牛角花齿蓟马为害对苗期紫花苜蓿根、冠 生长的影响

温雅洁,周生英,刘艳君,张弘扬,勾文山,刘宁云,胡桂馨* (甘肃农业大学草业学院,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 可持续发展研究中心,甘肃 兰州 730070)

摘要:【目的】探索苗期紫花苜蓿的根、冠生长对牛角花齿蓟马(Odontothrips loti)为害的响应及其与苜蓿耐害性的关系。【方法】以甘农 9号紫花苜蓿(Medicago sativa cv. Gannong No. 9)为试验材料,在不同牛角花齿蓟马虫口压力(0、1、3、5头/株)下,评价紫花苜蓿的抗性表现,测定紫花苜蓿的根茎叶生长特性及生物量。【结果】随着虫口压力的增加,紫花苜蓿的受害指数持续升高,株高和茎粗持续下降。受害初期,紫花苜蓿叶面积、侧枝数、侧枝长、主根直径、侧根数、侧根长和根茎叶生物量增大,根颈直径变细。受害中期,随虫口压力的增大,紫花苜蓿叶面积持续下降,侧枝长、主根直径和根颈直径下降;侧枝数和侧根长增大,侧根数和根茎叶生物量1、3头/株压力下增加,在3头/株下最大。但在高虫口压力(5头/株)下降。受害后期,随虫口压力的增大,苜蓿叶面积、侧枝长、主根直径、根颈直径和根茎叶生物量持续下降;侧根长随虫口压力的增大,苜蓿叶面积、侧枝长、主根直径、根颈直径和根茎叶生物量持续下降;侧根长随虫口压力的增大持续上升,侧枝数和侧根数在低虫口压力增大,均在3头/株时最高,但在高虫口压力(5头/株)下降。【结论】牛角花齿蓟马的适度危害(低于3头/株)可激发苗期苜蓿的侧枝和侧根生长,扩大了植株冠层的光合面积,提高了根系对土壤水分和矿物质营养的吸收能力,进而使紫花苜蓿产生超补偿生长,增强了紫花苜蓿对蓟马的耐害性。而虫口压力过大(5头/株)则抑制了紫花苜蓿侧枝和侧根的生长,最终表现为不足补偿,其耐害性减弱。

关键词:牛角花齿蓟马;苜蓿;植物学特性;生物量分配;耐害性

中图分类号:S541 文献标志码:A 文章编号:1009-5500(2023)04-0113-09

DOI: 10. 13817/j. cnki. cyycp. 2023. 04. 015



昆虫对寄主植物的采食,在一定程度上能激发植物的补偿生长,由此产生的生物量不仅弥补或超过昆虫取食的损失,同时也促进了植物的生长、生存和竞争能力^[1-2]。适时、适度和适量的昆虫取食可促进同化产物的合理运转,使植物体内有限的同化产物得到最大程度的利用,从而产生补偿现象^[3]。对于生长条

收稿日期:2021-12-11;修回日期:2021-12-20

基金项目:国家自然科学基金(31960350);甘肃省自然科学基金(20JR5RA021);国家自然科学基金(31260579)

作者简介:温雅洁(1996-),女,甘肃天水人,硕士研究生。 E-mail:2698179849@qq.com

*通信作者。E-mail:huguixin@gsau.edu.cn

件良好的栽培作物,昆虫对幼嫩组织的取食具有修剪器的作用,类似于打顶、打杈等措施,减少了植物在株高、叶面积等方面的生长冗余部分,使植物的能量得到最合理、最优化的分配,表现出补偿作用^[4-8]。对于有多个分生组织的植物而言,休眠分生组织的激活是该种植物产生耐虫性的内在机理^[9]。四点芒蝇(Atherigona vavia)为害后,耐虫性的高粱可通过植株的分蘖来补偿,耐鼎点金刚钻(Earia cupreoviridis)的棉花可产生大量的分枝来补偿^[10]。苜蓿对蓟马为害的补偿生长能力主要表现在枝条数和节间数的增加,在室内低虫口短期压力下,苜蓿表现出超补偿生长,但在大田蓟马持续为害后,苜蓿枝条数显著增加,最终表现为不足补偿^[11-13]。寇江涛等^[14]的研究报道,在低虫口牛角花齿蓟马(Odontothrips loti)为害后,抗蓟

马苜蓿产生超补偿生长是因为叶片光合效率增强。

根、冠是植物结构和功能的基础,具有吸收土壤 水分、养分功能的根系和具有合成碳水化合物能力的 叶冠之间经常进行着物质交换,根和冠至少要相互向 对方提供最低限度的物质以保证植株整体生长的需 要[15]。根、冠功能的强弱决定着植物的生长状况,根、 冠的生长量又影响着其各自功能的发挥。因此,根、 冠生长之间,其功能之间及生长与功能之间存在着非 常复杂的互作耦合关系[16]。根、冠关系是环境因素作 用后,经植物体内许多基本变化过程和自适应、自调 节后最终所表现出的综合效应,既相互依赖,又相互 竞争[17]。环境条件发生变化时,植物通过根、冠结构 的变化和功能的调节对环境变化做出响应,从而达到 结构适应和生长恢复[18]。研究报道,在高密度的褐飞 虱(Nilaparvata lugens)危害后,耐虫水稻根冠比会进 行自我调节,减少干物质向根系的输送,从而保证地 上部的正常生长[19]。根系结构、功能与冠部功能配合 最恰当时,植物才具有高效的资源利用率[15]。在生长 条件不利时,植物对根冠的自我调节使有限的同化产 物得到最大程度的利用,是植物产生补偿现象的重要 机制。

害虫的取食会改变植物光合产物的代谢中心,进 而改变和调节植物体内同化产物的输送方向[20-21]。 研究报道牛角花齿蓟马(O. loti)为害后,苜蓿叶和根 中氮含量下降,苜蓿体内的氮元素更多地在茎秆中积 累,促进了新的分枝生长,从而产生超补偿生长[11-13]。 在苜蓿成株期,蓟马低虫口压力下,分配到苜蓿冠部 的生物量比例升高,苜蓿产生超补偿生长;在高虫口 压力下,冠部的补偿生长为不足补偿,但分配到苜蓿 根系的生物量比例升高,为苜蓿的持续生存和再生长 提供了保障[22]。植物在苗期对外界的胁迫最敏感,也 更能反映植物对逆境的适应性和抗性,植物抗逆性评 价鉴定一般选择在苗期进行。关于苜蓿对蓟马危害 的补偿生长报道,尤其是根冠生长和同化产物分配的 报道多为成株期的研究。因此,本试验以甘农9号紫 花苜蓿为材料,研究牛角花齿蓟马不同虫口压力下, 苜蓿的抗性表现、生长特性及根冠生物量的分配,探 索苗期紫花苜蓿对蓟马为害的根冠响应及其与耐虫 性的关系,旨在为蓟马可持续控制和苜蓿抗虫育种提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试昆虫:牛角花齿蓟马(Odontothrips loti)成虫 供试苜蓿:甘农 9号紫花苜蓿(Medicago sativa cv. Gannong No. 9)

1.2 试验设计

试验于 2021 年 4 月底,在甘肃农业大学草业学院 牧草实训基地大田网室内进行。取自然风干土,采用 直径×高度为 25 cm×30 cm 的塑料花盆,每盆装土 5 kg,按 N含量 50 mg/kg, P_2O_5 含量 50 mg/kg, K_2O 含量 11.54 mg/kg施加基肥,半埋于网室土壤中,播种甘农 9号紫花苜蓿种子。于苜蓿 4 叶期间苗,保留长势一致 的植株,每盆 20 株。在苜蓿 5 叶 1 心期,按 0、1、3、5 头/株接入牛角花齿蓟马成虫,每处理 4 个重复。各处 理小区间挂隔虫网。分别于蓟马为害 6、12、18 d时,评价苜蓿的受害程度,并测定苜蓿根、茎、叶的植物学 性状和生物量。

1.3 试验方法

1.3.1 受害程度的调查 每处理随机取 30 株,按照 贺春贵^[8]田间苜蓿叶片受害分级标准,统计植株上部 1/3 所有 > 0.4 cm 叶片的受害级别。按下式计算植株 受害指数:

受害指数(%)=[Σ (受害级叶片数 \times 受害级值)/(调查总叶片数 \times 受害最高级值)] \times 100%

1.3.2 测定指标 每次每处理每盆随机选取10株,测定以下指标:

株高:使用直尺测量植株的绝对高度。

茎粗:于土表上5 cm处,使用游标卡尺测量茎粗。 叶面积:取随机苜蓿植株从顶端向下第4片复叶, 用直尺测量各小叶的长和宽,用长×宽表示叶面积。

侧枝数:统计单株苜蓿所有一级和二级侧枝数量。

侧枝长:使用直尺测量侧枝的长度、统计长度大于0.4 cm的各级侧枝长度。

根颈直径:使用游标卡尺测量根颈直径。

主根直径:于根颈以下1 cm 处,用游标卡尺测量 主根直径。 侧根数:统计单株苜蓿所有发生的各级侧根数量。

侧根长:使用直尺测量侧根长度、统计长度大于 0.4 cm 的各级侧根长度。

生物量:于基部剪断苜蓿,根、茎、叶分离,于 105℃杀青15 min,65℃烘干5~6 h,分别称取干重。

茎叶比:单株茎秆干重/单株叶片干重。

根冠比:单株根系干重/单株茎叶干重。

1.4 数据处理

运用 Microsoft Excel 2010 软件对试验数据进行处理,用 SPSS 20.0 软件进行 One-way ANOVA 单因素方差分析(Duncan新复极差法)。

2 结果与分析

2.1 不同牛角花齿蓟马虫口压力下紫花苜蓿受害指数的变化

在相同为害时期,随着牛角花齿蓟马虫口压力的增加,甘农9号紫花苜蓿各处理的受害指数均显著上升(P<0.05),均在5头/株受害指数最高(图1)。随着受害时间的持续苜蓿的受害指数升高。在受害12d时,各处理的受害指数分别较受害6d时升高了130.42%、74.16%和59.26%;在受害18d时,各处理的受害指数分别较受害6d升高了334.28%、265.84%和215.22%。

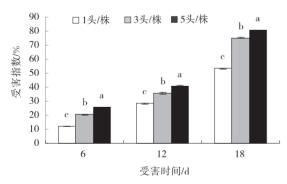


图 1 不同虫口牛角花齿蓟马为害后紫花苜蓿的受害指数

Fig. 1 Damage index of alfalfa infested by different number of *Odontothrips loti*

注:不同小写字母表示在相同受害时期不同处理间差异显著(P<0.05)。下同

2.2 不同牛角花齿蓟马虫口压力下紫花苜蓿植物学 特性的变化

2.2.1 紫花苜蓿株高、茎粗、叶面积和侧枝的变化由表1可知,随虫口压力的增大,甘农9号紫花苜蓿的

株高和茎粗下降,叶面积在受害初期显著高于CK,受害中后期则显著低于CK(P<0.05)。在受害6d时,随虫口压力的增加,紫花苜蓿的株高分别较CK显著降低了4.32%、6.63%、9.65%(P<0.05);茎粗除1头/株处理不显著外,其他各处理均显著低于CK(P<0.05);叶面积增幅分别为8.98%、12.74%和23.40%。受害12d时,各处理的株高、茎粗和叶面积均显著降低(P<0.05)。受害18d时,随虫口压力的增加,株高分别较CK显著降低了8.54%、12.94%、24.92%;茎粗较CK显著降低了1.46%、3.87%、6.58%(P<0.05),叶面积分别降低了32.67%、39.17%和52.17%。

由表1可知,受害6d时,随虫口的增加,1级侧枝 数和1级侧枝长持续增加,且各处理均显著高于CK(P <0.05),1级侧枝数分别升高了4.82%、20.81%、 28.57,1级侧枝长分别升高了50.00%、60.42%、 99.58%。受害12d时,1级侧枝数随虫口压力增大呈 先升后降趋势,3头/株处理下最多且显著高于CK,增 幅为 7.73%, 1头/株处理显著低于 CK, 降幅为 7.43%,5头/株处理高于CK但不显著(P<0.05);各 处理下侧枝长均显著低于CK(P<0.05),降幅分别为 33.99%,11.30%、62.68%。 受害 18 d 时,1、3 头/株 处理下紫花苜蓿的1级侧枝数均显著高于CK(P< 0.05),增幅分别为3.26%和14.54%,5头/株处理显 著低于CK,降幅为15.68%;1级侧枝长持续下降,各 处理1级侧枝长均显著低于CK(P<0.05),降幅分别 为24.40%、58.73%和67.09%。受害18d时,紫花苜 蓿的2级侧枝发生,1头/株和3头/株处理下2级侧枝 数显著高于CK(P<0.05),增幅分别为55.00%和 193.33%,5头/株处理下,2级侧枝被害严重,干枯萎 缩,甚至凋落。

2.2.2 紫花苜蓿主根直径和根颈直径的变化 由图 2-A可见,受害6d时,在3头/株虫口压力下,甘农9号紫花苜蓿的主根直径最粗,各处理下的主根直径均显著高于CK(P<0.05),增幅分别为5.23%、15.48%和4.71%。受害12d时,各处理下主根的直径均显著低于CK(P<0.05),分别降低了12.68%%、6.09%、11.25%。受害18d时,随虫口压力的增加,主根的直径持续下降,各处理主根的直径均显著低于CK(P<

-					
主 1	不同由口4	一名龙华茹口	当宝丘烬龙古	善姓吉 李纲	、侧枝数和长度
ᅏ	가미 또 ㅁㅋ	ᄆ用ᄱᄱᆒᄀ	八古四条14.日1	百休同、今州	

Table 1 Plant height, stem diameter, number and length of branch of alfalfa infested by different number of Odontothrips	Table 1	Plant height, stem diameter	number and length of branch of alfalfa infested b	v different number of Odontothrips lot
--	---------	-----------------------------	---	--

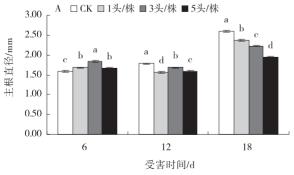
受害时 间/d	处理	株高/cm	茎粗/mm	叶面积/mm²	1级侧枝 数/个	1级侧枝 长/cm	2级侧枝 数/个
6	CK	19.036±0.806ª	1.236 ± 0.019^{a}	3.250 ± 0.117^{d}	2.253 ± 0.132^{d}	$0.400\pm0.025^{\circ}$	_
	1头/株	18.213 ± 0.600^{b}	1.231 ± 0.024^{ab}	3.542 ± 0.121^{c}	$2.361 \pm 0.124^{\circ}$	0.600 ± 0.100^{b}	_
	3头/株	17.774 ± 0.402^{b}	1.224 ± 0.017^{bc}	3.664 ± 0.133^{b}	2.721 ± 0.126^{b}	0.642 ± 0.008^{b}	_
	5头/株	$17.200 \pm 0.475^{\circ}$	$1.218 \pm 0.024^{\circ}$	4.011 ± 0.124^{a}	2.896 ± 0.106^a	0.798 ± 0.023^a	_
12	CK	24.173 ± 0.435^{a}	1.510 ± 0.012^{a}	5.811 ± 0.163^{a}	$3.372\pm0.167^{\circ}$	2.405 ± 0.048^a	_
	1头/株	23.435 ± 0.508^{b}	1.473 ± 0.016^{b}	$5.166 \pm 0.153^{\circ}$	3.944 ± 0.196^{b}	$1.588 \pm 0.013^{\circ}$	_
	3头/株	$22.289 \pm 0.469^{\circ}$	$1.451 \pm 0.016^{\circ}$	5.291 ± 0.147^{b}	4.590 ± 0.117^{a}	2.133 ± 0.126^{b}	_
	5头/株	21.585 ± 0.423^d	1.429 ± 0.016^d	4.680 ± 0.137^{d}	4.340 ± 0.157^{a}	0.898 ± 0.078^d	_
18	CK	35.295 ± 0.626^a	1.656 ± 0.023^a	7.936 ± 0.131^{a}	$8.048\pm0.183^{\circ}$	8.622 ± 0.106^{a}	1.667 ± 0.167^{c}
	1头/株	32.281 ± 0.481^{b}	1.632 ± 0.022^{b}	5.344 ± 0.145^{b}	8.310 ± 0.179^{b}	6.518 ± 0.036^{b}	2.583 ± 0.201^{b}
	3头/株	$30.730\pm0.735^{\circ}$	1.592 ± 0.02^{c}	$4.827 \pm 0.123^{\circ}$	9.217 ± 0.161^{a}	$3.558 \pm 0.092^{\circ}$	4.889 ± 0.167^{a}
	5头/株	26.500 ± 0.604^{d}	1.547 ± 0.016^d	3.796 ± 0.126^d	6.786 ± 0.204^d	2.838 ± 0.002^d	_

注:同列不同小写字母表示在相同受害时期不同处理间差异显著(P<0.05),"一"表示没有统计到相关数据。下同

0.05), 主根的直径较CK分别降低了8.85%、14.14%、25.06%。

由图 2-B 可见,受害 6 d时,各处理下的根颈直径均显著低于 CK(P < 0.05),分别降低了 31.11%、24.90%和 40.68%。受害 12 d时,各处理下的根颈直径均显著低于 CK(P < 0.05),根颈直径较 CK 分别降低了 21.40%、9.48%、19.49%。受害 18 d时,随虫口压力的增加,根颈直径持续下降,各处理根颈直径均显著低于 CK(P < 0.05),根颈直径较 CK 分别降低了 5.29%、13.37%、26.18%。

2.2.3 紫花苜蓿侧根的变化 由表2可知,受害6d时,各处理下甘农9号紫花苜蓿的1级侧根数均高于CK,在3头/株虫口压力下1级侧根数最多,增幅分别为1.46%、14.63%和2.44%;随虫口压力的增大,紫花苜蓿根系的2级侧根数呈持续上升趋势,各处理分别较CK增加了13.33%、46.67%和51.33%;各处理



下的总侧根数均增加,且随着虫口压力增大呈现先升后降趋势。受害12 d时,随着虫口压力的增加,1级侧根数呈先升后降趋势,各处理下的1级侧根数均显著高于CK(P<0.05),增幅分别为3.1%、13.31%和6.10%;2级侧根数在3头/株虫口处理下显著高于CK,增幅为22.59%,1头/株和5头/株处理下则显著低于CK(P<0.05),降幅分别为2.89%和30.95%;3级侧根数均显著高于CK(P<0.05);总侧根数在3头/株虫口处理下增加,1和5头/株虫口处理下下降。受害18 d时,各处理下的1级侧根数均显著高于CK(P<0.05),增幅分别为1.75%、8.28%和28.99%;2级侧根数均显著低于CK(P<0.05),降幅分别为1.28%、31.61%和2.18%;3级侧根数均显著高于CK,增幅分别为52.17%、134.78%和33.70%;在3头/株处理下的总侧根数最少。

由表3可知,受害6d时,各处理下紫花苜蓿的1

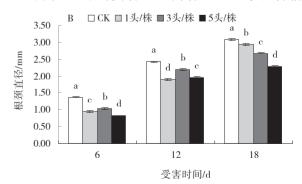


图 2 不同虫口牛角花齿蓟马为害后紫花苜蓿主根直径和根颈直径

Fig. 2 Toproot and root collar diameter of alfalfa infested by different number of Odontothrips loti

级侧根长均显著低于 CK,分别降低了 8.57%、21.39%和26.81%; CK的2级侧根平均长度小于0.4 cm,蓟马为害后的2级侧根平均长度均大于0.4 cm,其中1头/株虫口处理下的2级侧根长度最小,5头/株虫口处理下最大;相对于 CK,总侧根长均增加,但随着虫口压力的增大呈持续下降趋势。受害12 d时,随着虫口的增加,1级侧根长呈先升后降趋势,在5头/株处理下显著低于 CK(P<0.05),降低了2.56%,1头/株和3头/株虫口处理显著高于 CK,分别增加了12.45%和11.37%; 2级侧根长均显著低于 CK(P<0.05),降幅分别为11.72%、7.39%和11.85%; 3级

侧根平均长度均小于0.4 cm;总侧根长在1、3头/株虫口处理下增加,5头/株虫口处理下下降。受害18 d时,1级侧根长在5头/株处理下显著低于CK(P<0.05),降低了2.34%,1头/株和3头/株处理下显著高于CK,分别增加了15.12%和11.32%;2级侧根长均显著高于CK(P<0.05),增幅分别为31.59%、48.01%和34.23%;3级侧根长在5头/株处理下显著高于CK(P<0.05),增幅为17.75%,1头/株和3头/株处理下显著低于CK(P<0.05),增幅为17.75%,1头/株和3头/株处理下,显著低于CK,降幅分别为19.80%和4.86%;总侧根长随着虫口压力增大先升后降,在3头/株处理下最长。

表 2 不同虫口压力下牛角花齿蓟马为害后紫花苜蓿各级侧根数

Table 2 Number of lateral root of alfalfa infested by different number of Odontothrips loti

受害时间/d	处理	1级侧根数/个	2级侧根数/个	3级侧根数/个	总侧根数/个
6	CK	13.667±0.158°	$5.000\pm0.100^{\circ}$	_	18.667 ± 0.033^{d}
	1头/株	13.860 ± 0.129^{bc}	5.667 ± 0.289^{b}	_	$19.533 \pm 0.159^{\circ}$
	3头/株	15.667 ± 0.389^a	7.333 ± 0.031^{a}	_	23.000 ± 0.150^{a}
	5头/株	14.000 ± 0.200^{b}	7.567 ± 0.031^a	_	21.567 ± 0.071^{b}
12	CK	17.578 ± 0.225^d	25.722 ± 0.102^{b}	3.033 ± 0.033^d	46.333 ± 0.060^{b}
	1头/株	$18.122 \pm 0.313^{\circ}$	$24.978 \pm 0.069^{\circ}$	$3.178\pm0.069^{\circ}$	46.278 ± 0.071^{b}
	3头/株	$19.917\!\pm\!0.276^a$	31.533 ± 0.076^a	7.500 ± 0.067^{a}	58.950 ± 0.039^a
	5头/株	$18.650 \pm 0.287^{\text{b}}$	17.761 ± 0.035^d	5.500 ± 0.067^{b}	41.911 ± 0.040^{c}
18	CK	28.167 ± 0.258^d	49.467 ± 0.208^{a}	3.833 ± 0.017^{d}	$81.467 \pm 0.098^{\circ}$
	1头/株	33.167 ± 0.289^{b}	48.833 ± 0.076^{b}	5.833 ± 0.058^{b}	87.833 ± 0.213^{b}
	3头/株	$30.500 \pm 0.300^{\circ}$	$48.389 \pm 0.347^{\circ}$	9.000 ± 0.100^{a}	87.889 ± 0.068^d
	5头/株	36.333 ± 1.041^a	33.333 ± 0.042^d	5.125 ± 0.025^{c}	74.791 ± 0.715^{a}

表 3 不同虫口压力下牛角花齿蓟马为害后紫花苜蓿各级侧根长度

Table 3 Length of lateral root of alfalfa infested by different number of Odontothrips loti

受害时间/d	处理	1级侧根长/cm	2级侧根长/cm	3级侧根长/cm	总侧根长/cm
6	CK	3. 282±0. 054ª	_	_	3.282±0.031 ^d
	1头/株	3.001 ± 0.011^{b}	1.092 ± 0.010^{c}	_	4.092 ± 0.003^{a}
	3头/株	2.580 ± 0.012^{c}	$1.297\!\pm\!0.016^{b}$	_	3.877 ± 0.010^{b}
	5头/株	2.402 ± 0.018^d	$1.386\!\pm\!0.016^a$	_	3.788 ± 0.008^{c}
12	CK	3.444 ± 0.002^{c}	1.606 ± 0.038^a	_	5.050 ± 0.046^{b}
	1头/株	3.873 ± 0.012^a	1.417 ± 0.015^{b}	_	5.291 ± 0.015^a
	3头/株	3.836 ± 0.002^{b}	1.487 ± 0.012^{b}	_	5.323 ± 0.007^{a}
	5头/株	3.356 ± 0.004^{d}	1.415 ± 0.021^{b}	_	$4.772\pm0.003^{\circ}$
18	CK	$3.685 \pm 0.020^{\circ}$	1.096 ± 0.011^{d}	0.977 ± 0.025^{b}	5.757 ± 0.004^d
	1头/株	4.242 ± 0.011^{a}	$1.442\!\pm\!0.014^{c}$	0.783 ± 0.015^d	6.467 ± 0.004^{b}
	3头/株	4.102 ± 0.002^{b}	1.622 ± 0.012^a	$0.929 \pm 0.014^{\circ}$	6.653 ± 0.008^a
	5头/株	3.599 ± 0.011^{d}	1.471 ± 0.006^{b}	1.150 ± 0.010^a	6.219 ± 0.015^{c}

2.3 不同牛角花齿蓟马虫口压力下紫花苜蓿受害生物量、茎叶比和根冠比的变化

由表4可知,受害6d时,随虫口压力的增加,甘农9号紫花苜蓿单株的叶生物量、茎生物量、地上部生物量、根系生物量、茎叶比和根冠比持续上升,均在5头/株处理下最大,分别较CK显著增加了28.48%、48.98%、36.39%、50.15%、15.96%和10.09%(P<0.05),根茎叶生物量增加的大小顺序为:根>茎>叶。

受害12 d时,随虫口压力的增加,甘农9号紫花苜蓿单株的叶生物量呈下降趋势,且各处理均显著低于CK(P<0.05),分别降低了4.55%、8.05%和25.73%。1头/株和3头/株处理下单株的茎生物量增加,分别较CK显著升高了12.35%和22.34%,5头/株处理下单株的茎生物量降低,较CK显著降低了3.63%。地上部的生物量在1头/株和3头/株处理下显著高于CK(P<0.05),分别增加了2.65%和4.90%,在5头/株处理下低于CK,显著降低了16.31%。根系的生物量在3头/株虫口处理下最高,

较 CK 显著增加了 26.35%, 在 1 头/株处理下较 CK 显著增加了为 8.64%, 5 头/株虫口处理下较 CK 显著降低了 12.23% (P<0.05)。各处理的茎叶比和根冠比均高于 CK, 茎叶比增幅分别为 17.71%、33.05% 和 29.75%,根 冠 比增幅分别为 5.84%、20.46% 和 4.88%。在 3 头/株处理下,根系生物量的增加率高于茎的增加率。

受害 18 d时,甘农 9号紫花苜蓿单株的叶、茎、地上部和根生物量及根冠比持续下降,茎叶比持续上升。各处理的叶生物量分别降低了 15.03%、8.62%和 26.18%,茎生物量分别降低了 35.50%、18.67%和 29.65%,地上部生物量分别降低了 16.61%、23.43%和 35.32%,根系生物量分别降低了 22.10%、31.09%和 45.06%,根冠比分别降低了 6.58%、10.00%和 15.05%,茎叶比分别增加了 2.60%、12.64%和 18.30%(P<0.05)。总体上,根茎叶生物量减少的大小顺序为:根>茎>叶。

表 4 不同虫口压力下牛角花齿蓟马为害后紫花苜蓿单株根茎的叶生物量、茎叶比和根冠比Table 4 Root, stem and leaf biomass, stem to leaf ratio and root to shoot ratio of alfalfa infested by different number of *Odontothrips loti*

受害时 间/d	处理	叶生物量/g	茎生物量/g	地上生物量/ (g·株 ⁻¹)	根生物量/ (g·株 ⁻¹)	茎叶比	根冠比
6	CK	0.041 ± 0.004^d	0.026 ± 0.001^{d}	0.067 ± 0.010^d	0.014±0.001°	0.629 ± 0.010^d	0.215 ± 0.013^{b}
	1头/株	0.045 ± 0.002^{c}	$0.030 \pm 0.001^{\circ}$	$0.075 \pm 0.010^{\circ}$	0.016 ± 0.001^{b}	$0.653 \pm 0.013^{\circ}$	0.220 ± 0.011^{b}
	3头/株	0.051 ± 0.002^{b}	0.036 ± 0.001^{b}	0.087 ± 0.010^{b}	0.021 ± 0.001^a	0.708 ± 0.015^{b}	0.235 ± 0.011^a
	5头/株	0.052 ± 0.002^a	0.038 ± 0.001^{a}	0.090 ± 0.010^a	0.021 ± 0.001^a	0.729 ± 0.012^a	0.238 ± 0.01^a
12	CK	0.124 ± 0.001^a	$0.092 \pm 0.004^{\circ}$	0.216 ± 0.012^{c}	$0.045 \pm 0.001^{\circ}$	0.742 ± 0.012^d	0.207 ± 0.011^{c}
	1头/株	0.118 ± 0.004^{b}	0.103 ± 0.002^{b}	0.222 ± 0.011^{b}	0.049 ± 0.001^{b}	$0.874 \pm 0.011^{\circ}$	0.219 ± 0.011^{b}
	3头/株	0.114 ± 0.001^{c}	0.113 ± 0.001^{a}	0.226 ± 0.010^{a}	0.057 ± 0.001^a	0.988 ± 0.017^{a}	0.250 ± 0.011^{a}
	5头/株	0.092 ± 0.001^d	0.089 ± 0.001^d	0.181 ± 0.010^d	0.039 ± 0.001^d	0.963 ± 0.017^{b}	0.217 ± 0.010^{b}
18	CK	0.199 ± 0.001^a	0.183 ± 0.001^{a}	0.381 ± 0.012^{a}	0.148 ± 0.001^a	0.918 ± 0.012^d	0.387 ± 0.012^{a}
	1头/株	$0.164\pm0.001^{\rm b}$	0.154 ± 0.001^{b}	0.318 ± 0.010^{b}	0.115 ± 0.001^{b}	$0.942 \pm 0.011^{\circ}$	0.361 ± 0.010^{b}
	3头/株	0.144 ± 0.002^{c}	$0.148 \pm 0.003^{\circ}$	$0.292 \pm 0.010^{\circ}$	$0.102 \pm 0.001^{\circ}$	$1.034\pm0.014^{\scriptscriptstyle b}$	0.348 ± 0.010^{c}
	5头/株	0.118 ± 0.003^{d}	0.128 ± 0.001^{d}	0.247 ± 0.012^d	0.081 ± 0.002^d	1.086 ± 0.012^{a}	0.329 ± 0.011^{d}

3 讨论

植物耐虫性,是植物在遭受到与感虫品种相同密度的害虫为害后,凭借其健壮的生长和繁殖机能,所表现出的忍受或补偿虫害的能力^[23]。Maschinski等^[24]将补偿分为超补偿、等量补偿和不足补偿。动物采食

植物顶端分生组织,即去除顶端优势,发生"源"的再分配,可刺激植物侧枝(芽)发生组织的活动能力,产生更多的分枝,增大叶冠光合作用面积,恢复正常生长[25]。在苜蓿营养生长阶段,牛角花齿蓟马对苜蓿顶稍的嫩叶为害,解除了苜蓿植株的顶端优势,苜蓿植株高度下降,但激发了侧枝的生长,扩大了苜蓿冠层

光合作用面积,提高了苜蓿地上部的再生长能力,进而产生补偿生长效应^[26-29]。本试验中,在受害初期,受害苜蓿的株高和茎粗下降,而叶面积、侧枝数和侧枝长均升高,单株的生物量显著增加,产生超补偿生长,说明苗期苜蓿对蓟马的短期轻度危害具有超补偿生长能力。在受害中期,受害苜蓿的株高、茎粗、叶面积和侧枝长均下降,侧枝数则显著升高;1头/株和3头/株蓟马中度危害程度下,单株生物量显著增加,产生超补偿生长;5头/株处理下苜蓿的受害程度过高,使光合器官叶片受损较重,导致单株生物量显著减少,为不足补偿。在受害后期,苜蓿的株高、茎粗、叶面积和侧枝长均下降,1头/株和3头/株处理下侧枝数增加,5头/株处理下侧枝数则减少,最终表现为单株的生物量显著减少,即,蓟马持续长时间为害使苗期苜蓿的再生生长能力不足,表现为不足补偿生长效应。

根系是植物吸收土壤矿质营养和水分的主要器 官。苜蓿的主根直径大小和侧根数量直接影响其根 系体积,根系体积、表面积越大,根系吸收土壤水分和 养分、抗性和适应环境的能力越强[30]。植株发达的根 系结构与强大的吸收功能是补偿作用程度的极其重 要因素[31]。苜蓿的根颈为发生地面枝条的部位,直接 影响苜蓿的生产性能和可持续利用能力,对苜蓿的再 生具有重要意义[32]。根颈粗则表示苜蓿积累的营养 物质多,生长健壮。本研究中,受害后苜蓿的根颈直 径下降,侧枝数增加,说明受害后的苜蓿植株将更多 的营养物质分配于新的生长中心,促进了苜蓿休眠芽 的萌发和新生枝条的生长发育。在受害初期,苜蓿的 主根直径增粗,总侧根数和总侧根长度增加,总侧根 数在3头/株虫口压力下最多,单株根生物量显著增 加,相应的使地上部产生了超补偿生长。在受害中 期,苜蓿的主根直径下降,苜蓿的总侧根数、总侧根长 和单株根系生物量在1头/株和3头/株处理下增加, 产生了超补偿生长,在5头/株处理下减少,为不足补 偿生长,地上部分的生长表现也与根系一致。在受害 后期,苜蓿主根直径显著下降,总侧根长度均显著增 加,总侧根数在1头/株和5头/株处理下显著增加,在 3头/株虫口压力下总侧根长度最大,但单株根系的生 物量随虫口压力的增大持续下降,茎叶和根系均表现 为不足补偿生长。

植物的根系吸收水分和养分,冠层合成碳水化合 物,在养分供求关系上二者互相依赖又互相制 约[33-34]。根冠比的变化是植物对生长环境变化的响 应,环境不利于生长时,根、冠间竞争各自所需的物 质。当地上部合成的养分、根部吸收的水分和矿物质 不足以供给自身生长时,优先供应给近源器官[15]。植 物受到外界刺激后,代谢中心发生改变。植食性昆虫 的取食刺激会使植物的代谢中心转向新生的生长旺 盛组织,如侧枝和侧根的生长[20]。本试验中,受蓟马 为害后,苗期苜蓿的茎叶比显著升高,说明苜蓿的同 化产物更多地分配到茎秆中用于新生侧枝的生长。 轻度和中度危害情况下,苗期苜蓿植株的根冠比上 升,分别在1头/株和3头/株的虫口压力下最大,更多 的同化产物分配到贮藏器官一茎秆和根系中,苜蓿合 成的同化产物同时满足地上和地下部的生长需要,对 蓟马为害产生较强的耐害性。受害严重时(苜蓿受害 后期),苗期苜蓿的根冠比随蓟马虫口压力的增加而 下降,苜蓿地上部的再生生长受到阻碍,补偿作用下 降。由于成株期苜蓿的再生能力强,在较高的蓟马虫 口压力下,地上部分生物量下降,但仍有足够的同化 产物可分配到根系,使根冠比升高[22]。苗期苜蓿的再 生长能力和抗逆性弱,蓟马的过度危害导致光合器官 叶片受损严重,同化产物(源)供给不足。而同化产物 优先供给地上部近源器官,向根部的供给受阻,造成 根系的正常生长发育和功能造成障碍,运输到地上部 的矿质营养物质也不充足,进而又削弱了苜蓿地上部 的再生生长能力,最终表现出不足补偿生长效应。

4 结论

随着牛角花齿蓟马虫口压力的增大,苗期甘农 9 号苜蓿的受害指数持续升高,株高和茎粗持续下降, 苜蓿的叶面积在受害初期增大,在受害中期和后期减小;侧枝数在受害初期、中期及后期低虫口压力(1、3 头/株)下增加,受害后期高虫口压力(5头/株)下下降;侧枝长度在受害初期增加,在受害中期和后期下降。根颈直径在各时期均变细,主根直径在受害初期增大,在受害中期和后期减小;侧根数在受害初期及中期低虫口压力下增加,受害中期高虫口压力及受害后期下降;侧根长度在各时期均增加。根、茎和叶的生物量在受害初期均增加;在受害中期,叶生物量下 降,根和茎的生物量在低虫口压力下增加,在高虫口压力下下降;受害后期苜蓿根、茎、叶生物量均降低。苜蓿的茎叶比持续增大,根冠比在受害初期和中期增大,在受害后期下降。苗期苜蓿在蓟马短期为害及中期低虫口压力下产生超补偿生长,在蓟马中期高虫口压力(5头/株)及持续为害下产生不足补偿生长。牛角花齿蓟马适度危害(低于3头/株)可激发苗期苜蓿的侧枝和侧根生长,扩大了植株冠层的光合面积,提高了根系对土壤水分和矿物质营养的吸收能力,根冠间相互作用提高了苜蓿的再生生长能力,从而增强了苜蓿对蓟马的耐害性。但虫口压力过大(5头/株)抑制了苜蓿侧枝和侧根的生长,最终表现为不足补偿,其耐害性减弱。

参考文献:

- [1] BELSKY A J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence [J]. The American naturalist, 1986, 127(6): 870-892.
- [2] CRAWLEY M J. Benevolent herbivores? [J]. Tree, 1987, 2(6):167-168.
- [3] 李跃强,盛承发. 植物的超越补偿反应[J]. 植物生理学通讯,1996,32(6):457-464.
- [4] 陈彦,朱奇,刘树真. 植物对虫害的超越补偿作用[J]. 生物学通报,2000,35(5):19-21.
- [5] HARRIS P. A possible explanation of plant yield increased following insect damage [J]. Agro—Ecosystems, 1974, 1: 219—225.
- [6] 盛承发. 生长的冗余一作物对于虫害超越补偿作用的一种解释[J]. 应用生态学报,1990,1(1):26-30.
- [7] 原保忠,王静,赵松岭.植物受动物采食后的补偿作用— 影响补偿作用的因素[J].生态学杂志,1997(6):42-46.
- [8] 贺春贵,王森山,曹致中,等.40个苜蓿品种(系)对蓟马田间抗性评价[J].草业学报,2007,16(5):79-83.
- [9] TIFFIN P. Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know? [J]. Evolutionary Ecology, 2000, 14: 523-536.
- [10] SMITH C. M(冯明光译). 植物抗虫性的研究与应用 [M]. 北京:中国农业科技出版社,1993:69-79.
- [11] 王茜,刘荣堂,胡桂馨.牛角花齿蓟马危害对不同苜蓿品种生长的影响[D].兰州:甘肃农业大学,2008.
- [12] 胡桂馨,师尚礼,王森山,等.不同苜蓿品种对牛角花齿蓟马的耐害性研究[J].草地学报,2009,17(4):505-509.

- [13] 寇江涛,胡桂馨,张新颖,等.持续危害下抗、感蓟马苜蓿 无性系大田生长特性研究比较[J].草原与草坪,2011, 31(4):35-40.
- [14] 寇江涛,师尚礼,胡桂馨,等. 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[J]. 昆虫学报,2011,54(8):910-917.
- [15] 陈晓远,高志红,罗远培.植物根冠关系[J].植物生理学通讯,2005,41(5):555-562.
- [16] 李鲁华,陈树宾,秦莉,等.不同土壤水分条件下春小麦品种根系功能效率的研究[J].中国农业科学,2002,35 (7):867-871.
- [17] 罗远培,李韵珠.根土系统与作物水氮资源利用效率 [M].北京:中国农业科技出版社,1996:115-121.
- [18] MAGNANI F, MENCUCCINI M, GRACE J. Age—related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints [J]. Plant, Cell and Environment, 2000, 23:251—263.
- [19] 刘井兰.褐飞虱侵害耐、感虫品种水稻后根、冠的响应 [D].扬州:扬州大学,2007.
- [20] 陈建明,俞晓平,程家安,等. 植物耐虫性研究进展[J]. 昆虫学报,2005,48(2):262-272.
- [21] 景康康. 牛角花齿蓟马(Odontothrips loti)为害对苜蓿 同化产物及矿物质元素分配的影响[D]. 兰州:甘肃农业大学,2013.
- [22] 胡桂馨,彭然,景康康,等. 牛角花齿蓟马为害对苜蓿无性系根茎叶及同化产物分配的影响[J]. 应用生态学报,2017,28(9):2967-2974.
- [23] 曹骥. 作物抗虫原理及应用[M]. 北京: 科学出版社, 1984
- [24] MASEHINSKI J, WHITHAM T G. The continuum of plant responses to herbivory: The influence of plant association, nutrient availability and timing [J]. The American Society of Naturalists, 1989, 134(1):1—19.
- [25] 夏景新,朱昌平.多年生黑麦草草地生态系统中放牧强度对草地结构及组织转化的影响[J].应用生态学报,1995,6(1):23-28.
- [26] 马琳, 贺春贵, 胡桂馨, 等. 四个苜蓿品种无性系大田抗蓟马性能评价[J]. 植物保护, 2009, 35(6):146-149.
- [27] 米莹. 牛角花齿蓟马成虫为害对苜蓿品种株高的影响 [J]. 甘肃科技,2013,29(13):142-146.
- [28] 王茜,刘荣堂,胡桂馨,等.牛角花齿蓟马为害对苜蓿株 高和分枝的影响[J].草原与草坪,2008,28(4):39-41.
- [29] 张晓燕,彭然,胡桂馨.牛角花齿蓟马若虫持续为害对苜

- 蓿生长的影响[J]. 草原与草坪,2017,37(4):8-13.
- [30] 吴新卫.不同秋眠级数苜蓿品种根系形态及吸水规律研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2007.
- [31] 周明牂.农业防治中主要害虫综合防治[M].北京:科学出版社,1979.
- [32] CASTONGUAY Y, LABERGE S, BRUMMER E C, et al. Alfalfawinter hardiness; a research retrospective and integrated perspective[J]. Advances in Agronomy, 2006,

- 90:203-265.
- [33] 上官周平,邵明安,任書傑,等. Effect of nitrogen on root and shoot relations and gas exchange in winter wheat [J]. Botanical Bulletin of Academia Sinica, 2004, 45 (1): 49-54.
- [34] 任书杰,张雷明,张岁歧,等. 氮素营养对小麦根冠协调 生长的调控[J]. 西北植物学报,2003,23(3):395-400.

Effects of *Odontothrips loti* on root and shoot growth of alfalfa seedlings

WEN Ya-jie, ZHOU Sheng-ying, LIU Yan-jun, ZHANG Hong-yang, GOU Wen-shan, LIU Ning-yun, HU Gui-xin*

(College of Grassland Science, Gansu Agricultural University, Key Laboratory for Grassland Ecosystem, Ministry of Education, Grassland Engineering Laboratory of Gansu Province, Sino-U. S. Centers for Grazing Land

Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, China)

Abstract: In order to explore the response of the root and shoot growth of alfalfa seedling to Odontothrips loti thrip damage and the relationship with alfalfa tolerance. In this experiment, Medicago sativa cv. Gannong No. 9 alfalfa was used as the experimental material to evaluate the resistance performance of alfalfa by mearing the root, stem and leaf growth and biomass of alfalfa under different O. loti population pressure (0, 1, 3 and 5 heads thrips/plant). The results showed that the damage indexes of alfalfa increased continuously with the increase of O. loti population, while the plant height and stem diameter decreased continuously. In the early stage of damage, the alfalfa leaf area, lateral branch numbers, lateral branch length, taproot diameter, lateral root numbers, lateral root length and root stem leaf biomass increased, but the root collar diameter became thinner. During the middle stage of damage, the leaf area of alfalfa decreased continuously with the increase of thrips pressure, whereas the lateral branch length, the taproot diameter and root collar diameter decreased. The numbers of lateral branch and the length of lateral roots increased, while the numbers of lateral root and the biomass of root, stem and leaf increased at the lower thrips population (1,3 heads thrips/plant) and decreased at the higher thrips population (5 heads/plant. In the late stage of damage, the leaf area, lateral branch length, taproot diameter, root collar diameter and root, stem and leaf biomass of alfalfa decreased and the lateral root length increased continuously with the increase of thrip population. The numbers of lateral branch and lateral root increased at the lower population and decreased at the higher population. The moderate damage of O. loti (less than 3 head/plant) could stimulate the growth of branch and lateral root of alfalfa at seedling stage, which enlarged the photosynthetic area of plant crown, and improved the absorption capacity of root to soil water and mineral nutrition. The regenerate growth capacity of alfalfa was improved, and produced over-compensatory growth, thus enhanced the tolerance of alfalfa to thrips. However, the growth of branch and lateral root of alfalfa were inhibited by the excessive pressure of thrips (5 heads/plant), so that the growth performance of alfalfa was under-compensation finally, and the tolerance of alfalfa was weakened.

Key words: Odontothrips loti; alfalfa; botanical characteristics; biomass distribution; tolerance to thrips