

DOI: 10.5846/stxb201301250157

寇江涛, 师尚礼, 胡桂馨, 周万海. 紫花苜蓿对牛角花齿蓟马为害的光合生理响应. 生态学报, 2014, 34(20): 5782-5792.

Kou J T, Shi S L, Hu G X, Zhou W H. Photosynthetic physiological response of *Medicago sativa* to *odonthrips loti* Damage. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(20): 5782-5792.

## 紫花苜蓿对牛角花齿蓟马为害的光合生理响应

寇江涛<sup>1,2</sup>, 师尚礼<sup>1,2,\*</sup>, 胡桂馨<sup>1,2</sup>, 周万海<sup>1,2</sup>

(1. 甘肃农业大学 草业学院, 兰州 730070;

2. 草业生态系统教育部重点实验室, 甘肃省草业工程实验室, 中-美草地畜牧业可持续研究中心, 兰州 730070)

**摘要:** 为了探索紫花(*Medicago sativa* L.) 苜蓿对优势种害虫——牛角花齿蓟马(*Odonthrips loti* Haliday) 为害的光合生理响应机制, 揭示苜蓿对牛角花齿蓟马为害的补偿机制, 以抗蓟马苜蓿无性系 R-1 和感蓟马苜蓿无性系 I-1 为材料, 测定不同虫口密度牛角花齿蓟马为害后 R-1、I-1 无性系气体交换参数、叶绿素荧光诱导动力学参数的变化。结果表明: 随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加, R-1 无性系叶绿素含量先升高后降低, I-1 无性系叶绿素含量降低, R-1、I-1 无性系的净光合速率( $P_n$ ) 和水分利用效率(WUE)降低, 胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )、气孔导度( $G_s$ ) 和蒸腾速率( $T_r$ ) 升高; 在相同虫口密度下, R-1 无性系的叶绿素含量、 $P_n$ 、WUE 均高于 I-1 无性系。随着虫口密度的增加, R-1、I-1 无性系的初始荧光( $F_0$ ) 升高, PS II 实际光合效率( $\Phi_{PSII}$ )、非光化学淬灭系数(NPQ)、光化学淬灭系数( $qP$ )、PS II 潜在活性( $F_v/F_0$ ) 和 PS II 原初光能转化效率( $F_v/F_m$ ) 均降低; 在相同虫口密度下, R-1 无性系的  $F_0$  低于 I-1 无性系, R-1 无性系的  $\Phi_{PSII}$ 、 $qP$ 、 $F_v/F_0$  和  $F_v/F_m$  均高于 I-1 无性系。从各个指标的变化幅度来看, 随着虫口密度的增加, R-1 无性系气体交换参数和叶绿素荧光动力学参数的增幅、降幅均小于 I-1 无性系。说明牛角花齿蓟马为害造成了紫花苜蓿 PS II 反应中心受损, 使得紫花苜蓿对光能的利用能力下降, 光合效率降低。但在低虫口密度(1、3 头/枝条)下, R-1 无性系具有较高的光合效率, 光合补偿效应显著大于 I-1 无性系, 说明 R-1 无性系对牛角花齿蓟马为害具有较强的抗性。  
**关键词:** 紫花苜蓿; 牛角花齿蓟马; 虫口密度; 光合生理; 抗性

## Photosynthetic physiological response of *Medicago sativa* to *Odonthrips loti* damage

KOU Jiangtao<sup>1,2</sup>, SHI Shangli<sup>1,2,\*</sup>, HU Guixin<sup>1,2</sup>, ZHOU Wanhai<sup>1,2</sup>

1 College of Grassland Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

2 Key Laboratory of Ecosystem Ministry of Education, Pratacultural Engineering Laboratory of Gansu Province, Sino-US Center for Grazingland Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, China

**Abstract:** Plant photosynthetic capability usually changes after damage by a herbivorous pest. Photosynthetic compensation is the physiological response of the plant to pest damage with the level of compensation varying with the change in pest damage. This paper explores the photosynthetic response mechanism of alfalfa to the dominant insect-*Odonthrips loti* - and explains the compensatory mechanism of alfalfa to thrip damage. The thrip resistant clone, R-1 and susceptible clone, I-1 were used to investigate the gas exchange and chlorophyll fluorescence parameter changes under different insect densities (0, 1, 3, 5, and 7 per branch, respectively), Photosynthesis equipment, GFS-3000 (Walz, Germany) and modulated chlorophyll fluorometer imaging-PAM (Walz, Germany) were used. For the 7 per branch treatment, the results indicate that the chlorophyll content of R-1 initially increased and then decreased, while the chlorophyll content of I-1 decreased. For

**基金项目:** 国家现代牧草产业技术体系建设专项 (CARA-35); 教育部高校博士学科点基金项目 (20106202110003); 国家自然科学基金项目 (31260579)

收稿日期: 2013-01-25; 网络出版日期: 2014-03-11

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shishl@gsau.edu.cn

R-1, the chlorophyll content was 11.32% lower than CK (0 thrip per branch), and for the 3, 5, and 7 per branch treatments of I-1, the chlorophyll contents were 14.05%, 22.02% and 26.27% lower than CK, respectively. For both R-1 and I-1, the net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and water use efficiency ( $WUE$ ) decreased, while the intracellular concentration of  $CO_2$  ( $C_i$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ) and transpiration rate ( $T_r$ ) increased. For R-1, the  $P_n$  of 3, 5, and 7 per branch treatments were 6.98%, 19.03% and 20.11% lower than CK, and the  $WUE$  of all the treatments were 16.32%, 23.95%, 37.12% and 45.89% lower than CK. For I-1 treatments, the  $P_n$  of all the treatments were 5.38%, 8.77%, 22.47% and 35.66% lower than CK, and the  $WUE$  were 25.23%, 31.05%, 45.78% and 61.81% lower than CK, respectively. The chlorophyll content,  $WUE$  and  $P_n$  of R-1 were all greater than I-1 under the same insect density. As insect density increased, the initial fluorescence ( $F_0$ ) increased, which for the R-1 clone resulted in  $F_0$  for 5 and 7 per branch treatments of 6.99% and 9.13% higher than CK, respectively. For the I-1 clone, all the treatments were 2.81%, 6.45%, 12.36% and 14.93% higher than CK, respectively. The actual photosynthetic efficiency ( $\Phi_{psII}$ ) of PS II, non-photochemical quenching coefficient ( $NPQ$ ), photochemical quenching coefficient ( $qP$ ), potential activity ( $F_v/F_0$ ) of PS II and original light transformation efficiency ( $\Phi_{psII}$ ) of PS II decreased for both R-1 and I-1. Among which the  $F_v/F_0$  of 3, 5 and 7 per branch treatments for the R-1 clone were 5.07%, 16.74% and 21.19% lower than CK and the  $F_v/F_m$  of 5 and 7 per branch treatments were 3.50% and 4.63% lower than CK, respectively. For the I-1 clone,  $F_v/F_0$  of all the treatments were 8.24%, 13.68%, 22.88% and 28.04% lower than CK, and the  $F_v/F_m$  were 1.67%, 2.91%, 5.31% and 6.86% lower than CK, respectively. Under the same insect density, R-1 was found to have a lower  $F_0$  but higher  $\Phi_{psII}$ ,  $qP$ ,  $F_v/F_0$  and  $F_v/F_m$ , when compared with I-1. As a rule, the gas exchange parameter and chlorophyll fluorescence kinetic parameter of R-1 fluctuated less than I-1, indicating that the thrip's rasping-sucking damage had injured the chloroplast tissue of alfalfa leaves, decreased the anabolism of chlorophyll, aggravated leaf transpiration, decreased  $WUE$ , and therefore affected alfalfa photosynthesis. The thylakoid membrane in the alfalfa leaves and PS II reaction center were injured, which decreased the absorption of light energy, and impeded the photosynthetic electron transport, reducing its photosynthetic efficiency. While under lower insect densities (1 per branch, 3 per branch), the R-1 clone had a stronger capability to adjust for water loss and usage after being damaged by the thrip, demonstrating adaptability to the thrip's rasping-sucking damage through internal regulation, lowering PS II damage, with higher absorption, transmission, use and conversion efficiency. Therefore the R-1 clone was found to have a stronger resistance to thrips when compared with the I-1 clone, as expressed by the higher photosynthetic efficiency and photosynthetic compensation effect.

**Key Words:** alfalfa; thrips; insect density; photosynthetic physiology; insect resistance

光合作用是植物生长发育的基础和生产力高低的决定性因素,同时又是对生态因子敏感而复杂的生物-物理-化学过程<sup>[1]</sup>。植物光合能力的强弱在相当程度上取决于物种的遗传特性,又会受到各种不良环境因素的影响,任何外界条件的改变均会影响植物光合作用的进程或强度<sup>[2]</sup>。植物在受到植食性害虫为害后,其光合作用能力会发生变化<sup>[3]</sup>,补偿光合作用是植物对植食性害虫为害后产生的生理反应<sup>[4-5]</sup>,但植物的补偿作用大小随着虫害发生的时间、危害程度的不同而存在较大差异<sup>[6-7]</sup>。

紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 被誉为“牧草之王”,具有高产、优质、抗逆性强、蛋白质含量高和适

口性好等特点,是世界上分布最广、最古老的栽培牧草,也是我国种植面积最大的人工牧草<sup>[8]</sup>,多年连续生长利用而形成的稳定生境导致了苜蓿虫害的日渐加重,以牛角花齿蓟马 (*Odontothrips loti* Haliday) 为优势种的蓟马类害虫已成为我国西北、华北和东北等苜蓿主产区最为严重的害虫之一<sup>[9]</sup>。蓟马危害在造成苜蓿生长受阻、产量和品质下降的同时<sup>[10]</sup>,还对苜蓿的光合作用速率产生影响。寇江涛等研究表明,在大田蓟马持续危害的条件下,抗蓟马苜蓿无性系对蓟马的危害具有显著的补偿光合作用,而感蓟马苜蓿无性系的补偿光合作用滞后于初花期发生,且需要较高的光强条件<sup>[11]</sup>,但仅仅是大田蓟马复合

种群持续危害苜蓿的结果,对于苜蓿优势种害虫——牛角花齿蓟马在不同为害时间、不同虫口密度下的补偿光合机制及其补偿生长效应目前尚不清楚。

本研究以抗蓟马苜蓿无性系 R-1、感蓟马苜蓿无性系 I-1 为材料,测定 R-1、I-1 无性系在不同虫口密度牛角花齿蓟马为害后叶片的气体交换参数、叶绿素荧光诱导动力学参数的变化,以探索苜蓿对牛角花齿蓟马为害的光合生理响应机制,揭示苜蓿对蓟马为害的补偿机制,旨在明确苜蓿蓟马防治的经济阈值,为苜蓿抗蓟马育种提供科学的理论依据,进一步为苜蓿蓟马的综合防治奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验在甘肃农业大学兰州牧草试验站进行,试验站位于兰州市西北部,地处黄土高原西端,地理坐标为东经 105°41',北纬 34°05'。该区海拔 1 525 m,属温带半干旱大陆性气候,年降水量 200—320 mm,年蒸发量 1 664 mm,年蒸发量是降水量的 5.2—8.3 倍。年均日照 2770 h,全年无霜期 90—210 d。年均气温 9.7 °C,最热月平均气温 29.1 °C,最冷月平均气温 -14.9 °C, > 0 °C 的年积温 3800 °C, > 10 °C 的年积温 3 200 °C。区内地势平坦,肥力均匀,土壤类型为黄绵土,黄土层较薄,土壤有机质含量 0.84%, pH 7.5,土壤含盐量 0.25%,有效氮 95.05 mg/kg,有效磷 7.32 mg/kg,有效钾 182.8 mg/kg。

### 1.2 试验材料及试验设计

供试苜蓿材料:抗蓟马苜蓿无性系 R-1、感蓟马无性系 I-1。R-1、I-1 无性系均选自抗蚜苜蓿品系“HA-3”,于 2007—2008 年通过室内和大田评价筛选、扦插扩繁得到。大田自然条件下,7、8 月份,现蕾期 R-1 无性系的受害指数分别为 53% 和 61%,现蕾期 I-1 无性系的受害指数分别为 75% 和 79%。供试昆虫:田间自然发生的牛角花齿蓟马成虫。

2010 年 4 月底整地,将供试苜蓿材料 R-1、I-1 无性系植株移栽于试验地内,R-1 株行与 I-1 株行按 1:1 相间排列,行距 20 cm,每小区 10 行,株距 20 cm,每行 15 株,小区面积 6 m<sup>2</sup>,重复 3 次。2011 年 4 月在小区所在地搭建网室,在第 1 茬苜蓿生长期每 5 d 喷洒 1 次农药(10%吡虫啉可湿性粉剂 2 000 倍

液)进行害虫防治,第 1 茬苜蓿于初花期刈割,第 2 茬苜蓿生长至 40 cm(分枝期)时,按 0(对照:CK)、1、3、5、7 头/枝条接入牛角花齿蓟马成虫,网室内各小区用防虫网隔离,以防接入的蓟马在个小区间逃窜。

接虫后第 5 天时,选取不同虫口密度下,R-1、I-1 无性系由上到下第 3、4 个完全展开、生长状况一致、牛角花齿蓟马为害程度一致的受害叶片(CK 处理的叶片生长状况良好,不受牛角花齿蓟马为害),利用 GFS-3000 光合仪(Walz, Germany)的红蓝光源控制系统、CO<sub>2</sub>控制系统和 Imaging-PAM 调制叶绿素荧光仪(Walz, Germany)及其荧光图像分析软件(Imagingwin, Walz),测定其气体交换参数、叶绿素荧光诱导动力学参数及叶绿素含量。

### 1.3 叶绿素含量的测定

参考邹琦<sup>[12]</sup>的方法测定。称取新鲜苜蓿叶片 0.1 g 左右,剪碎置于 10 mL 80%的丙酮溶液中遮光浸泡提取,24 h 后叶片完全发白时,摇匀并静置 10 min,分别在波长 663 nm 和 646 nm 下测定吸光度(用 80%丙酮作空白),按照下式分别计算叶绿素 a、b 及总叶绿素的含量。

$$C_a = 12.21A_{663} - 2.81A_{646}$$

$$C_b = 20.13A_{646} - 5.03A_{663}$$

$$C_T = C_a + C_b$$

$$M_T = \frac{C_T \times V \times n}{m}$$

式中, $A$  为吸光度; $C_a$ 、 $C_b$  和  $C_T$  分别为叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素的浓度(mg/L); $V$  为提取液体积(mL); $n$  为稀释倍数; $m$  为叶片鲜重(g); $M_T$  为总叶绿素含量(mg/g)。

### 1.4 气体交换参数的测定

测定时间为 9:00—11:30,CO<sub>2</sub> 浓度固定为 370 μmol/mol,光照强度设定为 1300 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,光强设定后,最小稳定时间设置为 120 s,当测量结果变异率小于 0.5 时,测定程序自动采集数据并记录,每个处理 3 次重复。测定的指标包括:净光合速率( $P_n$ , μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)、蒸腾速率( $T_r$ , mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)、气孔导度( $G_s$ , mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ , μmol/mol),并计算水分利用效率(WUE, μmol/mol),计算公式为<sup>[13]</sup>:

$$WUE = \frac{P_n}{T_r}$$

式中,  $P_n$  为净光合速率 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ );  $T_r$  为蒸腾速率 ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。

### 1.5 叶绿素荧光动力学参数的测定

暗适应 20 min 后进行测定, 每个处理 3 次重复。测定时间为 9:00—11:30, 测定时温度为  $(25 \pm 2)^\circ\text{C}$ , 光照强度设定为  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。测定的指标包括: 初始荧光 ( $F_0$ )、PS II 实际光合效率 ( $\Phi_{\text{PSII}}$ )、非光化学淬灭系数 ( $NPQ$ )、光化学淬灭系数 ( $qP$ ), 并计算 PS II 潜在活性 ( $F_v/F_0$ )、PS II 原初光能转化效率 ( $F_v/F_m$ )。

### 1.6 数据处理与分析

采用 Excel 2003 进行数据处理和图表绘制, 并采用 SPSS 16.0 软件进行单因素方差分析 (one-way

ANOVA) 和最小显著差数法 ( $LSD$  法) 进行多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 牛角花齿蓟马为害对 R-1、I-1 无性系叶绿素含量的影响

由图 1 可知, 受牛角花齿蓟马为害后, R-1 无性系的叶绿素含量随着虫口密度的增加先升高后降低, I-1 无性系的叶绿素含量降低。R-1 无性系接 1、3、5 头/枝条处理的叶绿素含量均与 0 头/枝条 (CK) 差异不显著, 接 7 头/枝条处理的叶绿素含量显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 较 CK 降低 11.32%; I-1 无性系接 1 头/枝条处理的叶绿素含量与 CK 差异不显著, 接

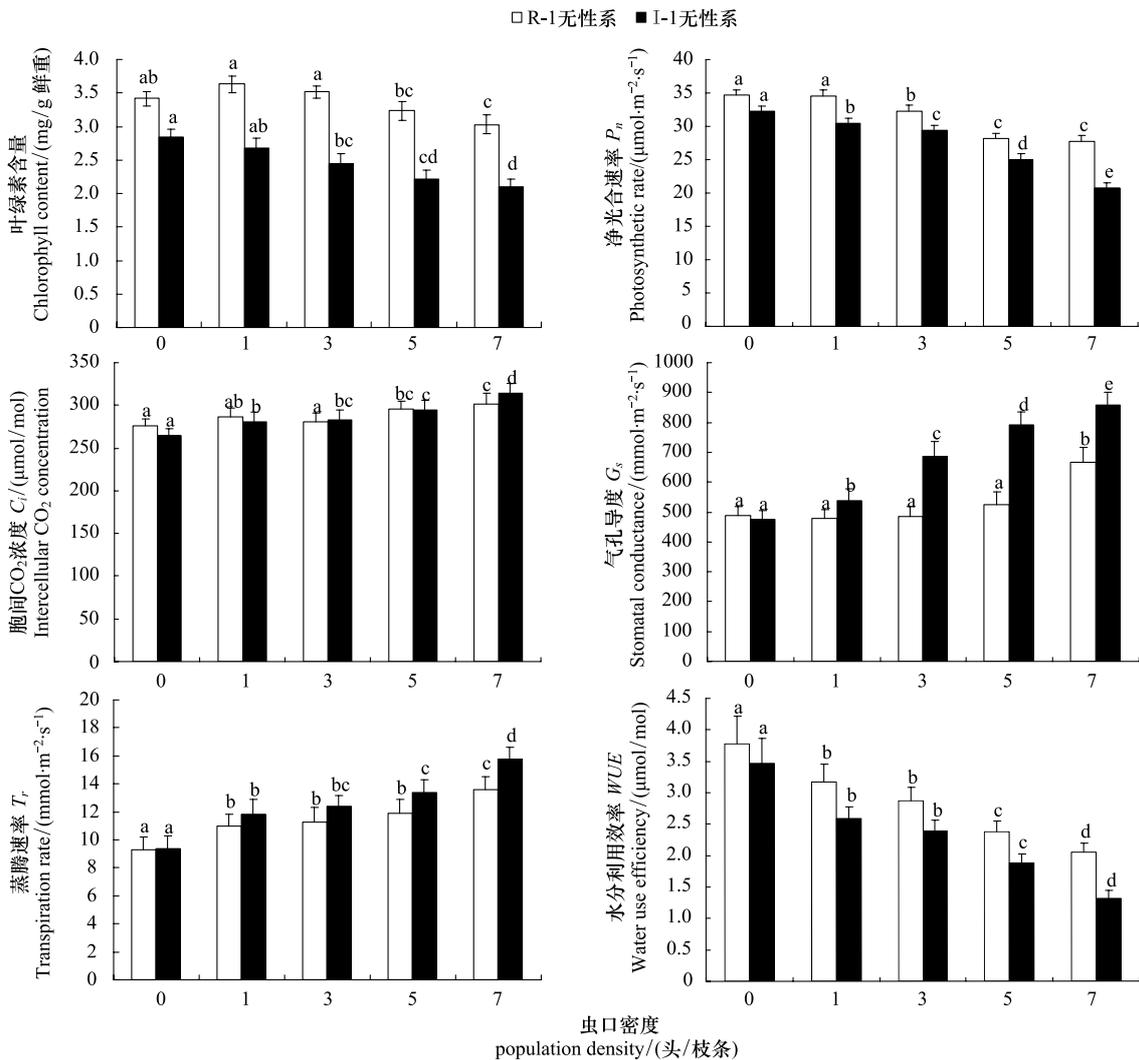


图 1 不同虫口密度下 R-1、I-1 无性系的叶绿素含量和气体交换参数

Fig.1 Chlorophyll content and gas exchange parameter of R-1 and I-1 under different insect densities

柱上不同字母表示处理间差异达显著水平 ( $P < 0.05$ ,  $LSD$ )

3、5、7 头/枝条处理的叶绿素含量均显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 降低 14.05%、22.02%、26.27%。在相同虫口密度下, R-1 无性系的叶绿素含量均高于 I-1 无性系。和 CK 相比, I-1 无性系各接虫处理叶绿素含量的降幅均大于 R-1 无性系。

## 2.2 牛角花齿蓟马为害对 R-1、I-1 无性系光合气体交换参数的影响

由图 1 可知, 受牛角花齿蓟马为害后, R-1、I-1 无性系的净光合速率( $P_n$ )均随着虫口密度的增加而降低。R-1 无性系接 1 头/枝条处理的  $P_n$  与 0 头/枝条(CK) 差异不显著, 接 3、5、7 头/枝条处理  $P_n$  均显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 降低 6.98%、19.03%、20.11%; I-1 无性系各接虫处理的  $P_n$  均显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 降低 5.38%、8.77%、22.47%、35.66%。在相同虫口密度下, R-1 无性系的  $P_n$  均高于 I-1 无性系。和 CK 相比, I-1 无性系各接虫处理  $P_n$  的降幅均大于 R-1 无性系。

受牛角花齿蓟马为害后, R-1、I-1 无性系的胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )、气孔导度( $G_s$ )均随着虫口密度的增加而升高。R-1 无性系接 1、3 头/枝条处理的  $C_i$  均与 0 头/枝条(CK) 差异不显著, 接 5、7 头/枝条处理的  $C_i$  均显著高于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 增加 7.21%、8.94%; 其接 1、3、5 头/枝条处理的  $G_s$  均与 CK 差异不显著, 接 7 头/枝条处理的  $G_s$  显著高于 CK ( $P < 0.05$ ), 较 CK 增加 36.58%。I-1 无性系各接虫处理的  $C_i$ 、 $G_s$  均显著高于 CK ( $P < 0.05$ ),  $C_i$  分别较 CK 增加 6.26%、6.94%、11.50%、18.76%,  $G_s$  分别较 CK 增加 13.58%、44.94%、66.85%、80.86%。和 CK 相比, I-1 无性系各接虫处理  $C_i$ 、 $G_s$  的增幅均大于 R-1 无性系。

受牛角花齿蓟马为害后, R-1、I-1 无性系的蒸腾速率( $T_r$ )均随着虫口密度的增加而升高, 水分利用效率( $WUE$ )均随着虫口密度的增加而降低。R-1 无性系各接虫处理的  $T_r$  均显著高于 0 头/枝条(CK) ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 增加 18.44%、21.73%、28.08%、46.71%,  $WUE$  均显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 降低 16.32%、23.95%、37.12%、45.89%; I-1 无性系各接虫处理的  $T_r$  均显著高于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 增加 26.08%、31.64%、42.28%、67.72%,  $WUE$  均显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 降低 25.23%、31.05%、45.78%、61.81%。在相同虫

口密度下, R-1 无性系的  $T_r$  均低于 I-1 无性系,  $WUE$  均高于 I-1 无性系。和 CK 相比, I-1 无性系各接虫处理  $T_r$  的增幅、 $WUE$  的降幅均大于 R-1 无性系。

## 2.3 牛角花齿蓟马为害对 R-1、I-1 无性系叶绿素荧光动力学参数的影响

由图 2 可知, 受牛角花齿蓟马为害后, R-1、I-1 无性系的初始荧光( $F_0$ )均随着虫口密度的增加而升高。R-1 无性系接 1、3 头/枝条处理的  $F_0$  均与 0 头/枝条(CK) 差异不显著, 接 5、7 头/枝条处理的  $F_0$  均显著高于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 增加 6.99%、9.13%; I-1 无性系各接虫处理的  $F_0$  均显著高于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 增加 2.81%、6.45%、12.36%、14.93%。在相同虫口密度下, R-1 无性系的  $F_0$  均低于 I-1 无性系。和 CK 相比, I-1 无性系各接虫处理  $F_0$  的增幅均大于 R-1 无性系。

受牛角花齿蓟马为害后, R-1、I-1 无性系的 PS II 实际光合效率( $\Phi_{psII}$ )均随着虫口密度的增加而降低。R-1 无性系接 1 头/枝条处理的  $\Phi_{psII}$  与 0 头/枝条(CK) 差异不显著, 接 3、5、7 头/枝条处理的  $\Phi_{psII}$  均显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 降低 5.06%、9.51%、9.69%; I-1 无性系各接虫处理的  $\Phi_{psII}$  均显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 降低 3.57%、8.04%、11.43%、11.97%。在相同虫口密度下, R-1 无性系的  $\Phi_{psII}$  均高于 I-1 无性系。和 CK 相比, I-1 无性系各接虫处理  $\Phi_{psII}$  的降幅均大于 R-1 无性系。

受牛角花齿蓟马为害后, R-1、I-1 无性系的非光化学淬灭系数( $NPQ$ )、光化学淬灭系数( $qP$ )均随着虫口密度的增加而降低。R-1 无性系接 1、3、5 头/枝条处理的  $NPQ$  均与 0 头/枝条(CK) 差异不显著, 接 7 头/枝条处理的  $NPQ$  显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 较 CK 降低 14.28%; 其接 1 头/枝条处理的  $qP$  与 CK 差异不显著, 接 3、5、7 头/枝条处理的  $qP$  均显著低于 CK ( $P < 0.05$ ), 分别较 CK 降低 4.17%、4.07%、4.80%。I-1 无性系各接虫处理的  $NPQ$ 、 $qP$  均显著低于 CK ( $P < 0.05$ ),  $NPQ$  分别较 CK 降低 15.16%、14.01%、21.97%、25.54%,  $qP$  分别较 CK 降低 3.02%、6.07%、9.09%、8.89%。在相同虫口密度下, R-1 无性系的  $qP$  均高于 I-1 无性系。和 CK 相比, I-1 无性系各接虫处理  $NPQ$ 、 $qP$  的降幅均大于 R-1 无性系。

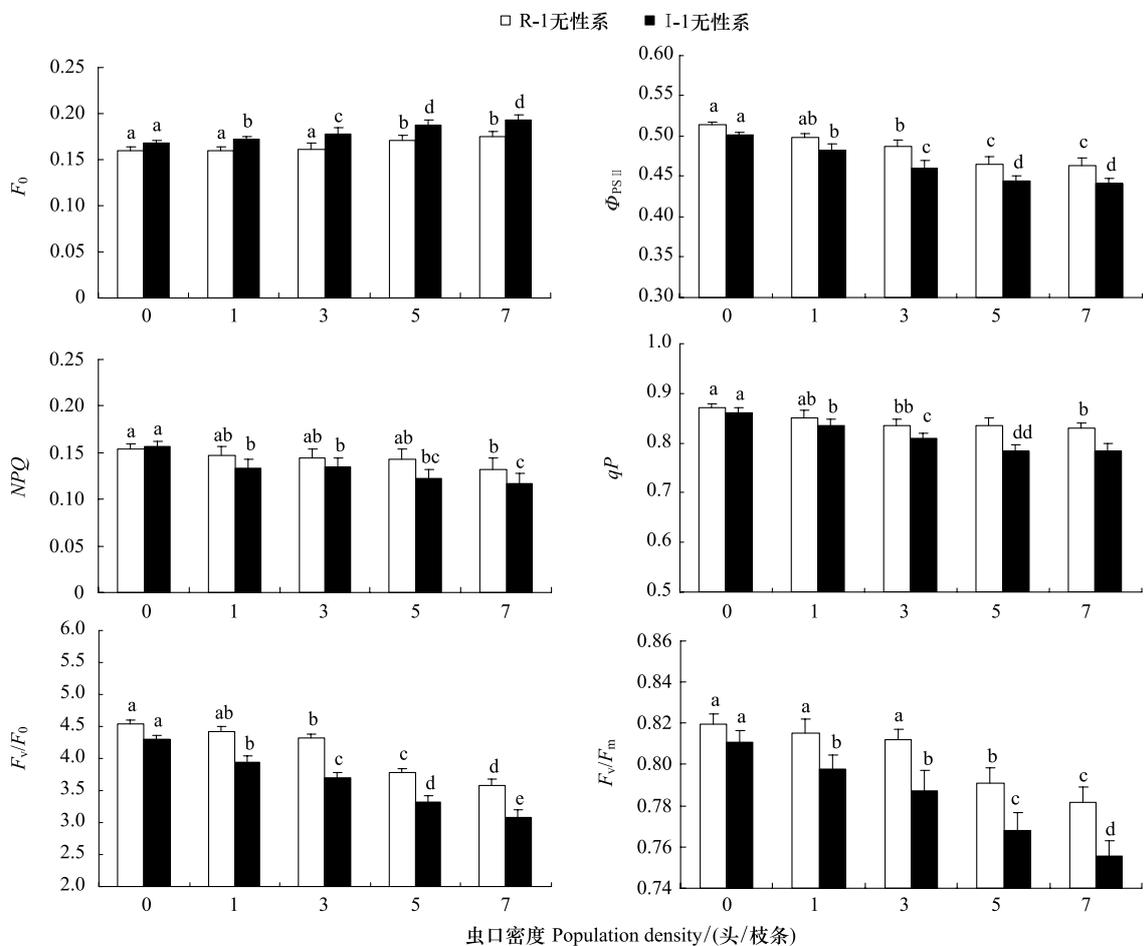


图2 不同虫口密度下 R-1、I-1 无性系的叶绿素荧光动力学参数

Fig.2 Chlorophyll fluorescence kinetic parameter of R-1 and I-1 under different insect densities

柱上不同字母表示处理间差异达显著水平( $P < 0.05, LSD$ ); 图中  $F_0$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $NPQ$ 、 $qP$ 、 $F_v/F_0$  和  $F_v/F_m$  分别表示初始荧光、PS II 实际光合效率、非光化学淬灭系数、光化学淬灭系数、PS II 潜在活性和 PS II 原初光能转化效率

受牛角花齿蓟马为害后, R-1、I-1 无性系的 PS II 潜在活性 ( $F_v/F_0$ )、PS II 原初光能转化效率 ( $F_v/F_m$ ) 均随着虫口密度的增加而降低。R-1 无性系接 1 头/枝条处理的  $F_v/F_0$  与 0 头/枝条 (CK) 差异不显著, 接 3、5、7 头/枝条处理的  $F_v/F_0$  均显著低于 CK, 分别较 CK 降低 5.07%、16.74%、21.19%; 其接 1、3 头/枝条处理的  $F_v/F_m$  均与 CK 差异不显著, 接 5、7 头/枝条处理的  $F_v/F_m$  均显著低于 CK, 分别较 CK 降低 3.50%、4.63%。I-1 无性系各接虫处理的  $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$  均显著低于 CK,  $F_v/F_0$  分别较 CK 降低 8.24%、13.68%、22.88%、28.04%,  $F_v/F_m$  分别较 CK 降低 1.67%、2.91%、5.31%、6.86%。在相同虫口密度下, R-1 无性系的  $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$  均高于 I-1 无性系。和 CK 相比, I-1 无性系各接虫处理  $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$  的降幅均大于 R-1 无性系。

### 3 讨论与结论

光能是植物光合作用的唯一能量来源, 是植物生命活动的基础, 植物干重的 90% 以上是通过光合作用合成的, 因此, 光合作用是作物产量的基础<sup>[14-15]</sup>。叶绿素荧光动力学技术被称为测定植物叶片光合功能快速的、无损伤的探针, 该技术在研究植物叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用, 与“表现性”的气体交换指标相比, 叶绿素荧光动力学参数更具有反映“内在性”的特点<sup>[16]</sup>。在正常情况下, 植物叶片光合色素吸收的光能主要有 3 种消耗途径: 光合电子传递、叶绿素荧光发射及热耗散<sup>[17-18]</sup>。当植物生长遭受逆境胁迫时, 这 3 种途径之间存在着此消彼长的关系, 光合作用及热耗散的变化会相应的引起荧

光的变化,叶绿素荧光动力学技术已成为研究植物在逆境胁迫条件下光合作用及热耗散情况的一种有效工具<sup>[19-22]</sup>。因此,可以根据不同作物品种在害虫为害后叶片叶绿素荧光参数的变化情况来判断品种的耐虫特性<sup>[23]</sup>。

### 3.1 牛角花齿蓟马为害对紫花苜蓿叶绿素含量的影响

在植物的光合作用中,叶绿素直接参与光能的吸收、传递、分配和转化等过程,其含量高低直接影响着光合作用的速率<sup>[2]</sup>,是反映光合强度的重要指标<sup>[24]</sup>。牛角花齿蓟马为害作为一种生物逆境胁迫,会直接或间接地影响植物的叶绿素含量,因此叶绿素含量的变化可反映植株的受害程度<sup>[25]</sup>。牛角花齿蓟马为锉吸式口器,苜蓿叶片被锉吸为害的部位通常呈斑点状,而且发白、失绿,牛角花齿蓟马的锉吸为害可破坏苜蓿叶片的叶绿体组织,影响叶绿素的合成代谢,进而影响光合作用。本试验中,随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加,R-1 无性系的叶绿素含量先升高后降低,I-1 无性系的叶绿素含量降低,说明低虫口密度的牛角花齿蓟马锉吸为害能够促进 R-1 无性系的叶绿体合成代谢,提高其对光能的吸收、传递效率,高虫口密度的牛角花齿蓟马锉吸为害则使得 R-1 无性系叶绿体受到了一定程度的损伤,叶绿素合成代谢受阻,对光能的吸收、传递速率下降,引起光合速率下降。而 I-1 无性系叶绿体的受损程度较为严重,对光能的吸收能力和传递效率随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加持续下降,其叶绿素含量明显降低。相同虫口密度下,R-1 无性系的叶绿素含量均高于 I-1 无性系,且 R-1 无性系各接虫处理叶绿素含量的降幅均小于 I-1 无性系,说明受牛角花齿蓟马锉吸为害后 R-1 无性系叶绿体的受损程度小于 I-1 无性系,其对光能的吸收能力、传递效率大于 I-1 无性系。

### 3.2 牛角花齿蓟马为害对紫花苜蓿光合气体交换参数的影响

$P_n$  是反映植物光合作用的重要指标, $P_n$  的高低反映了植物同化作用的强弱,并且决定了产量积累的多少<sup>[1]</sup>。研究表明,当植物遭受逆境胁迫时,生长受抑制的程度与光合效率的下降密切相关<sup>[26]</sup>。牛角花齿蓟马锉吸苜蓿叶片后,除降低栅栏组织细胞的叶绿素含量外,还能够造成细胞的坏死、解体,可

能使得营养物质在韧皮部的运输受阻,导致光合产物无法分配,植株含水量下降,从而引起叶绿素和 Rubisco 的分解,这也是随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加,R-1、I-1 无性系的  $P_n$  均降低的主要原因。

气孔是植物叶片同外界进行物质交换的通道, $G_s$  表示植物叶片表面气孔的张开程度,而  $CO_2$  是植物光合作用的原料和底物, $G_s$ 、 $C_i$  对植物的光合作用、呼吸作用及蒸腾作用具有明显影响。本试验中,随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加,R-1、I-1 无性系的  $G_s$ 、 $C_i$  均升高, $G_s$  的升高增加了  $CO_2$  的输送,致使  $C_i$  升高, $C_i$  的升高有利于苜蓿在受到牛角花齿蓟马锉吸为害后进行补偿生长,但过高的  $G_s$  也增加苜蓿植株体内水分的无效散失,这也是二者的光合速率下降的原因之一,同时也使得 R-1、I-1 无性系的  $T_r$  均随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加而升高, $T_r$  的增加能使叶片保持较为适宜的温度,有利于光合产物的积累,但过高的  $T_r$  会增加苜蓿植株体内水分的无效散失,所以 R-1、I-1 无性系的  $WUE$  均随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加而降低。一般认为,害虫的为害会加剧植物叶片的蒸腾作用,还会引起未受害细胞的失水。本试验,牛角花齿蓟马锉吸苜蓿叶片后,随着受害细胞蒸腾作用的增大,其虫伤部位周围细胞的  $T_r$  也增大,所以二者的  $WUE$  均降低。

有关紫花苜蓿受牛角花齿蓟马锉吸为害后,其光合生理变化还尚未有文献报道。寇江涛等<sup>[11]</sup> 的研究也只是定性的描述苜蓿受蓟马复合种群锉吸为害后光合作用的变化,而没有对不同受害程度进行定量的分析,更缺乏优势种害虫——牛角花齿蓟马在不同虫口密度为害下的光合生理响应机理。研究表明,美洲斑潜蝇幼虫潜食蓖麻和黄瓜叶片中的栅栏组织后<sup>[26]</sup>,悬铃木方翅网蝽刺吸悬铃木叶片后<sup>[27]</sup>,南美斑潜蝇幼虫为害黄瓜叶片后<sup>[28]</sup>,蓖麻、黄瓜及悬铃木叶片的叶绿素含量均较对照减少,并且随着为害级别的增加,减少量逐渐增大,受害级别与叶绿素含量呈显著的负相关;受害后不同受害级别叶片的  $C_i$  均升高,二者呈正相关,受害后的  $P_n$  最终表现为下降。武德功等研究表明,不同抗蚜性苜蓿品种受豌豆蚜为害胁迫后,抗虫品种和感虫品种叶片内叶绿素均呈下降趋势<sup>[29]</sup>。以上结论与本试验的结果一致。但不同抗蚜苜蓿品种的叶绿素含量与其对豌豆蚜抗性的相关性不明确<sup>[29]</sup>,有待于深入研

究。另外,美洲斑潜蝇幼虫潜叶为害蓖麻和黄瓜叶片后,悬铃木方翅网蝽刺吸悬铃木叶片后,随着叶片受害级别的增加,蓖麻、黄瓜及悬铃木叶片的  $G_s$ 、 $T_r$  总体呈下降趋势<sup>[26-27]</sup>,与本试验的结果不一致,这可能和植物的种类不同有关,也可能是不同害虫的为害方式不同所致。

相同虫口密度下,R-1 无性系的  $P_n$ 、 $WUE$  均高于 I-1 无性系, $T_r$  均低于 I-1 无性系,且 R-1 无性系各接虫处理  $P_n$ 、 $WUE$  的降幅及  $T_r$ 、 $C_i$ 、 $G_s$  的增幅均小于 I-1 无性系,说明在低虫口密度下,紫花苜蓿对牛角花齿蓟马的锉吸为害具有明显的补偿光合作用,并且 R-1 无性系的光合同化效率明显大于 I-1 无性系,其受牛角花齿蓟马锉吸为害后调节水分损失的能力强于 I-1 无性系,体内水分的无效散失小于 I-1 无性系,对水分的利用能力也高于 I-1 无性系,所以 R-1 无性系对蓟马为害的光合补偿作用也大于 I-1 无性系,光合生产效率处于较高的水平。陈建明等<sup>[30-31]</sup>研究表明,不同抗虫水稻品种受白背飞虱为害后,水稻的光合作用产物有滞留现象,而且感虫品种的光合产物滞留比抗虫品种多,所以感虫品种光合作用速率和叶绿素含量下降率比抗虫品种明显,与本试验的结果一致。

### 3.3 牛角花齿蓟马为害对紫花苜蓿叶绿素荧光动力学参数的影响

$F_0$  是 PS II 反应中心处于完全开放时的荧光产量,与叶片叶绿素浓度有关<sup>[32]</sup>。本试验中,随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加,R-1、I-1 无性系的  $F_0$  均升高, $F_0$  的增加可能是植物叶片 PS II 反应中心出现可逆的失活或出现不可逆的破坏,也可能是植物叶片类囊体膜受到损伤,而且类囊体膜受到损伤的程度越严重, $F_0$  的增加量就越多<sup>[33]</sup>,说明牛角花齿蓟马锉吸为害可能造成紫花苜蓿叶片类囊体膜受到损伤、PS II 反应中心受到破坏,但 R-1 无性系在低虫口密度(1、3 头/枝条)下其  $F_0$  与 CK 差异不显著,表明 R-1 无性系能够耐受低虫口密度牛角花齿蓟马的锉吸为害。 $\Phi_{psII}$  能够准确反映 PS II 反应中心在有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率,是 PS II 反应中心进行光化学反应的实际效率,其大小与碳同化反应强度密切相关<sup>[16]</sup>。本试验中,随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加,R-1、I-1 无性系的  $\Phi_{psII}$  均降低,说明牛角花齿蓟马的锉吸为害造成降低了紫花

苜蓿的碳同化反应效率。

$NPQ$  是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的部分<sup>[34]</sup>。当 PS II 反应中心天线色素吸收了过量的光能时,如不能及时地耗散将对光合机构造成失活或破坏,所以非光化学淬灭是植物的一种自我保护机制,对光合机构起着一定的保护作用<sup>[35]</sup>。 $qP$  是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,要保持高的光化学淬灭就要使 PS II 反应中心处于“开放”状态,所以光化学淬灭系数又在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度<sup>[35-36]</sup>。光化学淬灭反映了 PS II 原初电子受体  $Q_A$  的还原状态,它由  $Q_A$  重新氧化形成<sup>[37]</sup>。 $qP$  越大, $Q_A$  重新氧化形成  $Q_A$  的量就越大,即 PS II 的电子传递活性越大<sup>[32]</sup>。相反, $qP$  变小,就说明从 PS II 氧化侧向 PS II 反应中心的电子流动受到了抑制<sup>[35]</sup>。本试验中,随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加,R-1、I-1 无性系的  $NPQ$ 、 $qP$  均降低,说明牛角花齿蓟马锉吸为害造成了 R-1、I-1 无性系叶片光合机构的过剩激发能增多,一方面光化学反应耗能减少,另一方面天线系统的热耗散也相应增加,致使 PS II 反应中心遭到破坏,使得其吸收的光能总量急剧减少,最终表现为  $NPQ$  下降。另外,牛角花齿蓟马虫口密度增加后,其锉吸为害的程度加重,R-1、I-1 无性系 PS II 反应中心的开放比例降低,参与  $CO_2$  固定的电子量减少,这必然使得原初电子受体还原效率降低,光合电子传递受阻,过剩激发能增加,叶片暗反应受到抑制,光能转变为化学能的效率降低,光合效率下降。

$F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$  是表明光化学反应状况的重要参数<sup>[37-38]</sup>。虽然  $F_v/F_0$  不是一个直接的效率指标,但是它对效率的变化很敏感,因为一些处理引起  $F_v/F_0$  变化的幅度比  $F_v/F_m$  变化的幅度大得多,所以  $F_v/F_0$  在一些情况下是表达资料的好形式<sup>[39]</sup>。 $F_v/F_m$  有时也被称为开放的 PS II 反应中心的能量捕捉效率<sup>[16]</sup>,非胁迫条件下, $F_v/F_m$  的值比较恒定,一般在 0.80—0.85 之间,不受物种和生长条件的影响,逆境胁迫条件下  $F_v/F_m$  会明显下降<sup>[33]</sup>。本试验中,随着牛角花齿蓟马虫口密度的增加,R-1、I-1 无性系的  $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$  均降低,说明牛角花齿蓟马锉吸为害造成了紫花苜蓿叶片的 PS II 潜在活性及 PS II 原初光能转化效率均降低,进一步证实了牛角花

齿蓟马锉吸为害使得紫花苜蓿叶片 PS II 反应中心受到了损伤,光合作用原初反应过程中产生了光抑制,光合电子由 PS II 反应中心向  $Q_A$ 、 $Q_B$  及  $PQ$  库的传递过程受到了影响,使得激发能从天线色素蛋白复合体(LHC)向 PS II 的传递受到了抑制,进而影响 PSI、PS II 反应中心之间的能量分配和传递,使得其光合磷酸化及碳同化效率下降。

陈建明研究表明<sup>[40]</sup>,水稻植株受褐飞虱为害后叶片叶绿素荧光动力学参数的变化规律与品种的耐虫性紧密相关,利用  $F_0$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $NPQ$ 、 $qP$ 、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_0$  等叶绿素荧光参数来评价水稻品种对褐飞虱的耐虫性具有可行性。受褐飞虱为害后,抗虫品种水稻叶片的  $F_0$ 、 $NPQ$ 、 $qP$  降低, $\Phi_{PSII}$ 、 $F_v/F_0$  和  $F_v/F_m$  均升高,感虫品种水稻叶片的  $F_0$  增加, $NPQ$ 、 $qP$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $F_v/F_0$  和  $F_v/F_m$  均降低。黄伟研究表明<sup>[41]</sup>,在蚜虫刺吸诱导的过程中,高感苜蓿品种的  $qP$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $F_v/F_0$  和  $F_v/F_m$  均不断下降,而中抗苜蓿品种和高抗苜蓿品种在整个危害胁迫过程降幅较小,其中高抗苜蓿品种的  $F_v/F_0$  和  $F_v/F_m$  还略有升高,不同抗性苜蓿品种的  $NPQ$  先上升后下降。这均与本试验的结果不完全一致,可能是不同害虫的为害方式不同所致,也可能和为害时间不同有关。

受褐飞虱为害后,和感虫水稻品种相比,抗(耐)虫水稻品种的叶绿素荧光参数的下降程度相对较小,说明感虫品种稻株受伤害程度比抗(耐)虫品种严重得多<sup>[40]</sup>。本试验中,相同牛角花齿蓟马虫口密度下,R-1 无性系的  $F_0$  均低于 I-1 无性系, $\Phi_{PSII}$ 、 $qP$ 、 $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$  均高于 I-1 无性系,且 R-1 无性系  $F_0$  的增幅, $NPQ$ 、 $qP$ 、 $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$  的降幅均小于 I-1 无性系。说明受牛角花齿蓟马锉吸为害后,R-1 无性系类囊体膜的受损程度、PS II 反应中心受到的破坏程度较轻,其能够通过维持较高的光化学效率来进行热耗散,R-1 无性系  $Q_A$  的重新氧化受到的抑制程度较低,PS II 反应中心的开放比例上升,关闭比例相应下降,PS II 反应中心的电荷分离受阻程度、电子传递活性受阻程度较小,进行光合作用的电子量必然增加,以热或其它形式耗散的光能相应减少。并且 R-1 无性系在低虫口密度(1、3 头/枝条)下,叶片的  $F_v/F_m$  均大于 0.80,说明 R-1 无性系对牛角花齿蓟马锉吸为害的耐受性较强,能够通过机体的内部调节产生对牛角花齿蓟马锉吸为害的适应性,使其

PS II 反应中心受到的损伤较小,因此 R-1 无性系具有较高的碳同化的效率和补偿光合效应。而 I-1 无性系对牛角花齿蓟马锉吸为害的抗性较差,PS II 活性中心受到的伤害程度大于 R-1 无性系,在  $qP$  大幅下降的情况下,只有通过  $NPQ$  途径来进行热耗散,其光合能力受到严重抑制,所以 I-1 无性系的光合效率显著低于 R-1 无性系。

## References:

- [1] Han Q F, Jia Z K, Wang J P, Wan S M, Yang B P, Dong Z X. Study on diurnal photosynthetic characteristics in different alfalfa leaf layers in Loess Plateau. *Acta Agron Sinica*, 2009, 17(5): 558-563.
- [2] Chen J M, Yu X P, Cheng J A, Zheng X S, Xu H X, Lü Z X, Zhang J F, Chen L Z. Plant tolerance against insect pests and its mechanisms. *Acta Entomologica Sinica*, 2005, 48(2): 262-272.
- [3] Welter S C. Arthropod impact on plant gas exchange // Bemays E A, ed. *Insect-Plant Interactions*. Boca Raton: CRC Press, 1989: 135-151.
- [4] Fay P A, Hartnett D C, Knapp A K. Increased photosynthesis and water potentials in *Silphium integrifolium* galled by cynipid wasps. *Oecologia*, 1993, 93(1): 114-120.
- [5] Li Y Q, Xuan W J, Wang H T, Sheng C F. Physiological mechanism of over-compensation by cotton plants for simulated bollworm infestation on early squares. *Acta Entomologica Sinica*, 2003, 46(3): 267-271.
- [6] Thomson V P, Cunningham S A, Ball M C, Nicotra A B. Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia*, 2003, 134(2): 167-175.
- [7] Retuerto R, Fernández-Lema B, Obeso J R. Changes in photochemical efficiency in response to herbivory and experimental defoliation in the dioecious tree *Ilex aquifolium*. *International Journal of Plant Sciences*, 2006, 167(2): 279-289.
- [8] Hong F Z. *Alfalfa Science*. Beijing: China Agriculture Press, 2009.
- [9] Wu Y F, Zhao X H, Temuer B H. The thrips are main injurious insects of alfalfa production in China. *Grassland of China*, 1990, (3): 65-66.
- [10] Wu Y F, Li X X, Zhao X H, Wei L. The endangerment of thrip to alfalfa. *Grassland of China*, 1988, (2): 25-27.
- [11] Kou J T, Shi S L, Hu G X, Jing K K. Comparison of compensatory photosynthesis between resistant and susceptible alfalfa clones as physiological response to damage by thrips. *Acta Entomologica Sinica*, 2011, 54(8): 910-917.
- [12] Zou Q. *Plant Physiology Experiment Guidance*. Beijing: China Agriculture Press, 2006.

- [13] Wang L, Yang Y F, Liu J X, Ma F. Radiation use and stomatal behaviour of three tropical forage legumes. *Tropical Grasslands*, 2006, 40: 231-236.
- [14] Jiang H, Wang X H, Deng Q Y, Yuan L P, Xu D Q. Comparison of some photosynthetic characters between two hybrid rice combinations differing in yield potential. *Photosynthetica*, 2002, 40(1): 133-137.
- [15] Zhang C, Chu H, Chen G, Shi D W, Zuo M, Wang J, Lu C G, Wang P, Chen L. Photosynthetic and biochemical activities in flag leaves of a newly developed superhigh-yield hybrid rice (*Oryza sativa*) and its parents during the reproductive stage. *Journal of Plant Research*, 2007, 120(2): 209-217.
- [16] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and the rate of photosystem II photochemistry in leaves. *Biochimica and Biophysica Acta*, 1989, 900: 87-92.
- [17] Wise R R, Berry J A. Quantum efficiency of PS II in relation to energy: Dependent quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica and Biophysica Acta*, 1987, 894: 198-205.
- [18] Wise R R, Naylor A W. Chilling-enhanced photooxidations: Evidence for the role of singlet oxygen and superoxide in the breakdown of pigments and endogenous antioxidants. *Plant Physiology*, 1987, 83(2): 278-282.
- [19] Krupa Z, Oquist G, Huner N P A. The effects of cadmium on photosynthesis of *Phaseolus vulgaris*-a fluorescence analysis. *Physiologia Plantarum*, 1993, 88(4): 626-630.
- [20] Misra A N, Srivastava A, Strasser R J. Utilization of fast chlorophyll a fluorescence technique in assessing the saltion sensitivity of mung bean and Brassica seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158(9): 1173-1181.
- [21] Yu J Q, Zhou Y H, Huang L F. Chill-induced inhibition of photosynthesis: genotypic variation within *Cucumis sativus*. *Plant and Cell Physiology*, 2002, 43(10): 1182-1188.
- [22] Yang X H, Zou Q, Zhao S J. Photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence in leaves of cotton plants grown in full light and 40% sunlight. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2005, 29(1): 8-15.
- [23] Chen J M, Yu X P, Cheng J A. Study methods of plant tolerance to insect pests. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(4): 449-455.
- [24] Lu C K, Vonshak A. Characterization of PS II photochemistry in salt-adapted cells of cyanobacterium *Spirulina platensis*. *New Phytologist*, 1999, 141(2): 231-239.
- [25] Hura T, Hura K, Grzesiak M, Rzepka A. Effect of long-term drought stress on leaf gas exchange and fluorescence parameters in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2007, 29(2): 103-113.
- [26] Zhang H J, Duan G Q, Zhang Z B, Liang Z J, Zhang D M, Xu Q, Wang X M, Xu A L, Liu Z. Effect of leaf mining by *Liriomyza sativa* larvae on photosynthesis of some crops. *Acta Entomologica Sinica*, 2006, 49(1): 100-105.
- [27] Ju R T, Wang F, Li B. Leaf physiological responses in the London plane tree (*Platanus × acerifolia*) (Platanaceae) to injury by the sycamore lace bug, *Corythucha ciliata* (Hemiptera: Tingidae). *Acta Entomologica Sinica*, 2010, 53(9): 1009-1014.
- [28] Sun X H, Zhou X R, Pang B P. Effects of infestation of *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae) on the contents of main nutrients, secondary metabolites and chlorophyll in cucumber leaves. *Acta Entomologica Sinica*, 2012, 55(10): 1178-1184.
- [29] Wu D G, He C G, Liu C Z, Du J L, Hu G X, Wang S S. Biochemical resistance mechanism of *Medicago sativa* to *Acyrtosiphon pisum*. *Acta Agrestia Sinica*, 2011, 19(3): 497-501.
- [30] Chen J M, Yu X P, Chen J W, Lu Z X, Cheng J A, Zheng X S, Xu H X, Liu G J. Relationship of photosynthesis changes in leaves of rice plants infested by whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* horvath and its resistance. *Wuyi Science Journal*, 2012, 18(1): 168-173.
- [31] Chen J M, Yu X P, Chen J W, Lü Z X, Cheng J A, Tao L Y, Zheng X S, Xu H X. Relationship between photosynthesis changes in leaves of rice plants infested by whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* horvath and its resistance. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 2003, 17(6): 423-426.
- [32] Wang K B, Xu C H, Zhao F H, Tang C Q, Dai Y L. The Effects of water stress on some *in vivo* chlorophyll a fluorescence parameters of wheat flag leaves. *Acta Biophysica Sinica*, 1997, 13(2): 273-278.
- [33] Xu D Q, Zhang Y Z, Zhang R X. Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications*, 1992, 28(4): 237-243.
- [34] Bilger W, Bjorkman O. Role of the xanthophylls cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 1990, 25(3): 173-185.
- [35] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444-448.
- [36] van Kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 1990, 25(3): 147-150.
- [37] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. *Photosynthesis Research*, 1984, 5(2): 139-157.
- [38] Zhang Q D, Lu C M, Feng L J, Lin S Q, Kuang T Y, Bai K Z. Effect of elevated CO<sub>2</sub> on the primary conversion of light energy of alfalfa photosynthesis. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(1): 77-82.
- [39] Briantais J M, Verotte C, Picaut M, Krause G H. Chlorophyll

fluorescence as a probe for the determination of the photo-induced proton gradient in isolated chloroplasts. *Biochimica and Biophysica Acta*, 1982, 591(1): 198-202.

- [40] Chen J M. Tolerance of Rice Varieties to the Brown Planthopper, *Nilaparvata Lugens* (Stal) and Its Physiological Mechanisms[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2004: 67-76.
- [41] Huang W. Evaluation of the Resistance to Aphid of Alfalfa Varieties and Preliminary Studies on the Resistance Mechanism [D]. Shanxi: Northwest A & F University, 2007: 27-37.
- 参考文献:**
- [1] 韩清芳, 贾志宽, 王俊鹏, 万素梅, 杨保平, 董志新. 黄土高原地区紫花苜蓿不同叶位光合日变化特征研究. *草地学报*, 2009, 17(5): 558-563.
- [2] 陈建明, 俞晓平, 程家安, 郑许松, 徐红星, 吕仲贤, 张珏锋, 陈列忠. 植物耐虫性研究进展. *昆虫学报*, 2005, 48(2): 262-272.
- [5] 李跃强, 宣维健, 王红托, 盛承发. 棉花对棉铃虫危害超补偿作用的生理机制. *昆虫学报*, 2003, 46(3): 267-271.
- [8] 洪绂曾. 苜蓿科学. 北京: 中国农业出版社, 2009.
- [9] 吴永敷, 赵秀华, 特木尔布和. 蓟马是我国苜蓿生产的主要害虫. *中国草地*, 1990, (3): 65-66.
- [10] 吴永敷, 李秀娴, 赵秀华, 薇玲. 蓟马对苜蓿的危害. *中国草地*, 1988, (2): 25-27.
- [11] 寇江涛, 师尚礼, 胡桂馨, 景康康. 抗、感蓟马苜蓿无性系对蓟马危害的补偿光合生理反应比较. *昆虫学报*, 2011, 54(8): 910-917.
- [12] 邹琦. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [22] 杨兴洪, 邹琦, 赵世杰. 遮荫和全光下生长的棉花光合作用和叶绿素荧光特征. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 8-15.
- [23] 陈建明, 俞晓平, 程家安. 植物耐虫性的研究方法. *植物学通报*, 2005, 22(4): 449-455.
- [26] 张慧杰, 段国琪, 张战备, 梁哲军, 张冬梅, 许琦, 王晓民, 许爱玲, 刘珍. 美洲斑潜蝇幼虫潜叶为害对几种作物光合作用的影响. *昆虫学报*, 2006, 49(1): 100-105.
- [27] 鞠瑞亭, 王凤, 李博. 悬铃木叶片对悬铃木方翅网蝽为害的生理响应. *昆虫学报*, 2010, 53(9): 1009-1014.
- [28] 孙兴华, 周晓榕, 庞保平. 孟庆玖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. *昆虫学报*, 2012, 55(10): 1178-1184.
- [29] 武德功, 贺春贵, 刘长仲, 杜军利, 胡桂馨, 王森山. 不同苜蓿品种对豌豆蚜的生化抗性机制. *草地学报*, 2011, 19(3): 497-501.
- [30] 陈建明, 俞晓平, 陈俊伟, 吕仲贤, 程家安, 郑许松, 徐红星, 刘光杰. 白背飞虱取食为害后水稻植株光合作用能力的变化与抗虫性的关系. *武夷科学*, 2012, 18(1): 168-173.
- [31] 陈建明, 俞晓平, 陈俊伟, 吕仲贤, 程家安, 陶林勇, 郑许松, 徐红星. 水稻植株光合作用能力的变化与其抗白背飞虱的关系. *核农学报*, 2003, 17(6): 423-426.
- [32] 王可玢, 许春辉, 赵福洪, 唐崇钦, 戴云玲. 水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素 a 荧光参数的影响. *生物物理学报*, 1997, 13(2): 273-278.
- [33] 许大全, 张玉忠, 张荣铤. 植物光合作用的光抑制. *植物生理学通讯*, 1992, 28(4): 237-243.
- [35] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通讯*, 1999, 16(4): 444-448.
- [38] 张其德, 卢从明, 冯丽洁, 林世青, 匡廷云, 白克智. CO<sub>2</sub>加富对紫花苜蓿光合作用原初光能转换的影响. *植物学报*, 1996, 38(1): 77-82.
- [40] 陈建明. 水稻品种对褐飞虱为害的耐性及其生理机制研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2004: 67-76.
- [41] 黄伟. 不同紫花苜蓿品种抗蚜性鉴定及抗性机理初步研究[D]. 陕西: 西北农林科技大学, 2007: 27-37.