

# 杨小舟蛾产卵行为对 2 种黑杨派无性系叶片的营养物质及抗性物质的影响

郭丽<sup>1,2</sup>, 刘福<sup>1</sup>, 王越<sup>3</sup>, 孔祥波<sup>1</sup>, 张苏芳<sup>1</sup>, 李如华<sup>1</sup>, 张真<sup>1\*</sup>

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091; 2. 邢台学院生物科学与工程学院, 河北 邢台 054001; 3. 国家林业和草原局森林和草原病虫害防治总站, 辽宁 沈阳 110034)

**摘要:** [目的] 以 2 种黑杨派无性系为研究对象, 观察杨小舟蛾产卵后产卵植株和邻近植株对幼虫生长的影响并测定各处理叶片营养物质和次生代谢物质的含量变化, 探讨 2 种黑杨派无性系在杨小舟蛾产卵后是否产生诱导抗性。 [方法] 杨小舟蛾在欧美杨 108 号 (108 杨) 和欧美杨 111 号 (111 杨) 产卵后, 观察幼虫取食产卵植株、邻近植株和对照植株叶片的存活状况, 再分别测定 3 种处理叶片的可溶性糖、全 N、游离氨基酸、单宁和总酚 5 个指标的含量变化, 研究 2 种黑杨派无性系诱导抗性的产生情况。 [结果] 取食 2 种黑杨派无性系 3 种处理叶片的幼虫存活率均差异不显著。108 杨的产卵植株和邻近植株的可溶性总糖含量均显著低于对照; 111 杨的产卵植株和邻近植株的二糖和全 N 含量均显著低于对照植株, 且产卵植株的游离氨基酸含量显著低于对照, 同时, 108 杨邻近植株的游离氨基酸总量显著高于产卵植株和对照; 111 杨的产卵和邻近植株的总糖/全 N 值都显著高于对照。108 杨产卵植株的单宁和总酚含量都显著高于对照, 而邻近植株的二者含量与对照差异不显著。111 杨产卵植株的单宁和总酚含量都显著高于对照; 同时邻近植株的单宁含量显著高于对照, 而总酚含量与对照差异不显著。 [结论] 杨小舟蛾产卵使 2 种黑杨派无性系的产卵植株和邻近植株的营养物质含量都发生改变并且次生代谢物质含量不同程度增加。所以, 2 种黑杨派无性系的产卵和邻近植株都产生了一定的诱导抗性。

**关键词:** 黑杨派无性系; 杨小舟蛾; 产卵; 营养物质; 次生代谢物质; 诱导抗性

**中图分类号:** S763.3

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-1498(2019)02-0009-08

植物在受到昆虫侵袭时会通过调节体内化学物质的组成和数量来降低其营养水平, 从而对昆虫的取食产生拮抗<sup>[1]</sup>, 这些化学物质包括蛋白质、糖、氮、叶绿素等生理物质<sup>[2-4]</sup>。营养物质和次生代谢物质是植物化学防御系统的重要屏障, 已经在多种寄主与害虫间被证实, 如南美斑潜蝇<sup>[5]</sup> (*Liriomyza huidobrensis* Blanchard)、松墨天牛<sup>[6]</sup> (*Monochamus alternatus* Hope)、绿盲蝽<sup>[7]</sup> (*Apolygus lucorum* Meyer-Dür) 等昆虫在危害其寄主时, 寄主叶片中的可溶性糖、蛋白质含量等物质均发生了变化, 并且变化与危害程度也有一定的关系。通常植物在遭受植食性昆虫为害后, 能通过自身的生理、生化及形态特征等多方面的变化而产生诱导抗性<sup>[8]</sup>, 如烟粉虱 (*Bemisia tabaci* (Gennadius)) 取食可引起辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 的营养物质和抗性物质含量向着有利于提

高抗虫性的方向改变<sup>[9]</sup>。在害虫攻击寄主植物的过程中, 昆虫产卵可作为早期受损信号诱导植株产生直接或间接抗性<sup>[10]</sup>。有研究表明, 在豌豆 (*Pisum sativum* L.) 豆荚中, 豌豆象鼻虫 (*Bruchus pisorum* L.) 产卵会触发未分化细胞的生长, 导致卵从叶片表面抬升, 增加了卵干燥、被捕食或从豆荚上脱落的风险<sup>[11]</sup>, 这些产卵诱导的反应目的是去掉或杀死植物上的卵来避免卵孵化出幼虫造成的伤害<sup>[12-13]</sup>, 这都属于直接抗性, 由卵块沉积物诱导的进一步直接抗性是已经产卵和邻近产卵的叶片对产卵雌虫形成威慑<sup>[14]</sup>。产卵作为激发子有能力诱导植物挥发物, 已经证实带有卵块的豆科植物、榆树叶片和松针的萜类挥发物在数量和质量上都有变化<sup>[15-17]</sup>。比起被严重侵染的叶片, 榆黄萤叶甲 (*Xanthogaleruca luteola* Müller) 雌虫更喜欢在未侵染的叶片上产

收稿日期: 2018-08-01 修回日期: 2018-12-24

基金项目: 林业公益性行业科研专项 (201504302)

\* 通讯作者: 张真, 研究员, 主要研究方向: 昆虫生态学. E-mail: zhangzhen@caf.ac.cn

卵<sup>[18]</sup>;再者,被卵块沉积物诱导产生的间接抗性包括挥发物的释放或产卵叶片表面化学物质的改变从而吸引卵寄生蜂,如欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)松枝在叶蜂(*Diprion pini* (L.))产卵后能释放挥发物吸引卵寄生蜂(*Chrysonotomyia ruforum* (Krausse))<sup>[19]</sup>。相似的三级营养关系在榆树(*Ulmus* spp.)<sup>[20]</sup>和菜豆(*Phaseolus vulgaris* Linn.)<sup>[21]</sup>上都已发现。另外,已有实验证实与产卵叶片邻近的未产卵叶片确实表现出了系统性的诱导抗性<sup>[20-22]</sup>。

杨小舟蛾(*Micromelalopha sieversi* (Staudinger))属于鳞翅目(Lepidoptera)舟蛾科(Notodontidae),该虫产卵量较大,以幼虫群集啃食叶片为主,危害严重时常在短期内将一片杨树林叶子吃光,是危害杨树最严重、治理最困难的害虫之一。近年来,围绕该虫开展了相关研究,包括羽化节律及其影响因子等方面<sup>[23]</sup>。昆虫产卵可以作为寄主植物产生抗性的一个信号,但是关于产卵后植株内含物的含量如何变化少有报道,并且产卵是否会诱导邻近植株产生抗性也未见报道。基于此,笔者选取杨树与杨小舟蛾为研究对象,其中,杨树以欧美杨108号(108杨)(*Populus × euramericana* ‘Guariento’)和欧美杨111号(111杨)(*P. × euramericana* ‘Bellotto’)作为模式寄主,前人研究发现杨小舟蛾对108杨和111杨具有不同的产卵选择性<sup>[24]</sup>。通过杨小舟蛾的产卵处理,观察产卵植株和邻近植株对幼虫生长的影响,并测定各处理叶片内含物的含量变化,分析产卵植株以及与产卵植株邻近的植株是否产生诱导抗性,从寄主生理层面上揭示杨小舟蛾产卵能引起杨树产生抗性,为今后进一步探讨产卵行为与寄主抗性的关系奠定基础,并为该虫的综合治理提供新的视角和思路。

## 1 供试材料

### 1.1 植物材料

实验选用杨树品种为黑杨派无性系欧美杨108号(108杨)和欧美杨111号(111杨),杨树枝条采自北京市大兴区林业站苗圃(10年生108杨、107杨和111杨混交林),3月份将当年生扦插苗种植在装有营养土的花盆中,在室外进行栽培,定期浇水、除草、人工除虫(未喷施农药),8月份将生长基本一致的植株搬入实验室进行杨小舟蛾产卵实验。

### 1.2 供试虫源

实验所需杨小舟蛾蛹于2017年8月采自山东

省平阴县10年生108杨树林。虫蛹采回后将雌、雄蛹单头分开放置于培养箱(温度 $(28 \pm 1)^\circ\text{C}$ ,湿度 $(50 \pm 1)\%$ ,光照L:D=16:8)待羽化。

## 2 试验方法

### 2.1 不同处理植株的设置

在一个实验室内搭建 $0.75\text{ m} \times 0.75\text{ m} \times 1.5\text{ m}$ (长×宽×高)的养虫笼2个,每个养虫笼放入4株108杨(盆栽扦插苗,树高、叶量基本一致的样本)分别作为产卵植株和邻近植株,植株相距约50 cm。同时在另一实验室内搭建同样大小的养虫笼,放入4株对照植株。2个实验室条件都是自然光周期、温度 $(26 \pm 2)^\circ\text{C}$ 、湿度 $(50 \pm 5)\%$ 。111杨采用同样的设置方法。

### 2.2 产卵处理

将20对刚羽化的杨小舟蛾雌雄虫放入待产卵植株的养虫笼内,自由交配产卵,在卵期(72 h)即将结束后采集带有卵块的叶片,同时采集邻近植株和对照植株对应部位的叶片。将叶片烘干过筛(60目)待用,用于测定叶片可溶性糖、全N、游离氨基酸、总酚和单宁含量,共设3个重复。

### 2.3 幼虫取食产卵植株、邻近植株和对照植株的存活率

产卵植株自然孵化出的幼虫继续取食(50头),另外对邻近和对照植株接同龄幼虫(50头)喂养,在叶片接近吃光时统计幼虫存活数量。108杨和111杨的接虫方法相同。

### 2.4 测定方法

2.4.1 可溶性糖含量的测定 参照郝学宁<sup>[25]</sup>的方法,准确称取样品0.20 g于25 mL容量瓶中,加蒸馏水25 mL,超声波震荡2 h,冷却后离心( $10\ 000\text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ ,5 min)取上清液待上机。仪器为Waters 2695液相色谱系统,色谱柱为sugar-pak 1,流动相为水(流速 $0.6\text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$ ),检测器为示差检测器,柱温 $70^\circ\text{C}$ 。

2.4.2 全N含量测定 参照章平泉等<sup>[26]</sup>的方法,准确称取样品0.20 g于消解管,先加入2粒混合催化剂片(硫酸钾:硫酸铜=10:1),再加入15 mL  $\text{H}_2\text{SO}_4$ ,静置过夜,第2天在DK20凯氏消化炉中消解,冷却后使用UK152全自动凯氏定氮仪测定全N含量。

2.4.3 游离氨基酸含量测定 参照何轶等<sup>[27]</sup>的方法,准确称取样品0.20 g于25 mL容量瓶中,加蒸馏

水 25 mL,超声波震荡 2 h,冷却后离心(10 000 r · min<sup>-1</sup>, 5 min)取上清液待上机。取上清液 10 μL,用 AccQ · Fluor 试剂衍生。仪器为 Waters 2695 液相色谱系统,色谱柱为 AccQ · Tag aa 分析柱(3.9 mm × 150 mm),流动相 A 为 140 mmol · L<sup>-1</sup> NaAc 溶液(17 mmol · L<sup>-1</sup> 三乙胺, pH = 4.95),流动相 B 为 60% 乙晴水溶液(60:40),梯度洗脱,流速 1 mL · min<sup>-1</sup>;检测器:荧光, Ex250, Em395 gain 10。

**2.4.4 单宁含量测定 Folin-Donis 比色法(FD法)**<sup>[28]</sup>。准确称取干燥粉碎后的杨树叶片 0.2 g 放入 50 mL 三角瓶中,用 10 mL 70% 乙醇在 90℃ 水浴中反复提取 4 次,每次冷却后离心取上清液,最后滤液合并后用 70% 乙醇定容,待用。样品滤液经处理后于 680 nm 测 OD 值,同时用单宁酸制作标准曲线。

**2.4.5 总酚含量测定 Folin-Cioealteu 比色法(FC法)**<sup>[29]</sup>。将叶片在液氮中磨碎,称取叶片样品 1.0 g 于 150 mL 三角瓶中,加入 70% 乙醇 100 mL,超声波震荡 1 h,取下静置过滤上清液,并用 70% 乙醇定容到 100 mL 容量瓶中待测。样品粗提液经处理后于 760 nm 下测 OD 值,同时用没食子酸制作标准曲线。

## 2.5 统计方法

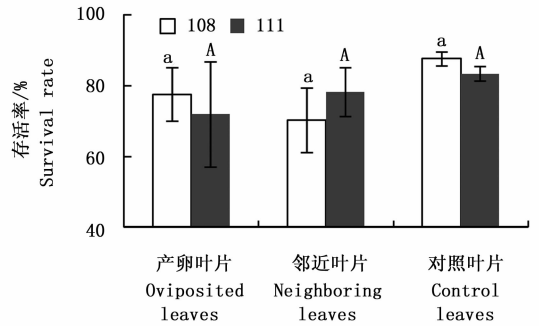
采用 Spss 19.0 统计软件进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)和多重比较(LSD),Duncan 方法进行样本间差异显著性分析,利用 Excel 2007 作图。

## 3 结果与分析

### 3.1 108 杨和 111 杨各处理的幼虫存活率比较

图 1 表明:杨小舟蛾幼虫分别取食 108 杨和 111

杨产卵植株、邻近植株和对照植株的叶片,幼虫存活率均差异不显著。



注:不同小写字母表示 108 杨不同处理间差异显著,不同大写字母表示 111 杨不同处理间差异显著( $p < 0.05$ )。下同。  
Note: Different lowercase letters indicate a significant difference between different treatments of '108', while different capital letters indicate a significant difference between different treatments of '111' ( $p < 0.05$ ). The same below.

图 1 108 杨和 111 杨不同处理的幼虫存活率  
Fig. 1 The survival rate of larvae in different treatments of '108' and '111'

### 3.2 108 杨和 111 杨各处理的可溶性糖含量分析

108 杨产卵植株和邻近植株的可溶性总糖的含量均显著低于对照植株;但产卵和邻近植株的多糖、葡萄糖、果糖和二糖的含量与对照植株均差异不显著;三糖只在产卵植株和邻近植株中检测到(表 1)。

111 杨产卵植株的可溶性总糖含量显著低于邻近植株,但产卵和邻近植株与对照植株均差异不显著;产卵和邻近植株的二糖含量均显著低于对照植株,果糖和葡萄糖含量均与对照差异不显著;邻近植株的多糖含量显著高于产卵植株,但与对照差异不显著;111 杨的 3 种处理中都未检测到三糖(表 2)。

表 1 108 杨不同处理的可溶性糖含量

Table 1 The content of soluble sugar in different treatments of '108'

mg · g<sup>-1</sup>

不同处理 Different treatments	多糖 Polysaccharide	三糖 Trisaccharide	二糖 Disaccharide	葡萄糖 Glucose	果糖 Fructose	总糖 Total sugar
产卵植株 Oviposited plants	150.40 ± 21.27 a	0.65 ± 0.65 a	18.49 ± 6.97 a	10.32 ± 4.94 a	18.34 ± 5.92 a	198.19 ± 4.33 b
邻近植株 Neighboring plants	160.49 ± 7.97 a	0.75 ± 0.75 a	17.78 ± 5.29 a	5.75 ± 1.47 a	16.48 ± 1.91 a	201.25 ± 2.66 b
对照植株 Control plants	167.70 ± 0.75 a	0 a	16.70 ± 0.16 a	10.87 ± 0.07 a	19.89 ± 0.16 a	215.15 ± 1.03 a

注:同列数据后不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。下同。

Note: Values with different small letter within the same line have significant difference ( $p < 0.05$ ). The same below.

表 2 111 杨不同处理的可溶性糖含量

Table 2 The content of soluble sugar in different treatments of '111'

mg · g<sup>-1</sup>

不同处理 Different treatments	多糖 Polysaccharide	三糖 Trisaccharide	二糖 Disaccharide	葡萄糖 Glucose	果糖 Fructose	总糖 Total sugar
产卵植株 Oviposited plants	162.15 ± 15.67 b	0	8.21 ± 1.48 c	11.86 ± 3.25 a	15.28 ± 1.65 a	197.51 ± 13.27 b
邻近植株 Neighboring plants	206.21 ± 3.95 a	0	15.29 ± 1.69 b	7.96 ± 1.23 a	14.88 ± 0.59 a	244.33 ± 4.02 a
对照植株 Control plants	167.70 ± 10.61 ab	0	32.31 ± 1.67 a	7.14 ± 0.31 a	18.02 ± 1.00 a	225.17 ± 11.47 ab

### 3.3 108 杨和 111 杨各处理的全 N、游离氨基酸总量及总糖/全 N 分析

108 杨的产卵植株和邻近植株的全 N 含量和总糖/全 N 均与对照植株差异不显著。邻近植株的游离氨基酸总量显著高于产卵和对照植株,产卵植株与对照差异不显著(表 3)。

111 杨的产卵植株和邻近植株的全 N 含量均显著低于对照植株,总糖/全 N 均显著高于对照;产卵植株的游离氨基酸总量显著低于邻近植株和对照植株,且邻近植株与对照的差异不显著(表 4)。

表 3 108 杨不同处理的全 N、游离氨基酸总量及总糖/全 N  
Table 3 The content of total nitrogen and free amino acids and the ratio of total sugar to total nitrogen in different treatments of '108'

不同处理 Different treatments	全 N Total nitrogen /%	总糖/全 N Total sugar/ total nitrogen	游离氨基酸总量 Total free amino acids/(mg · g <sup>-1</sup> )
产卵植株 Oviposited plants	2.23 ± 0.51 a	9.29 ± 2.64 a	2.60 ± 0.33 b
邻近植株 Neighboring plants	2.80 ± 0.70 a	7.53 ± 2.10 a	7.44 ± 0.17 a
对照植株 Control plants	3.07 ± 0.23 a	7.04 ± 0.60 a	3.46 ± 0.07 b

表 4 111 杨不同处理的全 N、游离氨基酸总量及总糖/全 N  
Table 4 The content of total nitrogen and free amino acids and the ratio of total sugar to total nitrogen in different treatments of '111'

不同处理 Different treatments	全 N Total nitrogen /%	总糖/全 N Total sugar/ total nitrogen	游离氨基酸总量 Total free amino acids/(mg · g <sup>-1</sup> )
产卵植株 Oviposited plants	2.07 ± 0.48 b	9.70 ± 1.22 a	5.24 ± 0.21 b
邻近植株 Neighboring plants	2.37 ± 0.42 b	10.54 ± 1.79 a	11.33 ± 0.69 a
对照植株 Control plants	3.97 ± 0.05 a	5.67 ± 0.51 b	10.09 ± 0.59 a

### 3.4 108 杨和 111 杨各处理的单宁含量分析

108 杨产卵叶片的单宁含量显著高于对照叶片,邻近叶片的单宁含量与对照差异不显著;111 杨产卵叶片和邻近叶片的单宁含量均显著高于对照(图 2)。

### 3.5 108 杨和 111 杨各处理的总酚含量分析

108 杨和 111 杨产卵叶片的总酚含量均显著高于对照,邻近叶片的总酚含量与对照均差异不显著(图 3)。

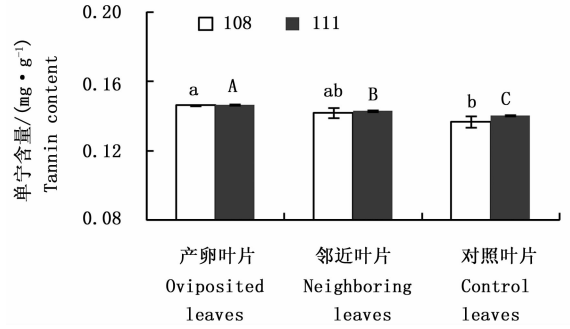


图 2 108 杨和 111 杨不同处理叶片的单宁含量  
Fig. 2 The content of tannin in the leaves of different treatments of '108' and '111'

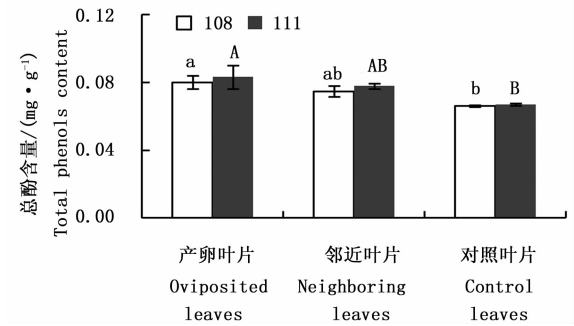


图 3 108 杨和 111 杨不同处理叶片的总酚含量  
Fig. 3 The content of total phenols in the leaves of different treatments of '108' and '111'

## 4 讨论

杨小舟蛾产卵后对产卵植株及邻近植株叶片中的可溶性糖、全 N、游离氨基酸、单宁和总酚的含量都有影响,但对 2 种黑杨派无性系的影响程度不同,其中,108 杨的产卵和邻近植株的可溶性总糖含量均显著低于对照,111 杨的产卵和邻近植株的二糖含量均显著低于对照,这说明产卵行为的确对自身和邻近植株的可溶性糖含量有影响,而且不同品系杨树在受到害虫侵袭后,体内营养物质会随之发生变化并存在差别,而可溶性糖是昆虫重要的营养物质和能量来源,能刺激昆虫取食<sup>[30]</sup>,该指标含量的降低可能减少了孵化幼虫对糖分的摄入量;同时,可溶性糖含量与树种抗虫性强弱的关系比较复杂。有研究表明,不同小麦品种对玉米象(*Sitophilus zeamais* (Motschulsky)) 的抗性<sup>[31]</sup>、不同种类葡萄对绿盲蝽的抗性指数均与可溶性糖含量相关,含量越低抗性越强<sup>[32]</sup>。瓜蚜(*Aphis gossypii* Glover) 危害寄主植物后,叶片中可溶性糖含量会显著降低<sup>[33]</sup>;绿盲

蝻危害枣树(*Zizyphus jujube* Mill.)后,叶片内可溶性糖含量随着危害程度的加重先升高后降低<sup>[7]</sup>。不同程度的机械损失使马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)针叶内的营养物质(可溶性糖)含量先降低,后逐渐恢复到原来水平<sup>[34]</sup>。因此,多数寄主植物在受到害虫攻击时,其可溶性糖含量呈现降低的趋势;但也有研究发现,美国白蛾(*Hyphantria cunea* (Drury))危害白蜡(*Fraxinus chinensis* Rosb.)、法国梧桐(*Platanus orientalis* L.)、桑树(*Morus alba* L.)、臭椿(*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle)、毛白杨(*Populus tomentosa* Carr.)和香椿(*Toona sinensis* (A. Juss.) Roem.)等园林绿化树种后,抗性高低与可溶性糖含量没有对应关系,可溶性糖含量的变化没有规律<sup>[35]</sup>。目前也有研究认为,至少在分子水平上昆虫卵块可能是微生物病原体<sup>[36]</sup>。病原菌的侵染同样会引起寄主植物营养物质的改变,如黑松(*P. thunbergii* Parl.)和马尾松接种松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner))后总糖含量呈不断下降趋势<sup>[37]</sup>。本实验中,111杨邻近植株的多糖和可溶性总糖含量均显著高于产卵植株,与对照植株差异不显著。所以,邻近植株的诱导抗性可能比产卵植株的稍差,或抗虫机制存在差别,还需要进一步的行为测定进行验证。

陈顺立等<sup>[38]</sup>研究了马尾松针叶营养物质含量与对松突圆蚧(*Hemiberlesia pitysophila* Takagi)抗性的关系发现,全N和游离氨基酸总量是与抗性关系最密切的指标,含量与抗性呈负相关关系;同时,马尾松高抗家系全N含量低于中抗和低抗家系,并随松突圆蚧的危害而降低,高抗家系降低量大于低抗家系<sup>[39]</sup>。李镇宇等<sup>[40]</sup>研究发现,油松(*P. tabulaeformis* Carr.)受到赤松毛虫(*Dendrolimus spectabilis* Butler)危害后,受害针叶的氨基酸总量及多数游离氨基酸含量降低。不同棉花品种的蛋白质含量与其对绿盲蝽的抗性存在显著负相关<sup>[41]</sup>。本研究中,108杨和111杨产卵植株中的全N、游离氨基酸总量均比对照植株的降低,同时2种黑杨派无性系邻近植株的全N含量也均比对照植株的降低,这表明2个品系杨树的产卵和邻近植株都产生了一定的诱导抗性。研究发现,不同水稻品种受到稻飞虱(*Nilaparvata lugens* Stål)危害后生理指标的变化有差别,受害稻株叶片的可溶性蛋白质、非可溶性蛋白质和蛋白质总量均下降,游离氨基酸含量的变化依品种而不同<sup>[42]</sup>。108杨和111杨邻近植株的游离氨基酸总

量都有所升高,可能是启动了与产卵植株不同的抗性机制。

目前研究发现,植物中的酚类物质与植物抗性存在相互关系。酚类物质是一类分布于植物体中的次生代谢物质,也是植物生长发育必不可少的物质<sup>[43]</sup>。单宁属于酚类化合物,是植物中一类重要的次生代谢物质和抗虫物质,可以减少植食性昆虫的取食,造成昆虫营养不良、发育缓慢及繁殖力降低<sup>[44]</sup>;单宁还可以抑制消化酶的活性并与淀粉等结合,降低昆虫对营养物质的消化和吸收<sup>[45]</sup>。瓜蚜危害寄主植物后,叶片中的单宁含量明显上升<sup>[33]</sup>。杨小舟蛾产卵后2种黑杨派无性系的单宁含量在产卵植株与邻近植株上都有所增加,其中,108杨的产卵植株单宁含量显著高于对照,111杨的产卵和邻近植株都显著高于对照。这与李会平等<sup>[46]</sup>研究发现不同杨树次生代谢物质的含量差异与天牛危害之间存在明显关系,其中,不同杨树无性系间木质部的单宁含量与其抗性呈正相关的研究结果相同。总酚含量在108杨、111杨的产卵叶片、邻近叶片较对照叶片含量有所升高,且108杨和111杨产卵植株的总酚含量均显著高于对照植株。李会平等<sup>[46]</sup>认为,杨树的酚及酚酸含量越高,对天牛的抗性越强。有研究发现,美洲黑杨不同无性系对分月扇舟蛾(*Clostera anastomosis* (L.))的抗性大小与叶片中的总酚含量呈明显正相关趋势<sup>[47]</sup>。因此,本结论说明了杨小舟蛾产卵能够诱导植株自身及相邻植株产生酚类物质,即诱导抗虫性的产生。

本研究表明,杨小舟蛾产卵行为可以在短时间内诱导寄主植物产生抗性,本实验各处理叶片是在杨小舟蛾的产卵周期(72h)结束后采集的,说明产卵后的72h内产卵植株和邻近植株在生理指标上都发生了变化。已有的研究表明,植物能够在较短的时间内启动抗虫系统,拟南芥(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.)在欧洲粉蝶(*Pieris brassicae* (Linnaeus))产卵后的3d内改变了包括防御、生长及光合作用在内的上百基因的表达<sup>[48]</sup>;此外,寄主植物在昆虫产完卵后还可通过化感作用吸引天敌,如大豆(*Glycine max* (Linn.) Merr.)受美洲蝽(*Euschistus heros* (F.))<sup>[49]</sup>、榆树(*Ulmus campestris* L.)在榆叶甲(*Xanthogaleruca luteola* (Müll.))<sup>[50]</sup>产卵后其寄生性天敌会在短时间内被寄主挥发物所吸引。本研究已经明确了产卵可以在短时间内诱导寄主植物产生抗性,但针对杨小舟蛾产卵后邻近植株与产卵植株

间的化感作用还需要深入研究,进一步完善植株间相互作用产生诱导抗性的机制。前人通过野外研究发现,在靠近同种受损个体生长的赤杨(*Alnus glutinosa* (L.))的被食率较低<sup>[51]</sup>,但植株之间相互诱导产生抗性的有效距离却很少有人报道。最新研究发现,菟丝子(*Cuscuta australis* R. Br.)缠绕的2株较远距离(>100 cm)的同种寄生时,当其中一株受到斜纹夜蛾(*Spodoptera litura* (F.))幼虫取食时,另外一株的抗虫性会增加<sup>[52]</sup>。本实验设置邻近植株的距离约50 cm,因此,杨小舟蛾产卵诱导邻近植株产生抗性的距离阈值还有待进一步研究。

另外,用2种黑杨派无性系各处理叶片喂食幼虫后的幼虫存活率均差异不显著,可能是由于扦插苗的叶片较少,叶片被食光后统计存活率不能准确反映最终的存活情况;也可能是幼虫通过自身调节应对植物成分的改变从而减少死亡率。

## 5 结论

本研究明确了杨小舟蛾在108杨和111杨上产卵后,会导致2种黑杨派无性系的产卵植株和邻近植株叶片中的可溶性糖、全N、游离氨基酸发生不同程度的改变,次生代谢物质单宁和总酚含量都不同程度增加。杨小舟蛾产卵能够诱导108杨和111杨植株自身及相邻植株通过营养物质含量的改变和增加酚类物质含量启动化学防御反应,产生一定的诱导抗性。

## 参考文献:

- [1] Haukioja E. Induction of defenses in trees[J]. Annual Review of Entomology, 1991, 36(1):25-42.
- [2] McClure M S. Foliar nitrogen: a basis for host suitability for elongate hemlock scale, *Fiorinia externa* (Homoptera: Diaspididae) [J]. Ecology, 1980, 61(1):72-79.
- [3] Kogan M, Paxton J. Natural inducers of plant resistance to insects [M]. Washington: American Chemical Society, 1983:153-172.
- [4] Bryant J P, Reichardt P B, Clausen T P, et al. Effects of mineral nutrition on delayed inducible resistance in Alaska Paper Birch[J]. Ecology, 1993, 74(7):2072-2084.
- [5] 孙兴华,周晓榕,庞保平,等. 南美斑潜蝇为害对黄瓜体内主要营养物质、次生代谢物质及叶绿素含量的影响[J]. 昆虫学报, 2012, 55(10):1178-1184.
- [6] 李水清,张钟宁. 松墨天牛取食和人为损伤对马尾松针叶部分化学物质含量的影响[J]. 昆虫学报, 2007, 50(2):95-100.
- [7] 高勇,门兴元,于毅,等. 绿盲蝽危害对枣树叶片生化指标的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(17):5330-5336.
- [8] 曾任森,苏娟娟,叶茂,等. 植物的诱导抗性及其生化机理[J]. 华南农业大学学报, 2008, 29(2):1-6.
- [9] 李传明,何菁,顾爱祥,等. 烟粉虱取食对不同抗性辣椒品种营养物质和抗性物质的影响[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(10):1456-1462.
- [10] Hilker M, Fatouros N E. Resisting the onset of herbivore attack: plants perceive and respond to insect eggs[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2016, 32:9-16.
- [11] Doss R P, Oliver J E, Proebsting W M, et al. Bruchins: insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97(11):6218-6223.
- [12] Hilker M, Meiners T. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison[J]. Entomologia Experimentalis Et Applicata, 2002, 104(1):181-192.
- [13] Hilker M, Meiners T. Plants and insect eggs: How do they affect each other? [J]. Phytochemistry, 2011, 72(13):1612-1623.
- [14] Blaakmeer A, Hagenbeek D, Beek T A V, et al. Plant response to eggs vs. Host marking pheromone as factors inhibiting oviposition by *Pieris brassicae* [J]. Journal of Chemical Ecology, 1994, 20(7):1657-1665.
- [15] Wegener R, Schulz S, Meiners T, et al. Analysis of volatiles induced by oviposition of elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* on *Ulmus minor*[J]. Journal of Chemical Ecology, 2001, 27(3):499-515.
- [16] Mumm R, Kai S, Wegener R, et al. Chemical analysis of volatiles emitted by *Pinus sylvestris* after induction by insect oviposition[J]. Journal of Chemical Ecology, 2003, 29(5):1235-1252.
- [17] Colazza S, Mcelfresh J S, Millar J G. Identification of volatile synomones, induced by *Nezara viridula* feeding and oviposition on bean spp., that attract the egg parasitoid *Trissolcus basalidis*[J]. Journal of Chemical Ecology, 2004, 30(5):945-964.
- [18] Meiners T, Hacker N K, Anderson P, et al. Response of the elm leaf beetle to host plants induced by oviposition and feeding: the infestation rate matters[J]. Entomologia Experimentalis Et Applicata, 2005, 115(1):171-177.
- [19] Hilker M, Kobs C, Varama M, et al. Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids[J]. Journal of Experimental Biology, 2002, 205(4):455-461.
- [20] Meiners T, Hilker M. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect[J]. Journal of Chemical Ecology, 2000, 26(1):221-232.
- [21] Colazza S, Fucarino A, Peri E, et al. Insect oviposition induces volatile emission in herbaceous plants that attracts egg parasitoids [J]. Journal of Experimental Biology, 2004, 207(1):47-53.
- [22] Hilker M, Meiners T. Early herbivore alert: insect eggs induce plant defense[J]. Journal of Chemical Ecology, 2006, 32(7):1379-1397.
- [23] 范立鹏,张真,刘艳侠,等. 杨小舟蛾羽化节律及羽化率影响因子分析[J]. 林业科学研究, 2014, 27(1):53-58.
- [24] 范立鹏,王军辉,于占晶,等. 杨小舟蛾成虫对5种黑杨无性系的寄生选择行为[J]. 林业科学研究, 2014, 27(4):459-465.

- [25] 郝学宁. 水果饮料中可溶性糖的测定[J]. 青海农林科技, 1990(1):54-56.
- [26] 章平泉, 金殿明, 杜秀敏, 等. 自动凯氏定氮仪测定烟草及其制品中的总氮[J]. 烟草科技, 2011, 46(3):47-49.
- [27] 何轶, 陈亚飞, 朱延萍, 等. 高效液相色谱法测定板蓝根中主要游离氨基酸的含量[J]. 药物分析杂志, 2005(3):274-277.
- [28] 刘慧文. 分光光度法快速测定核桃仁中总单宁含量[J]. 现代仪器与医疗, 2010(6):35-36.
- [29] 张毛莉, 罗仓学. 石榴皮中总酚含量测定方法的比较[J]. 食品工业科技, 2011(5):383-384.
- [30] González J A, Roldán A, Gallardo M, et al. Quantitative determinations of chemical compounds with nutritional value from inca crops: *Chenopodium quinoa* ('quinoa')[J]. Plant Foods for Human Nutrition, 1989, 39(4):331-337.
- [31] 韩宪琪, 李雪娇, 冯淑娟, 等. 小麦籽粒营养物质和次生物质含量与其对玉米象抗性的关系[J]. 植物保护学报, 2017, 44(5):721-728.
- [32] 王丽丽, 栾炳辉, 刘学卿, 等. 葡萄叶片中营养物质和叶绿素含量与其对绿盲蝽抗性的关系[J]. 昆虫学报, 2017, 60(5):570-575.
- [33] 李艳艳, 周晓榕, 庞保平, 等. 瓜蚜为害对寄主植物主要营养物质和次生物质的影响[J]. 环境昆虫学报, 2013, 35(1):49-54.
- [34] 王燕, 戈峰, 李镇宇. 马尾松诱导化学物质变化的时空动态[J]. 生态学报, 2001, 21(8):1256-1261.
- [35] 王秋芬, 胡启蒙, 吝亚杰, 等. 美国白蛾危害前后树木可溶性糖含量与杀虫性的关系[J]. 广东农业科学, 2015, 42(22):73-78.
- [36] Reymond, P. Perception, signaling and molecular basis of oviposition-mediated plant responses[J]. Planta, 2013, 238:247-258.
- [37] 郝德君, 谈家金, 陈凤毛, 等. 黑松和马尾松苗受松材线虫感染后部分化学物质的响应[J]. 林业科学研究, 2012, 25(2):218-222.
- [38] 陈顺立, 杜瑞卿, 吴晖, 等. 不同抗性马尾松针叶中营养物质含量与对松突圆蚧抗性关系的判别分析[J]. 昆虫学报, 2011, 54(3):312-319.
- [39] 陈顺立, 吴晖, 邓招娣, 等. 马尾松不同家系营养物质含量与松突圆蚧抗性的关系[J]. 林业科学, 2010, 46(2):87-94.
- [40] 李镇宇, 王燕, 陈华盛, 等. 油松对赤松毛虫的诱导化学防御及滞后诱导抗性[J]. 林业科学, 2000, 36(1):66-70.
- [41] 杨宇晖, 张青文, 刘小侠. 棉花营养物质和单宁含量与其对绿盲蝽抗性的关系[J]. 中国农业科学, 2013, 46(22):4688-4697.
- [42] 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.
- [43] 宋宇琴, 阎伟, 杨芳, 等. 核桃枝条酚类物质含量与其抗性的关系[J]. 河南农业科学, 2010(6):98-101.
- [44] 王海波, 周纪纶. 蚕豆对蚕豆蚜刺吸胁迫的生理防御策略[J]. 生态学报, 1988, 8(3):3-8.
- [45] 单书香, 周家永, 王本成. 近年来国外凝缩类单宁化学研究概况[J]. 四川林业科技, 1990, 11(2):32-44.
- [46] 李会平, 王志刚, 杨敏生, 等. 杨树单宁与酚类物质种类及含量与光肩星天牛危害之间关系的研究[J]. 河北农业学报, 2003, 26(1):36-39.
- [47] 方杰, 赵博光. 美洲黑杨不同无性系对分月扇舟蛾幼虫的抗性及相关机理[J]. 昆虫学报, 2011, 54(9):1042-1050.
- [48] Little D, Gouhierdarimont C, Bruessow F, et al. Oviposition by pierid butterflies triggers defense responses in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2007, 143(2):784-800.
- [49] Moraes M C B, Pareja Martín, Laumann Raúl A, et al. Response of the parasitoid *Telenomus podisi* to induced volatiles from soybean damaged by stink bug herbivory and oviposition [J]. Journal of Plant Interactions, 2008, 3(2):111-118.
- [50] Meiners T, Hilker M. Host location in *Oomyzus gallerucae*, (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasitoid of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola*, (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. Oecologia, 1997, 112(1):87-93.
- [51] Tschardt K. Defoliation of Alders (*Alnus glutinosa*) affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours [J]. Oecologia, 2000, 125(4):504-511.
- [52] Hettenhausen C, Li J, Zhuang H, et al. From the Cover: PNAS Plus; Stem parasitic plant *Cuscuta australis* (dodder) transfers herbivory-induced signals among plants [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(32):E6703-6709.

## Effects of Oviposition Behavior of *Micromelalopha sieversi* on Nutrient and Resistances in Leaves of Two Clones of *Populus* Section *Aigeiros*

GUO Li<sup>1,2</sup>, LIU Fu<sup>1</sup>, WANG Yue<sup>3</sup>, KONG Xiang-bo<sup>1</sup>, ZHANG Su-fang<sup>1</sup>, LI Ru-hua<sup>1</sup>, ZHANG Zhen<sup>1</sup>

(1. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

2. School of Biological Science and Engineering, Xingtai University, Xingtai 054001, Hebei, China;

3. General Station of Forest and Grassland Pest Management, National Forestry and Grassland Administration, Shenyang 110034, Liaoning, China)

**Abstract:** [ **Objective** ] To study the induced resistance of two clones of *Populus* section *Aigeiros* after oviposition of *Micromelalopha sieversi* (Staudinger) through observing the effects of the oviposited and neighboring plants on the growth of the larvae and measuring the contents of nutrients and secondary metabolites. [ **Method** ] The survival of larvae feeding on the oviposited, neighboring and controlled leaves of *Populus* × *euramericana* ‘Guariento’ and *P.* × *euramericana* ‘Bellotto’ was observed, then the contents of soluble sugar, total nitrogen, free amino acid, tannin and total phenol in the leaves of three treatments were measured to study the induced resistance of the two clones after oviposition of *M. sieversi*. [ **Result** ] There was no significant difference in the survival rate of larval among the three treatments. The content of total soluble sugar in the oviposited and neighboring plants of *P.* × *euramericana*. ‘Guariento’ was significantly lower than that of the control plants. The content of disaccharide and total nitrogen in the oviposited and neighboring plants of *P.* × *euramericana*. ‘Bellotto’ was significantly lower than that of the control plants, and the content of free amino acids in the oviposited plants was significantly lower than that of the control plants. At the same time, the total amount of free amino acids in the neighboring plants of *P.* × *euramericana*. ‘Guariento’ was significantly higher than that of the oviposited and the control plants. The ratio of total sugar to total nitrogen in the oviposited and neighboring plants of *P.* × *euramericana*. ‘Bellotto’ were significantly higher than those of the control plants. The contents of tannin and total phenol in the oviposited plants of *P.* × *euramericana*. ‘Guariento’ were significantly higher than that of the control plants, while there was no significant difference between the neighboring plants and the control plants. The contents of tannin and total phenol in the oviposited plants of *P.* × *euramericana*. ‘Bellotto’ was significantly higher than that in the control plants, and the content of tannin in the neighboring plants was significantly higher than that of the control plants. [ **Conclusion** ] The content of nutrients in the oviposited and neighboring plants of the two clones changed and the content of secondary metabolites increased at different degrees. Therefore, both the oviposited and neighboring plants of the two clones can produce certain induced insect resistance after oviposition of *M. sieversi*.

**Keywords:** Clones of *Populus* section *Aigeiros*; *Micromelalopha sieversi*; oviposition; nutrient; secondary metabolites; induced resistance

(责任编辑:徐玉秀)