

桉树枝瘿姬小蜂危害对桉树次生代谢产物含量的影响

王伟¹, 徐建民^{2*}, 李光友², 韩超², 吴世军², 陆钊华²

(1. 广州市园林科学研究所, 广州 510405; 2. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520)

摘要: 为探讨遭受桉树枝瘿姬小蜂(*Leptocybe invasa* Fisher & La Salle)危害后桉树(*Eucalyptus* sp.)的次生代谢产物的变化, 对24个桉树品系受危害前后的次生物质单宁和类黄酮含量的变化进行了研究。结果表明, 桉树品系遭受枝瘿姬小蜂危害后, 叶片内的类黄酮含量明显上升, 高感品系的类黄酮含量明显低于其他抗性类型的品系。受虫害前高抗品系桉树叶片中的单宁含量明显高于高感品系, 但进入小蜂危害期, 叶片单宁含量出现先下降后升高的趋势。次生物质的动态变化在不同抗性品系间差异显著, 表明桉树叶片的单宁和类黄酮含量与抗枝瘿姬小蜂有显著关系, 可作为检测桉树对枝瘿姬小蜂抗性的指标。

关键词: 桉树; 桉树枝瘿姬小蜂; 类黄酮; 单宁; 品系

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.06.005

Effects on Secondary Metabolite Contents in *Eucalyptus* Strains Damaged by *Leptocybe invasa*

WANG Wei¹, XU Jian-min^{2*}, LI Guang-you², HAN Chao², WU Shi-jun², LU Zhao-hua²

(1. *Guangzhou Institute of Landscaping Gardening*, Guangzhou 510405, China; 2. *Research Institute of Tropical Forestry Chinese Academy of Forestry*, Guangzhou 510520, China)

Abstract: In order to understand the changes in secondary metabolite of *Eucalyptus* damaged by *Leptocybe invasa*, the contents of flavonoid and tannin in 24 strains of *Eucalyptus* invaded by *L. invasa* were studied. The results showed that flavonoid content in *Eucalyptus* leaves increased significantly after damaged by *L. invasa*, and the flavonoid content in high sensitive strains was significantly lower than that in other strains. The tannin content in high-resistant strains was significantly higher than that in high-sensitive strains before damaged by *L. invasa*. The tannin content in high-resistant strains declined at first, and then increased after infected by *L. invasa*. Therefore, tannin and flavonoid contents in *Eucalyptus* leaves could be used as indexes to detect whether *Eucalyptus* damaged by *Leptocybe invasa* or not.

Key words: *Eucalyptus*; *Leptocybe invasa*; Flavonoid; Tannin; Clone

植物在长期演替进化过程中, 对害虫的危害形成了多方面的防御机制, 生理防御发挥着重要作用, 其中起主导作用的是一些在代谢中派生出来的次级代谢物质, 又称次生物质。次生物质是植物的

分支代谢产物, 大多是挥发性物质, 不能作为昆虫的营养物质, 但却可以影响昆虫对食物的选择、摄食和群体生物学, 同时它可以单一或协同对害虫起作用, 影响昆虫的生长、发育、行为和群体生物学,

收稿日期: 2013-03-15

接受日期: 2013-05-20

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2012BAD01B0401); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(RITFYWZX200904); 广东省林业科技创新专项资金项目(2009KJCX004-02); 广州市林业和园林局科研项目(《木本花卉繁育技术研究》)资助

作者简介: 王伟(1983~), 男, 博士研究生。E-mail: waynelove@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jianmxu@163.com

构成植物的抗虫性^[1-3]。

单宁类化合物是植物中重要的抗生素物质,具有多种抗性^[2,4]。单宁为多元酚物质,可与蛋白质分子结合形成稳定的交叉链,产生涩味以减少植食性昆虫的取食,并使蛋白质不易消化,导致植食性昆虫营养不良,并延缓其生长发育;同时,其与消化酶非特异结合可抑制酶的活性,又可与淀粉等结合,影响昆虫对淀粉等营养物质的取食和消化。

黄酮类物质是植物中一类重要的次生代谢物质,可以影响昆虫的行为和代谢,使之忌避和拒食,破坏昆虫的正常代谢,严重时可导致昆虫中毒甚至死亡,是对昆虫有毒的一类次生代谢物质^[5]。

本实验选用 24 个桉树(*Eucalyptus*)品系,通过测定桉树枝瘿姬小蜂(*Leptocybe invasa* Fisher & La Salle)危害前后桉树叶片次生代谢物质单宁、类黄

酮的含量,探讨桉树不同品系在虫害前后次生代谢物质的变化,为揭示桉树遭受枝瘿姬小蜂危害后的应激反应提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 方法

供试桉树(*Eucalyptus*)共 24 个品系(表 1)。根据王伟等^[6]对其抗性等级分类,其中高抗品系 10 个:尾叶桉 3 个家系 A107、T121 和 D48,细叶桉家系 Et16,以及粗皮桉、邓恩桉、柠檬桉、大花序桉、M1 和 GL9;中抗品系 12 个:细叶桉家系 Et12、Et09 和巨桉 3 个家系 KX8、KX3、KX12,以及雷 11、DH196、LH1、雷 9、DH42-6、DH32-26F₂ 和 DH32-29;高感品系 2 个:窿缘桉和巨细桉 DH201-2。

表 1 参试桉树材料

Table 1 List of *Eucalyptus* tested

| 品系 Strain | 树种 Species | 繁殖方式 Reproduction |
|-----------|--|-------------------|
| A107 | 尾叶桉 <i>Eucalyptus urophylla</i> | 实生苗 Seedling |
| T121 | 尾叶桉 <i>E. urophylla</i> | 实生苗 Seedling |
| D48 | 尾叶桉 <i>E. urophylla</i> | 实生苗 Seedling |
| Et16 | 细叶桉 <i>E. tereticornis</i> | 实生苗 Seedling |
| Et12 | 细叶桉 <i>E. tereticornis</i> | 实生苗 Seedling |
| Et09 | 细叶桉 <i>E. tereticornis</i> | 实生苗 Seedling |
| DH32-26 | 尾叶桉 × 巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i> | 组培 Tissue culture |
| DH32-29 | 尾叶桉 × 巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i> | 组培 Tissue culture |
| 窿缘桉 | 窿缘桉 <i>E. exserta</i> | 实生苗 Seeding |
| KX8 | 巨桉 <i>E. grandis</i> | 实生苗 Seedling |
| 邓恩桉 | 邓恩桉 <i>E. dunnii</i> | 实生苗 Seedling |
| 柠檬桉 | 柠檬桉 <i>E. citriodora</i> | 实生苗 Seedling |
| 粗皮桉 | 粗皮桉 <i>E. pellita</i> | 实生苗 Seedling |
| 大花序桉 | 大花序桉 <i>E. cloeziana</i> | 实生苗 Seedling |
| 雷 11 | 尾叶桉 × 细叶桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. tereticornis</i> | 组培 Tissue culture |
| DH19-6 | 尾叶桉 × 巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i> | 组培 Tissue culture |
| M1 | 尾叶桉 × 赤桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. camaldulensis</i> | 实生苗 Seedling |
| LH1 | 尾叶桉 × 细叶桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. tereticornis</i> | 实生苗 Seedling |
| 雷 9 | 尾叶桉 <i>E. urophylla</i> | 组培 Tissue culture |
| DH42-6 | 尾叶桉 × 巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i> | 组培 Tissue culture |
| GL9 | 尾叶桉 × 巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i> | 组培 Tissue Culture |
| KX3 | 巨桉 <i>E. grandis</i> | 实生苗 Seedling |
| KX12 | 巨桉 <i>E. grandis</i> | 实生苗 Seedling |
| DH201-2 | 巨桉 × 细叶桉 <i>E. grandis</i> × <i>E. tereticornis</i> | 组培 Tissue culture |

实验于2011年3月份在中国林业科学研究院热带林业研究所苗圃进行,参试品系各30株,罩纱网隔离炼苗3个月后,分别移栽于大小为30 cm × 20 cm的塑料盆内,其中10株作为对照,罩纱网隔离。其余20株,自然环境下生长。采用已感染桉树枝瘿姬小蜂的巨细桉DH201-2染病株作为虫源,放置于苗圃,每3个品系行间放置一株,自然接种。具体设计为自然接种为每处理2株,而对照每处理1株,两种处理均重复10次。

引入虫源后,每日观察苗木受害情况。取样时间每月的上旬,从4月份开始,连续取样5个月。在各自处理的10次重复中,分别随机选取对照处理1株和接种处理3株苗作为取样株,取样部位为生长健壮株第3或第4展开叶(自上而下),在植株未发生死亡等情况下,保持同株取样,每株样株重复3次取样测定(即每株取样约2 g左右)。叶片用液氮速冻保存。

1.2 测定

用香草醛比色法^[8]测定叶片的单宁含量,类黄酮含量的测定参照武予清等^[4]的方法。

1.3 数据处理

采用Excel 2007软件对数据进行简单处理,应用SAS 8.0软件进行统计分析^[9],均采用平均值数据进行方差分析,抽取自然接种的数据进行桉树品系间差异的多重比较(Duncan法)。

2 结果和分析

2.1 不同品系间叶片类黄酮和单宁含量的方差分析

以桉树植株有虫瘿出现作为是否出现虫害的标准^[6]。实验观测表明,4月上旬自然接种处理苗均没有出现虫害,因此4月份测定类黄酮含量和单宁含量可作为危害前的指标,而5月上旬开始自然接种处理苗出现了不同程度危害,可作为危害后的指标。

对受桉树枝瘿姬小蜂危害前后类黄酮和单宁含量进行方差分析,结果表明:4~8月份,单宁含量和类黄酮含量在重复间无显著差异;4月份,2个指标在品系间也无显著差异;但5~8月份时,单宁含量和类黄酮含量在品系间均有显著差异(表2)。说明单宁含量和类黄酮含量可以作为评价桉树品

系间桉枝瘿姬小蜂危害的指标。

2.2 桉树叶片中类黄酮含量的变化

由表3可以看出,桉树受害前叶片中总类黄酮含量最高的是KX8,其次是T121,类黄酮含量最低的是巨细桉DH201-2。多重比较结果表明,在受害前不同桉树品系间叶片的类黄酮含量存在显著差异,高感品系叶片的类黄酮含量极显著低于高抗品系和中抗品系,高抗品系和中抗品系叶片的类黄酮含量差异不显著。

遭受桉树枝瘿姬小蜂危害后,类黄酮含量升高最快的是雷9,然后依次分别是A107、D48和T121,随着小蜂危害的加剧,类黄酮含量持续升高;升高幅度最小的是窿缘桉,其次是DH201-2,均为高感品系。方差分析表明,受害前不同桉树品系间叶片的类黄酮含量差异显著,而不同处理间差异不显著。遭受桉树枝瘿姬小蜂危害后,桉树叶片的类黄酮含量在不同品系间和不同处理间均达到显著差异水平,但不同抗性类型间差异不显著。这主要表现为叶片的类黄酮含量在高抗和中抗品系间差异不显著,而高感品系巨细桉DH201-2和窿缘桉类黄酮含量极显著低于其他品系。

2.3 桉树叶片中单宁含量的动态变化

从叶片单宁含量的变化可以看出(表4),桉树受害前,即4月初,高感品系窿缘桉和DH201-2叶片单宁含量明显低于中抗品系和高抗品系,5月份,随着桉树枝瘿姬小蜂进入活动期,桉树叶片中单宁含量出现一定程度的下降,尤其是高抗品系,中抗品系叶片中的单宁含量也出现小幅的下降,而高感品系叶片的单宁含量无明显降低趋势。进入6月份,随着危害加剧,单宁含量明显上升,并超出受害前的水平;7~8月进入小蜂活动高峰期,叶片中单宁含量持续升高,增幅较大的品系是T121,其次是GL-9,高感品系叶片的单宁含量也表现持续升高的趋势,但始终未超过20 mg g⁻¹。方差分析表明(表2),受害前高感品系叶片的单宁含量低于其他品系,但差异不显著。随着危害加剧,单宁含量出现一定程度的降低或升高,且达到显著差异水平。不同品系间单宁含量变化存在显著差异,具体表现为:高抗品系叶片的单宁含量先降低后升高,升高幅度较大;中抗品系有的呈现先降低后升高的变化趋势,但总体表现为单宁含量持续升高;高感品系叶片内

表2 不同桉树品系叶片类黄酮含量和单宁含量方差分析

Table 2 Variance analysis and test of the content of flavonoids and tannin among different clones

| 月份 Month | 变异来源 Source of variance | DF | F | | Pr > F | |
|-------------|----------------------------|----|-----------|---------------|-----------|---------------|
| | | | 单宁 Tannin | 类黄酮 Flavonoid | 单宁 Tannin | 类黄酮 Flavonoid |
| 4 | 品系 Strain (A) | 23 | 145.13 | 7.18 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | 处理 Treatment (B) | 1 | 0.75 | 15.59 | 0.0574 | 0.0002 |
| | A × B | 23 | 2.44 | 0.07 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | 误差 Error | 96 | | | | |
| 5 | 品系 Strain (A) | 23 | 82.5 | 182.16 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | 处理 Treatment (B) | 1 | 627.12 | 39.66 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | A × B | 23 | 8.77 | 29.12 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | 误差 Error | 96 | | | | |
| 6 | 品系 Strain (A) | 23 | 48.8 | 302.69 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | 处理 Treatment (B) | 1 | 806.38 | 2655.96 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | A × B | 23 | 6.74 | 27.33 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | 误差 Error | 96 | | | | |
| 7 | 品系 Strain (A) | 23 | 49.15 | 250.44 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | 处理 Treatment (B) | 1 | 29.45 | 216.46 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | A × B | 23 | 10.9 | 24.89 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | 误差 Error | 96 | | | | |
| 8 | 品系 Strain (A) | 23 | 64.88 | 197.41 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | 处理 Treatment (B) | 1 | 137.91 | 622.8 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | A × B | 23 | 9.47 | 8.77 | < 0.0001 | < 0.0001 |
| | 误差 Error | 96 | | 0.2137 | | |

表3 不同桉树品系在遭受桉树枝瘿姬小蜂危害后类黄酮含量的变化

Table 3 Flavonoid contents in leaves of *Eucalyptus* with different resistance infected by *Leptocybe invasa*

| 品系 Strain | April | | May | | June | |
|--------------|-----------------|-------------|------------------|-------------|------------------|-------------|
| | 均值 Mean | 对照 Control | 均值 Mean | 对照 Control | 均值 Mean | 对照 Control |
| A107 | 3.68 ± 0.52bcd | 4.18 ± 0.27 | 4.75 ± 0.61a | 4.23 ± 0.42 | 5.18 ± 0.38fgh | 3.94 ± 0.39 |
| T121 | 3.83 ± 0.35bc | 3.77 ± 0.17 | 4.46 ± 0.4a | 3.61 ± 1.11 | 5.35 ± 0.56defg | 4.77 ± 0.27 |
| D48 | 3.76 ± 0.5bcd | 4.28 ± 0.27 | 4.76 ± 0.52a | 4.33 ± 0.61 | 6.17 ± 0.88ab | 4.67 ± 0.43 |
| Et16 | 3.82 ± 0.21bcd | 3.57 ± 0.21 | 4.36 ± 0.29abcde | 3.81 ± 0.46 | 6.00 ± 0.82abc | 4.25 ± 0.38 |
| Et12 | 3.69 ± 0.43bcd | 3.67 ± 0.32 | 4.53 ± 0.65ab | 4.23 ± 0.65 | 6.57 ± 1.02a | 5.19 ± 0.41 |
| Et09 | 3.74 ± 0.45bcd | 4.28 ± 0.24 | 4.32 ± 0.51abcde | 4.54 ± 0.95 | 5.99 ± 0.97abc | 4.25 ± 0.29 |
| DH32-26 | 3.62 ± 0.17cdef | 3.98 ± 0.28 | 4.03 ± 0.59efg | 4.02 ± 1.52 | 5.92 ± 1.01bcd | 3.94 ± 0.38 |
| DH32-29 | 3.19 ± 0.22g | 3.57 ± 0.28 | 3.74 ± 0.54h | 3.61 ± 1.36 | 5.50 ± 0.97cdef | 4.98 ± 0.31 |
| 窿缘桉 | 2.16 ± 0.22i | 1.84 ± 0.13 | 2.63 ± 0.31i | 2.06 ± 0.81 | 3.11 ± 0.31j | 2.80 ± 0.28 |
| KX8 | 4.11 ± 0.36a | 3.57 ± 0.14 | 4.76 ± 0.47a | 4.33 ± 0.37 | 4.74 ± 0.11hi | 4.77 ± 0.35 |
| 邓恩桉 | 3.74 ± 0.36bcd | 3.98 ± 0.31 | 4.51 ± 0.61ab | 4.02 ± 0.85 | 6.14 ± 0.93ab | 4.25 ± 0.36 |
| 柠檬桉 | 3.82 ± 0.45bcd | 3.22 ± 0.34 | 4.65 ± 0.57a | 4.25 ± 0.53 | 5.79 ± 0.71cdef | 4.98 ± 0.39 |
| 粗皮桉 | 3.27 ± 0.49g | 4.18 ± 0.32 | 4.33 ± 0.57abcde | 4.23 ± 1.52 | 5.70 ± 0.84bcdef | 4.36 ± 0.44 |

续表(Continued)

| 品系 Strain | April | | May | | June | |
|--------------|-----------------|-------------|------------------|-------------|-----------------|-------------|
| | 均值 Mean | 对照 Control | 均值 Mean | 对照 Control | 均值 Mean | 对照 Control |
| 大花序桉 | 3.85 ± 0.27b | 3.88 ± 0.17 | 4.30 ± 0.53abcde | 4.64 ± 0.16 | 5.40 ± 0.64defg | 3.94 ± 0.28 |
| 雷 11 | 3.76 ± 0.08bcd | 4.28 ± 0.23 | 3.77 ± 0.51h | 3.71 ± 0.28 | 5.05 ± 0.67hig | 3.94 ± 0.19 |
| DH19-6 | 3.29 ± 0.46g | 3.67 ± 0.45 | 4.14 ± 0.45defg | 3.81 ± 0.78 | 4.57 ± 0.36i | 4.36 ± 0.52 |
| M1 | 3.50 ± 0.49f | 4.18 ± 0.57 | 4.57 ± 0.53ab | 4.33 ± 1.20 | 5.36 ± 0.57defg | 4.87 ± 0.38 |
| LH1 | 3.72 ± 0.31bcde | 3.88 ± 0.18 | 4.32 ± 0.53abcde | 4.23 ± 0.79 | 5.38 ± 0.65defg | 4.56 ± 0.42 |
| 雷 9 | 2.88 ± 0.98h | 3.26 ± 0.13 | 4.81 ± 0.62a | 3.30 ± 0.48 | 6.00 ± 1.34abc | 4.25 ± 0.61 |
| DH42-6 | 3.51 ± 0.36f | 4.18 ± 0.25 | 4.31 ± 0.49abcde | 3.92 ± 0.51 | 4.98 ± 0.45ghi | 4.67 ± 0.35 |
| GL9 | 4.17 ± 0.32a | 3.12 ± 0.28 | 4.32 ± 0.61abcde | 3.51 ± 0.78 | 6.08 ± 1.06abc | 4.87 ± 0.45 |
| KX3 | 3.62 ± 0.28cdef | 3.88 ± 0.45 | 4.13 ± 0.52defg | 4.23 ± 1.1 | 5.25 ± 0.65efgh | 4.36 ± 0.35 |
| KX12 | 3.53 ± 0.21ef | 4.18 ± 0.62 | 3.96 ± 0.49fgh | 4.43 ± 0.38 | 4.90 ± 0.56ghi | 3.94 ± 0.22 |
| DH201 | 1.98 ± 0.09j | 2.28 ± 0.28 | 2.18 ± 0.21j | 2.89 ± 0.42 | 2.60 ± 0.26j | 2.80 ± 0.24 |
| 品系 Strain | July | | August | | | |
| | 均值 Mean | 对照 Control | 均值 Mean | 对照 Control | | |
| A107 | 5.05 ± 0.29hg | 4.28 ± 0.34 | 6.39 ± 0.66cde | 4.21 ± 0.52 | | |
| T121 | 6.19 ± 0.51cde | 4.10 ± 0.89 | 6.31 ± 0.63def | 4.17 ± 0.28 | | |
| D48 | 5.49 ± 0.34fg | 4.27 ± 0.53 | 7.03 ± 0.45a | 4.95 ± 0.95 | | |
| Et16 | 5.13 ± 0.45gh | 4.10 ± 0.51 | 6.80 ± 0.41ab | 4.07 ± 0.52 | | |
| Et12 | 5.48 ± 0.54fg | 4.11 ± 0.52 | 5.96 ± 0.39fgh | 4.07 ± 0.47 | | |
| Et09 | 5.84 ± 0.72ef | 3.93 ± 0.54 | 5.93 ± 0.13fgh | 4.56 ± 0.65 | | |
| DH32-26 | 6.71 ± 0.39b | 3.80 ± 0.75 | 5.16 ± 0.39jk | 3.59 ± 0.42 | | |
| DH32-29 | 6.08 ± 0.38de | 3.48 ± 0.35 | 5.92 ± 0.22fgh | 3.98 ± 0.35 | | |
| 窿缘桉 | 3.87 ± 0.16j | 2.41 ± 0.26 | 3.37 ± 0.14l | 3.69 ± 0.25 | | |
| KX8 | 5.07 ± 0.15gh | 4.38 ± 0.33 | 5.62 ± 0.46hi | 4.07 ± 0.47 | | |
| 邓恩桉 | 5.84 ± 0.59ef | 4.14 ± 0.28 | 5.99 ± 0.17fgh | 3.98 ± 0.52 | | |
| 柠檬桉 | 5.32 ± 0.53gh | 4.24 ± 0.54 | 5.84 ± 0.24gh | 4.17 ± 0.25 | | |
| 粗皮桉 | 6.76 ± 0.48b | 3.88 ± 0.42 | 6.63 ± 0.51abcd | 5.09 ± 0.81 | | |
| 大花序桉 | 4.45 ± 0.37i | 3.99 ± 0.74 | 6.09 ± 0.34efg | 4.14 ± 0.24 | | |
| 雷 11 | 4.31 ± 0.31ij | 3.64 ± 0.56 | 5.06 ± 0.24k | 3.91 ± 0.18 | | |
| DH19-6 | 5.15 ± 0.64gh | 3.72 ± 0.39 | 5.27 ± 0.34ijk | 4.35 ± 0.52 | | |
| M1 | 6.65 ± 0.96bc | 4.13 ± 0.38 | 6.85 ± 0.78ab | 4.65 ± 0.51 | | |
| LH1 | 7.30 ± 0.22a | 3.97 ± 0.27 | 6.76 ± 0.69abc | 4.47 ± 0.25 | | |
| 雷 9 | 6.46 ± 0.26bcd | 4.05 ± 0.65 | 5.92 ± 0.27fgh | 4.98 ± 0.44 | | |
| DH42-6 | 4.92 ± 0.36h | 3.94 ± 0.58 | 6.05 ± 0.55efg | 4.19 ± 0.71 | | |
| GL9 | 6.49 ± 0.43bcd | 4.29 ± 0.42 | 5.48 ± 0.34ij | 5.18 ± 0.52 | | |
| KX3 | 6.12 ± 0.63de | 3.83 ± 0.54 | 6.66 ± 0.74abcd | 4.26 ± 0.19 | | |
| KX12 | 6.17 ± 0.43cde | 3.67 ± 0.42 | 6.13 ± 0.62efg | 4.18 ± 0.28 | | |
| DH201 | 3.37 ± 0.24k | 2.05 ± 0.37 | 3.09 ± 0.26l | 2.70 ± 0.42 | | |

数据后不同小写字母表示差异极显著($P < 0.01$)(Duncan's 新复极差法检验)。下表同。

Data followed different small letters mean significant difference at 0.01 level by Duncan's new multiple range method test. The same is following Table.

表4 不同桉树品系在遭受桉树枝瘿姬小蜂危害后单宁含量变化

Table 4 Tannin contents in leaves of *Eucalyptus* invaded *Leptocybe invasa*

| 品系 Clone | April | | May | | June | |
|-------------|-----------------|--------------|-----------------|--------------|-----------------|--------------|
| | 均值 Mean | 对照 Control | 均值 Mean | 对照 Control | 均值 Mean | 对照 Control |
| A107 | 21.76 ± 1.75 | 22.18 ± 2.85 | 19.62 ± 1.53g | 21.64 ± 1.36 | 22.25 ± 0.86f | 18.72 ± 1.68 |
| T121 | 22.11 ± 0.74 | 21.64 ± 1.65 | 21.17 ± 0.74de | 19.22 ± 1.24 | 20.86 ± 2.24g | 19.87 ± 2.32 |
| D48 | 20.13 ± 2.12 | 20.28 ± 4.42 | 19.92 ± 0.93fg | 21.42 ± 1.91 | 22.28 ± 1.11fcd | 20.54 ± 1.63 |
| Et16 | 23.17 ± 1.31 | 19.54 ± 1.87 | 23.07 ± 2.54a | 20.89 ± 1.23 | 24.71 ± 0.52cd | 21.22 ± 1.65 |
| Et12 | 23.91 ± 0.82 | 20.17 ± 0.75 | 22.58 ± 1.4ab | 22.64 ± 1.53 | 24.37 ± 0.21d | 19.42 ± 2.55 |
| Et09 | 19.49 ± 0.76 | 18.64 ± 0.75 | 20.83 ± 1.07e | 23.52 ± 2.31 | 23.14 ± 0.14e | 17.64 ± 2.78 |
| DH32-26 | 14.55 ± 0.45 | 17.52 ± 4.2 | 15.02 ± 0.91k | 17.52 ± 1.57 | 17.99 ± 2.58i | 20.12 ± 2.35 |
| DH32-29 | 14.81 ± 0.62 | 16.87 ± 2.04 | 15.26 ± 0.87jk | 17.64 ± 2.23 | 19.68 ± 1.29h | 18.72 ± 1.52 |
| 窿缘桉 | 10.09 ± 0.64 | 12.11 ± 1.54 | 11.67 ± 0.76n | 13.22 ± 1.81 | 15.09 ± 0.97j | 12.75 ± 1.74 |
| KX8 | 21.39 ± 0.56 | 20.87 ± 1.65 | 20.61 ± 0.71ef | 21.26 ± 1.36 | 25.97 ± 0.39ab | 19.24 ± 3.2 |
| 邓恩桉 | 20.41 ± 1.82 | 21.22 ± 1.53 | 21.15 ± 0.68de | 22.41 ± 1.74 | 25.37 ± 0.61bc | 18.72 ± 3.1 |
| 柠檬桉 | 21.13 ± 1.14 | 17.64 ± 2.02 | 17.67 ± 2.02i | 18.67 ± 1.51 | 23.38 ± 1.05e | 19.21 ± 2.63 |
| 粗皮桉 | 22.93 ± 0.56 | 19.82 ± 1.77 | 18.79 ± 1.28h | 21.28 ± 3.24 | 26.17 ± 0.91a | 19.28 ± 3.25 |
| 大花序桉 | 21.29 ± 1.72 | 18.64 ± 2.18 | 20.86 ± 0.88e | 20.84 ± 1.98 | 25.97 ± 0.62ab | 20.12 ± 2.71 |
| 雷11 | 17.93 ± 0.54 | 19.24 ± 0.71 | 16.84 ± 2.26i | 20.64 ± 3.5 | 19.37 ± 0.85h | 18.52 ± 1.05 |
| DH19-6 | 16.01 ± 0.35 | 17.52 ± 1.84 | 15.94 ± 0.41j | 19.72 ± 1.82 | 19.15 ± 1.23h | 19.42 ± 1.03 |
| M1 | 22.46 ± 1.94 | 18.64 ± 1.73 | 21.91 ± 0.17bcd | 21.28 ± 2.65 | 23.46 ± 0.65e | 20.42 ± 1.85 |
| LH1 | 18.16 ± 1.18 | 20.15 ± 0.96 | 17.22 ± 2.01i | 20.87 ± 2.49 | 23.34 ± 1.61e | 19.78 ± 2.63 |
| 雷9 | 23.93 ± 0.81 | 21.02 ± 1.07 | 22.11 ± 1.59bc | 22.34 ± 4.25 | 25.06 ± 0.77cd | 21.42 ± 1.97 |
| DH42-6 | 22.23 ± 0.72 | 20.52 ± 0.94 | 21.11 ± 0.53de | 21.54 ± 2.64 | 25.01 ± 0.83cd | 19.54 ± 3.01 |
| GL9 | 23.02 ± 0.84 | 19.27 ± 1.29 | 19.98 ± 0.93fg | 20.82 ± 1.92 | 26.12 ± 0.38a | 19.24 ± 3.05 |
| KX3 | 22.09 ± 0.62 | 18.75 ± 0.84 | 21.42 ± 0.67cde | 22.64 ± 1.81 | 24.79 ± 1.03cd | 18.76 ± 2.51 |
| KX12 | 19.23 ± 0.51 | 21.22 ± 1.31 | 19.26 ± 0.64gh | 20.72 ± 2.65 | 25.93 ± 0.98ab | 19.47 ± 3.23 |
| DH201-2 | 12.45 ± 0.55 | 13.64 ± 1.27 | 12.65 ± 0.51m | 14.24 ± 2.12 | 15.58 ± 0.91j | 13.28 ± 1.58 |
| 品系 Clone | July | | August | | | |
| | 均值 Mean | 对照 Control | 均值 Mean | 对照 Control | | |
| A107 | 22.56 ± 1.52bc | 19.24 ± 1.22 | 25.18 ± 1.42g | 20.24 ± 1.82 | | |
| T121 | 25.15 ± 2.69ab | 19.67 ± 1.28 | 26.11 ± 3.16f | 18.76 ± 3.2 | | |
| D48 | 24.67 ± 2.28abc | 18.24 ± 2.12 | 26.91 ± 3.41def | 21.22 ± 3.24 | | |
| Et16 | 23.50 ± 2.74abc | 17.28 ± 2.51 | 27.15 ± 4.58cde | 19.24 ± 3.24 | | |
| Et12 | 24.65 ± 2.27abc | 21.42 ± 1.72 | 24.92 ± 2.41gh | 19.72 ± 2.28 | | |
| Et09 | 23.53 ± 2.39bc | 18.42 ± 0.93 | 26.32 ± 3.72ef | 19.28 ± 2.86 | | |
| DH32-26 | 23.17 ± 3.18bc | 19.28 ± 1.82 | 24.25 ± 3.72h | 18.75 ± 3.12 | | |
| DH32-29 | 22.41 ± 2.77cd | 19.42 ± 2.27 | 22.86 ± 3.01i | 20.18 ± 2.66 | | |
| 窿缘桉 | 17.11 ± 2.01f | 11.62 ± 0.72 | 18.79 ± 2.85k | 12.34 ± 2.72 | | |
| KX8 | 24.98 ± 1.58ab | 17.87 ± 1.34 | 27.82 ± 2.97c | 18.76 ± 3.16 | | |
| 邓恩桉 | 24.39 ± 1.71ab | 19.24 ± 0.98 | 26.80 ± 2.87efg | 20.15 ± 2.45 | | |
| 柠檬桉 | 25.41 ± 1.85ab | 20.42 ± 2.12 | 26.88 ± 2.66def | 20.52 ± 2.14 | | |
| 粗皮桉 | 24.75 ± 1.73ab | 18.64 ± 1.26 | 29.06 ± 3.99a | 19.24 ± 2.64 | | |
| 大花序桉 | 24.58 ± 1.03abc | 19.42 ± 1.58 | 27.56 ± 2.49cd | 18.76 ± 2.52 | | |

| 品系 Clone | July | | August | |
|-------------|-----------------|---------------|----------------|---------------|
| | 均值 Mean | 对照 Control | 均值 Mean | 对照 Control |
| 雷 11 | 20.73 ± 1.22e | 19.75 ± 2.18 | 22.44 ± 2.09i | 19.24 ± 1.15 |
| DH19-6 | 21.38 ± 2.34de | 21.24 ± 2.08 | 21.66 ± 2.47j | 20.42 ± 2.27 |
| M1 | 24.77 ± 1.48ab | 18.67 ± 1.17 | 27.37 ± 2.78cd | 19.75 ± 2.86 |
| LH1 | 25.96 ± 2.37a | 20.42 ± 2.03 | 28.79 ± 3.81ab | 20.12 ± 3.13 |
| 雷 9 | 26.01 ± 3.42a | 19.82 ± 1.43 | 28.65 ± 4.74ab | 20.18 ± 2.52 |
| DH42-6 | 26.38 ± 3.15a | 20.42 ± 0.54 | 26.46 ± 3.21ef | 21.10 ± 2.18 |
| GL9 | 26.78 ± 2.89a | 18.76 ± 0.97 | 27.99 ± 3.09bc | 19.76 ± 1.98 |
| KX3 | 26.73 ± 3.31a | 19.25 ± 0.65 | 27.57 ± 3.72cd | 20.25 ± 4.24 |
| KX12 | 24.28 ± 2.82abc | 18.65 ± 0.76 | 26.27 ± 3.84ef | 19.72 ± 3.24 |
| DH201-2 | 17.01 ± 1.73f | 12.75 ± 0.72 | 19.25 ± 2.83k | 11.87 ± 2.04 |

单宁含量表现为缓慢升高。

3 结论和讨论

3.1 桉树叶片中类黄酮含量的变化

植物次生物质的种类、质量调控着昆虫的各种与寄主有关的行为。张飞萍等^[7]研究了毛竹尖胸沫蝉(*Aphrophora notabilis*)危害对毛竹(*Phyllostachy pubescens*)枝叶黄酮含量的影响,结果表明受虫危害可引起叶部黄酮含量的显著增高,这极可能是一种诱导反应。吴耀军等^[8]研究了桉树枝瘿姬小蜂危害8个桉树品系后对桉树类黄酮等次生代谢物质含量的影响,结果表明桉树受到危害后,次类黄酮含量明显升高,且差异达显著水平。本研究对3种不同抗性类型的24个桉树品系,遭受桉树枝瘿姬小蜂危害前后类黄酮含量的变化进行研究,结果表明遭受桉树枝瘿姬小蜂危害后,叶片内类黄酮含量明显上升,高感品系类黄酮含量明显低于其他抗性类型的品系,遭受小蜂危害后,类黄酮含量增长水平也明显低于其他抗性的品系,说明桉树遭受小蜂危害后,产生了诱导抗性,这与前人的研究结论一致。

3.2 桉树叶片中单宁含量的变化

大量研究表明单宁对昆虫和动物的生长发育有着重大影响^[7,9-11]。陈德兰^[2]研究了粒肩天牛(*Apriona germari*)危害对杨树(*Populus sp.*)单宁含量的影响,结果表明受害植株与健康植株相比,树皮的单宁含量显著增加,说明杨树对粒肩天牛的危害具有诱导抗虫性。吴耀军等^[8]以8个桉树品系为材料,研究了桉树枝瘿小蜂危害对桉树缩合单宁含量

的影响,结果表明桉树枝瘿姬小蜂危害引起桉树缩合单宁含量的显著增加,极可能是一种诱导反应。本文通过对24个桉树品系遭受小蜂危害前后叶片内单宁含量的动态变化研究得出,桉树对枝瘿姬小蜂的危害有一定的诱导抗性,具体表现为桉树叶片内单宁含量在遭受小蜂危害后呈现规律性的变化。桉树叶片内单宁含量是桉树对枝瘿姬小蜂的抗性有指示性作用的指标,危害前高抗品系叶片内的单宁含量明显高于高感品系,且随着进入小蜂危害期,其叶片内单宁含量出现一定程度的下降,其原因可能是单宁转化用于防御小蜂危害。随后,叶片内的单宁含量持续上升,表明桉树对小蜂危害产生了诱导抗性反应。

植物次生物质可以单一或协同对害虫起作用,影响昆虫的生长、发育、行为和群体生物学,构成植物的抗虫性^[12-13]。然而,植物的抗虫性是寄主、昆虫与环境三者相互作用的结果,本研究虽然证实桉树品系遭受小蜂危害后,叶片内类黄酮和单宁含量都出现了明显的升高,表现出一定的应激反应,但影响桉树枝瘿姬小蜂危害的因素并非仅仅由其植株体内次生代谢所决定,在研究过程中,也有个别品系植株的次生代谢物质含量并没有出现明显的规律性变化,关于次生物质在对枝瘿姬小蜂的抗性中的作用机制还需进一步深入研究。同时,研究还观察到尾叶桉品系均表现出对枝瘿姬小蜂具有显著的抗性,这为今后进行抗枝瘿姬小蜂品系筛选提供了亲本材料。

参考文献

- [1] Wu X D. The fluctuation of tannin content in leaves of *Castanea*

- henryi* damaged by *Dryocosmus kuriphilus* [J]. J Fujian Coll For, 2005, 25(4): 365–367.
- 吴兴德. 栗瘿蜂危害下锥栗叶片中单宁含量的变化 [J]. 福建林学院学报, 2005, 25(4): 365–367.
- [2] Chen D L. Effects of Apriona germari hope damage on the contents of tannin in poplar [J]. Ento J E China, 2009, 18(2): 94–100.
陈德兰. 粒肩天牛危害对杨树单宁含量的影响 [J]. 华东昆虫学报, 2009, 18(2): 94–100.
- [3] Wu D G, He C G, Liu C Z, et al. Biochemical resistance mechanism of *Medicago sativa* to *Acyrrhophispon pisum* [J]. Acta Agrest Sin, 2011, 19(3): 497–501.
武德功, 贺春贵, 刘长仲, 等. 不同苜蓿品种对豌豆蚜的生化抗性机制 [J]. 草地学报, 2011, 19(3): 497–501.
- [4] Wu Y Q, Guo Y Y. Potential resistance of tannins-flavonoids in upland cotton against *Helicoverpa armigera* (Hübner) [J]. Acta Ecol Sin, 2001, 21(1): 286–289.
武予清, 郭予元. 棉花单宁-黄酮类化合物对棉铃虫的抗性潜力 [J]. 生态学报, 2001, 21(1): 286–289.
- [5] Zhang H F, Chen S L, Zhu J H, et al. Effect of *Monochamus alternatus* on the composition of chemical materials in needles of *Pinus massoniana* [J]. J Fujian Coll For, 2004, 24(1): 28–31.
张华峰, 陈顺立, 朱建华, 等. 松墨天牛为害对马尾松针叶化学成分的影响 [J]. 福建林学院学报, 2004, 24(1): 28–31.
- [6] Wang W, Xu J M, Li G Y, et al. Relationship between inclusion contents in leaves of different *Eucalyptus* clones and its resistance to *Leptocybe invasa* [J]. J Trop Subtrop Bot, 2012, 20(6): 539–545.
王伟, 徐建民, 李光友, 等. 桉树不同无性系叶片内含物变化与枝瘿姬小蜂抗性的关系 [J]. 热带亚热带植物学报, 2012, 20(6): 539–545.
- [7] Zhang F P, Deng X M, Chen Q L, et al. Effects of *Aphrophora natabitis'* damage on the contents of flavone and tannin in tips and leaves of *Phyllostachys pubescens* [J]. J Bamboo Res, 2003, 22(1): 43–46.
- 张飞萍, 邓秀明, 陈清林, 等. 毛竹尖胸沫蝉危害对毛竹枝叶黄酮和单宁含量的影响 [J]. 竹子研究汇刊, 2003, 22(1): 43–46.
- [8] Wu Y J, Chang M S, Li D W. Effect of the damage of *Leptocybe invasa* Fisher & La Salle on condensed tannin contents of different *Eucalyptus* clones [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci), 2010, 34(6): 1–4.
- 吴耀军, 常明山, 李德伟, 等. 桉树枝瘿姬小蜂危害对桉树缩合单宁含量的影响 [J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2010, 34(6): 1–4.
- [9] Huang S W, Xie W H. Practical SAS Programming and Forestry Research Data Analysis [M]. Guangzhou: South University of Technology Press, 2001: 47–50.
- 黄少伟, 谢维辉. 实用SAS编程与林业试验数据分析 [M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2001: 47–50.
- [10] Perveen S S, Qaiseani T M, Amin S, et al. Biochemical basis of insect resistance in cotton [J]. J Biol Sci, 2001, 1(6): 496–500.
- [11] Sun P, Guo S P, Li H X. Relationship between tannin content of poplar and damage of *Saperda populnea* [J]. J NE For Univ, 2008, 36(5): 51–52.
孙萍, 郭树平, 李海霞. 杨树单宁含量与青杨天牛危害的关系 [J]. 东北林业大学学报, 2008, 36(5): 51–52.
- [12] Wang J H, Li Y C, Chen Z T, et al. Effects of nitrogen level on condensed tannins and activity of related enzyme in *Chamaecrasta nictitans* [J]. Prat Sci, 2010, 27(2): 99–103.
王俊宏, 李艳春, 陈志彤, 等. 氮素对羽叶决明缩合单宁及相关酶活性的影响 [J]. 草业科学, 2010, 27(2): 99–103.
- [13] Bialczyk J, Lechowski Z, Libik A. The protective action of tannins against glasshouse whitefly in tomato seedlings [J]. J Agri Sci, 1999, 133(2): 197–201.
- [14] Schultz J C, Baldwin I T. Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae [J]. Science, 1982, 217(4555): 149–151.