



麦类作物与蚜虫互作生化机制研究进展^{*}

邹灵平 方婷婷 蒲桂林 蔡青年^{**}

(中国农业大学农学与生物技术学院 北京 100193)

摘 要 植物与昆虫相互作用一直是昆虫进化和生态研究的热点,了解这种互作关系有利于进一步探索植物-昆虫的协调进化以及有效地管理农业生态系统中的害虫。本文简要地概述了麦类作物主要防御性次生化合物对蚜虫的防御作用,麦类作物体内防御酶与其抗蚜性关系,以及蚜虫对植物防御的反应等方面最新研究进展,并提出深入研究麦类作物与蚜虫互作生化机制的意义和前景。

关键词 麦类作物, 次生化合物, 防御酶, 解毒酶, 氧化酶, 生化机制

Advances in research on the biochemical mechanism of triticeae and aphid interaction

ZOU Ling-Ping FANG Ting-Ting PU Gui-Lin CAI Qing-Nian^{**}

(College of Agriculture and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract Plant and insect interactions have been a focus of research on the evolution and ecology of insects worldwide. Understanding these interactions is beneficial to further understanding plant-insect co-evolution and the effective management of insect pests. In this paper, we review recent progress in research on the biochemical mechanism of triticeae and aphid interaction, including the defensive roles of plant secondary compounds on aphids, the relationship between plant defensive enzymes and plant resistance to aphids, aphid counter-defense against plant secondary compounds and so on. In addition, we explore some problems in understanding plant-insect interactions and discuss the prospects for the application of new information in modern agriculture.

Key words triticeae, secondary compounds, defensive enzymes, detoxication enzymes, oxydase, biochemical mechanism

麦类作物是我国重要的粮食作物,包括小麦、大麦、黑麦和燕麦。其中小麦是世界第二大粮食作物,其面积和产量仅次于水稻;大麦是世界第四大作物,面积和产量次于水稻、小麦和玉米。发生在麦类作物上的害虫种类很多,而麦蚜类是麦类作物主要产区的常发性害虫(李云瑞,2002),常见的麦蚜包括麦长管蚜 *Sitobion avenae*、麦二叉蚜 *Schizaphis graminum*、禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*,其不仅危害麦类作物的产量和质量(杨益众等,1991),而且还能传播小麦病毒病-黄矮病(蔡青年等,2002)。我国现阶段对蚜虫主要采用化学

防治,由于大量地使用化学农药,而带来的害虫抗药性(resistance)、再增猖獗(resurgence)和农药残留(residue)等问题有目共睹。开展抗蚜性作物品种研究、选育及推广不仅能消减化学农药的用量及对粮食和环境安全性的影响,而且对害虫长期可持续治理具有重要意义。本文就麦类作物与蚜虫互作生化机制方面,简要概述了麦类作物主要防御性次生化合物对蚜虫的防御作用,麦类作物体内防御酶与其抗蚜性关系,以及蚜虫对植物防御的反应等方面最新的研究进展。

^{*} 资助项目:公益性行业(农业)科研专项(201103022-7)。

^{**} 通讯作者, E-mail: caiqn@cau.edu.cn

收稿日期:2011-10-25,接受日期:2011-11-08

1 农作物抗性对昆虫的影响

植物抗虫性是植物与昆虫协同进化过程中形成的一种可以遗传的特性,能使植物不受虫害或受害较轻(王琛柱等,1993)。不同的植物种类或同种植物的不同品种(系)对昆虫的抗性有较大的差异。根据植物抗虫机制的不同,抗虫性可分为3类,不选择性(non-preference)、抗生性(antibiotics)和耐害性(tolerance)(Painter,1951)。麦类作物对蚜虫的抗性主要以抗生性为主(Sotherton and Van Emden, 1982; Lowe, 1984; Leszczynski, 1987; Ciepiela, 1989a),在构成植物抗生性组分中,生化物质占有重要地位。植物体内生化物质包括植物次生代谢产物和营养物质,两者协同作用于昆虫,但起主要作用的是前者(王琛柱等,1993)。植物次生代谢产物与植物抗虫性密切相关,其对害虫的影响机制表现在有毒性、趋避作用、消化抑制、生长发育抑制及作为昆虫的警告信息素等,影响害虫的存活、行为、生长发育和繁殖等,在农作物保护中发挥着安全、有效和持续治理的作用。

2 麦类作物体内次生化合物对蚜虫的防御作用

次生化合物是植物在代谢中派生出来的一类生化物质,直接或间接对害虫产生毒害,或吸引害虫的天敌,从而控制害虫种群。目前已知的植物次生物质约有3万多种,与植物防御有关的次生化合物主要包括生物碱、萜烯类、酚类、非蛋白氨基酸和脂类等(周明祥,1992)。在麦类作物体内,与抗蚜性有关且研究较多的次生化合物是酚类(Leszczynski, 1985; 陈建新等, 1997; 陈巨莲等, 1997, 2002; Havlickova *et al.*, 1998; 刘保川, 2001; 蔡青年等, 2002; Berzonsky *et al.*, 2003; 胡远等, 2008;)、氧肟酸(Argandona *et al.*, 1983; Bohidar *et al.*, 1986; Niemeyer, 1988; Copaja *et al.*, 1991; Givovich *et al.*, 1996)、生物碱(Bogumil *et al.*, 1989; 刘保川, 2001; 蔡青年等, 2002)和非蛋白氨基酸(Ciepiela *et al.*, 1995; Ciepiela and Sempruch, 1999)。

2.1 酚类化合物

酚类化合物是植物体内含酚羟基的一类化合物,它们在植物体内以游离态或结合态形式存在,

包括酚酸、黄酮类化合物、醌类、单宁、木质素等。国内外研究表明,酚类化合物是植物中一类重要抗虫性次生物质,植株体内总酚含量与品种的抗蚜性呈极显著正相关,酚含量越高,品种的抗蚜性越强(陈建新等, 1997; 陈巨莲等, 1997; Berzonsky *et al.*, 2003)。Leszczynski(1985)研究表明麦蚜的内禀增长率与小麦扬花期叶片的总酚含量呈显著的负相关。但也有研究表明,植物组织的总酚含量与小麦对麦长管蚜抗性没有显著相关性(蔡青年等, 2002)。由此可见,总酚作为重要的抗生指标比较模糊,差异较大。因而,在实际应用中,探索重要酚类化合物的抗蚜作用显得尤其重要。Leszczynski(1985)研究了8种酚化合物对禾谷缢管蚜的影响后认为,在低浓度时,咖啡酸、阿魏酸、儿茶酚和邻苯二酚对蚜虫取食影响较大;高浓度时,所有酚化合物均能降低蚜虫的取食。抗蚜小麦体内单宁、酚酸和甲氧基酚酸类、阿魏酸等酚类化合物的含量明显高于感蚜品种(陈巨莲等, 1997; Havlickova *et al.*, 1998; 胡远等, 2008;)。人工饲料研究发现,异荳草甙和异荳草甙-7-0-阿拉伯糖葡萄糖苷等黄酮类化合物能明显降低麦长管蚜的生长发育和繁殖率(刘保川, 2001);棚皮素对麦长管蚜和禾谷缢管蚜有明显的抗性作用(陈巨莲, 2002)。氧肟酸是40多年前在禾谷类植物中发现的一类重要的酚酸类化合物,对病虫害具有良好的抵抗效果(Argandona *et al.*, 1983; Niemeyer, 1988)。Bohidar等(1986)研究了6个小麦栽培品种二叶期氧肟酸含量与品种抗麦长管蚜的关系,结果表明氧肟酸在小麦麦苗阶段抗蚜中起主要作用,氧肟酸含量与麦长管蚜种群内禀增长率 r_m 成负相关。在小麦植物氧肟酸的提取物中,研究较多且最丰富的氧肟酸是丁布(刘保川, 2001),丁布可对蚜虫产生拒食、抗性、降低繁殖力和运动下降的作用。Corcuera等(1985)用含丁布的人工饲料喂养麦蚜,可降低麦二叉蚜和麦无网蚜的成活率,且成活率是随着丁布的浓度升高而降低,同时能降低麦二叉蚜的繁殖力。刘保川(2001)研究发现丁布的含量与小麦对麦长管蚜的抗性呈正相关,而与抗蚜级别呈负相关,其相关系数达到-0.8324。

2.2 生物碱

植物生物碱是一类含氮的碱性化合物,通过

味觉阻碍昆虫的取食或引起昆虫的神经中毒(刘保川,2001)。在麦类作物体内研究较多是吲哚生物碱,如芦竹碱。吲哚生物碱是生物碱中的一大类群,其对昆虫有毒且是重要的植物源杀虫剂来源。相关吲哚生物碱及芦竹碱对麦二叉蚜、禾谷缢管蚜有毒杀作用,且在大麦叶片中,随着叶龄增加而降低(Corcuera,1984;Zúñiga *et al.*,1985;Zúñiga and Corcuera,1986)。不同的大麦栽培品种芦竹碱含量不一,缺乏芦竹碱的大麦品种易被禾谷缢管蚜感染(Corcuera,1984)。蔡青年等(2002)研究发现,抗蚜小麦品种在营养生长阶段有高含量的吲哚生物碱,生殖生长阶段只在倒二叶中有较高含量的生物碱,小麦穗部吲哚生物碱含量与小麦对麦长管蚜的抗性呈极显著的负相关。在大麦幼苗叶片中,禾谷缢管蚜的蚜量增长率与芦竹碱含量成负相关(Zúñiga and Corcuera,1986)。而Leszczynski等(1989)等发现吲哚生物碱与麦长管蚜的 r_m 值不呈显著负相关。这些研究结果暗示不同作物品种或同一作物不同生长时期,次生化合物含量不一样,如丁布在小麦苗期含量高,而孕穗期、扬花期和灌浆期含量较低(刘保川,2001),因而,对蚜虫的抗性也表现出较大的差异。

2.3 非蛋白氨基酸

非蛋白氨基酸是指不被植物用作合成其蛋白质的一类氨基酸,目前已鉴定出400多种,其由于与一般氨基酸结构相似,在蛋白质生物合成中可能代替正常的氨基酸,而成为植物中的一类重要的拮抗物质(刘保川,2001)。非蛋白氨基酸对麦长管蚜种群增长有重要的影响,不同抗蚜品种旗叶中的二羟基苯丙氨酸和鸟氨酸含量与麦长管蚜种群增长呈极显著的负相关,而 γ -氨基丁酸与 r_m 值相关性不显著(Ciepiela and Sempruch,1999)。相比感蚜小麦,抗蚜小麦穗部具有更高含量的鸟氨酸、 β -甲氨基-L-丙氨酸、 γ -氨基丁酸等非蛋白氨基酸(Ciepiela *et al.*,1995)。因此,非蛋白氨基酸在麦类作物抗蚜虫中是一类重要的抗生性化合物,更多的研究和了解这类化合物将对认识植物对害虫的防御机制具有重要的意义。

3 植物防御酶与麦类作物抗蚜性

为了抵御害虫的侵害,作物进化出抗虫能力;由于植物体内次生化合物的含量不同,不同作物

品种具有不同的抗虫能力。根据植物代谢理论,植物组织的次生化合物含量与植物体内的一些重要酶系(或称防御性酶),如苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)和过氧化物酶(peroxidase, POD)等有着重要的联系,它们对植物次生化合物合成或者降解起着重要的作用(Verpoorte and Alfermann,2000;Han *et al.*,2009;He *et al.*,2011)。

3.1 苯丙氨酸解氨酶(PAL)

PAL是植物体内苯基丙烷基类代谢途径中将苯丙氨酸转化为反式肉桂酸的关键性酶,反式肉桂酸可经过羟基化和甲基化进一步形成许多重要的次生化合物,如香豆素、咖啡酸和阿魏酸(Corcuera *et al.*,1985),从而在抵御植食性昆虫和植物病原菌中发挥重要的作用。在麦类作物对蚜虫的防御研究中发现,苯丙氨酸解氨酶与麦类作物的抗蚜性有着密切关系。大麦抗蚜品种中的苯丙氨酸解氨酶活性高于敏感品种(Chaman *et al.*,2003),在分蘖期、拔节期和穗期抗蚜品系比感蚜品系展现高的组成型PAL的活性(Han *et al.*,2009)。蚜虫取食对麦类作物组织中苯丙氨酸解氨酶有较强的诱导作用,麦长管蚜侵染可导致抗蚜和感蚜冬小麦品种在旗叶期和抽穗期PAL活性的增加(Ciepiela,1989b;Havilckova *et al.*,1996)。蚜虫侵染大麦后,也会引起苯丙氨酸解氨酶活性升高(Ciepiela,1989b);蚜虫感染可诱导抗虫品系和感虫品系中旗叶和穗期PAL活性的增加(Han *et al.*,2009)。蚜虫侵染3种不同抗性菊花叶片时,PAL很快应对,且在接种72 h后2种抗性菊花中的PAL活性较高(He *et al.*,2011)。这些研究暗示,苯丙氨酸解氨酶可能在植物对蚜虫的防御中具有重要的调控作用,它是否能调控防御性次生化合物的含量还有待进一步的研究。

3.2 多酚氧化酶(PPO)与过氧化物酶(POD)

PPO和POD是氧化酶或氧化还原酶类,催化植物体内不同的酚酸前体形成醌,从而对昆虫产生毒害作用或降低植物组织的营养。在植物体内PPO能共价修饰昆虫消化蛋白并与之交连,降低昆虫中肠蛋白酶的水解能力(李新岗等,2008)。蚜虫取食可增加抗性小麦PPO活性(Leszczynski,1985;Boughton *et al.*,2006)。小麦抗蚜品种营养

组织中 PPO 的活性比感性品种高,且当被蚜虫感染时,抗性和感性品种在抽穗期和拔节期 PPO 活性都有所增加,且感性品种增加的更多(Han *et al.*, 2009)。蚜虫侵染 3 种不同抗性菊花叶片时, PPO 很快应对,且在接种 72 h 后 2 种抗性菊花中的 PPO 活性较高(He *et al.*, 2011)。但 Chrzanowski 等(2003)认为,感性和抗性春小麦品种被麦长管蚜侵染后在拔节期 PPO 活性反而降低。Ni 等(2001)研究表明,俄罗斯麦蚜取食不会引起抗性和感性品种植株体内 PPO 活性的变化。因此,这些研究结果告诉我们,PPO 可能与麦类作物防御蚜虫有一定的关系,但小麦品种特性及蚜虫种类可能影响 PPO 在植物组织的表达。

过氧化物酶是普遍存在于植物组织中的一种氧化还原酶,以 H_2O_2 作为电子受体,氧化各种次生代谢过程中的物质。不同外界条件均可诱导其活性及其同工酶发生变化,已被广泛用于植物的抗性研究。在未被蚜虫取食的小麦中,与感蚜品系相比,抗蚜品系在分蘖和拔节期有更高的 POD 活性,而旗叶中相差不显著;蚜虫取食能更显著地诱导感蚜品系旗叶和穗期的 POD 活性增加(Han *et al.*, 2009)。蚜虫侵染 3 种不同抗性菊花叶片时, POD 反应不迅速,且仅在具最高抗性的菊花叶片中具有较高活性(He *et al.*, 2011)。由此可知 POD 具有一定的抗蚜性,但是植物品种特性及蚜虫种类可能影响 POD 在植物组织中的表达。

综上所述,植物防御性酶在抵御昆虫危害中发挥着重要作用。但有关防御性酶在调控植物对害虫防御作用的机制方面研究仍较少,故加强这方面的研究对麦类作物抗虫育种具有重要的意义。

4 蚜虫对植物次生化合物的反应

不同植物对于害虫有着不同的防御能力,与此相对应,害虫对于植物体内次生化合物也有不同的表现行为。不同害虫对次生化合物的反应是有差异的,这取决于次生化合物的种类和浓度。面对植物有毒次生化合物,昆虫表现的反应包括发觉、逃避和隔离等行为和消化、排泄次生化合物和降解代谢植物次生化合物等生理生化反应(Berenbaum, 2001; Despres *et al.*, 2007; Castaneda *et al.*, 2010)。在处理植物次生化合物的生理生化机制中,昆虫一些解毒酶系,如细胞色素 P450、羧

酸酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶(高希武等, 1997; Figueroa *et al.*, 1999; Loayza *et al.*, 2000; Schoonhoven *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2007)和氧化酶系,如过氧化物酶 POD、多酚氧化酶 PPO 和过氧化氢酶 CAT 等发挥着重要的作用(Urbaska and Leszczynski, 1992; Leszczynski *et al.*, 1993)。

4.1 细胞色素 P450

细胞色素 P450 是三大主要解毒酶家族中的重要一员,其在植物与昆虫联系中的关键作用已被透彻研究(Despres *et al.*, 2007)。细胞色素 P450 在收到次生物质刺激,激活或抑制相关基因的表达来应对各种各样的外源化合物。Castaneda 等(2010)发现麦长管蚜取食含不同浓度氧肟酸的小麦时,体内细胞色素 P450 活性与浓度成正相关,激活相关基因表达。

4.2 谷胱甘肽 S-转移酶(GSTs)

谷胱甘肽 S-转移酶(GSTs)是一类参与不同次生化合物的解毒酶,其主要催化还原型谷胱甘肽与各种亲电次生化合物亲核加成,形成高溶解性易被昆虫排解的物质(Vanhaelen *et al.*, 2001)。增加昆虫体内的 GSTs 含量,可提高昆虫对一系列杀虫剂的抵抗能力(Foumier *et al.*, 1992)。Leszczynski 等(1993)报道在抗性小麦品种上取食高浓度酚类化合物的麦长管蚜的 GST 活性比感虫小麦品种上取食的高。当蚜虫被喂养含高浓度的芦竹碱时,蚜虫中的 GST 活性增强,并且酶的活性与芦竹碱呈正相关(Cai *et al.*, 2009)。Castaneda 等(2010)发现麦长管蚜取食用不同浓度的氧肟酸诱导的小麦时,随着氧肟酸浓度的增加, GST 的酶活也增加;而 Mukanganyama 等(2003)在喂食高浓度丁布后, GST 的酶活至少被抑制 30%。由此可见, GST 对于不同的次生化合物有不同的处理方式。

4.3 羧酸酯酶

昆虫的羧酸酯酶能特异地水解不同次生化合物的酯键,从而降解次生化合物的毒性(Despres *et al.*, 2007)。目前羧酸酯酶在昆虫抵御植物次生化合物研究较少,仍有研究发现,取食抗性小麦品种的麦蚜体内羧酸酯酶活性高于取食感性品种的(陈建新等, 1997; Cai *et al.*, 2004)。当麦蚜被喂养不同浓度的芦竹碱时,体内的羧酸酯酶活性增加,且增加幅度与芦竹碱浓度呈正相关,这也说明

羧酸酯酶参与芦竹碱的解毒 (Cai *et al.*, 2009)。Mukanganyama 等 (2003) 发现禾谷缢管蚜在喂食 0.5 ~ 4 mmol/L 浓度丁布时, 羧酸酯酶的活性都被抑制 50% ~ 75%。Castaneda 等 (2010) 也发现当麦长管蚜取食不同浓度氧肟酸的小麦时, 体内羧酸酯酶活性受到抑制。上述研究表明羧酸酯酶参与部分化合物的代谢, 提高昆虫的抵御能力。

4.4 氧化还原酶类

昆虫体内的氧化还原酶类如过氧化物酶 (POD)、多酚氧化酶 (PPO) 和过氧化氢酶 (CAT) 在代谢植物次生化合物中也发挥不可忽视的作用。POD 和 PPO 两者分布在蚜虫的唾液中, 主要代谢酚类及其派生物, 氧化成苯醌, 从而克服植物的防御反应 (Miles, 1999; 马蕊等, 2010)。多酚氧化酶和过氧化物酶常常具有共同的底物酚类物质, 但有一部分只能由过氧化物酶氧化, 如芦竹碱, 聚乙烯酸 (Madhusudhan, 1994) 等。实验证明, 当蚜虫取食不同浓度的芦竹碱时, POD 和 PPO 的活性表现出显著性差异, 且芦竹碱浓度与蚜虫体内的 POD 活性相关性强, 与 PPO 活性相关性弱 (Cai *et al.*, 2009)。CAT 是昆虫需氧组织中的经典酶, 催化过氧化氢的分解, 主要分布在麦长管蚜的中肠 (Urbanska, 2007)。芥菜蚜取食含激动素的芥菜时, 体内的 CAT 比对照的活性增加 (Rup *et al.*, 2006)。蚜虫在高浓度芦竹碱喂养下, 体内 CAT 酶活活性严重降低; 但酶活变化与芦竹碱的浓度之间的显著性联系没找到。这表明 CAT 可能被不同的谷类化感物质, 如生物碱和酚类不同程度的改良 (Cai *et al.*, 2009)。

5 前景与展望

植物与昆虫的相互作用是研究昆虫进化、生态学和害虫控制的重要方面, 研究寄主植物对害虫的防御及其防御机制一直是植物学家和昆虫学家研究的热点领域。目前研究较多的是植物次生化合物对害虫的防御作用以及开发植物性的农药, 这对农业生产无疑具有重要的意义。但从植物抗虫育种和害虫可持续治理方面来看, 我们的研究工作更应该注重植物对害虫防御的机制方面, 进一步研究并了解植物防御化合物类群、植物防御性酶在植物代谢中的作用及调控、植物的信号化合物如何影响防御性化合物的合成与代谢,

更深入的研究应该弄清楚从基因水平来调控植物对害虫的防御, 只有这样, 我们才能通过传统和现代分子育种技术相结合, 培育出符合现代农业生产需要的优良抗虫品种。

植物的防御与昆虫的反防御使植物与昆虫相互作用中的一对矛盾体。研究害虫对植物抗性和防御次生化合物的反应是为了更好地降低害虫对植物防御的适应性, 延迟植物抗性的生命周期。在植物对害虫的抗生性反应中, 昆虫体内解毒酶和一些氧化酶发挥着重要的作用。准确了解这些酶系对植物次生化合物在昆虫体内的影响及这些酶系所控制的基因, 有助于我们利用现代分子生物学的手段, 提高害虫对植物防御次生化合物的敏感性, 从而减低农作物害虫的种群数量, 为农作物害虫的有效、可持续的治理提供一条新的途径。

参考文献 (References)

- Argandona VH, Corcuera LJ, Niemeyer HM, 1983. Toxicity and feeding deterrence of hydroxamic acids from Gramineae in synthetic diets against the greenbug, *Schizaphis graminum*. *Entomol. Exp. Appl.*, 34(2):134—138.
- Berenbaum M, 2001. Plant-herbivore interactions. *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, New York. 303—314.
- Berzonsky WA, Ding HJ, Haley SD, Harris MO, Lamb RJ, McKenzie RIH, Ohm HW, Patterson FL, Peairs FB, Porter DR, Ratcliffe RH, Shanower TG, 2003. Breeding wheat for resistance to insects. *Plant Breeding Rev.*, 22:221—296.
- Bogumil L, Lawrence CW, Tomasz B, 1989. Effect of secondary plant substances on winter wheat resistance to grain aphid. *Entomol. Exp. Appl.*, 52(2):135—139.
- Bohidar K, Wratten SD, Niemeyer HM, 1986. Effect of hydroxamic acids on the resistance of wheat to the aphids *Sitobion avenae*. *Ann. Appl. Biol.*, 109(1):193—198.
- Boughton AJ, Hoover K, Felton GW, 2006. Impact of chemical elicitor applications on greenhouse tomato plants and population growth of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 120(3):175—188.
- Cai QN, Han Y, Cao YZ, Hu Y, Zhao X, Bi JL, 2009. Detoxification of gramine by the cereal aphid *Sitobion avenae*. *J. Chem. Ecol.*, 35(3):320—325.
- Cai QN, Zhang QW, Cheo M, 2004. Contribution of indole alkaloids to *Sitobion avenae* (F.) resistance in wheat. *J. Appl. Entomol.*, 128(8):517—521.
- 蔡青年, 张青文, 王宇, 周明群, 2003. 小麦体内生化物

- 质在抗蚜中的作用. 昆虫知识, 40(6):391—395.
- 蔡青年, 张青文, 周明群, 2002. 小麦旗叶和穗部吡啶生物碱含量与抗麦长管蚜关系研究. 植物保护, 28(2):11—13.
- Castaneda LE, Figueroa CC, Nespolo RF, 2010. Do insect pests perform better on highly defended plants? Costs and benefits of induced detoxification defences in the aphid *Sitobion avenae*. *J. Evolution. Biol.*, 23(11):2474—2483.
- Chaman ME, Copaja SV, Argandona VH, 2003. Relationships between salicylic acid content, phenylalanine ammonia-lyase (PAL) activity and resistance of barley to aphid infestation. *J. Agr. Food. Chem.*, 51(8):2227—2231.
- 陈建新, 宋敦伦, 采长群, 程登发, 刘喆, 1997. 小麦抗禾谷缢管蚜的生化研究. 昆虫学报, 40(增刊):186—189.
- 陈巨莲, 倪汉祥, 孙京瑞, 2002. 主要次生物质对麦蚜的抗性阈值及交互作用. 植物保护学报, 29(1):7—12.
- 陈巨莲, 孙京瑞, 丁红建, 倪汉祥, 李晓飞, 1997. 主要抗蚜小麦品种(系)的抗性类型及其生化抗性机制. 昆虫学报, 40(增刊):190—195.
- Chrzanowski G, Ciepiela AP, Sprawka I, Sempruch C, Sytykiewicz H, Czerniewicz P, 2003. Activity of polyphenoloxidase in the ears of spring wheat and triticale infested by grain aphid (*Sitobion avenae* (F.)). *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities, Biology*, 6(2):
<http://www.eipau.media.pl>.
- Ciepiela AP, 1989a. Biochemical basis of winter wheat resistance to the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 51(3):269—275.
- Ciepiela AP, 1989b. Changes in phenylalanine and tyrosine content and metabolism in ears of susceptible and aphid resistant winter wheat cultivars upon infestation by *Sitobion avenae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 51(3):277—281.
- Ciepiela AP, Sempruch C, Kaszynski W, 1995. Participation of chosen nonprotein amino acids in constitutive resistance of winter triticale to grain aphid. *Roczniki Nauk Rolniczych. Seria E, Ochrona Roslin*, 24(1/2):99—104.
- Ciepiela AP, Sempruch C, 1999. Effect of L-3,4-di(1)hydroxyphenylalanine, ornithine and γ -aminobutyric acid on winter wheat resistance to grain aphid. *J. Appl. Entomol.*, 123(5):285—288.
- Copaja SV, Barria BN, Niemeyer HM, 1991. Hydroxamic acid content of perennial Triticeae. *Phytochemistry*, 30(5):1531—1534.
- Corcuera LJ, 1984. Effects of indole alkaloids from Gramineae on aphids. *Phytochemistry*, 23(3):539—541.
- Corcuera LJ, Queirolo CB, Argandona VH, 1985. Effects of 2-B-D-glucosyl-4-hydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one on *Schizaphis graminum* (Rondani) (Insecta, Aphididae) feeding on artificial diets. *Experientia*, 41:514—516.
- Despres L, David JP, Gallet C, 2007. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. *Trend. Ecol. Evolut.*, 22(6):298—307.
- Figueroa CC, Koenig C, Araya C, Santos MJ, Niemeyer HM, 1999. Effect of DIMBOA, a hydroxamic acid from cereals, on peroxisomal and mitochondrial enzymes from aphids: evidence for the presence of peroxisomes in aphids. *J. Chem. Ecol.*, 25(11):2465—2475.
- Foumier D, Bride JM, Poirle M, Berge JB, Plapp FWJr, 1992. Insect glutathione S-transferases: biochemical characteristics of the major forms from houseflies susceptible and resistant to insecticides. *J. Biol. Chem.*, 267(3):1840—1845.
- 高希武, 董向丽, 郑炳宗, 陈青, 1997. 棉铃虫的谷胱甘肽 S-转移酶(GSTs):杀虫药剂和植物次生性物质的诱导与 GSTs 对杀虫药剂的代谢. 昆虫学报, 40(2):122—127.
- Givovich A, Niemeyer HM, 1996. Role of hydroxamic acids in the resistance of wheat to the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Hom. Aphididae). *J. Appl. Entomol.*, 120(1/5):537—539.
- Han Y, Wang Y, Bi JL, Yang XQ, Huang Y, Zhao X, Hu Y, Cai QN, 2009. Constitutive and induced activities of defense-related enzymes in aphid-resistant and aphid-susceptible cultivars of wheat. *J. Chem. Ecol.*, 35(2):176—182.
- Havlicekova H, Cvickova M, Eder J, 1996. Changes in the pattern of phenolic acids induced by aphid infestation in two winter wheat cultivars. *Bulletin OILB SROP*, 19:106—110.
- Havlicekova H, Cvickova M, Eder J, Hrubcova M, 1998. Alterations in the levels of phenolics and peroxidase activities induced by *Rhopalosiphum padi* (L.) in two winter wheat cultivars. *Z. Pflanzenk. Pflanzenz.*, 105(2):140—148.
- He JP, Chen FD, Chen SM, Lv GS, Deng YM, Fang WM, Liu ZL, Guan ZY, He CY, 2011. Chrysanthemum leaf epidermal surface morphology and antioxidant and defense enzyme activity in response to aphid infestation. *J. Plant Physiol.*, 168(7):687—693.
- 胡远, 韩颖, 赵欣, 杨晓琴, 黄永, 罗盘, 蔡青年, 2008. 小麦不同抗蚜品种中 3 种酚酸类化合物的含量变化及其作用评价. 应用与环境生物学报, 14(6):753—756.

- Leszczynski B, 1985. Changes in phenols content and metabolism in leaves of susceptible and resistant winter wheat cultivars infested by *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae). *J. Appl. Entomol.*, 100(1/5): 343—348.
- Leszczynski B, 1987. Winter wheat resistance to the grain aphid, *Sitobion avenae* (Fabr.) (Homoptera: Aphididae). *Insect Sci. Appl.*, 8(2): 251—254.
- Leszczynski B, Wright LC, Bakowski T, 1989. Effect of secondary plant substances on winter wheat resistance to grain aphid. *Entomol. Exp. Appl.*, 52(2): 135—139.
- Leszczynski B, Urbanska A, Matok H, Dixon AFG, 1993. Detoxifying enzymes of the grain aphid. *Bulletin OILB SROP*, 16(5): 165—172.
- Leszczynski B, Warchol J, Niraz S, 1985. The influence of phenolic compounds on the preference of winter wheat cultivars by cereal aphids. *Insect Sci. Appl.*, 6(2): 157—158.
- Li XC, Schuler MA, Berenbaum MR, 2007. Molecular mechanisms of metabolic resistance to synthetic and natural xenobiotics. *Annu. Rev. Entomol.*, 52: 231—253.
- 李新岗, 刘惠霞, 黄建, 2008. 虫害诱导植物防御的分子机理研究进展. *应用生态学报*, 19(4): 893—900.
- 李云瑞, 2002. 农业昆虫学. 北京: 中国农业出版社. 83—85.
- 刘保川, 2001. 小麦中丁布、黄酮类化合物及其对麦长管蚜的抗性作用研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院.
- Loayza MR, Figueroa CC, Niemeyer HM, 2000. Effect of two wheat cultivars differing in hydroxamic acid concentration on detoxification metabolism in the aphid *Sitobion avenae*. *J. Chem. Ecol.*, 26(12): 2725—2736.
- Lowe HJB, 1984. Characteristics of resistance to the grain aphid *Sitobion avenae* in winter wheat. *Ann. Appl. Biol.*, 105(3): 529—538.
- 马蕊, 陈巨莲, 程登发, 孙京瑞, 2010. 蚜虫唾液主要成分及其在寄主和害虫互作中的作用. *植物保护*, 36(1): 15—21.
- Madhusudhan VV, 1994. Interaction of the spotted alfalfa aphid and its food plant. Ph. D. Thesis. University of Adelaide, South Australia. 31—44.
- Miles PW, 1999. Aphid saliva. *Biol. Rev.*, 74(1): 41—85.
- Mukanganyama S, Figueroa CC, Hasler JA, Niemeyer HM, 2003. Effects of DIMBOA on detoxification enzymes of the aphid *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae). *J. Insect Physiol.*, 49(3): 223—229.
- Ni X, Quisenberry SS, Henge-moss T, Markwell J, Sarath G, Klucas R, Baxendale F, 2001. Oxidative responses of resistant and susceptible cereal leaves to symptomatic and non-symptomatic cereal aphid (Homoptera: Aphididae) feeding. *J. Econ. Entomol.*, 94(3): 743—751.
- Niemeyer HM, 1988. Hydroxamic acids (4-hydroxy-1,4-benzoxazin-3-ones), defence chemicals in the Gramineae. *Phytochemistry*, 27(11): 3349—3358.
- Painter RH, 1951. Insect Resistance in Crop Plants. Macmillan Company, New York. 12—30.
- Rup PJ, Sohal SK, Kaur H, 2006. Studies on the role of six enzymes in the metabolism of kinetin in mustard aphid, *Lipaphis erysimi* (Kalt.). *J. Environ. Biol.*, 27(3): 579—584.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M, 2005. Insect-Plant Biology, second edition. Oxford University Press, New York. 293—299.
- Sotherton NW, Van Emden HF, 1982. Laboratory assessment of resistance to the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* in three *Triticum* species and two modern wheat cultivars. *Ann. Appl. Biol.*, 101(1): 99—107.
- Urbanska A, 2007. Location and variability of catalase activity within aphids. *Electron. J. Pol. Agric. Univ.*, 10(4): 38.
- Urbanska A, Leszczynski B, 1992. Biochemical adaptations of cereal aphids to host-plants. *Series Entomol.*, 49: 277—279.
- Vanhaelen N, Haubruge E, Lognay G, Francis F, 2001. Hoverfly glutathione S-transferases and effect of brassicaceae secondary metabolites. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 71(3): 170—177.
- Verpoorte R, Alfermann AW, 2000. Metabolic Engineering of Plant Secondary Metabolism. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. 1—30.
- 王琛柱, 张青文, 杨奇华, 周明群, 1993. 植物抗虫性的化学基础. *植物保护*, 19(6): 39—41.
- 杨益众, 林冠伦, 胡长富, 1991. 麦蚜危害后对小麦品质影响的研究. *昆虫知识*, 28(2): 70—72.
- 周明群, 1992. 作物抗虫性原理及应用. 北京: 北京农业大学出版社. 37—41.
- Zúñiga GE, Corcuera LJ, 1986. Effect of gramine in the resistance of barley seedlings to the aphid *Rhopalosiphum padi*. *Entomol. Exp. Appl.*, 40(3): 259—262.
- Zúñiga GE, Salgado MS, Corcuera LJ, 1985. Role of an indole alkaloid in the resistance of barley seedlings to aphids. *Phytochemistry*, 24(5): 945—947.