

泽兰实蝇寄生对紫茎泽兰生长和防御能力的影响

姜丽娜¹ 木霖² 孙昂¹ 岳英² 刘梦然^{2*} 桂富荣^{1*}

(1. 云南农业大学植物保护学院, 昆明 650201; 2. 云南省农业环境保护监测站, 昆明 650201)

摘要: 为明确泽兰实蝇 *Procecidochares utilis* 寄生对紫茎泽兰 *Ageratina adenophora* 生长及防御能力的影响, 在温室内设置泽兰实蝇寄生与未寄生紫茎泽兰 2 组盆栽处理, 测定泽兰实蝇寄生对紫茎泽兰生长特性、生物量、叶片营养物质、次生代谢物质和保护酶的影响。结果表明, 泽兰实蝇寄生显著降低了紫茎泽兰的株高、茎粗、叶片厚度和叶片数, 分别显著降低了 24.80%、16.86%、42.31% 和 27.82%; 同时, 地上生物量、根部生物量和总生物量分别显著降低了 58.89%、54.29% 和 57.60%。泽兰实蝇寄生还导致紫茎泽兰的营养成分发生显著变化, 其中可溶性蛋白、可溶性糖、可溶性淀粉和叶绿素含量分别显著降低了 41.18%、11.75%、34.57% 和 29.96%。泽兰实蝇寄生改变了紫茎泽兰的保护酶活性, 其过氧化氢酶和超氧化物歧化酶活性分别比未寄生植株显著升高了 59.36% 和 108.06%, 过氧化物酶活性降低了 25.69%; 同时使紫茎泽兰单宁酸含量显著降低了 21.67%, 总酚和类黄酮的含量分别显著上升了 1.21 倍和 2.09 倍。泽兰实蝇寄生的紫茎泽兰总生物量与次生代谢物质总酚和类黄酮的含量呈显著负相关, 相关系数 r 分别为 -0.06 和 -0.43, 对照组则不存在相关性。表明泽兰实蝇寄生可能促使紫茎泽兰改变自身的生长与防御能量分配, 减少了营养和生长的投入, 将更多的资源投向繁殖和防御。

关键词: 紫茎泽兰; 泽兰实蝇; 生长; 防御

Effects of parasitism of eupatorium gall fly *Procecidochares utilis* on the growth and host defense of *Ageratina adenophora*

Jiang Lina¹ Mu Lin² Sun Ang¹ Yue Ying² Liu Mengran^{2*} Gui Furong^{1*}

(1. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, Yunnan Province, China;

2. Yunnan Agri-Environmental Protection and Monitoring Center, Kunming 650201, Yunnan Province, China)

Abstract: To clarify the effects of parasitic natural enemies on the growth and host defense of *Ageratina adenophora*, two groups of experiments for *A. adenophora* parasitized by eupatorium gall fly *Procecidochares utilis* were studied in the greenhouse, and the influences of *P. utilis* parasitism on the growth, biomass, nutrient composition, secondary metabolites and protective enzyme activities in leaves of *A. adenophora* were measured. The results showed that the height, stem diameter, leaf thickness and leaf number of *A. adenophora* were significantly decreased by *P. utilis* parasitism by 24.80%, 16.86%, 42.31% and 27.82%, respectively. Meanwhile, the aboveground, root and total biomass of *A. adenophora* decreased significantly by 58.89%, 54.29% and 57.60%, respectively. Compared with unparasitized *A. adenophora*, several nutrients of the parasitized plants were significantly changed; the contents of soluble protein, soluble sugar, soluble starch and chlorophyll decreased significantly by 41.18%, 11.75%, 34.57%, and 29.96%, respectively. The protective enzymes of *A. adenophora* were also changed by *P. utilis* parasitism, and the activities of catalase (CAT) and superoxide dismutase (SOD) increased signifi-

基金项目: 国家自然科学基金(31660546), 国家重点研发计划(2016YFC1202100), 云南省农业环境保护监测站项目

* 通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: kmlmr@163.com, furonggui18@sina.com

收稿日期: 2018-07-09

cantly by 59.36% and 108.06%, respectively, whereas the activity of peroxidase (POD) decreased by 25.69%. In addition, the tannin acid content of *A. adenophora* was decreased significantly by 21.67%, and the total phenol content and flavonoids content were increased by up to 1.21 times and 2.09 times, respectively. Moreover, a significant negative correlation existed between total biomass and secondary metabolites (total phenol and flavonoids) contents, with a correlation coefficient of -0.06 and -0.43 , respectively, but there was no significant correlation in the control group. It indicated that the parasitism by *P. utilis* might change the energy allocation for growth and host defense in *A. adenophora*, and result in reduced intake of nutrients and growth, turning more resources into breeding and host defense.

Key words: *Ageratina adenophora*; *Procecidochares utilis*; growth; defense

紫茎泽兰 *Ageratina adenophora* 原产于墨西哥, 自 20 世纪 40 年代传入我国云南省后, 随水流、风和道路迅速蔓延扩散 (Gui et al., 2008), 目前广泛分布于西南地区并向东、向北扩散, 发生面积超过了 1 400 万 hm^2 , 给我国农业、林业、畜牧业生产造成了严重危害 (Gui et al., 2009), 是我国最具侵染性和危害性的外来杂草之一。泽兰实蝇 *Procecidochares utilis* Stone 是紫茎泽兰的专食性寄生天敌。20 世纪以来, 美国、澳大利亚、新西兰和印度等国都曾先后利用该虫来防治紫茎泽兰的扩张 (Dodd, 1961; Rahman & Agarwal, 1991), 并在美国夏威夷和新西兰取得了很好的防治效果 (Bess & Haramoto, 1959; Fowler et al., 2000)。为了遏制紫茎泽兰种群在我国的扩张, 于 20 世纪 80 年代开始驯养由泰国扩散到中国西藏自治区的泽兰实蝇, 释放后在云南、四川、贵州等省建立了自然种群 (Muniappan et al., 2009), 但是泽兰实蝇对中国境内紫茎泽兰的实际控制效果并不理想 (李爱芳等, 2006)。近年来, 国内外对紫茎泽兰生物防治的研究主要集中在泽兰实蝇寄生对紫茎泽兰生长繁殖的影响 (刘文耀等, 1991; Erasmus et al., 1992) 及控制效果方面 (Bennett & van Staden, 1986; 陈旭东和何大禹, 1990; 李爱芳等, 2006)。

针对外来入侵植物的防治, 从原产地引进天敌开展防治是一个有效的防治途径。然而, 一些从原产地引入的专食性天敌虽然可在入侵植物上成功建立种群, 但往往不能非常有效地控制入侵植物的生长与扩散 (陈旭东和何大禹, 1990; McFadyen, 1998), 甚至在有些情况下还会增强外来植物的入侵性, 这可能是由于天敌的取食胁迫有时会诱导入侵植物将有限的生物资源进行再分配, 即出现防御转化和抵御能力的增强, 通过抑制其自身的生长, 而将更多的资源用于增强其防御能力。根据最佳防御假说, 植物在不良环境条件胁迫下, 通常会降低其生长速度, 并产生较多的次生代谢抗性物质 (Bazzaz et al.,

1987; Barto & Cipollini, 2005), 其中单宁酸和类黄酮是次生代谢物质中 2 种重要的酚类化合物。单宁酸也称没食子鞣质, 具有多元酚结构, 分为水解单宁和缩合单宁, 广泛存在于植物的根、叶、皮、壳、果肉中, 是典型的复杂酚类次生代谢物质之一, 在化学防御中起主导作用 (张文辉和刘光杰, 2003); 类黄酮是对昆虫有毒的一类次生代谢物质, 可以影响昆虫的行为和代谢, 使之发生拒食或破坏其正常代谢过程, 最终导致昆虫中毒甚至死亡 (武予清和郭予元, 2001)。植物的株高、叶片厚度、分枝数和生物量等都是反应植物营养生长能力的主要参数, 而植物营养物质是植物生长所必需的, 且保护酶活性的高低与植物次生代谢物质含量有密切关系, 是植物的重要防御系统。因此, 本研究通过比较分析泽兰实蝇寄生与未寄生紫茎泽兰的生长特性、生物量、营养成分、次生代谢物质含量和保护酶活性差异, 验证其寄生是否会改变紫茎泽兰生长与防御的权衡策略, 以期对紫茎泽兰的有效治理寻找突破口。

1 材料与方法

1.1 材料

供试植株: 紫茎泽兰种子采自于云南农业大学后山自然生长种群, 晾干装于自封袋中备用。在育苗盘中育苗, 放于温度为 $27 \pm 1^\circ\text{C}$ 、相对湿度为 75%、光周期为 16 L: 8 D 的光照培养箱中培养。待植株长至约 5 cm 时, 选取长势一致的 50 株分别单株移栽到口径 12 cm、高 15 cm 的塑料盆中, 用纱网笼罩, 防止昆虫为害。所有紫茎泽兰放于温室中备用, 室内温度为 $25 \pm 5^\circ\text{C}$ 。

供试昆虫: 泽兰实蝇采于云南省昆明市西山区被寄生的紫茎泽兰虫瘿枝条, 带回实验室将末端用湿润的脱脂棉包裹, 置于八角瓶内。上部用纱网笼罩并放于温度为 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 、相对湿度为 70%、光周期为 16 L: 8 D 的光照培养箱中待其羽化。收集羽化

后的泽兰实蝇成虫放于事先种植有紫茎泽兰的养虫笼内,繁殖3代以上备用,以保证试验虫源来自相同的种群。

试剂及仪器:类黄酮、总酚、过氧化氢酶、过氧化物酶和超氧化物歧化酶试剂盒,南京建成生物工程有限公司;其余试剂均为国产分析纯。UV-1800型分光光度计,上海美谱达仪器有限公司;2-16KL型高速离心机,上海西格玛奥德里奇贸易有限公司;Scient-IID型超声波细胞粉碎机,中国宁波新芝生物科技股份有限公司。

1.2 方法

1.2.1 紫茎泽兰生长特性和生物量测定

待花盆中的供试紫茎泽兰植株长至约10 cm高时,设置寄生组与对照组,每组各选取20盆长势一致的植株。寄生组于2017年3月20日每盆接入1对刚羽化的泽兰实蝇成虫,用纱网笼罩,期间放入10%蜂蜜水供其取食。当寄生组中有15盆紫茎泽兰出现白色透明羽化窗时(2017年5月2日),在对照组中选取与寄生组长势一致的15盆紫茎泽兰植株用于试验。寄生组和对照组均按每5盆紫茎泽兰植株为1个试验组,每个试验组重复3次。首先使用直尺和游标卡尺分别测量紫茎泽兰的株高、节间距、茎粗,然后采用计数法统计叶片数量和分枝数。待测定完营养物质和次生代谢物质含量及保护酶活性后,拔取寄生组和对照组紫茎泽兰全株,用流水将各株根系泥土轻轻冲洗干净后用毛巾或吸水纸将水吸干,在电热鼓风干燥箱中于80℃下烘干48 h后称重。计算地上生物量、根部生物量、总生物量、根冠比(根部生物量/地上生物量 $\times 100\%$)。

1.2.2 紫茎泽兰营养物质含量测定

参考高俊凤(2006)方法测定紫茎泽兰叶片营养物质的含量。可溶性蛋白含量的测定采用考马斯亮蓝G-250法,分别称取寄生组与对照组的紫茎泽兰叶片0.2 g,加入5 mL蒸馏水研磨,以5 000 g离心10 min,取上清液,再用蒸馏水冲洗研钵2~3次,合并上清液定容至10 mL。测定时取上清液0.1 mL,加入0.9 mL蒸馏水和5 mL考马斯亮蓝G-250试剂,摇匀,2 min后在595 nm波长下测定吸光度值,根据标准曲线和样品吸光度值计算可溶性蛋白含量。

可溶性糖和可溶性淀粉含量的测定采用蒽酮法,分别取寄生组与对照组的紫茎泽兰叶片干样0.5 g于10 mL离心管中,加入80%乙醇溶液5 mL,80℃水浴30 min,期间不断搅拌。以3 500 g离心10 min,取上清液于25 mL容量瓶中,如此浸提2次合并于

25 mL容量瓶中并定容至刻度,取沉淀留用。测定时取提取液2 mL加5 mL硫酸-蒽酮试剂,摇匀沸水浴中加热10 min,冷却后在620 nm波长下测定吸光度值,根据标准曲线和样品吸光度值计算可溶性糖含量。

取上述留用沉淀,加蒸馏水2 mL,沸水浴中糊化15 min,冷却后加入9.2 mol/L HClO_4 2 mL搅拌15 min后加入4 mL蒸馏水,以4 000 g离心10 min,然后取上清液于50 mL容量瓶中。再向沉淀中加入4.6 mol/L HClO_4 2 mL搅拌提取15 min,加入5 mL蒸馏水,以4 000 g离心10 min,合并上清液,用蒸馏水洗沉淀2次,合并上清液并定容至刻度。测定时取提取液2 mL,加入5 mL硫酸-蒽酮试剂,摇匀沸水浴中加热10 min,冷却后在620 nm波长下测定吸光度值,根据标准曲线和样品吸光度值计算可溶性淀粉含量。

叶绿素含量的测定采用乙醇法,分别称取寄生组与对照组紫茎泽兰叶片0.2 g,放入研钵中加少许石英砂及95%乙醇5 mL,研磨至匀浆,以3 500 g离心10 min取上清液,再用95%乙醇提取2~3次,将提取液合并到25 mL容量瓶中定容至刻度。以95%乙醇为空白,在665 nm和649 nm波长下测定吸光度值,计算总叶绿素的含量。

1.2.3 紫茎泽兰次生代谢物质含量与保护酶活性测定

单宁酸含量的测定参考庞保平等(2006)方法,并稍作改进。分别称取寄生组与对照组紫茎泽兰叶片0.1 g,装于10 mL有盖试管中,加蒸馏水1 mL,置于60℃保温箱中过夜。第2天,以5 000 g离心10 min取上清液,然后加入80℃蒸馏水1 mL,置于80℃水浴中浸提20 min,以5 000 g离心10 min取上清液,如此反复3~5次,直至最后一次滤液与 FeCl_3 稀溶液混合不再产生绿色或蓝色。最后定容至10 mL,摇匀。吸取0.1 mL上清液,加入Folin试剂0.5 mL及饱和 Na_2CO_3 溶液1 mL,蒸馏水定容至10 mL,并充分摇匀。30 min后在760 nm波长下测定吸光度值,根据标准曲线和样品吸光度值计算单宁酸含量。

总酚含量的测定依据试剂盒说明书进行。分别称取寄生组和对照组紫茎泽兰叶片1.5 g烘干至恒重,粉碎过40目筛之后,称取0.1 g,加入60%乙醇2.5 mL,60℃振荡提取30 min。25℃下以12 000 g离心10 min,取上清液,用60%乙醇定容至2.5 mL,得到总酚提取液,然后根据试剂盒说明书进行测定。

类黄酮含量的测定依据试剂盒说明书进行。分别称取寄生组和对照组紫茎泽兰叶片1.5 g烘干至

恒重,粉碎过40目筛之后,称取0.02 g,加入60%乙醇2 mL,60℃振荡提取2 h。25℃下以1 000 g离心10 min,取上清液,即为类黄酮提取液,根据试剂盒说明书进行测定。

分别称取寄生组和对照组紫茎泽兰叶片0.2 g,加入0.1 mol/L磷酸缓冲液1.8 mL,冰浴条件下匀浆,-4℃下以3 500 g离心10 min,取上清液,即为保护酶待测液。过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性按照试剂盒说明书进行测定,酶源蛋白含量测定同1.2.2。

1.2.4 相关性分析

为明确泽兰实蝇的寄生是否会影响紫茎泽兰的生长和防御之间的能量分配,应用回归线性模型对紫茎泽兰总生物量与总酚、类黄酮和单宁酸3种次生代谢物质含量进行回归统计和相关性分析,若相关系数 r 为正值,且 $P<0.05$,说明紫茎泽兰的抗虫性物质与生物量呈显著正相关;若相关系数 r 为负值,且 $P<0.05$,说明紫茎泽兰的抗虫性物质与生物量呈

显著负相关;若 $P>0.05$,表明二者间相关性不显著。

1.3 数据分析

所有数据均用Excel 2003和SPSS 22.0软件进行统计分析,应用配对样本 t 测验法对泽兰实蝇寄生与未寄生紫茎泽兰植株各项生理指标的差异显著性进行检验。

2 结果与分析

2.1 紫茎泽兰生长对泽兰实蝇寄生的响应

泽兰实蝇寄生对紫茎泽兰生长有一定的抑制作用。与对照组相比,泽兰实蝇寄生导致紫茎泽兰的株高显著降低了24.80%、茎粗显著降低了16.86%、叶片厚度显著降低了42.31%、叶片数显著降低了27.82%;节间距和分枝数虽然也有所减少,但差异不显著(表1)。

泽兰实蝇寄生显著降低了紫茎泽兰的地上生物量、根部生物量和总生物量,分别较对照组显著降低了58.89%、54.29%和57.60%。根冠比较对照组有所增加,但差异不显著(表1)。

表1 泽兰实蝇寄生对紫茎泽兰生长的影响

Table 1 Effects of the parasitism by *Procecidochares utilis* on the growth of *Ageratina adenophora*

生长指标 Growth index	寄生组 Parasitized by <i>P. utilis</i>	对照组 Control	<i>P</i>
株高 Height (cm)	26.53±1.01 a	35.28±2.87 b	<0.001
节间距 Internodal distance (cm)	5.87±0.43 a	6.81±0.54 a	0.055
茎粗 Stem diameter (mm)	2.12±0.10 a	2.55±0.06 b	0.010
叶片厚度 Leaf thickness (mm)	0.15±0.01 a	0.26±0.02 b	0.010
分枝数 No. of stems	1.17±0.17 a	1.67±0.13 a	0.250
叶片数 No. of leaves	11.96±0.98 a	16.57±1.26 b	0.040
地上生物量 Aboveground biomass (g)	0.37±0.06 a	0.90±0.02 b	<0.001
根部生物量 Root biomass (g)	0.16±0.03 a	0.35±0.01 b	0.033
总生物量 Total biomass (g)	0.53±0.04 a	1.25±0.05 b	<0.001
根冠比 Root shoot ratio (%)	43.24±5.70 a	38.89±4.10 a	0.389

表中数据为平均数±标准误。同行数据后不同小写字母表示经配对样本 t 测验法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data in the table are mean±SE. Different lowercase letters in the same row indicate significant difference at $P<0.05$ level by paired sample t test.

2.2 紫茎泽兰营养物质对泽兰实蝇寄生的响应

泽兰实蝇寄生显著降低了紫茎泽兰叶片营养成分的含量。其中,可溶性蛋白、可溶性糖、可溶性淀粉和叶绿素含量较对照组分别显著降低了41.18%、11.75%、34.57%和29.96%(表2)。

2.3 保护酶与次生代谢物质对泽兰实蝇寄生的响应

泽兰实蝇寄生改变了紫茎泽兰叶片的保护酶活性。泽兰实蝇寄生后,紫茎泽兰叶片中的CAT和SOD

活性依次为55.57 U/mg prot和231.80 U/mg prot,分别比对照组显著升高了59.36%和108.06%;而寄生后紫茎泽兰叶片中的POD活性为132.23 U/mg prot,比对照组降低了25.69%,但差异不显著(表3)。

泽兰实蝇寄生使紫茎泽兰叶片的次生代谢物质含量发生了变化。对照组的紫茎泽兰叶片中的总酚、类黄酮和单宁酸含量分别为195.19、339.74和2.03 mg/g;而相同条件下被泽兰实蝇寄生的紫茎泽

兰叶片中的总酚、类黄酮和单宁酸含量分别为 236.31、83.14 和 1.59 mg/g;总酚和类黄酮含量分别较对照组显著增加了 1.21 倍和 2.09 倍,而单宁酸含量则较对照组显著减少了 21.67%(表 3)。

表 2 泽兰实蝇寄生对紫茎泽兰叶片营养成分含量的影响
Table 2 Effects of the parasitism by *Procecidochares utilis* on the contents of nutrient composition in leaves of *Ageratina adenophora*

营养成分 Nutrition	寄生组 Parasitized by <i>P. utilis</i>	对照组 Control	<i>P</i>
可溶性蛋白 Soluble protein	0.60±0.04 a	1.02±0.07 b	<0.001
可溶性糖 Soluble sugar	9.69±0.49 a	10.98±0.52 b	<0.001
可溶性淀粉 Soluble starch	2.12±0.12 a	3.24±0.17 b	<0.001
叶绿素 Chlorophyll	1.66±0.12 a	2.37±0.24 b	0.009

表中数据为平均数±标准误。同行数据后不同小写字母表示经配对样本 *t* 测验法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data in the table are mean±SE. Different lowercase letters in the same row indicate significant difference at $P<0.05$ level by paired sample *t* test.

表 3 泽兰实蝇寄生对紫茎泽兰叶片保护酶活性和次生代谢物质含量的影响
Table 3 Effects of the parasitism by *Procecidochares utilis* on the protective enzyme activity and secondary metabolite content in leaves of *Ageratina adenophora*

指标 Index		寄生组 Parasitism	对照组 Control	<i>P</i>
保护酶活性	过氧化氢酶 Catalase	55.57±9.24 a	34.87±4.97 b	0.020
Protective enzyme activity (U/mg prot)	超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase	231.80±37.19 a	111.41±8.84 b	0.026
	过氧化物酶 Peroxidase	132.23±3.31 a	177.95±21.51 a	0.560
次生代谢物质含量	总酚 Total phenolic	236.31±7.67 a	195.19±3.73 b	<0.001
Secondary metabolite content (mg/g)	类黄酮 Flavonoid	83.14±2.45 a	339.74±1.50 b	<0.001
	单宁酸 Tannic acid	1.59±0.10 a	2.03±0.15 b	0.004

表中数据为平均数±标准误。同行数据后不同小写字母表示经配对样本 *t* 测验法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data in the table are mean±SE. Different lowercase letters in the same row indicate significant difference at $P<0.05$ level by paired sample *t* test.

2.4 泽兰实蝇寄生对紫茎泽兰生长和防御关系的影响

紫茎泽兰的总生物量与 3 种次生代谢物质含量的回归分析结果显示,泽兰实蝇寄生后紫茎泽兰的总生物量与总酚、类黄酮含量均呈显著负相关关系($r=-0.06$, $P<0.001$; $r=-0.43$, $P=0.001$),但与单宁酸

含量无显著线性关系($r=-0.32$, $P=0.729$);而在无泽兰实蝇寄生的对照组中,紫茎泽兰的总生物量与总酚、类黄酮和单宁酸含量均无显著线性关系($r=0.89$, $P=0.848$; $r=0.15$, $P=0.903$; $r=0.45$, $P=0.296$) (表 4)。

表 4 寄生组与对照组紫茎泽兰生物量与 3 种次生代谢物质含量的相关系数
Table 4 Correlation coefficients between the biomass and the secondary metabolite contents of *Ageratina adenophora*

生物量 Biomass	次生代谢物质 Secondary metabolite		
	总酚 Total phenolic	类黄酮 Flavonoid	单宁酸 Tannic acid
寄生组 Parasitism	-0.06**	-0.43*	-0.32
对照组 Control	0.89	0.15	0.45

*和**: 在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平显著相关。* or **: Significant correlation at $P<0.05$ or $P<0.01$ level.

3 讨论

相关研究表明,植物在受到逆境胁迫时,体内会诱导激活多种信号传导途径从而产生一系列复杂的生理生化反应,使植物对环境产生耐受性或抵抗能

力(朱麟等,2005)。本研究结果显示,泽兰实蝇寄生可对紫茎泽兰生长起到一定的抑制作用,这与刘文耀等(1991)的研究结果一致,即泽兰实蝇的寄生抑制了紫茎泽兰正常的生长和生物量的生产与积累;且泽兰实蝇寄生后紫茎泽兰各营养物质的含量均显

著降低,这与其它昆虫如绿盲蝽 *Apolygus lucorum*、瓜蚜 *Aphis gossypii* 为害寄主植物的研究结果相似(高勇等,2012;李艳艳等,2013)。

当植物受到侵害时,植物细胞中控制物质代谢的酶类首先做出反应(Ryan, 1988),尤其是像CAT、SOD和POD这些次生代谢物质形成过程中的关键酶类会很快执行保护性反应,其活性高低与植物的抗虫性有密切关系。SOD在细胞保护酶系统中的作用是清除超氧自由基 O_2^- ,同时产生歧化产物 H_2O_2 ;CAT与POD在保护酶系统中相互协调配合,将 H_2O_2 降解为 H_2O 和 O_2 (梁艳荣等,2003)。本研究中,紫茎泽兰叶片中CAT和SOD活性显著升高,而POD活性显著降低,说明泽兰实蝇的取食可能会导致紫茎泽兰叶片组织中的 O_2^- 和 H_2O_2 等超氧化物过量生成,使叶片组织受到损伤,细胞膜系统结构被破坏且功能衰退,3种保护酶分别以不同反应途径降解 H_2O_2 ,以抑制活性氧对脂膜的过氧化作用,从而使紫茎泽兰在泽兰实蝇的寄生胁迫下表现出一定的抗性。这与张秀伟等(2009)研究发现紫茎泽兰被南方菟丝子 *Cuscuta australis* 寄生后POD和SOD活性降低的结论有一定差异,可能是由于紫茎泽兰针对不同类型的胁迫因子采取了不同的响应方式。

植株生长过程中与次生代谢物质含量积累往往存在着权衡关系(Frischknecht et al., 2001),这种关系可以反映出植物的生长-防御策略。Q型烟粉虱 *Bemisia tabaci* 为害辣椒后,不同品种辣椒叶片总酚和总黄酮含量均显著升高(孔海龙等,2014),南方菟丝子寄生显著增加了空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* 的单宁酸和总酚含量(郭素民等,2014)。一些研究也发现植株受胁迫下生物量与次生代谢物质含量呈显著负相关(Koricheva et al., 1998;杨蓓芬等,2015)。本研究结果表明,被泽兰实蝇寄生的紫茎泽兰叶片总酚和类黄酮含量显著增加,单宁酸含量却显著减少;同时未被泽兰实蝇寄生的紫茎泽兰的生物量与防御物质之间无显著线性相关,而泽兰实蝇寄生后的紫茎泽兰总生物量与总酚、类黄酮含量均呈显著负相关。这可能是由于泽兰实蝇在紫茎泽兰上的寄生使其降低了高成本的单宁酸含量,从而使类黄酮和总酚含量增加了(王毅,2012),且类黄酮和总酚的增加量大于单宁酸的减少量,这就使得紫茎泽兰投入化学防御物质合成的成本下降,紫茎泽兰因此获得了更多的资源用于生长和繁殖,同时可能通过改变自身的生长-防御权衡策略,使其总生物量下降,次生代谢物质含量增加,重新将一部分

用于生长繁殖的资源投入到防御中。

从本研究结果来看,紫茎泽兰响应专食性天敌泽兰实蝇寄生时,会重新权衡自身的营养和生长需求与防御的能量分配,紫茎泽兰在被天敌取食时可能通过减少营养物质的合成量去实现防御能力的上升,资源从生长向防御的再分配使得紫茎泽兰的防御能力增强。这种资源的权衡策略更有利于紫茎泽兰的生存和繁殖,对紫茎泽兰在入侵地的扩张和快速进化具有重要意义。泽兰实蝇为紫茎泽兰的专食性天敌,当其寄生密度很大时,是否会导致紫茎泽兰对防御的资源分配供不应求,还需要进一步探讨;同时,不同生长时期的紫茎泽兰对泽兰实蝇寄生的响应也有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Barto EK, Cipollini D. 2005. Testing the optimal defense theory and the growth-differentiation balance hypothesis in *Arbidopsis thaliana*. *Oecologia*, 146(2): 169-178
- Bazzaz FA, Chiariello NR, Coley PD, Pitelka LF. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience*, 37(1): 58-67
- Bennett PH, van Staden J. 1986. Gall formation in crofton weed, *Eupatorium adenophorum* Spreng. (syn., *Ageratina adenophora*), by the *Eupatorium* gall fly *Procecidochares utilis* Stone (Diptera: Trypetidae). *Australian Journal of Botany*, 34(4): 473-480
- Bess HA, Haramoto FH. 1959. Biological control of pamakani, *Eupatorium adenophorum*, in Hawaii by a tephritid gall fly, *Procecidochares utilis* 2: population studies of the weed, the fly, and the parasites of the fly. *Ecology*, 40(2): 244-249
- Chen XD, He DY. 1990. Study on control effect of *Procecidochares utilis* on *Eupatorium adenophorum* and its evaluation. *Journal of Weed Science*, 4(3): 1-6 (in Chinese) [陈旭东, 何大禹. 1990. 泽兰实蝇对紫茎泽兰的控制作用及其评价研究. 杂草学报, 4(3): 1-6]
- Dodd AP. 1961. Biological control of *Eupatorium adenophorum* in Queensland. *The Australian Journal of Science*, 23: 356-365
- Erasmus DJ, Bennett PH, van Standen J. 1992. The effect of galls induced by the gall fly *Procecidochares utilis* on vegetative growth and reproductive potential of crofton weed, *Ageratina adenophora*. *Annals of Applied Biology*, 120(1): 173-181
- Fowler SV, Syrett P, Hill RL. 2000. Success and safety in the biological control of environmental weeds in New Zealand. *Austral Ecology*, 25(5): 553-562
- Frischknecht PM, Schuhmacher K, Müller-Schärer H, Baumann TW. 2001. Phenotypic plasticity of *Senecio vulgaris* from contrasting habitat types: growth and pyrrolizidine alkaloid formation. *Journal of Chemical Ecology*, 27(2): 343-358
- Gao JF. 2006. Experimental instruction of plant physiology. Beijing: Higher Education Press, pp. 74-76 (in Chinese) [高俊凤. 2006. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, pp. 74-76]

- Gao Y, Men XY, Yu Y, Zhou HX. 2012. Physiological indices of leaves of jujube (*Zizyphus jujuba*) damaged by *Apolhygus lucorum*. *Acta Ecologica Sinica*, 32(17): 5330–5336 (in Chinese) [高勇, 门兴元, 于毅, 周洪旭. 2012. 绿盲蝽危害对枣树叶片生化指标的影响. *生态学报*, 32(17): 5330–5336]
- Gui FR, Wan FH, Guo JY. 2008. Population genetics of *Ageratina adenophora* using inter-simple sequence repeat (ISSR) molecular markers in China. *Plant Biosystems*, 142(2): 255–263
- Gui FR, Wan FH, Guo JY. 2009. Determination of the population genetic structure of the invasive weed *Ageratina adenophora* using ISSR-PCR markers. *Russian Journal of Plant Physiology*, 56(3): 410–416
- Guo SM, Li JM, Li YH, Yan M. 2014. The trade-off between growth and defense in *Alternanthera philoxeroides* parasitized by *Cuscuta australis*. *Acta Ecologica Sinica*, 34(17): 4866–4873 (in Chinese) [郭素民, 李钧敏, 李永慧, 闫明. 2014. 空心莲子草响应南方菟丝子寄生的生长——防御权衡. *生态学报*, 34(17): 4866–4873]
- Kong HL, Lü M, Wu L, Zhu SD. 2014. Effects of *Bemisia tabaci* damage on the protective enzyme activity and the secondary metabolite content of leaves in different pepper varieties. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(6): 1553–1560 (in Chinese) [孔海龙, 吕敏, 吴琳, 祝树德. 2014. Q型烟粉虱为害对不同品种辣椒保护酶活性及次生物质含量的影响. *应用昆虫学报*, 51(6): 1553–1560]
- Koricheva J, Larsson S, Haukioja E, Keinänen M. 1998. Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing means of meta-analysis. *Oikos*, 83(2): 212–226
- Li AF, Gao XM, Dang WG, Huang RX, Deng ZP, Tang HC. 2006. Parasitism of *Procecidochares utilis* and its effect on growth and reproduction of *Eupatorium adenophorum*. *Journal of Plant Ecology*, 30(3): 496–503 (in Chinese) [李爱芳, 高贤明, 党伟光, 黄荣祥, 邓祖平, 唐和春. 2006. 泽兰实蝇寄生状况及其对紫茎泽兰生长与生殖的影响. *植物生态学报*, 30(3): 496–503]
- Li YY, Zhou XR, Pang BP, Chang J. 2013. Influences of *Aphis gossypii* Glover feeding on the contents of main nutrients and secondary compounds in host plants. *Journal of Environmental Entomology*, 35(1): 49–54 (in Chinese) [李艳艳, 周晓榕, 庞保平, 常静. 2013. 瓜蚜为害对寄主植物主要营养物质和次生物质的影响. *环境昆虫学报*, 35(1): 49–54]
- Liang YR, Hu XH, Zhang YL, Liu XP. 2003. Progress on physiological function research of plant peroxidase. *Journal of Mongolia Agricultural University*, 24(2): 111–113 (in Chinese) [梁艳荣, 胡晓红, 张颖力, 刘湘潭. 2003. 植物过氧化物酶生理功能研究进展. *内蒙古农业大学学报*, 24(2): 111–113]
- Liu WY, Liu LH, He AJ. 1991. The effect of *Procecidochares utilis* on growth and development, distribution of biomass of *Eupatorium adenophorum*. *Acta Ecologica Sinica*, 11(3): 291–292 (in Chinese) [刘文耀, 刘伦辉, 和爱军. 1991. 泽兰实蝇对紫茎泽兰生长发育及生物量分配影响的研究. *生态学报*, 11(3): 291–292]
- McFadyen RE. 1998. Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology*, 43(1): 369–393
- Muniappan R, Raman A, Reddy GVP. 2009. *Ageratina adenophora* (Sprengel) R. King and H. Robinson (Asteraceae).//Muniappan R, Reddy GVP, Raman A. Biological control of tropical weeds using arthropods. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 63–73
- Pang BP, Gao JP, Zhou XR, Wang J. 2006. Relationship between host plant preference of *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard) (Diptera: Agromyzidae) and secondary plant compounds and trichomes of host foliage. *Acta Entomologica Sinica*, 49(5): 810–815 (in Chinese) [庞保平, 高俊平, 周晓榕, 王娟. 2006. 南美斑潜蝇寄主选择性与植物次生化合物及叶毛的关系. *昆虫学报*, 49(5): 810–815]
- Rahman O, Agarwal ML. 1991. Biological control of crofton weed (*Eupatorium adenophorum* Spreng) by a fruit fly *Poecidoachares utilis* Stone in eastern Himalayas. *Indian Journal of Weed Science*, 22(1/2): 98–101
- Ryan CA. 1988. Oligosaccharide as recognition signals for the expression of defensive genes in plants. *Biochemistry*, 27(25): 8879–8883
- Wang Y. 2012. Evolution of defense against herbivores in the invasive plant, *Triadica sebifera*. Ph. D Thesis. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences (in Chinese) [王毅. 2012. 外来入侵植物防御昆虫能力的进化——以乌桕为例. 博士学位论文. 北京: 中国科学院大学]
- Wu YQ, Guo YY. 2001. Potential resistance of tannins-flavonoids in upland cotton against *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Acta Ecologica Sinica*, 21(2): 286–289 (in Chinese) [武予清, 郭予元. 2001. 棉花单宁-黄酮类化合物对棉铃虫的抗性潜力. *生态学报*, 21(2): 286–289]
- Yang BF, Du LS, Li JM. 2015. Effects of *Cuscuta australis* parasitism on the growth, reproduction and defense of *Solidago canadensis*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26(11): 3309–3314 (in Chinese) [杨蓓芬, 杜乐山, 李钧敏. 2015. 南方菟丝子寄生对加拿大一枝黄花生长、繁殖及防御的影响. *应用生态学报*, 26(11): 3309–3314]
- Zhang WH, Liu GJ. 2003. A review on plant secondary substance in plant resistance to insect pests. *Chinese Bulletin of Botany*, 20(5): 522–530 (in Chinese) [张文辉, 刘光杰. 2003. 植物抗虫性次生物质的研究概况. *植物学通报*, 20(5): 522–530]
- Zhang XW, Sang WJ, Xie X, Wang LS, Qiu B. 2009. Study on chlorophyll content and activity changes of enzymes in *Eupatorium adenophorum* parasitized by dodder. *Guizhou Agricultural Sciences*, 37(12): 106–108 (in Chinese) [张秀伟, 桑维钧, 谢鑫, 王莉爽, 邱波. 2009. 菟丝子寄生后紫茎泽兰的叶绿素及酶类活性变化研究. *贵州农业科学*, 37(12): 106–108]
- Zhu L, Yang ZD, Zhao BG, Fang J. 2005. Recent advances of herbivorous insect induced resistance in plant. *Scientia Silvae Sinica*, 44(1): 165–173 (in Chinese) [朱麟, 杨振德, 赵博光, 方杰. 2005. 植食性昆虫诱导的植物抗性最新研究进展. *林业科学*, 44(1): 165–173]

(责任编辑:李美娟)