 2000, 29(4): 781-787.
- [10] Coviella C E, Stipanovic R D, Trumble J T. Plant allocation to defensive compounds: interactions between elevated CO₂ and nitrogen in transgenic cotton plants. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(367): 323-331.
- [11] Chen F J, Wu G, Ge F, Parajulee M N, Shrestha R B. Effects of elevated CO₂ and transgenic Bt cotton on plant chemistry, performance and feeding of an insect herbivore, the cotton bollworm. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2005, 115(2): 341-350.
- [12] Chen F J, Ge F, Su J W. An improved top-open chamber for research on effects of elevated CO₂ on agricultural pests in field. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(5): 585-590.
- [13] An Z L, Chu D, Guo D F, Fan Z X, Tao Y L, Liu G X, Zhang Y J. Effects of host plant on activities of some detoxification enzymes in *Bemisia tabaci* biotype B. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4): 1536-1543.
- [14] Ge F, Chen F J. Impacts of elevated CO₂ on insects. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 935-944.
- [15] Zhou F C, Huang Z, Wang Y, Li C M, Zhu S D. Host plant selection of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3825-3831.
- [16] Chen F J, Wu G, Parajulee M N, Ge F. Long-term impacts of elevated carbon dioxide and transgenic Bt cotton on performance and feeding on three

- generations of cotton bollworm. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2007, 124(1): 27-25.
- [17] Wang C Z, Qin J D. Insect-plant co-evolution: multitrophic interactions concerning *Helicoverpa* species. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2007, 44(3): 311-340.
- [18] Wang H, Wang D S, Yang Y Z, Li L Y. Effects of host plants on enzymes related to pesticide resistance of *Bemisia tabaci*. *Plant Protection*, 2007, 33(3): 36-39.
- [19] Wu G, Chen F J, Ge F. Transgenic *Bacillus thuringiensis* (Bt) cotton (*Gossypium hirsutum* L.) allomone response to cotton aphid, *Aphis gossypii* (Glover) in a Closed-Dynamics CO₂ Chamber (CDCC). *Journal of Plant Research*, 2007, 120(6): 679-685.
- [20] Chen F J, Ge F, Liu X H. Responses of cotton to elevated CO₂ and the effects on cotton aphid occurrences. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(5): 991-996.
- [21] Ge F, Chen F J, Parajulee M N, Yardim E N. Quantifying diapausing fourth generation and suicidal fifth generation cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner), in cotton and corn in northern China. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2005, 116(1): 1-7.
- [22] An X C, Ren S X. Host selection behavior of *Bemisia tabaci*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2007, 44(4): 566-570.
- [23] Lin K J, Wu K M, Zhang Y J, Guo Y Y. The feeding and oviposition behaviors of *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotype B on five host plants. *Acta Phytophylacica Sinica*, 2008, 35(3): 200-205.
- [24] Soundararajan R P, Baskaran P. Mechanisms of resistance in brinjal (*Solanum melongena* L.) to whitefly *Bemisia tabaci*. (Gennadius). *Journal of Madras Agriculture*, 2001, 88(10/12): 657-659.
- [25] Chen F J, Wu G, Ge F. Impacts of elevated CO₂ on the population abundance and reproductive activity of aphid *Sitobion avenae* Fabricius feeding on spring wheat. *Journal of Applied Entomology*, 2004, 128(9/10): 723-730.
- [26] Ge F. Principle and methods of Insect Ecology. Beijing: Higher Education Press, 2008: 307-317.

参考文献:

- [1] 罗晨, 向玉勇, 郭晓军, 张帆, 张芝利. 寄主植物对 B 型烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 和温室粉虱 (*Trialeurodes vaporariorum*) 个体发育和种群繁殖的影响. *生态学报* 2007 27(3): 1035-1040.
- [6] 谭周进, 谢丙炎, 肖启明, 杨宇红, 冯兰香. 烟粉虱内共生菌传毒相关 *groEL* 基因的克隆及其原核表达. *植物病理学报* 2004 34(4): 314-318.
- [7] 吴孔明, 徐广, 郭予元. 华北北部地区棉田烟粉虱成虫季节性动态. *植物保护* 2001 27(2): 14-15.
- [12] 陈法军, 戈峰, 苏建伟. 用于研究大气二氧化碳浓度升高对农田有害生物影响的田间试验装置. *生态学杂志* 2005 24(5): 585-590.
- [13] 安志兰, 褚栋, 郭笃发, 范仲学, 陶云荔, 刘国霞, 张友军. 寄主植物对 B 型烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 几种主要解毒酶活性的影响. *生态学报*, 2008 28(4): 1536-1543.
- [14] 戈峰, 陈法军. 大气 CO₂ 浓度增加对昆虫的影响. *生态学报*, 2006, 26(3): 935-944.
- [15] 周福才, 黄振, 王勇, 李传明, 祝树德. 烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 的寄主选择性. *生态学报* 2008 28(8): 3825-3831.
- [17] 王琛柱, 钦俊德. 昆虫与植物的协同进化: 寄主植物-铃夜蛾. *昆虫知识* 2007 44(3): 311-340.
- [18] 王红, 王冬生, 杨益众, 李琳一. 寄主植物对烟粉虱后代种群抗性相关酶活性的影响. *植物保护* 2007 33(3): 36-39.
- [20] 陈法军, 戈峰, 刘向辉. 棉花对大气 CO₂ 浓度升高的响应及其对棉蚜种群发生的作用. *生态学报* 2004a 24(5): 991-996.
- [22] 安新城, 任顺祥. 烟粉虱对寄主的选择行为. *昆虫知识* 2007 44(4): 566-570.
- [23] 林克剑, 吴孔明, 张永军, 郭予元. B 型烟粉虱成虫对五种寄主植物的取食和产卵行为. *植物保护学报* 2008 35(3): 200-205.
- [26] 戈峰. *昆虫生态学原理与方法* (第三版). 北京: 高等教育出版社, 2008: 307-317.