DOI: 10.7671/j.issn.1001-411X.201808004

陈嘉静, 钟全林, 曾泉鑫, 等. 虫害对刨花楠和闽楠叶片非结构性物质含量及酶活性的影响 [J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(6): 88-94. CHEN Jiajing, ZHONG Quanlin, ZENG Quanxin, et al. Effects of pests on non-structural substance contents and enzyme activities in leaves of *Machilus pauhoi* and *Phoebe bournei*[J]. Journal of South China Agricultural University, 2019, 40(6): 88-94.

# 虫害对刨花楠和闽楠叶片非结构性 物质含量及酶活性的影响

陈嘉静,钟全林,曾泉鑫,徐朝斌,余 华 (福建师范大学地理研究所/福建省植物生理生态重点实验室,福建福州350007)

摘要:【目的】近年来受全球气候变暖等环境影响,我国亚热带区域森林虫害呈加剧态势,开展叶片生理性状与虫害程度关系研究具有重要意义。【方法】采用典型样地调查,对刨花楠 Machilus pauhoi 和闽楠 Phoebe bournei 人工混交林受害植株健康叶片的非结构性物质含量、酶活性等主要生理性状与虫害等级关系进行研究。【结果】虫害导致刨花楠和闽楠受害植株健康叶片的相对含水量显著上升,但对叶片干物质质量分数的影响并不明显。刨花楠和闽楠健康叶片可溶性糖质量分数在中度虫害时最低。刨花楠健康叶片可溶性蛋白质量分数随虫害等级的提高而降低,闽楠健康叶片可溶性蛋白质量分数在轻度虫害时最高。健康叶片总氨基酸质量分数最高出现在刨花楠轻度虫害和闽楠中度虫害时。二者可溶性蛋白和可溶性糖质量分数的比值均在中度虫害时达到最大值,但二者可溶性蛋白和可溶性糖质量分数比值的最小值出现在不同虫害等级。轻度和中度虫害的闽楠健康叶片可溶性蛋白与可溶性糖质量分数比值差异显著。2种楠树健康叶片的过氧化物酶(POD)活性总体呈先降后升的趋势;超氧化物歧化酶(SOD)活性则均以中度虫害时最高,重度虫害时最低,各等级间差异不显著。【结论】2种楠树受相同虫害等级的影响并不总是具有一致性;2种楠树叶片酶活性对同等虫害的响应具有一致性。2种楠树的受害叶片和健康叶片具有相互补偿和自我调节作用,且2种楠树均具有自我愈伤能力和防御机制。研究结果可为进一步探讨未来环境变化下植物叶片对虫害的响应机制,开展人工林虫害防治技术研究等提供理论依据。

关键词: 虫害; 非结构性物质; 酶活性; 刨花楠; 闽楠

中图分类号: S431 文献标志码: A 文章编号: 1001-411X(2019)06-0088-07

# Effects of pests on non-structural substance contents and enzyme activities in leaves of *Machilus pauhoi* and *Phoebe bournei*

CHEN Jiajing, ZHONG Quanlin, ZENG Quanxin, XU Chaobin, YU Hua (Institute of Geography, Fujian Normal University/Fujian Provincial Key Laboratory for Plant Eco-Physiology, Fuzhou 350007, China)

Abstract: [Objective] Damages in subtropical regions of China caused by forest pests have been intensified due to environmental changes such as global warming. It is of great importance to study the relationship between leaf physiological traits and pest infestation grade. [Method] The relationships of main physiological traits, including non-structural substance contents and enzyme activities, and pest infestation grade on healthy leaves of *Machilus pauhoi* and *Phoebe bournei* artificial mixed forest were studied by typical plot survey.

[Result] Pest damage caused significant increase in the relative water contents of healthy leaves of affected individuals, while did not have significant effect on leaf dry matter content. The soluble sugar contents of

收稿日期:2018-10-23 网络首发时间:2019-10-28 09:20:01

网络首发地址: http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.s.20191025.0844.002.html

作者简介: 陈嘉静 (1994—),女,硕士研究生,E-mail: 1074788080@qq.com; 通信作者: 钟全林 (1965—),男,教授,博士,E-mail: qlzhong@126.com

基金项目: 国家自然科学基金 (31170596, 31170374, 31370589); 国家重点研发计划 (2017YFC0505400); 福建省种业创新和产业 化工程项目 (2014S1477-4); 福建省科技厅高校产学重点项目 (2019N5009); 福建省教育厅教育科研项目 (JAT170443) healthy leaves of M. pauhoi and P. bournei were the lowest in trees with moderate pest damage. The soluble protein content decreased in M. pauhoi healthy leaves with the increase of pest infestation grade. The soluble protein content of healthy leaves of P. bournei was the highest with slight pest damage. Total amino acid contents of healthy leaves of P. bournei and M. pauhoi were the highest with moderate pest damage and slight pest damage respectively. The ratios of soluble protein conents to soluble sugar contents reached the maximum in trees with moderate pest damage for both species, but the lowest values appeared in different pest levels for two species. The ratio of soluble protein content to soluble sugar content in leaves of P. bournei was significantly different between slight pest and moderate pest infestation grade. The peroxidase (POD) activities of healthy leaves of two species generally decreased first and then increased with the increase of pest infestation grade. The superoxide dismutase (SOD) activities were the highest under moderate pest infestation grade and the lowest under severe pest infestation grade, yet the differences among different pest infestation grade were not significant. [Conclusion] Two tree species have different response in non-structural substance contents to the same infestation grade of pest, while they have the same response in enzyme activities to the same infestation grade of pest. The damaged leaves and healthy leaves of two species have mutual compensation and selfregulation, and both species have self-healing ability and defense mechanism. The research results can provide a theoretical basis for further exploring the response mechanism of plant leaves to pests under future environmental changes and carrying out research on pest control techniques for artificial forest.

Key words: pest; non-structural substance; enzyme activity; Machilus pauhoi; Phoebe bournei

植食性昆虫在陆地生态系统中无处不在,在自然环境中生长的成熟植物几乎都有昆虫摄食痕迹<sup>[1]</sup>。叶片作为初级生产者的能量转换器<sup>[2]</sup>,是植物对外界环境响应的敏感性器官<sup>[3]</sup>,在植物各项生理功能中起关键作用。自然界中许多害虫以植株叶片作为食物和栖息地,即使是较小的植食动物也可能降低植物叶片的适应性,影响植株生长和生理生化功能<sup>[4]</sup>,并且随着气候的变化,这种现象可能加剧<sup>[5]</sup>。因此,研究受害植株叶片对虫害的响应,对未来开展植物病虫害防治工作、抵御和降低病虫害危害、减少损失等具有重要意义。

受害植株健康叶片的特征变化反映了虫害对植 物叶片的影响及植物对虫害的响应模式,关系到受 害植株的成活与生长。叶片性状是植物生理和生物 化学循环的决定性因素,反映植物适应环境变化的 生存策略[2]。可溶性糖、可溶性蛋白和氨基酸是参 与植物生命过程的重要物质,反映植物的碳供应状 况及植物对外界环境的适应策略[6],与植物对病虫 的抗性密切相关。受虫害影响,植物叶片可溶性糖 等非结构性物质含量会发生一定变化,一般来说, 可溶性糖和氨基酸含量(w)较高的植物更容易受虫 害影响,因为植物体内这几种非结构性物质都是昆 虫所需的营养物质,另一方面,植物受昆虫为害后, 为了抵消入侵害虫带来的危害,会加强糖类、蛋白 质等营养物质的合成[1],可溶性糖等非结构性物质 含量的变化会直接影响昆虫的取食与危害程度,进 而影响昆虫的生长发育与繁殖,导致植物与虫害的

相互关系发生变化。此外,叶片中存在着多种抗氧 化酶如超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (Peroxidase, POD), 它们作为潜 在的植物防御机制,在减轻昆虫诱导的脂质膜损伤 和有毒代谢物积累方面发挥重要作用[7-8]。此外,有 研究表明虫害对植物防御机制的形成具有重要作 用<sup>[9]</sup>,因此有必要研究受害植株健康叶片的功能性 状、非结构性物质含量及酶活性的变化,探究受害 个体对虫害的响应过程。但目前关于虫害影响植物 生理性状的研究,国内外多集中于蛋白酶抑制剂对 害虫的应用[10],植物对虫害的直接与间接的防御机 制及分子机理[11],不同植物品种受虫害后生理反应 差异[12-13]等方面,且多以受虫害侵染的叶片为研究 对象,关于受害植株健康叶片的生理指标、酶活性 与虫害程度的关系以及植株叶片自我调节与防御 过程的研究比较少见。

刨花楠 Machilus pauhoi 和闽楠 Phoebe bournei 均属樟科植物,是我国特有的珍贵常绿阔叶乔木树种,其用途广泛、经济价值高、市场需求旺盛,近年市场需求量呈激增态势,市场资源严重匮乏,已引起相关部门高度关注,并营造了大面积人工林<sup>[14]</sup>。但受全球气候变暖等环境变化影响,这 2 个树种人工林近年均出现了不同程度的虫害,且以樟巢螟 Orthaga achatina 为主。因此,本研究以 5 年生刨花楠与闽楠受害植株的健康叶片为研究对象,分析受虫害影响的刨花楠与闽楠植株的健康叶片中非结构性物质含量及酶活性等性状特征与虫害为害程度的关

系,探讨受害植株的健康叶片对虫害的响应特征。 本研究主要围绕2个内容展开:不同虫害等级的受害植株健康叶片的非结构性物质及酶活性是否存在差异;这种差异特征在刨花楠与闽楠间是否具有一致性。以期为揭示未来环境变化下植物叶片对虫害的响应机制、人工林虫害防治措施的制定、森林资源可持续发展等提供理论依据与决策参考。

## 1 材料与方法

#### 1.1 研究地概况

研究地位于福建省南平市顺昌县 (26°47′18″N, 117°48′53″E), 地处低山地形中下坡位, 海拔约 260 m。气候类型为中亚热带海洋性季风气候, 温暖湿润, 日照充足; 当地年平均气温为 18.9  $\mathbb{C}$ , 最冷月平均气温为 7.9  $\mathbb{C}$ , 最热月平均气温为 28.1  $\mathbb{C}$ ; 年均降水量约为 1 600~1 900 mm, 相对湿度 80%; 年均无霜期为 305 d, 日照时数约 1 740.7 h。

#### 1.2 研究材料

于 2016 年 7 月 4 日至 8 日 (晴天,大气相对湿度约为 80%),在 5 年生刨花楠与闽楠混交林内设置 3 个 400 m²(20 m×20 m)的样方,样方内行状混交,混交比例 1:1,造林密度 2 m×2 m。调查样方内各样木的地径、树高和冠长等本底资料,同时记录虫害为害程度。根据病虫发生面积占寄主总面积的比例,结合森林病虫害为害程度等级划分标准[15],将其划分为 3 个虫害等级,即轻度 (植物受害叶面积占总叶面积的 10%~30%)、中度 (植物受害叶面积占总叶面积的 31%~60%)和重度 (植物受害叶面积占总叶面积的 61%以上)。在 3 个混交林样方中,所有树木均受到虫害的影响,但各树木受害等级不同,且刨花楠受害等级为中度和重度的比例高于闽楠。

在样方调查的基础上,对各样方内的刨花楠与闽楠,不同虫害等级各选择 3 株大小中等的植株,对其健康叶片进行取样。取样后及时低温保存,并带回实验室分析。为了消除林木不同冠层叶片生理性状差异,本研究统一选取树冠中部的 2 年生叶片进行取样,每株采 10 片样叶,将其均分成 2 份,一份用于测定叶片性状指标,另一份用于测定非结构性物质含量与酶活性。2 个树种共选取样本 54 株(2 树种×3 样木×3 虫害等级×3 样方)及 540 片叶片。选取的受害刨花楠取叶样本的地径均值分别为 7.13(轻度虫害)、6.96(中度虫害)和 6.86 cm(重度虫害)、受害闽楠取叶样本的地径均值分别为 3.76(轻度虫害)、3.23(中度虫害)和 3.80 cm(重度虫害)。

#### 1.3 指标测定方法

利用精度为 0.000 1 的电子天平称取叶片鲜质

量后,将其放入蒸馏水中,在5℃的黑暗环境下放置12h后再取出,用吸水纸迅速吸去叶片表面水分,再次称量得叶片饱和鲜质量;将叶片置于105℃烤箱杀青15 min,再用75℃烘箱烘干48h至恒质量,称量得叶片干质量。分别使用下列公式<sup>[2]</sup>计算叶片干物质质量分数与叶片相对含水量:

$$w(干物质) = m_{\mp} \div m_{\mathrm{fd}}$$
,

 $w(7 \text{K}) = (m_{\text{E}} - m_{\text{T}}) \div (m_{\text{E}} - m_{\text{T}}) \times 100\%,$ 

式中, $m_{\top}$ 为叶片干质量,g;  $m_{\text{\text{\text{\text{\text{\text{g}}}}}}}$ ,kg;  $m_{\text{\text{\text{\text{\text{\text{\text{\text{g}}}}}}}}$ ,kg。

叶片可溶性糖和可溶性蛋白质量分数、SOD和 POD 活性分别使用硫代巴比妥酸显色法、紫外吸收法、氮蓝四唑法和愈创木酚法测定,叶片氨基酸质量分数使用分光光度计法测定。

#### 1.4 数据处理

数据经过 Microsoft Excel 2016 软件简单处理 后,利用 SPSS 20.0 软件中的单因素方差分析对不 同虫害等级的刨花楠与闽楠受害植株健康叶片的 主要性状指标的差异显著性进行分析,并应用 Excel 软件绘图。

## 2 结果与分析

# 2.1 不同虫害等级的叶片相对含水量及干物质质量分数

由表 1 可知, 刨花楠与闽楠受害植株健康叶片的相对含水量 (w) 在轻度和重度虫害等级间存在显著差异, 2 个树种均表现为重度虫害植株叶片相对含水量显著高于轻度虫害植株 (P < 0.05), 其中, 刨花楠相对高出 7.07%, 闽楠高出 6.92%; 刨花楠、闽楠受害植株健康叶片的干物质质量分数在各受害等级间的顺序分别为重度>轻度≈中度, 轻度≈重度>中度, 最低值均出现在中度虫害, 但各等级间差异并不显著 (表 1)。

#### 2.2 不同虫害等级的叶片非结构性物质含量

由表 2 可以看出, 2 个树种健康叶片非结构性物质含量受不同虫害等级的影响不同。刨花楠和闽楠叶片可溶性糖质量分数均表现为中度最低, 轻度和重度较高,但最高值有所不同。刨花楠叶片可溶性蛋白质量分数随虫害等级的提高而下降,闽楠叶片可溶性蛋白质量分数在轻度虫害时最高,中度虫害时最低, 在重度虫害时又有所提高,但是各虫害等级间的差异并不显著。刨花楠叶片总氨基酸质量分数为轻度虫害>重度虫害>中度虫害; 闽楠叶片总氨基酸质量分数为中度虫害>轻度虫害>重度虫害,各虫害等级间的差异不显著。

图 1 表明, 刨花楠与闽楠的健康叶片中可溶性

#### 表 1 不同虫害等级下刨花楠和闽楠健康叶片的相对含水量和干物质质量分数<sup>1)</sup>

Table 1 Relative water contents and dry matter contents of healthy leaves of *Machilus pauhoi* and *Phoebe bournei* under different pest infestation grades

叶片指标 Leaf index	树种 Tree species	虫害等级 Pest infestation grade		
		轻度 Slight	中度 Moderate	重度 Severe
w(水)/%	刨花楠 Machilus pauhoi	$79.78 \pm 5.41b$	82.83 ± 3.38ab	$85.42 \pm 4.94a$
Relative water content	闽楠 Phoebe bournei	$76.51 \pm 6.11b$	$78.27 \pm 5.33b$	$81.03 \pm 4.34a$
w(干物质)/(g·kg <sup>-1</sup> )	刨花楠 Machilus pauhoi	$0.36 \pm 0.03a$	$0.35 \pm 0.03a$	$0.38 \pm 0.06a$
Dry matter content	闽楠 Phoebe bournei	$0.49 \pm 0.03a$	$0.46 \pm 0.04a$	$0.48 \pm 0.03a$

<sup>1)</sup>表中数据为平均值±标准误,同行数据不同小写字母表示同一树种,不同虫害等级间存在0.05水平的显著差异

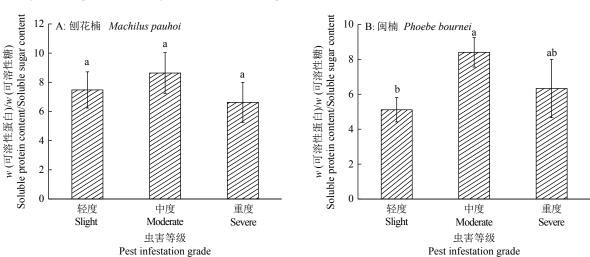
表 2 不同虫害等级刨花楠和闽楠健康叶片非结构性物质含量和酶活性 1)

Table 2 Contents of non-structural substances contents and enzyme activities of healthy leaves of *Machilus pauhoi* and *Phoebe bournei* under different pest infestation grades

叶片指标 Leaf index	树种 Tree species	虫害等级 Pest infestation grade		
		轻度 Slight	中度 Moderate	重度 Severe
w(可溶性糖)/(ng·g <sup>-1</sup> )	刨花楠 Machilus pauhoi	$3.12 \pm 0.35a$	$2.75 \pm 0.56a$	$3.20\pm0.54a$
Soluble sugar content	闽楠 Phoebe bournei	$5.53 \pm 2.06a$	$3.17 \pm 0.54b$	$5.40\pm0.25a$
w(总氨基酸)/(10² mg·g <sup>-1</sup> )	刨花楠 Machilus pauhoi	$2.59 \pm 0.67a$	$2.01\pm0.23a$	$2.46 \pm 0.16a$
Total amino acid content	闽楠 Phoebe bournei	$5.05\pm0.27a$	$5.14 \pm 0.83a$	$4.04\pm0.25a$
w(可溶性蛋白)/(mg·g <sup>-1</sup> )	刨花楠 Machilus pauhoi	$0.23\pm0.04a$	$0.22 \pm 0.03a$	$0.20 \pm 0.00 a$
Soluble protein content	闽楠 Phoebe bournei	$0.35 \pm 0.11a$	$0.27 \pm 0.07a$	$0.34 \pm 0.14a$
SOD活性/(10 <sup>2</sup> U·g <sup>-1</sup> )	刨花楠 Machilus pauhoi	$2.22 \pm 1.61a$	$2.23 \pm 0.82a$	$2.20 \pm 0.21a$
SOD activity	闽楠 Phoebe bournei	$1.38 \pm 0.87a$	$2.08 \pm 0.81a$	$1.04 \pm 0.45a$
POD活性/(10³ U·g <sup>-1</sup> )	刨花楠 Machilus pauhoi	$4.41 \pm 1.06a$	$2.38 \pm 0.48b$	$2.96 \pm 0.51b$
POD activity	闽楠 Phoebe bournei	$9.36 \pm 2.45a$	$8.18 \pm 1.92a$	$9.17 \pm 1.09a$

<sup>1)</sup>表中数据为平均值±标准误、同行数据不同小写字母表示同一树种不同虫害等级间在0.05水平差异显著

<sup>1)</sup> The data is mean  $\pm$  standard error, different lowercase letters in the same row of data indicate significant differences at 0.05 level among different pest infestation grades in the same tree species



图中小写字母表示不同虫害等级之间存在 0.05 水平的显著差异

Different lowercase letters indicate significant differences at 0.05 level among different pest levels

图 1 不同虫害等级下刨花楠与闽楠的健康叶片中可溶性蛋白和可溶性糖质量分数的比值

Fig. 1 The ratios of soluble protein content to soluble sugar content in healthy leaves of *Machilus pauhoi* and *Phoebe bournei* under different pest infestation grades

<sup>1)</sup> The data is mean  $\pm$  standard error, different lowercase letters indicate significant differences at 0.05 level among different pest infestation grades in the same tree species

蛋白质量分数与可溶性糖质量分数的比值均表现为中度虫害时最高,其中闽楠中度虫害和轻度虫害间可溶性蛋白与可溶性糖质量分数的比值差异显著 (P<0.05); 刨花楠的健康叶片可溶性蛋白与可溶性糖质量分数比值的最小值出现在重度虫害,闽楠则出现在轻度虫害。

#### 2.3 不同虫害等级的叶片酶活性变化

刨花楠和闽楠 2 个树种的 SOD 活性在不同虫害等级影响下无显著差异,且变化一致。POD 活性则表现为轻度虫害>重度虫害>中度虫害,其中刨花楠 POD 活性在轻度与中度、重度虫害等级间差异显著 (*P* <0.05)。受不同虫害等级影响的叶片POD 活性在 2 个树种间具有明显差异 (表 2)。

# 3 讨论与结论

### 3.1 虫害对叶片干物质质量分数及相对含水量的 影响

植物 95% 以上的干物质是由叶片光合作用合成的<sup>[16]</sup>,叶片干物质质量分数反映了植物利用自然资源的能力与光合作用效率,也体现了植物对环境的适应性。本研究中刨花楠和闽楠受虫害植株的健康叶片干物质质量分数在中度虫害时最低,重度虫害时有所提高,这与 Tang 等<sup>[17]</sup> 关于拟南芥受虫害直接侵染叶片干物质质量分数降低的结论是相反的,原因可能是植物具有自我调节及补偿作用<sup>[18]</sup>,但是本研究中不同虫害对 2 个树种叶片干物质质量分数的影响并不显著,原因可能是补偿作用还受树种、叶片的受损程度、植株上昆虫的分布以及植物耐虫性等内因因素<sup>[19]</sup> 与光合能力的变化及可利用性同化物的再分配 (如去除部分叶片后会延缓其衰老等) 等外因因素<sup>[20]</sup> 的综合影响。这也是植物在自然生态环境中长期进化而形成的一种生态对策<sup>[21]</sup>。

叶片相对含水量也反映了植物水分供应与蒸腾作用的平衡关系<sup>[22]</sup>,直接影响着植物的蒸腾速率和气孔导度,且与两者均呈正相关关系<sup>[23]</sup>。本研究中,随着虫害等级的提高,刨花楠和闽楠叶片相对含水量增多,这可能是由于受虫害直接侵染的叶片水分损失增加,树木总体蒸腾作用强度下降,为了维持蒸腾机制的平衡,受害植株的健康叶片气孔导度增大,相对含水量上升<sup>[9]</sup>,并且这种相互补偿、维持平衡的机制随着虫害等级的提高而增强。叶片蒸腾作用产生的拉力是植物生长期间吸水的主要动力,因此水分蒸腾量的变化又反映了根系吸水状况<sup>[24]</sup>,且水分与净光合速率密切相关<sup>[25]</sup>。适当失叶有利于根系吸水,打破原有的水分配给,将原本输

送到感染虫害的叶片的水分转移到健康叶片和其他组织,并促进健康叶片的光合作用等生理活动,以维持自身生长,表明2个树种对虫害影响具有一定的自我愈伤能力。

#### 3.2 虫害对叶片非结构性物质含量的影响

可溶性糖作为重要的营养物质和能量来源,是植物碳代谢的重要物质之一,与植物抗性密切相关<sup>[26]</sup>。本研究中刨花楠和闽楠健康叶片的可溶性糖质量分数均表现为中度虫害时最低,重度和轻度虫害时分别达到最高值,其中闽楠叶片可溶性糖质量分数对不同虫害的响应更明显,这与水稻叶片受负泥虫 Lilioceris impressa 影响的研究结果相似<sup>[27]</sup>。可溶性糖含量受虫害影响后的变化表明叶片受到虫害后,开始时反应比较敏感,在中度虫害时抗性最低,之后通过自我调节机制使其维持在一定水平,由此可见,植物叶片在应对病虫害等逆境具有一定的自我调节和愈伤能力,在受害一段时间或一定程度后会提高可溶性糖质量分数,以维持生理功能的稳定性。

蛋白质代谢是连接植物体内三大代谢的纽带, 代表了植物体内酶系统的稳定性,而氨基酸在植 物抗逆生理中具有重要作用[18]。许多研究证实,非 生物和生物胁迫使活性氧 (Reactive oxygen species, ROS) 积累导致细胞毒性环境,进而诱导对脂质和 蛋白的氧化损伤,也使得一些氨基酸浓度降低[7]。 本研究中,受害刨花楠健康叶片的可溶性蛋白质量 分数随虫害等级上升呈下降趋势,而闽楠健康叶片 总氨基酸含量和可溶性蛋白质量分数在虫害等级 从中度变为重度时略有上升,可能是在虫害影响 下,植物部分蛋白合成受到抑制[13],合成速率下降, 而与此同时为了维持其生理代谢需要又合成一些 新的蛋白[11],例如能够抑制昆虫取食的蛋白酶抑制 剂 (Protease inhibitors, PIs)[10] 等, 使得可溶性蛋白质 量分数有所增加,也促使一些与新蛋白合成相关的 氨基酸含量的提高[8]。

此外,由于不同等级的虫害对叶片可溶性蛋白和可溶性糖质量分数的效应不同,闽楠叶片可溶性蛋白和可溶性糖质量分数的比值受不同虫害等级影响明显不同。一般来说,叶片可溶性蛋白含量与害虫的存活率、生长发育速度呈正相关,且可溶性糖质量分数越低,植株生命力越弱,抵抗病虫害能力越差[16]。也有研究表明植物叶片及其他器官中的可溶性蛋白和可溶性糖质量分数的比值越高,植株上害虫数量越多,虫害程度越高[28]。这与本研究中闽楠受害植株健康叶片的中度虫害的可溶性蛋白

和可溶性糖质量分数的比值高于轻度虫害相一致。 但在重度虫害时,叶片可溶性蛋白和可溶性糖质量 分数的比值减小,这可能是由于虫害程度较高时, 叶片可溶性蛋白的损失更大。

总体而言,2个树种叶片非结构性物质受相同 虫害等级的影响并没有表现出一致性,这可能是不 同植物叶片非结构性物质相互作用的结果,说明不 同树种对相同虫害等级的响应不一样,具有不同的 响应模式。因此,防治植物病虫害应根据不同树种、 虫害等级等方面展开。

#### 3.3 虫害对叶片酶活性的影响

在受到虫害影响时,植物会积累包括超氧化合物在内的活性氧自由基和过氧化氢。过量活性氧的积累会导致氧化应激反应,破坏植物膜脂质。同时植物也会产生多种抗氧化酶,包括 SOD、POD 等,促进木质化,以降低应激反应诱导的氧化损伤[7-8]。这些酶是一种潜在的植物防御机制,在减轻昆虫诱导的脂质膜损伤和有毒代谢物积累方面发挥重要作用,例如我国南方红树林能够通过提高叶片抗氧化物酶活性抵抗潜叶虫危害[29]。

本研究中,随虫害等级的提高,刨花楠和闽楠 受害植株健康叶片的 SOD 活性均无显著变化, POD 活性表现为轻度虫害>重度虫害>中度虫害,且 在刨花楠中这种变化更为明显,但是也有研究表明 植物叶片 POD 活性随虫害加强呈现先升高后降 低[29] 或持续提高[12,30] 的趋势, 这主要是由于高活性 的 POD、SOD 有助于维持受逆境胁迫叶片活性氧 代谢的平衡[31], 直到超过叶片承受能力, POD 活性 开始下降。但本研究中健康叶片并未直接受虫害影 响,其对虫害的响应体现在植株初受虫害时,健康 叶片的 POD 活性反应较敏感, 处于较高水平; 在虫 害等级变为中度的过程中,健康叶片对虫害有了一 定的适应性, POD 活性降低, 但是当虫害等级进一 步变为重度时, POD 活性再次增强, 可能是因为此 时受虫害侵染的叶片通过某种机制将植株叶片受 害的信号传递给健康叶片,并诱导健康叶片提高 POD 活性以抵御虫害导致的不利影响。这种应急 解毒措施也表明了2个树种叶片对虫害影响具有 一定的耐受性[32], 这与 Chen 等[9] 对受虫害影响的红 树林的研究结论相同。另外,本研究中,两个树种的 不同酶活性对相同虫害等级的反应是一致的,表明 都具有自我防御机制,且两者对同等级虫害所表现 出来的防御能力具有相似性。

#### 3.4 结论

由于样地内所有树木均受到不同程度的虫害

影响,因此本研究主要探讨不同虫害等级下刨花楠和闽楠叶片性状、非结构性物质含量与酶活性的变化。本研究表明虫害影响了刨花楠和闽楠受害个体健康叶的相对含水量与干物质质量分数、非结构性物质含量及酶活性。随虫害为害等级的提高,一方面受害植株的叶片损失不断增多,并在损失达到一定量后影响其存活;另一方面也使得受害植株叶片相对含水量和干物质质量分数出现补偿行为,在一定程度上有利于其健康叶片和其他组织的生理代谢活动。

本研究中受不同虫害等级影响的健康叶片非结构性物质含量及酶活性之间具有一定差异,但不显著,表明2个树种具有较强的自我调节能力,可以将虫害影响控制在一定范围内;另外,2个树种叶片非结构性物质含量受虫害同等级的影响并不总是具有一致性,表明同等级虫害下不同树种叶片的反应有所不同,防治病虫害工作应根据不同树种及虫害等级实施,但是2个树种酶活性对相同虫害等级的响应具有一致性。虫害影响是一个长期而且动态的过程,在不同时间和季节,同一受害植株上的健康叶片的生理性状特征可能完全不同,今后还需对此进行长期多次的试验。

#### 参考文献:

- KOZLOV M V, LANTA V, ZVEREV V, et al. Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects[J]. Global Ecol Biogeogr, 2015, 24(10): 1126-1135
- [2] 余华, 钟全林, 黄云波, 等. 不同种源刨花楠林下幼苗叶功能性状与地理环境的关系[J]. 应用生态学报, 2018, 29(2): 449-458.
- [3] WANG C Y, XIAO H G, LIU J, et al. Differences in leaf functional traits between red and green leaves of two evergreen shrubs *Photinia*×*fraseri* and *Osmanthus fragrans*[J]. J Fores Res, 2017, 28(3): 473-479.
- [4] ZVEREVA E L, ZVEREV V, KOZLOV M V. Little strokes fell great oaks: Minor but chronic herbivory substantially reduces birch growth[J]. Oikos, 2012, 121(12): 2036-2043.
- [5] 张鹏霞, 叶清, 欧阳芳, 等. 气候变暖、干旱加重江西省森林病虫灾害[J]. 生态学报, 2017, 37(2): 639-649.
- [6] 辛阳, 杨重法, 王清峰, 等. 7 个水稻品种非结构性物质积累量及其再转移速度的比较研究[J]. 热带作物学报, 2013, 34(6): 1128-1132.
- [7] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. Trends Plant Sci, 2002, 7(9): 405-410.
- [8] 刘媛媛, 滕中华, 王三根, 等. 高温胁迫对水稻可溶性糖及膜保护酶的影响研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2008, 30(2): 59-63.
- [9] CHEN J, SHEN Z J, LU W Z, et al. Leaf miner-induced

- morphological, physiological and molecular changes in mangrove plant *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh[J]. Tree Physiol, 2017, 37(1): 1-16.
- [10] 于飞, 曾鑫年, 熊忠华, 等. 蛋白酶抑制剂在害虫防治中的研究与应用[J]. 植物保护, 2004, 30(3): 13-17.
- [11] 李新岗, 刘惠霞, 黄建. 虫害诱导植物防御的分子机理研究进展[J]. 应用生态学报, 2008, 19(4): 893-900.
- [12] 段灿星, 彭高松, 王晓鸣, 等. 抗感水稻品种受灰飞虱为 害后的生理反应差异[J]. 应用昆虫学报, 2013, 50(1): 145-153.
- [13] 陈建明, 俞晓平, 程家安, 等. 不同水稻品种受褐飞虱危害后体内生理指标的变化[J]. 植物保护学报, 2003, 30(3): 225-231.
- [14] 李曼, 靳冰洁, 钟全林, 等. 氮磷添加对刨花楠幼苗叶片 N、P 化学计量特征的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2016(2): 285-291.
- [15] 农四师处置林业有害生物灾害防治预案[DB/OL].[2018-06-08]. http://www.docin.com/p-24764673.html.
- [16] 朱丽梅, 罗凤霞. 百合叶片中可溶性蛋白、叶绿素、可溶性糖含量与灰霉病抗性的关系[J]. 江苏农业科学, 2011, 39(5): 134-136.
- [17] TANG J Y, ZIELINSKI R E, ZANGERL A R, et al. The differential effects of herbivory by first and fourth instars of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) on photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. J Exp Bot, 2006, 57(3): 527-531.
- [18] 金鉴明. 环境科学大辞典[M]. 北京: 中国环境科学出版 社, 1991: 58-60.
- [19] TRUMBLE J T, AND K H, TING I P. Plant compensation for arthropod herbivory[J]. Annu Rev Entomol, 1993, 38(1): 93-119.
- [20] RECHMAN O J, SMITH S C. Responses to simulated leaf and root berbivory by a biennial *Tragopgon dubius*[J]. Ecology, 1991, 72: 116-124.
- [21] 胡展育. 植物受虫害后的补偿作用[J]. 文山师范高等专科学校学报, 2007, 20(4): 106-109.

- [22] 陆德彪. 过氧化氢酶在干旱胁迫中的活性变化及其与 茶树抗旱性关系[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 1992(s1): 63-66.
- [23] 柯世省, 魏燕, 陈贤田, 等. 云锦杜鹃气孔导度和蒸腾速率对水分的响应[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(21): 6363-6365.
- [24] 裴保华. 植物生理学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992: 135-136.
- [25] 张波. 刺槐和紫穗槐对干旱和铅双重胁迫的光合和水分代谢响应研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [26] 胡国涛, 杨兴, 陈小米, 等. 速生树种竹柳对重金属胁迫的生理响应[J]. 环境科学学报, 2016, 36(10): 3870-3875.
- [27] 王丽艳, 丛斌, 朱莹, 等. 寒地水稻对水稻负泥虫胁迫的 生理应答[J]. 湖北农业科学, 2010, 49(6): 1359-1362.
- [28] WILLIAM J, MATTSON J R. Herbivory inrelation to plant nitrogen content[J]. Ann Rev Ecol Syst, 1980, 11(1): 119-161.
- [29] CARDOSO D C, MARTINATI J C, GIACHETTO P F, et al. Large-scale analysis of differential gene expression in coffee genotypes resistant and susceptible to leaf miner-toward the identification of candidate genes for marker assisted-selection[J]. BMC Genomics, 2014, 15(1): 66-86.
- [30] 姜涛, 褚栋, 姜德锋, 等. 烟粉虱刺吸诱导转 Bt+CpTI 基 因棉苯丙氨酸解氨酶和氧保护酶系活性变化[J]. 山东 农业科学, 2009(10): 48-53.
- [31] 贾贞, 宋占午, 金祖荫, 等. 山楂叶螨危害对海棠叶片 POD 的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(11): 2136-2139.
- [32] 梁琪惠, 吴永胜, 刘刚, 等. Cr、As、Pb、Cd 复合污染 对茶树叶片酶活性和细胞膜透性的影响[J]. 南方农业, 2012, 6(7): 1-6.

【责任编辑 霍 欢】