

马尾松诱导化学物质变化的时空动态

王 燕¹, 戈 峰^{1*}, 李镇宇²

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 北京林业大学, 北京 100083)

摘要:研究了受害程度不同的马尾松针叶内诱导化学物质在时间序列上的变化和局部受害后空间序列上的变化。结果发现:受害马尾松针叶内次生代谢物质(单宁、酚类物质)含量随时间的变化而不断上下波动,先增加,后逐渐降低,恢复到原来的水平;营养物质(可溶性糖)含量先降低,后逐渐恢复到原来水平。反映了马尾松受害后的应激反应是一种快速、间断、被调节的过程。危害程度的强弱对马尾松诱导化学物质的变化有一定的影响。中度的危害(针叶损失 50%)所诱导产生的次生物质最多,轻度(针叶损失 25%)或重度(针叶损失 75%)的危害所诱导产生的次生代谢物质较低。以 7 年生(共 5 个轮枝)的马尾松作为实验材料,对第 3 轮枝进行剪叶 75%,在空间序列上,观察其余各轮枝松针内化学物质的变化。发现第 3 轮枝受害后马尾松其余各轮针叶内也产生诱导化学物质含量变化,并且因轮枝部位的不同,其诱导产生的变化也不相同。说明松针所产生的诱导化学物质含量的变化是全株性的、异质性的。

关键词:马尾松;诱导化学物质变化;单宁;酚类物质;可溶性糖;蛋白质

Spatial-tempetial trends of induced chemical change in pine *Pinus massoniana*

WANG Yan¹, GE Feng¹, LI Zhen-Yu² (1. *Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 10080*; 2. *Beijing Forestry University, Beijing 100083*)

Abstract: Experiments were carried out to study induced chemical change in the pine needles damaged to different degrees with time and in space after partial plant damage. The contents of secondary metabolites (Tannins and phenolics) in damaged pine constantly fluctuated with time, which increased at first and descended later, then returned to normal. In turn, the content of soluble sugar decreased at first and then returned to normal. Also, the degree of damage effected on the induced chemical change. The more secondary metabolites in moderately damaged pines (loss needles 50%) than that in both slight damaged pines (loss needles 25%) and serious damaged pines (loss needles 75%) were induced. On basis of seven-year pine *P. massoniana* (five round branches), chemical change in needles of round branch 1, 2, 4, 5 were observed after 75% needles of third round branch was clipped. The content of nutrients and secondary metabolites in different round branches differed significantly. Induced chemical changes varied, depending on positions of round branch. The changes occurred in whole plant heterogenously.

Key words: *Pinus massoniana*; *Dendrolimus punctatus*; induced chemical change; tannins; phenolic; soluble sugar; protein

文章编号: 1000-0933(2001)08-1256-06 中图分类号: S716.3 文献标识码: A

昆虫或环境胁迫下的植物应激反应机制,是植物与植食性昆虫或环境作用关系研究中的一个重要课题,也是目前研究的热点之一。近年来大量的研究证明,植物在受到害虫危害能引起植物的生理应激反应,产生了诸如单宁、酚酸、蛋白酶抑制物等对昆虫有防御效应的抗性物质。但植物这种应激反应不是持续无

基金项目: * 国家自然科学基金重点基金(批准号 39230290)及农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室资助项目

* 通讯作者

收稿日期: 1999-10-13, 修订日期: 2000-06-25

作者简介: 王 燕(1975~), 女, 蒙古族, 内蒙古漠河人, 硕士, 主要从事园林植保研究。

控的,而是快速、间断的和被调节的,反映在应激反应是一种时态变化^[1-2];同时,当植物局部受害后,植物的诱导抗虫性能在植物个体内传递,反映在应激过程中是一种空间的变化^[3,4]。即每种植物诱导化学物质变化均有其一定的时空特征。

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb)是我国南方的重要的造林树种。戈峰报道了马尾松受马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus* Walker)危害后可引起马尾松产生诱导抗虫性,从而影响马尾松毛虫的生长发育^[5]。本文采用人工模拟危害方法,系统的研究了马尾松诱导化学物质变化随时间和空间变化的特征,旨在深入了解马尾松应激反应发生发展的生态过程和机理,为马尾松的生态管理提供科学依据。

1 实验材料与方法

1.1 试验地概况 1998年6月马尾松毛虫第2代幼虫危害期间,在江西省鹰潭市郊选择一片山势低缓、土壤肥沃、长势好生长均匀的马尾松与湿地松的人工混交林,作为试验地。

1.2 马尾松诱导化学物质的时序变化 在长势良好的马尾松人工林内,选定有马尾松林相隔的4个小区。在每个小区内分别选择树龄相同、长势接近的10株松树做标记,采用人工剪叶的方法对标记的样树进行人工剪叶处理,依次是:受害严重区(针叶损失75%以上),受害中等区(针叶损失50%左右),受害轻微区(针叶损失25%)和未受害区。在处理后的第1,3,5,10,15,30d取样。取样时,在每株自上到下每个轮枝的不同方位上摘取当年生的新叶和前一年生的老叶,每样品取3株松树,新老叶分开,摘取的针叶相互混合,用沸水迅速杀青,晒干后保存。

1.3 马尾松诱导化学物质的空间变化 在同一试验区内,选取3株长势良好具有5个轮枝的松树,自树冠开始数第3轮枝进行人工剪叶,针叶损失75%左右。在受害后的第2天分别取各轮枝上的新叶和老叶松针。取样均匀,尽量把不同部位的松针取到。样品处理同上。

1.4 马尾松针叶内各物质的测定方法 单宁测定采用磷钼酸-钨酸钠法,酚类化合物测定采用苯胺法,可溶性糖测定采用蒽酮法,蛋白质测定采用微量凯氏定氮法^[6~8]。

2 结果与分析

2.1 不同受害程度的马尾松针叶内诱导化学物质含量随时间的变化

2.1.1 不同受害程度的马尾松针叶内单宁含量随时间的变化 单宁是植物中一类重要酚类化合物,它对昆虫的主要作用是,干扰肠道消化和抑制酶的活性,影响昆虫的淀粉的消化^[9]。通过测定四种不同受害程度内的马尾松新叶和老叶内单宁含量结果表明(图1、图2),未受害的马尾松针叶内单宁含量表现出一定的准周期性波动,这种波动是自然状况下植物生理状态的反映。当马尾松人工剪叶受害的第1,3,5天后,马尾松新老针叶内次生代谢物质单宁含量逐渐增加。新叶10d后内单宁含量又恢复到原来状态,15d后比对照组有所下降,其下降速度与失叶强度有关,失叶越多,下降速率愈高,至30d失叶25%、50%的针叶内单宁含量又接近恢复到原来状况。老叶失叶后情况与新叶略有不同,10d后单宁含量仍高于对照组,15d后单宁含量低于对照组,30d后不同失叶强度针叶内单宁含量有所提高,失叶25%的已恢复到原来状态,失叶50%与75%仍未恢复到正常状态。从总体来说,老针叶内单宁变化的幅度小于新叶内单宁变化的幅度。经方差分析(表1)表明,不同受害程度的马尾松新叶内单宁含量差异均显著($P < 0.05$);不同受害程度的马尾松老叶内单宁含量除受害后第5天差异不显著($P = 0.484$)外,其余时间差异均显著($P < 0.05$)。

2.1.2 不同受害程度的马尾松针叶内酚类物质含量随时间的变化 从图1、2还可以看出,未受害的马尾松针叶内酚类物质含量随着时间的推移而上下波动。马尾松人工剪叶受害的1~10d内,马尾松针叶内酚类物质含量增加。待到第15天后,新针叶内酚类物质含量略有下降,至30d针叶内酚类物质含量与对照组有较大差异;老针叶内酚类物质的含量至15d时仍高于对照组,至30d时酚类物质有所下降。不同失叶强度新老叶内酚类物质含量变化同样亦是新叶变化幅度较大,老叶变化幅度相对较少,与针叶内单宁情况相类似。经方差分析(见表1)结果表明,在受害后的1,3,5,10,15,30d后,无论是新叶或老叶,不同受害程度的马尾松针叶内酚类物质含量差异均显著($P < 0.05$)。

3.1.3 不同受害程度的马尾松针叶内可溶性糖含量随时间的变化 失叶后针叶内可溶性糖含量减少,不同受害程度针叶内可溶性糖变化幅度不同,新针叶10d可恢复到正常状态,而老叶失叶25%与50%在5d

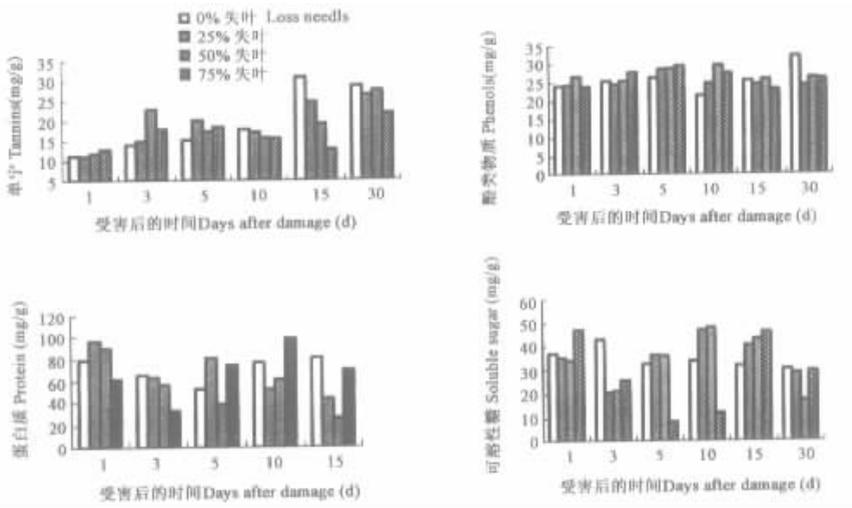


图 1 不同受害程度的马尾松新叶内几种物质含量

Fig. 1 The contents of some substances in new needles of different damaged degrees

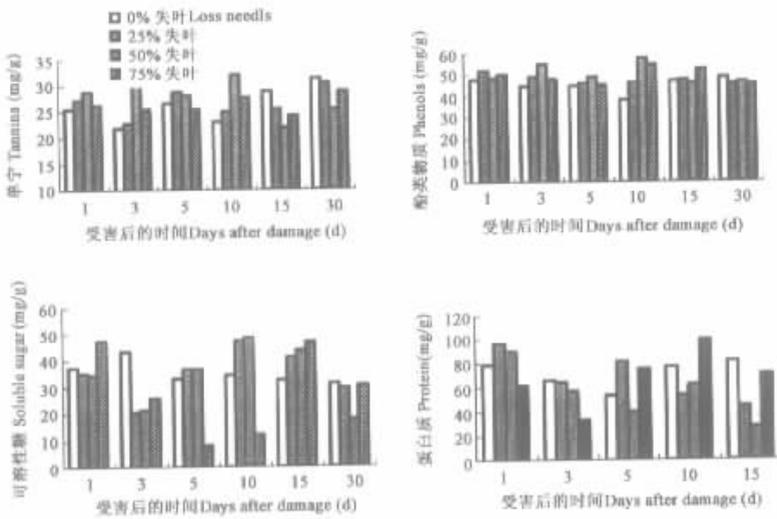


图 2 不同受害程度的马尾松老叶内几种物质含量

Fig. 2 The contents of some substances in old needles of different damaged degrees

后就恢复到正常状态,第 10、15 天针叶内可溶性糖含量明显高于对照。唯失叶 75% 针叶内可溶性糖变化幅度较大,第 1 天针叶内含量最高,以后又显著下降,至 15d 又恢复至最高,至第 30 天趋于平稳。经方差分析(见表 1)结果表明,在受害后的 1、3、5、10、15、30d 后,无论是新叶或老叶,不同受害程度的马尾松针叶内可溶性糖含量差异均显著($P < 0.05$)。

2.1.4 不同受害程度的马尾松针叶内蛋白质含量随时间的变化 马尾松人工剪叶受害后,马尾松针叶内蛋白质含量随着时间的推移而波动,变化较复杂,规律性不强(图 1、图 2)。经方差分析结果(见表 1)表明,

无论是新叶还是老叶,不同失叶强度的马尾松新叶在受害后的第 1、3、5、10、15、30 天后蛋白质含量差异都显著($P < 0.05$)。

表 1 不同受害程度的马尾松针叶内几种物质含量方差分析表

Table 1 Variance analysis of some substances contents in needles of *P. massoniam*

		时间 Time(d)						
			1	3	5	10	15	30
单宁 Tannins	新叶 New needle	$F_{3,12}$	7.107	235.522	24.878	12.079	568.725	81.015
		P	0.0005	0.0001	0.001	0.0001	0.0001	0.0001
	老叶 Old needle	$F_{3,12}$	15.106	84.337	0.869	125.901	37.559	63.276
		P	0.0001	0.0001	0.484	0.0001	0.0001	0.0001
酚类物质 Phenolic	新叶 New needle	$F_{3,12}$	11.472	3.549	169.180	53.756	50.650	129.901
		P	0.001	0.048	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
	老叶 Old needle	$F_{3,12}$	15.547	130.775	39.772	30.181	15.580	14.894
		P	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
可溶性糖 Soluble sugar	新叶 New needle	$F_{3,12}$	58.853	121.561	927.291	32.911	77.098	369.573
		P	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
	老叶 Old needle	$F_{3,12}$	42.927	56.230	8.513	94.401	17.329	23.361
		P	0.0001	0.0001	0.003	0.0001	0.0001	0.0001
蛋白质 Protein	新叶 New needle	$F_{3,12}$	2859.761	1201.206	7077.432	929.667	650.039	—
		P	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	—
	老叶 Old needle	$F_{3,12}$	8.712	3525.444	1945.530	1023.242	931.324	—
		P	0.0002	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	—

2.2 不同受害程度的马尾松针叶内诱导化学物质含量在空间上的变化

2.2.1 马尾松针叶内诱导酚类物质含量在空间上的变化 马尾松由多个不同年龄的轮枝组成。当对具有 5 轮枝的马尾松植株第 3 轮枝进行剪叶 75% 处理后,马尾松不同部位的新叶中酚类物质含量均上升;马尾松老叶第 1、4、5 轮枝中酚类物质含量上升,第 2、3 轮枝酚类物质含量下降(图 3、图 4)。经双因素的方差分析结果表明(表 2、表 3),无论是新叶还是老叶,受害与未受害马尾松针叶内酚类物质含量均差异显著($F = 287.689, P < 0.05; F = 12.335, P < 0.05$);新叶不同部位间酚类物质含量差异显著($F = 15.457, P < 0.05$);老叶不同部位间也存在着一定的差异,但差异不显著($F = 2.404, P = 0.072 > 0.05$)。表明受害后马尾松新叶内酚类物质含量增加,在不同部位差异明显;而老叶在不同部位间变化不明显。

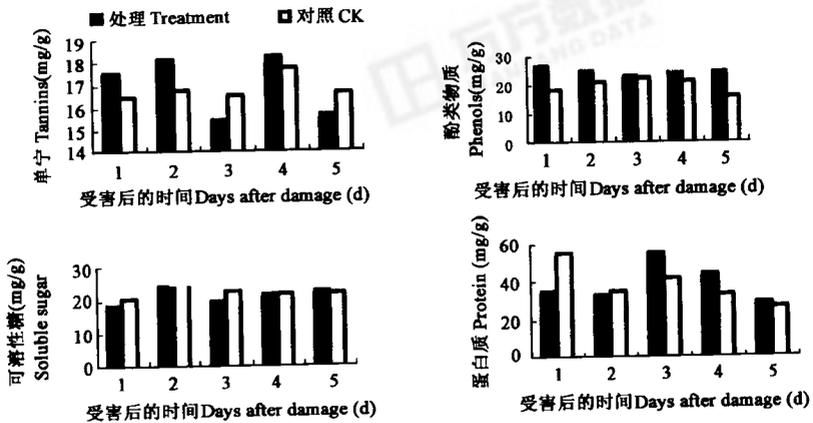


图 3 马尾松同一植株不同部位新叶内几种物质含量

Fig. 3 The contents of some substances in new needles of different position

2.2.2 马尾松针叶内诱导单宁含量随空间的变化 当对马尾松第 3 轮枝进行模拟受害后,马尾松不同部位的老叶中单宁含量均上升,尤以第 1、2、5 枝增加较多,第 3、4 轮枝次之;马尾松第 1、2、4 轮枝新叶单宁含量上升,第 3 轮枝单宁含量下降(图 3、图 4)。无论是新叶还是老叶,受害与未受害马尾松针叶内单宁含量均差异显著($F = 4.964, P = 0.034; F = 68.744, P < 0.05$);不同部位之间单宁含量差异也显著($F = 7.479$

, $P = 0.0001$; $F = 7.161$, $P < 0.005$). 说明受害后单宁含量在不同部位变化非常明显。

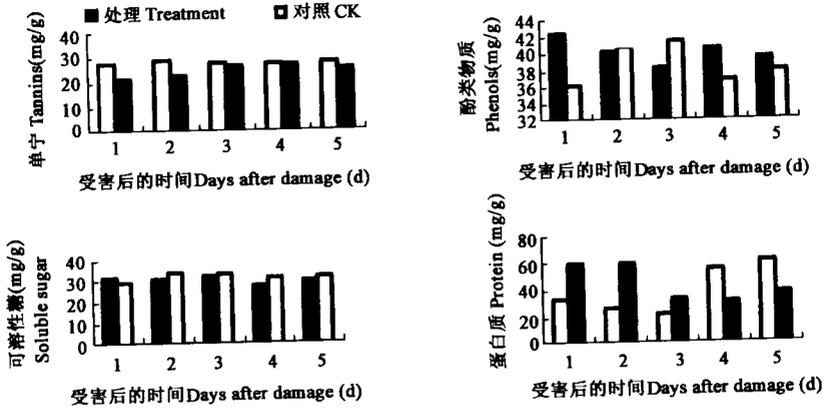


图 4 马尾松同一植株不同部位老叶内几种物质含量

Fig. 4 The contents of some substances in old needles of different positions

3. 2. 3 马尾松针叶内诱导可溶性糖含量随空间的变化 马尾松第 3 轮枝受害后,第 1、2、3、4 轮枝的新叶可溶性糖含量下降,第 5 轮枝略有增加,而各轮枝老叶中除第 1 轮枝外,其余各轮枝中可溶性糖含量均下降。经双因素方差分析(见表 2、表 3),马尾松受害与未受害的新叶间差异显著($F=7.77$, $P = 0.009 < 0.05$)而马尾松受害与未受害的老叶间差异不显著($F=0.506$, $P=0.482 > 0.05$)。不同部位的新叶中可溶性糖含量差异显著($F = 15.321$, $P < 0.05$),不同部位的老叶间差异不显著($F=1.329$, $P=0.282$)。表明受害后马尾松新叶内可溶性糖含量增加,在不同部位差异明显;而老叶在不同部位间变化不明显。

3. 2. 4 马尾松针叶内诱导蛋白质含量随空间的变化 图 3、图 4 的测定结果表明,马尾松第 3 轮枝进行 75%剪叶处理后,马尾松新叶第 1、2 轮枝蛋白质含量减少,第 3、4、5 轮枝含量增加,老叶第 1、2、3 轮枝蛋白质含量增加,第 4、5 轮枝中蛋白质含量降低。经双因素方差分析(见表 2、表 3),马尾松受害与未受害的新叶间蛋白质含量差异不显著($F=3.038$, $P=0.092 > 0.05$);而马尾松受害与未受害的老叶间差异显著($F = 58.515$, $P < 0.05$)。不同部位的新叶中蛋白质含量差异显著($F = 203.997$, $P < 0.05$),不同部位的老叶间差异显著($F=169.369$, $P < 0.05$)。说明受害后马尾松各轮枝内蛋白质含量变化非常明显,蛋白质向上部幼嫩的组织、器官传导,反映了马尾松代谢的调节能力。

表 2 马尾松同一植株不同部位新叶内几种物质含量方差分析表

Table 2 Variance analysis of contents of some substances in new needles of different position

	来源 Source	SS	df	MS	F	P
单宁 Tannins	部位 Position	84.106	4	21.026	7.479	0.0001
	受害程度 Damage	13.956	1	13.956	4.964	0.034
	受害*部位 Damage*position	73.856	4	18.464	6.568	0.001
	error	84.342	30	2.811		
酚类物质 Phenolic	部位 Position	50.901	4	14.725	15.457	0.0001
	受害 Damage	274.063	1	274.063	287.689	0.0001
	受害*部位 Damage*position	85.342	4	21.335	22.396	0.0001
	error	28.579	30	0.953		
可溶性糖 Soluble sugar	部位 Position	168.420	4	42.105	15.321	0.0001
	受害 Damage	21.373	1	21.373	7.777	0.009
	受害*部位 Damage*position	8.717	4	2.179	0.793	0.539
	error	82.447	30	2.748		
蛋白质 Protein	部位 Position	2233.831	4	558.458	203.997	0.0001
	受害 Damage	8.317	1	8.317	3.038	0.092
	受害*部位 Damage*position	1373.633	4	343.408	125.442	0.0001
	error	82.127	30	2.738		

3 小结与讨论

植物本身就处于一种基础代谢与次生代谢的交替开放变化过程中,未受害的马尾松针叶内无论营养物质还是次生物质都处于不断的波动的变化中,这是一种正常的生理过程。植物的抗性功能也正是存在于这种动态的变化过程中。受害马尾松针叶内次生代谢物质(单宁、酚类物质)含量不断波动变化,先增加,后逐渐降低;营养物质可溶性糖含量的先降低,后增加,恢复到原来水平。说明次生代谢物质的合成需要消费能量和物质,必然影响植物的主要代谢。植物用于防御的能量和物质是有限的,马尾松受害后的应激反应不是持续无控的,而是快速、间断和被调节的,反映了马尾松的应激反应过程是一种时态的变化。受害程度的强弱对马尾松诱导化学物质变化有一定的影响。当马尾松针叶损失 25% 时,马尾松针叶内产生诱导化学物质变化,次生代谢物质含量增加,营养物质含量降低。说明植物始终处于一种警戒状态,一旦刺激超过阈值,则立即作出调节。当针叶损失 50% 时,马尾松针叶内次生代谢物质增加最多,表明存在着一个合适的受害程度,能引发植物产生诱导化学变化的能力最强。针叶损失 75% 的马尾松针叶内次生代谢物质和营养含量接近,差异不大。说明在一定范围的受害程度内,植物所表现的诱导化学变化的强弱将基本一致。证明植物的诱导化学变化与受害程度呈现一种“开-关”(on-off)效应。次生代谢物质的增加与营养物质的降低有一定的相关性。当植物受害后,植物会把成熟老茎、叶内的营养物质转移到其他部位,所以马尾松老叶比新叶及其他幼嫩组织内可溶性糖降低的多。

马尾松诱导化学物质的变化除表现在时间序列上外,还具有明显的空间异质性。当马尾松第 3 轮枝受害后,马尾松其余各轮枝内也产生诱导化学物质的变化,并且因轮枝的部位不同,呈现出全株性的,分布不均匀的,表现出所诱导产生的化学防御是一个整体的反应。

表 3 马尾松同一植株不同部位老叶内几种物质含量方差分析表

Table 3 Variance analysis of contents of some substances in old needles of different position

	来源 Source	SS	df	MS	F	P
单宁 Tannins	部位 Position	38.745	4	9.686	7.161	0.0001
	受害 Damage	93.028	1	93.028	68.744	0.0001
	受害*部位 Damage*position error	58.703 40.580	4 30	14.676 1.353	10.850	0.0001
酚类物质 Phenols	部位 Position	18.197	4	4.549	2.404	0.072
	受害程度 Damage	23.343	1	23.343	12.335	0.001
	受害*部位 Damage*position error	104.692 56.774	4 30	26.173 1.892	13.830	0.0001
可溶性糖 Soluble sugar	部位 Position	88.330	4	22.082	1.329	0.282
	受害 Damage	8.416	1	8.416	0.506	0.482
	受害*部位 Damage*position error	104.433 498.650	4 30	26.108 16.622	1.571	0.208
蛋白质 Protein	部位 Position	2245.540	4	561.385	169.369	0.0001
	受害 Damage	193.952	1	193.952	58.515	0.0001
	受害*部位 Damage*position error	5927.913 99.437	4 30	1481.978 3.315	447.111	0.0001

参考文献

- [1] 王海波,吴千红,高闻达. 茄子和朱砂叶螨相互作用系统的研究 I. 叶螨种群动态与茄子叶片单宁酸含量变动的关系. 应用生态学报,1993,4(2):174~177.
- [2] 王海波. 昆虫胁迫下的植物应激反应模式. 生态学杂志,1993,12(6):46~48.
- [3] Raupp M J, Denno R F. The suitability of damaged willow leaves as food for the leaf beetle *Plagiodera versicolora*. *Ecol. Entomol.*, 1984, 9:443~448.
- [4] Mattson M J, Haack R A *et al.* Insect population dynamics and induction of plant resistance; the testing of hypotheses. In:Barbosa P,Schultz T C eds. *Insect outbreaks*. San Diego:Academic.,1987,411~432.
- [5] 戈 峰,李典谟,邱业先. 松树受害后一些化学物质含量的变化及其对马尾松毛虫种群参数的影响. 昆虫学报,1997,40(4):337~342.
- [6] 朱广廉. 植物生理学实验. 北京:北京大学出版社,1990.76~124.
- [7] 王朝生. 几组棉花抗虫品系单宁含量分析. 中国棉花,1987,2:22~24.
- [8] 南京农业大学主编. 土壤农化分析. 北京:北京农业出版社,1986.232~256.
- [9] 王海波,周纪纶. 蚕豆对蚕豆蚜刺吸胁迫的生理防御策略. 生态学报,1993,8(3):195~200.