

文章编号: 1001-1498(2009)03-0407-06

受小蠹虫不同阶段为害的云南松光合生理反应分析

梁军生, 陈晓鸣*, 王健敏, 刘娟, 杨子祥, 陈航

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 国家林业局资源昆虫培育与利用重点实验室, 云南 昆明 650224)

摘要: 分析了 15 年生云南松在横坑切梢小蠹、云南纵坑切梢小蠹在蛀梢和蛀干为害期的针叶光合生理反应。Duncan 多重比较结果表明: 云南松在小蠹虫蛀梢和蛀干期显著影响了针叶同化 CO_2 的能力, 针叶净光合速率分别下降了 31% 和 65%, 气孔导度、蒸腾速率等光合指标也出现极显著下降 ($P < 0.01$)。相关性分析表明: 针叶净光合速率与各生理生态因子的相关关系以及主要生理生态因子之间的相关关系在小蠹虫不同的蛀害期而不同。小蠹虫蛀梢和蛀干为害显著降低了针叶叶绿素含量 ($P < 0.05$), 但受蛀梢为害的云南松针叶叶绿素 a/b 值显著高于健康或受蛀干为害的云南松。针叶最大荧光 (F_m)、最大光量子效率 (F_v/F_m) 以及 F_v/F_o 均因小蠹虫蛀梢和蛀干为害而显著下降, 尤以在被蛀干时的针叶 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 下降幅度更大。综合分析表明: 受小蠹虫“胁迫”(蛀梢、蛀干)后针叶叶绿素合成受到显著影响, 引起了寄主云南松光合机构的破坏, 导致寄主云南松树势下降, 这必为喜欢攻击亚健康或衰弱林木的次期性昆虫创造合适的寄主。

关键词: 小蠹虫; 云南松; 光合生理; 叶绿素荧光

中图分类号: S791.24

文献标识码: A

Analysis on Photosynthetic Physiological Responses of *Pinus yunnanensis* Franchet to Bark Beetles Attacking in Different Stages

LIANG Jun-sheng, CHEN Xiaom in, WANG Jian-min, LIU Juan, YANG Zi-xiang, CHEN Hang

(Research Institute of Resource Insects CAF, Key Laboratory of Breeding and Utilization of Resource Insects of State Forestry Administration, Kunming 650224, Yunnan China)

Abstract *Tomicus minor* (Hartig) and *Tomicus yunnanensis* (Kirken dall & Faccoli) are two severely boring bark beetles of coniferous forest of *Pinus yunnanensis* (Franchet) in Yunnan Province. The geographical distribution and the boring period of the both were mutually overlapping. Shoot and trunk could be attacked by them also in their damage progress. Hence, the character of combined damage to host *P. yunnanensis* was presented. In this paper, the needle photosynthetic physiology of *P. yunnanensis* attacked by the two bark beetles at different stages (shoot boring stage and trunk boring stage) were analyzed in a 15-year-old *Pinus* plantation in Yunnan Province. The results showed that both shoot and trunk bored by the bark beetles caused a significant decrease in photosynthesis of *P. yunnanensis* needles. The results from Duncan multiple comparison showed that the main photosynthetic indexes, such as net photosynthetic rate, transpiration rate and stomatal conductance decreased very significantly ($P < 0.01$). The net photosynthetic rate decreased by 31% and 65% separately when in the periods of shoot boring and trunk boring. The simple correlation and partial correlation of physio-ecological factors with net photosynthetic rate or the correlations among main physio-ecological factors of trees were different due to attacking by the two bark beetles at

收稿日期: 2008-12-10

基金项目: 云南省应用基础研究重点项目 (2006C0015Z) “利用蛀干害虫作为指示昆虫诊断森林健康研究”

作者简介: 梁军生 (1981—), 男, 江西赣州人, 硕士研究生。

* 通讯作者

different stages respectively. Total chlorophyll content of needles also decreased significantly in *P. yunnanensis* after bark beetles attack, both for shoot boring and for trunk boring ($P < 0.05$), but the value of chlorophyll a/b of needles for shoot boring was significantly higher than that were healthy or trunk boring. The analysis of chlorophyll fluorescence parameters of needles showed that the bark beetles' shoot boring or trunk boring also caused F_m , F_v/F_m , F_v/F_o of PSII decreased significantly and photo inhibition. The results indicated that there was significant effects on chlorophyll biosynthesis under the herbivore stress by bark beetles. To a great extent, it was a damage to photosynthetic apparatus of host plants *P. yunnanensis* and resulted in photosynthetic ability decreased. Furthermore, weakened the host tree vigour and paved the way for the following secondary shoot borer insects on *P. yunnanensis*.

Key words bark beetle; *Pinus yunnanensis*; photosynthetic physiology; chlorophyll fluorescence

云南松 (*Pinus yunnanensis* Franch.) 是我国西南地区的特有树种, 以云南省为分布中心, 四川的西南部、西藏的东南部、贵州和广西的西部均有分布, 垂直分布范围为海拔 250~3 500 m。云南松具有较强的适应性, 在绿化造林、生态建设与环境恢复等方面发挥着重大效益, 也是云南高原山地造林的先锋树种, 在云南的分布面积约 500 万 hm^2 , 占云南省林地面积的 52%^[1-2]。云南横坑切梢小蠹 (*Tomicus minor* Hartig) 和云南纵坑切梢小蠹 (*Tomicus yunnanensis* (Kirkendall & Faccoli)) 是中国西南地区云南松林最重要的一类蛀干害虫。近 20 余年, 随着云南松人工林面积不断的增加。云南省旱雨季明显, 致使云南松资源受到云南横坑切梢小蠹和云南纵坑切梢小蠹的巨大威胁, 严重影响了其应有的经济和生态效益^[3-4]。以前云南报道的纵坑切梢小蠹 (*Tomicus piniperda* L.) 也被证实为 *Tomicus yunnanensis* (Kirkendall & Faccoli)^[5], 同时横坑切梢小蠹与云南纵坑切梢小蠹的地理分布相互重叠, 蛀害时期相互吻合, 且两种小蠹虫都具有枝梢聚集、树干蛀害等行为学特征, 形成了对寄主云南松的多重为害^[3]。这两种小蠹虫一般每年 5—11 月为蛀梢为害期, 羽化的成虫蛀食当年生枝梢补充营养, 引起枝梢枯黄, 树势衰弱; 11 月至次年 4 月为蛀干为害期, 成虫性成熟交配后, 在树干的韧皮部和木质部钻蛀、产卵, 影响水分和营养物质的传导, 常造成林木枯死^[4]。国内外关于该小蠹虫的生物学、生态学及虫害治理等方面已做了较为深入的研究^[3-15], 但关于小蠹虫蛀害与寄主光合生理反应的研究未见报道。

本文采用 LI-6400 光合作用测定仪和 PAM-2100 植物荧光分析仪对云南松受小蠹虫攻击后不同阶段的光合生理反应进行了分析, 有助于进一步探索小蠹虫危害与寄主健康状况的关系, 为进一步研究蛀干害虫的蛀害对针叶树生长的影响积累数据, 从而

为小蠹虫综合治理提供参考。

1 试验地概况与研究方法

1.1 试验地概况

试验地位于云南省昆明市北部金殿林区, 地处 $25^{\circ}05'N$, $102^{\circ}47'E$, 海拔 2 055 m。属于亚热带低纬高原山地季风气候, 干湿季分明, 5—9 月为雨季, 10 月到次年 4 月为干季; 年均气温 $14.5^{\circ}C$, 年均降水量 1 035.3 mm, 年蒸发量 1 870.6 mm, 全年日照平均 2 448.7 h, 太阳辐射年总量 $517.1 J \cdot \text{cm}^{-2}$, 其中雨季 $247.9 J \cdot \text{cm}^{-2}$, 干季 $269.2 J \cdot \text{cm}^{-2}$ ^[1]。样地面积 0.16 hm^2 , 为 15 年生云南松人工林, 林分郁闭度 0.7~0.8, 树高 5.0~6.0 m, 胸径 6.0~8.0 cm。土壤为黄棕壤, 土层厚 40~60 cm, 腐殖质厚 2~10 cm, 土壤含水量 10~15 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 林下植被主要有紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum* Spreng)、碎米花杜鹃 (*Rhododendron spiciferum* Franch.) 及禾本科杂草。该区近年来受横坑切梢小蠹及云南纵坑切梢小蠹为害较为严重。

1.2 研究方法

1.2.1 材料 在 15 年生云南松人工林内, 通过前期的样地调查及蛀干害虫引诱剂引诱实验 (所诱小蠹虫经室内鉴定), 确定具有横坑切梢小蠹及云南纵坑切梢小蠹。在小蠹虫为害期 (10—11 月) 根据外观特征分别选择受小蠹虫蛀梢和蛀干的云南松, 每组处理各选择 10 株, 以健康无虫的云南松作为对照 (表 1)。

表 1 云南松样株特征

处理	样株参数 (平均值)				样株数 / 株
	胸径 / cm	树高 / m	枝梢为害 率 %	0~2 m 树干 蛀孔数 / 个	
健康树 (CK)	9.3	5.6	0	0	10
小蠹虫蛀梢树	8.5	5.3	19	0	10
小蠹虫蛀干树	9.5	5.6	52	16	10

1.2.2 气体交换的测定 2007年 10—11月选择晴朗无风的上午 9:00—11:30 下午 15:00—17:00 采用 LI-6400 光合作用测定仪分别测定选定样株的当年生针叶净光合速率等光合指标, 选择 4 个方位、不同枝梢的中下层针叶进行活体测量。每组处理中每棵树重复测量 3 次, 取平均值。为了尽可能消除环境误差, 设定光强 PAR 为 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $390\pm 5\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 温湿度采用自然状态。实验采用不同处理组样株交替进行测量以避免环境因素变化对结果的影响。水分利用效率 (WUE) 按公式计算: $WUE = P_n / T_r$; 气孔限制值 (L_s) $= 1 - C_i/C_a$ [16-17]。叶室采用 6400-07 针叶叶室, 叶面积测定使用 Li3000A 叶面积仪。

1.2.3 叶绿素荧光测定 荧光参数的测定用植物荧光分析仪 (PAM-2100 WALZ, 德国)。上午 9:00—11:00 点测定选定样株的当年生针叶。首先用多层黑色塑料袋套住待测针叶, 充分暗适应 1 h 后针叶照射检测光 (PPFD 为 $0.12\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 600 Hz) 后测得初始荧光 F_o 和最大荧光 F_m , 光化光强 (AL) 设为 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, F_t 稳定后照射饱和脉冲光 (PPFD 为 $3\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 0.8 s, 1 个脉冲)。测量时针叶并拢充分展平。计算公式为: $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$; $F_v/F_o = (F_m - F_o)/F_o$ [17-18]。

1.2.4 针叶光合色素含量测定 采用浸提法 [19], 用 UV-800 紫外分光光度计测定叶片单位鲜质量的

叶绿素、类胡萝卜素含量。每组测定 10 株, 每株树针叶多点取样混合。

1.2.5 数据分析 采用 SPSS13.0 进行数据分析。不同处理的云南松叶片气体交换参数、光合色素含量、叶绿素荧光参数的影响采用单因素方差分析 (One-Way ANOVA), 多重比较采用 Duncan 法。

2 结果与分析

2.1 云南松受小蠹虫攻击后针叶光合色素的变化

云南松在横坑切梢小蠹、云南纵坑切梢小蠹的蛀梢阶段和蛀干阶段, 针叶内各光合色素含量显著下降 (表 2)。与健康云南松相比, 受 2 种小蠹虫蛀梢和蛀干为害的针叶叶绿素含量分别下降了 57% 和 88%, 组间差异显著 ($P < 0.05$); 叶绿素 a/b 的比值以蛀梢组最高, 其次为健康组和蛀干组, 说明受小蠹虫蛀梢为害阶段, 针叶捕光蛋白色素复合物的降解程度要显著高于光合反应中心叶绿素 a 的降解程度, 且受小蠹虫蛀干为害阶段, 针叶捕光蛋白色素复合物的降解程度要显著低于光合反应中心的降解程度。蛀干组类胡萝卜素含量比蛀梢组略高, 其下降幅度分别为 41% 和 46%, 降幅均小于叶绿素, 表现出与叶绿素变化不同的特点。从云南松针叶的颜色变化观察, 健康云南松受到小蠹的蛀梢、蛀干为害后, 针叶颜色是从深绿色到浅绿色再到黄绿色的变化过程, 这与叶绿素含量的变化规律是一致的。

表 2 云南松受小蠹虫攻击后针叶光合色素的变化

$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$

处理	叶绿素 a	叶绿素 b	叶绿素 (a + b)	类胡萝卜素	叶绿素 a/b
健康 (CK)	5.91 ± 0.08A	3.29 ± 0.06A	9.19 ± 0.13A	3.90 ± 0.01A	1.80 ± 0.02A
小蠹虫蛀梢	2.51 ± 0.03B	1.37 ± 0.02B	3.88 ± 0.03B	2.10 ± 0.01B	1.83 ± 0.04B
小蠹虫蛀干	0.73 ± 0.03C	0.43 ± 0.02C	1.15 ± 0.05C	2.30 ± 0.01C	1.70 ± 0.01C

注: 同列中不同字母表示数据间 Duncan 多重比较差异显著 ($P < 0.05$, $n = 10$)。

2.2 云南松受小蠹虫攻击后针叶气体交换参数的变化

云南松在横坑切梢小蠹、云南纵坑切梢小蠹的蛀梢阶段和蛀干阶段, 针叶净光合速率分别下降了 31% 和 65% (表 3), 方差分析及 Duncan 多重比较显示: 蛀干害虫为害对云南松净光合速率、气孔导度及蒸腾速率的影响具有显著差异, 相比健康或被蛀梢为害的云南松, 云南松被蛀干为害后引起了针叶胞间 CO_2 浓度的部分积累, 差异显著 ($P < 0.05$), 结合针叶气孔限制值 (L_s) 分析表明 (表 3): 云南松受小蠹虫蛀梢、蛀干为害后, 针叶净光合速率降低是由叶

肉细胞中光合作用有关的酶活性下降引起的, 气孔因素不是引起针叶净光合速率下降的主要限制因素, 针叶气孔导度的下降是为了减少针叶蒸腾引起水分的损失。结果反映了 2 种小蠹虫从蛀梢为害转移到蛀干为害后, 云南松树势的进一步衰弱。

2.3 云南松受小蠹虫蛀害针叶光合生理主要影响因子的相关性分析

云南松在横坑切梢小蠹、云南纵坑切梢小蠹的蛀梢阶段和蛀干阶段, 表现出针叶净光合速率的变化与各主要生理生态因子的相关性发生了不同程度的变化。在固定光强和 CO_2 浓度的条件下, 通过简

单相关性分析表明: 3组不同健康状况(健康、蛀梢、蛀干)的云南松针叶净光合速率与气孔导度, 胞间 CO₂ 浓度, 蒸腾速率均表现出不同程度的显著或极显著相关关系(表 4~6), 净光合速率与气孔导度、

蒸腾速率成显著正相关关系, 与胞间 CO₂ 浓度呈显著负相关关系。由于受小蠹虫不同蛀害后, 云南松针叶净光合速率与气孔导度, 胞间 CO₂ 浓度, 蒸腾速率表现出了并不一致的相关系数和显著性水平。

表 3 云南松受小蠹虫攻击后针叶气体交换参数的影响

主要光合指标	小蠹虫不同攻击阶段		
	健康 (CK)	小蠹虫蛀梢	小蠹虫蛀干
净光合速率 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	3.319 ± 0.731 a	2.304 ± 0.745 b	1.173 ± 0.773 c
气孔导度 / ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.042 ± 0.011 a	0.028 ± 0.012 b	0.016 ± 0.011 c
胞间 CO ₂ 浓度 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	257.907 ± 24.029 a	270.177 ± 39.030 a	305.051 ± 67.188 b
蒸腾速率 / ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.928 ± 0.226 a	0.612 ± 0.289 b	0.298 ± 0.162 c
气孔限制值	0.364 ± 0.059 a	0.335 ± 0.095 a	0.250 ± 0.157 b
水分利用效率 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	4.033 ± 0.690 a	4.730 ± 1.404 a	3.748 ± 2.011 a

注: 表中数据为所有时段测得数据的平均值 ± 标准误差, 同行中不同字母表示不同处理间 Duncan 多重比较差异显著 ($P < 0.05$, $n = 10$)。

表 4 健康云南松 (CK) 针叶光合生理主要影响因子的相关性分析

因子	气孔导度	胞间 CO ₂ 浓度	蒸腾速率	叶面蒸气压亏缺	气温	相对湿度	净光合速率
气孔导度	0.982**	0.841*	0.666*	0.257	-0.355	0.530*	0.814**
胞间 CO ₂ 浓度	0.219	0.951*	-0.285	-0.433*	0.390	-0.527*	-0.935**
蒸腾速率	0.510**	0.121	0.966**	-0.116	0.389	-0.465*	-0.166
叶面大气蒸气压亏缺	-0.324	0.028	0.595*	0.993**	0.868	-0.836*	-0.380
气温	-0.247	0.092	0.626*	0.959**	0.981*	0.692*	0.288
相对湿度	0.263	-0.052	-0.628**	-0.952**	-0.869*	0.981*	-0.455*
净光合速率 P _n	0.748**	-0.437*	0.384*	-0.300	-0.274	0.233	0.975**

注: 主对角线上为复相关系数, 其左下方为简单相关系数, 右上方为偏相关系数; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$; 下同。

表 5 云南松在小蠹虫蛀梢期针叶光合生理主要影响因子的相关性分析

因子	气孔导度	胞间 CO ₂ 浓度	蒸腾速率	叶面蒸气压亏缺	气温	相对湿度	净光合速率
气孔导度	0.982**	0.407*	0.871**	0.143	-0.396	0.180	0.302
胞间 CO ₂ 浓度	-0.182	0.573	-0.284	0.003	0.112	0.010	-0.354
蒸腾速率	0.830**	-0.083	0.986**	-0.257	0.526*	-0.360	0.151
叶面大气蒸气压亏缺	-0.131	0.291	0.402*	0.997**	0.895*	-0.895**	-0.019
气温	-0.066	0.269	0.467**	0.978**	0.992**	0.723**	-0.016
相对湿度	0.093	-0.270	-0.420*	-0.973**	-0.923**	0.988**	0.158
净光合速率	0.860**	-0.395*	0.564**	-0.448	-0.372	0.424*	0.942**

表 6 云南松在小蠹虫蛀干期针叶光合生理主要影响因子的相关性分析

因子	气孔导度	胞间 CO ₂ 浓度	蒸腾速率	叶面蒸气压亏缺	气温	相对湿度	净光合速率
气孔导度	0.967**	0.229	0.805**	-0.575**	0.430	-0.337	0.194
胞间 CO ₂ 浓度	-0.215	0.818**	0.133	0.425	-0.318	0.531*	-0.754**
蒸腾速率	0.888**	-0.329	0.960**	0.202	-0.153	-0.079	0.316
叶面大气蒸气压亏缺	-0.345	0.216	0.017	0.992**	0.855**	-0.823**	0.380
气温	-0.154	-0.327	0.181	0.946**	0.976**	0.474*	-0.156
相对湿度	0.290	0.208	-0.050	-0.953**	-0.872**	0.978**	0.619**
净光合速率	0.725**	-0.610**	0.742**	-0.155	0.035	0.217	0.929**

进行偏相关分析, 结果表明: 健康云南松净光合速率与气孔导度表现极显著正相关 ($R = 0.814^{**}$), 与胞间 CO₂ 浓度呈极显著负相关 ($R = -0.935^{**}$), 与相对湿度也呈显著负相关 ($R = -0.455^{*}$); 受蛀梢为害的云南松针叶净光合速率与各生理生态因子均未表现出显著的相关性; 受蛀干为害的云南松针叶净

光合速率与胞间 CO₂ 浓度呈极显著的负相关 ($R = -0.754^{**}$), 与相对湿度呈极显著正相关 ($R = 0.619^{**}$)。偏相关分析说明净光合速率的变化是多因子共同作用的结果。复相关分析也表明, 净光合速率与各因子之间以及各因子与其它因子之间的相关性均达到极显著水平, 进一步说明光合作用是植物本

身生理因子和环境生态因子共同作用的复杂过程。根据相关关系建立回归方程如表 7

表 7 云南松在小蠹虫不同蛀害期针叶净光合速率与主要生理生态因子的回归分析

处理	回归方程	(复)相关系数 R^2 及显著水平
健康无虫 (CK) $P_n = 73.628$	$Cond - 0.019C_i + 5.058$	0.938*
小蠹虫蛀梢 $P_n = 53.515$	$Cond + 0.029RH - 0.01C_i + 0.232$	0.884*
小蠹虫蛀干 $P_n = 3.437$	$Tr - 0.003C_i + 0.098RH + 1.135Vpd - 3.992$	0.857*

注 P_n —净光合速率, $Cond$ —气孔导度, C_i —胞间 CO_2 浓度, RH —相对湿度, Tr —蒸腾速率, Vpd —叶面蒸气压亏缺。

2.4 云南松受小蠹虫蛀害后针叶叶绿素荧光参数的变化

图 1 表明: 云南松在横坑切梢小蠹、云南纵坑切梢小蠹的蛀梢阶段引起了针叶 F_o 降低, 而蛀干为害后针叶 F_o 又有小幅上升, 但 3 组云南松针叶 F_o 差异不显著; 云南松受蛀梢、蛀干为害后其 F_m 、 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均出现显著下降 ($P < 0.05$), 对照 F_v/F_m 为 0.804 ± 0.016 被 2 种小蠹虫蛀梢和蛀干后 F_v/F_m 分别为 0.741 ± 0.020 和 0.640 ± 0.110 。可以看出, 云南松受两种小蠹虫“胁迫”后引起了针叶 PSII 叶绿素最大光化学效率的显著降低, 且从小蠹虫蛀梢阶段发展到蛀干阶段, 针叶光抑制不断加重, 最终影响了寄主云南松针叶的光合作用。

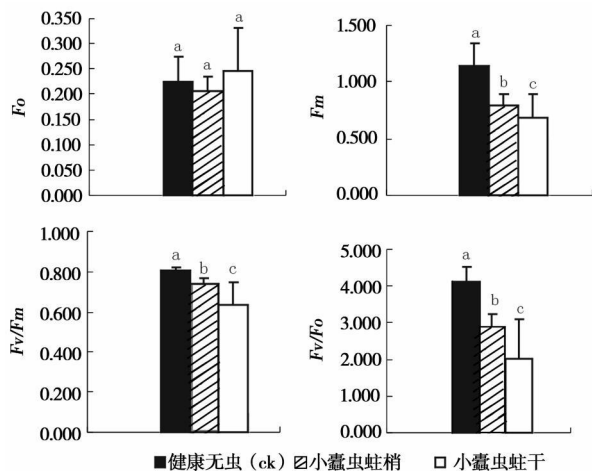


图 1 2 种小蠹虫为害对云南松针叶叶绿素荧光参数的影响

3 小结与讨论

(1) F_v/F_o 、 F_v/F_m 是个稳定的研究植物胁迫反应常用的参数, F_v/F_o 表示光反应中心 PSII 的潜在活性^[17-18, 20], F_v/F_m 是指开放的 PSII 反映中心捕

获激发能的效率。在非胁迫条件下 C_3 植物健康叶片的 F_v/F_m 均在 0.80~0.85 之间^[17], 云南松受横坑切梢小蠹、云南纵坑切梢小蠹蛀梢和蛀干影响后针叶 F_v/F_o 、 F_v/F_m 均显著低于对照, 表明寄主受小蠹虫蛀梢和蛀干为害后针叶最大光能转化效率下降, 发生了不同程度的光抑制, 针叶光合机构受到了一定程度的损伤。叶绿素是光合作用的光敏催化剂, 与光合作用密切相关, 其含量和比例是植物适应和利用环境因子的重要指标。云南松受小蠹虫蛀害后针叶光合色素的合成能力显著下降, 净光合速率在蛀梢期和蛀干期分别下降了 31% 和 65%, 严重影响了针叶对森林生态系统 CO_2 的同化作用, 但林分中小蠹虫特别是次期性小蠹喜欢攻击亚健康林木的特性又有利于加速森林生态系统物质循环, 在森林生态系统中发挥着重要作用。因此, 关于寄主受蠹害后光合作用的动态变化还有待进一步研究。

(2) 净光合速率的变化趋势是由各主要生理生态因子综合作用的结果, 植物在不同的发育阶段各生理生态因子的影响可能各不相同, 甚至效应完全相反^[17]。刘悦秋等^[20] 研究认为, 异株荨麻的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度间的相关性关系因不同的遮荫条件而不同。本实验中, 云南松在小蠹虫蛀梢和蛀干期, 针叶光合生理生态因子之间的相关关系表现不同, 这种生理生态因子之间的相互影响和制约可能受小蠹虫为害程度和方式的不同而不同。根据 Farquhar^[17] 对净光合速率下降的气孔因素与非气孔因素的判定方法, 云南松受小蠹虫为害后, 与针叶光合同化作用相关的酶活性下降是引起净光合速率显著下降的主要制约因素。同时云南松受小蠹虫蛀梢和蛀干为害后蒸腾速率和气孔导度显著下降, 这必然会引起云南松对水分的拉力下降, 但针叶通过调节气孔导度来减少蒸腾耗水, 这在干季 (10 月至次年 4 月份) 保持云南松抗性可能具有重要的生态学意义。

(3) 寄主植物在受昆虫为害或感染病原菌后, 会损害寄主分生组织及顶端优势, 减少对光能的利用, 从而导致寄主植物对昆虫抵抗力的下降^[21-23]。特别是松科植物在应对小蠹虫等蛀干害虫为害时, 会主动分泌松脂等抵御物质, 并消耗大量的能量^[24-26]。云南松受横坑和纵坑切梢小蠹等小蠹蛀梢为害和蛀干为害导致的针叶光合同化力大幅下降, 这在某种程度上极大地削弱了寄主云南松的树势。因此, 横坑切梢小蠹及云南纵坑切梢小蠹的蛀

梢、蛀干为害导致的寄主云南松树势下降必为其成功蛀干繁殖创造合适的条件,也将为其它次期性害虫的为害提供合适的寄主。

参考文献:

- [1] 《云南松》编委会, 金振洲, 彭 鉴. 云南松 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 2004
- [2] 云南林业科学研究所. 云南主要树种造林技术 [M]. 昆明: 云南人民出版社, 1985 3- 8
- [3] Ye H, Ding X S. Impacts of *Tamias minor* on distribution and reproduction of *Tamias piniperda* (Col., Scolytidae) on the trunk of the living *Pinus yunnanensis* trees [J]. J Appl Ent 1999 123 330 - 333
- [4] 叶 辉. 纵坑切梢小蠹对云南松蛀害研究 [J]. 昆虫学报, 1999, 42(4): 394- 400
- [5] Kirkendall L R, Faccoli M, Ye H. Description of the Yunnan shoot borer *Tamias yunnanensis* Kirkendall & Faccoli sp. n. (Curculionidae: Scolytinae), an unusually aggressive pine shoot beetle from southern China with a key to the species of *Tamias* [J]. Zootaxa 2008, 1819: 25- 39
- [6] Långström B, Li L S, Liu H P. Shoot feeding ecology of *Tamias piniperda* and *T. minor* (Col., Scolytidae) in southern China [J]. J Appl Ent 2002 126 1- 10
- [7] 叶 辉, 吕 军, Francois Lieutier. 云南横坑切梢小蠹生物学研究 [J]. 昆虫学报, 2004 47(2): 223- 228
- [8] Ye H. Mass attack by *Tamias piniperda* L. (Col., Scolytidae) on *Pinus yunnanensis* tree in the Kunming region, southwestern China [C] // Proceedings Integrating Cultural Tactics into the Management of Bark Beetle and Replantation Pests. USDA Forest Service General Technical Report NE-286, 1997: 225- 227
- [9] Martikainen P, Kouki J, Heikkala O, et al. Effects of green tree retention and prescribed burning on the crown damage caused by the pine shoot beetles (*Tamias* spp.) in pine dominated timber harvest areas [J]. J Appl Entomol 2006 130(1): 37- 44
- [10] Långström B, Li L S, Liu H P, et al. Shoot feeding ecology of *Tamias piniperda* and *T. minor* (Col., Scolytidae) in southern China [J]. Journal of Applied Entomology, 2002 126 333- 342
- [11] Långström B. Life cycles and shoot feeding of the pine shoot beetles [J]. Studia Forestalia Suecica 1983, 163 1- 29
- [12] 路荣春, 王鸿斌, 张 真, 等. 利用云南松挥发性化学物质监测和防治云南纵坑切梢小蠹的研究进展 [J]. 西北林学院学报, 2008 23(2): 124- 128
- [13] 张 理. 治理纵坑切梢小蠹新思路 [J]. 云南林业, 2002 23(2): 18- 19
- [14] 刘宏屏, 蒋昭龙, 赵兴贵, 等. 云南松纵坑切梢小蠹成虫扬飞期测报研究 [J]. 云南林业科技, 1995(1): 52- 56
- [15] 李丽莎, 王海林, 柴秀山, 等. 纵坑切梢小蠹综合防治研究 [J]. 云南林业科技, 1994(4): 29- 37, 49
- [16] 童 平, 杨世民, 马 均, 等. 不同水稻品种在不同光照条件下的光合特性及干物质积累 [J]. 应用生态学报, 2008, 19(3): 505- 511
- [17] 许大全. 光合作用效率 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002
- [18] Nippert J B, Duursma R A, Marshall J D. Seasonal variation in photosynthetic capacity of montane conifers [J]. Functional Ecology, 2004 18: 876- 886
- [19] 李合生, 孙 群, 赵世杰, 等. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134- 138
- [20] 刘悦秋, 孙向阳, 王 勇, 等. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响 [J]. 生态学报, 2007, 27(8): 3457- 3464
- [21] Morse L J, Faeth SH, Day T A. Neotrophoderm interactions with a wild grass are driven mainly by endophyte haplotype [J]. Functional Ecology, 2007 21: 813- 822
- [22] 马建平, 冀宪领, 牟志美. 黄化型萎缩病对桑树光合特性的影响 [J]. 蚕业科学, 2007 33(3): 452- 455
- [23] Cobb N S, Trotter R T, Whitham T G. Long-term sexual allocation in herbivore resistant and susceptible piñon pine (*Pinus alulis*) [J]. Oecologia 2002 130: 78- 87
- [24] Byers J A. Chemical ecology of bark beetles [J]. Experientia 1989 45: 271- 283
- [25] Kolb T E, Guenard N, Hofstetter R W, et al. Attack preference of *Ips pini* on *Pinus ponderosa* in northern Arizona: tree size and bole position [J]. Agricultural and Forest Entomology, 2006 8 295- 303
- [26] Franceschi V R, Krokene P, Christiansen E, et al. Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests [J]. New Phytologist 2005, 167 353- 376