

角倍蚜虫瘿形成对盐肤木保护酶及脂质膜的影响^{*}

阮桢媛^{1,2**} 陈晓鸣^{1,2***} 杨子祥^{1,2}

(1. 中国林业科学研究院资源昆虫研究所 昆明 650224; 2. 国家林业局资源昆虫培育与利用重点实验室 昆明 650224)

摘 要 角倍蚜 *Schlechtendalia chinensis* Bell 可刺激盐肤木 (*Rhus chinensis* Mill) 叶片组织形成虫瘿。本研究通过对虫瘿形成过程中可溶性蛋白、保护酶、丙二醛和脯氨酸等生理指标的测定, 分析虫瘿形成对盐肤木的影响。结果表明: 在虫瘿发育的不同时期, 除可溶性蛋白在有虫瘿叶片与无虫瘿叶片存在一定差异外, 其他各项生理指标的差异均不显著, 表明虫瘿形成未对植株造成严重氧化性损伤及脂质膜的破坏, 但对盐肤木物质代谢存在一定程度的扰动。推测盐肤木通过形成虫瘿抵御蚜虫的攻击, 而角倍蚜则从虫瘿中获得稳定的营养来源, 二者在长期进化过程中可能已经形成了互利关系。

关键词 角倍蚜, 角倍, 脂质膜, 保护酶, 盐肤木

Effects of protective enzyme and lipid membrane in *Rhus chinensis* by the horned-gall formation

RUAN Zhen-Yuan^{1,2**} CHEN Xiao-Ming^{1,2***} YANG Zi-Xiang^{1,2}

(1. The Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China;

2. The Key Laboratory of Cultivation and Utilization of Resource Insects of State Forestry Administration, Kunming 650224, China)

Abstract Horned-galls on *Rhus chinensis* Mill is induced by galling aphid, *Schlechtendalia chinensis* Bell. This research judged the effects of gall formation on *R. chinensis* according to the test of total soluble protein, protective enzymes, malonaldehyde and free proline. All results indicates that during three important periods of gall formation, with the increase of aphid individual, there was no significant difference in all physiological indexes above except the total soluble protein content which showed slight variation. It is probably that the galling aphids may disturb the substance metabolism of its host plants, but do not make serious oxidative damage or injury of lipid membrane. Gall might acts as a defense structure which reduces the damage of aphids and aphids may get nutrition from it. Furthermore, a mutually beneficial relationship might exist between the gall-forming aphid and its host plant.

Key words *Schlechtendalia chinensis*, horned-gall, lipid membrane, protective enzyme, *Rhus chinensis*

自然界中蚜虫与植物之间的相互作用是常见现象, 这会影响植物的保护、选择和培育。蚜虫以植物的韧皮部汁液作为主要或者唯一的食物来源, 它们中的许多种类是农作物和观赏植物的害虫。因此, 蚜虫与植物之间的相互作用关系一直以来倍受科研究者的关注。在过去的几年里, 蚜虫与植物之间的相互作用研究涵盖了生理、生化、进化、生态和其他各个领域 (Walling, 2000; Voelckel *et al.*, 2004; Guerrier and Digilio, 2008)。

角倍蚜 *Schlechtendalia chinensis* Bell 作为蚜虫成员之一, 专性寄生于盐肤木 (*Rhus chinensis* Bell) 之上, 它是否与大多数蚜虫一样对寄主植物的生长发育产生不利影响目前尚无相关报道。

在长期的进化过程中, 植物已产生出了自己的一套防御机制。在遭到植食性动物攻击后, 植物可采取物理 (Obeso, 1997)、化学 (Michael *et al.*, 1998) 和生物 (Smith *et al.*, 1990) 等不同防御方式, 其中在昆虫刺激后提高次生代谢的浓度是主

^{*} 资助项目: 国家林业公益性行业专项 (201204602); 国家林业科技推广项目 (2011-15)。

^{**} E-mail: Edith0727@126.com

^{***} 通讯作者, E-mail: xmchen@vip.km169.net

收稿日期: 2012-07-16, 接受日期: 2012-11-05

要的化学防御措施 (Kraban and Baldwin, 1997)。当危害进一步加剧,植物甚至会出现老化、死亡现象。虫瘿是植物与其他生物相互作用的一种特殊的物理显示,它们被定义为害虫攻击后产生的不正常生长 (Pierre, 1998)。角倍是角倍蚜在盐肤木上取食刺激产生的一种虫瘿,主要分布在四川、贵州、湖北、湖南、陕西和云南等,由于其在医药、化学等行业中的应用 (李志国等, 2003) 而受到广泛关注,但是盐肤木是否如同其它产生虫瘿的植物一样由于致瘿昆虫的胁迫而诱导相应的防御反应仍无相关研究。一些研究证明,虫瘿的形成会导致酚和类黄酮类物质的增加 (Westphal and Bronner, 1981; Schultz, 1992), 这些次生代谢产物的增加是植物化学防御中采取的主要方式,在角倍中亦发现单宁含量较正常组织明显增加 (张燕平等, 2001), 但是否对蚜虫形成防御仍无相关研究。Price 等 (1986) 将虫瘿的形成归纳为 6 种方式,包括中性共生的非适应假说,属植物防御行为的植物防御假说,致瘿生物汇集营养与植物防御行为的互利假说,仅为致瘿生物汇集营养的营养假说,为躲避环境逆境的微环境假说及为抵抗和躲避天敌的天敌假说。从角倍中营养物质分析,其 N、P、K 以及氨基酸含量均较高 (张燕平等, 2001), 这与营养假说认为的虫瘿中会富集大量的营养物质 (Koyama *et al.*, 2004) 相一致,但盐肤木在汇集营养的同时是否存在防御行为是虫瘿形成需要证实的另一个问题。在角倍的形成过程中,角倍蚜的不断繁育使得成熟角倍中蚜虫数目可以达到数千至上万头 (陈晓鸣和冯颖, 2009), 数量如此众多的蚜虫取食并未造成盐肤木植株明显的病变及衰老现象,其中的原因值得进一步探讨。

游离氧自由基是造成衰老的重要原因。在正常和胁迫状态的细胞中均有活性氧分子的存在。在长期的进化过程中植物已产生对抗活性氧的防御系统,包括限制活性氧的产生和将其移除。正常状况下, O_2 的产生和消除是处于平衡状态的。在胁迫状态下,活性氧会增加,防御系统将无法阻止酶和非酶抗氧化物的产生 (Alacher and Hess, 1993)。植物有许多抗氧化物,其中超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 是保护酶的重要成员。脂质是氧化胁迫的生物目

标,脂质氧化会导致许多次生代谢产物的产生。丙二醛 (MDA) 是阻止过氧化的重要产物 (Del Rio *et al.*, 2005), 可以作为脂质过氧化、氧化胁迫以及衰老的标志。在许多植物中,生物和非生物胁迫会导致游离脯氨酸的积累,这种营养代谢上的转变有益于逆境中的植物。脯氨酸及可溶性蛋白是植物体内重要的渗透调节物质,可作为胞质渗透剂 (Solomon *et al.*, 1994)、酶和细胞结构的保护剂对植物的细胞膜起保护作用,二者可作为衡量细胞膜生理状态的指标。本研究通过检测角倍形成过程中盐肤木叶片部分生理指标,包括保护酶、丙二醛、脯氨酸和可溶性蛋白,从而间接反映了盐肤木在遭受角倍蚜攻击后是否产生了严重的氧化性损伤,继而对细胞膜产生破坏作用,在一定程度上有助于认识和理解角倍蚜和盐肤木在角倍形成过程中的互作关系,为五倍子寄主植物培育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

盐肤木:种植于云南昆明资源昆虫研究所内温室内,树龄为 3 年。按常规方法管理,样本植株在冬季统一进行枝条修剪,春季叶片萌发后接种角倍蚜。

角倍蚜:引种于角倍主产地的四川省峨眉山市川主乡,以侧枝匐灯藓 (*Plagiomnium maximoiczii* (Lindb) T. kop) 制成藓盘,培养角倍越冬蚜。次年 3 月中旬收集迁飞的春迁蚜,置于牛皮纸袋内保存,每袋约 100 头。待春迁蚜在虫袋内产性蚜并交配,雌性蚜产干母时,将虫袋挂放到盐肤木树干上接种。

1.2 试验方法

1.2.1 样品采集 试验分为受角倍蚜取食和无角倍蚜取食两组,即:选择长势基本一致的盐肤木,在树干挂放角倍蚜虫,以不挂虫盐肤木作为对照。在虫瘿形成的不同时期 (表 1),从形成了虫瘿的 10 个植株的有虫瘿枝条上采集有虫瘿叶片,并在对照组相应位置采集无虫瘿叶片,叶片采集后立即置于液氮中保存,带回室内存于 -80°C 冰箱中备用。

表 1 叶片样品及采集时期
Table 1 Aphid, leaf samples and the collected dates in different periods

时间(年.月.日)	虫瘿形成时期	瘿内蚜虫世代	叶片生长情况
Date(year. month. day)	Gall status	Aphid status	Leaf status
2011.5.7	初期	第 1 代干雌出现	叶片正展开
	Early stage	1st generation	Expanding
2011.7.15	中期	第 2 代干雌出现	叶片完全展开(浅绿)
	Middle stage	2nd generation	Fully expanded, light green
2011.9.20	后期	第 3 代干雌出现	叶片完全展开(深绿)
	Late stage	3rd generation	Fully expanded, dark green

1.2.2 酶和蛋白提取 叶片在液氮中研磨后以 1 : 10 (体积/质量) 加入磷酸缓冲液 (pH 5.5/ pH 7.8) 混合。4℃下离心,上层液为粗提液,存于 -20℃冰箱中备用。其中仅 pH 5.5 磷酸缓冲液溶解的酶粗提液用于 POD 的检测。

1.2.3 生理指标测定

1.2.3.1 可溶性蛋白含量测定 可溶性蛋白质含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法,使用牛血清蛋白作为标准蛋白。在分光光度计 (DU800, Beckman Instruments Inc.) 下检测 A₅₉₅变化。

1.2.3.2 POD 活性测定 POD 活性采用 Bi 等 (1997) 的方法。在 2 mL 反应液 (20 mmol · L⁻¹ H₂O₂, 20 mmol · L⁻¹ 愈创木酚, 0.1 mol · L⁻¹ Na₂HPO₄/NaH₂PO₄缓冲液 pH 5.5) 中加入 20 μL 酶提取液,涡旋混匀 5 s。反应 1 min 后检测 A₄₇₀变化。

1.2.3.3 SOD 活性测定 SOD 活性采用氮蓝四唑光还原法测定。在 3 mL 反应液 (50 mmol · L⁻¹ Na₂HPO₄/NaH₂PO₄缓冲液 pH 7.8 中含 13 mmol · L⁻¹ L-蛋氨酸, 75 μmol · L⁻¹ NBT, 100 μmol · L⁻¹ EDTA, 2 μmol · L⁻¹核黄素) 中加入 80 μL 酶提取液,在 25℃ 下 30 W 日光灯下照射 5 min 后检测 A₅₆₀,对照管反应在暗室中进行 (Van Rossun *et al.* ,1997)。

1.2.3.4 CAT 活性测定 将 50 μL 酶提取液加入 3 mL 反应液 (50 mmol · L⁻¹ Na₂HPO₄/NaH₂PO₄缓冲液 pH 7.8, 20 m mol · L⁻¹ H₂O₂) 中, 30℃ 下反应 1 min 后测定检测 A₂₄₀变化。

1.2.3.5 丙二醛含量测定 将 1 mL MDA 提取液加入 3 mL 27% (w/v) 三氯乙酸和 1 mL 2% (w/v) 硫代巴比妥酸中,沸水浴 30 min 后冷却。记录

下 532 nm 处吸光度,以 600 nm 处吸光度作为校正 (Du and Bramlage,1992)。

1.2.3.6 脯氨酸含量测定 脯氨酸含量采用茚三酮法测定 (Bates *et al.* ,1973)。称取 0.5 g 叶片,研磨后与 5 mL 3% (w/v) 磺基水杨酸混合,沸水浴 10 min。室温冷却后过滤,吸取 2 mL 提取液加入 2 mL 冰醋酸和 2 mL 酸性茚三酮,在沸水浴中反应 30 min 溶液呈红色。冷却后加入 4 mL 甲苯,摇荡 30 s,静置片刻后测定萃取液在 520 nm 处的吸光度。

1.3 数据分析

使用 SPSS13.0 软件对测定的各生理指标进行数据分析。将有倍叶与无倍叶的测定值在 *P* < 0.05 水平上进行 One-Way ANOVA 分析。

2 结果与分析

2.1 可溶性蛋白含量

在虫瘿形成的初期、中期和后期,无虫瘿叶片中可溶性蛋白含量持续上升,由最初的 0.7059 mg/g FW 上升至后期达到 1.5340 mg/g FW,特别是后一阶段上升显著 (图 1, *P* < 0.05)。有虫瘿叶片中可溶性蛋白含量变化规律不同于无虫瘿叶片,初期至中期保持一定水平,5 月与 7 月两次测定结果基本一致 (图 1, *P* > 0.05),分别为 0.7869 mg/g FW 及 0.7808 mg/g FW,而后才略有升高,但并未形成显著升高趋势 (图 1, *P* > 0.05)。在虫瘿形成的不同时期所采有虫瘿叶片和无虫瘿叶片之间可溶性蛋白含量没有显著的差异 (图 1, *P* > 0.05)。从可溶性蛋白在虫瘿组与无虫瘿组叶片中的变化趋势来看,二者不同的变化趋势可能因为叶片作为“源”组织,部分合成的蛋白以营养源

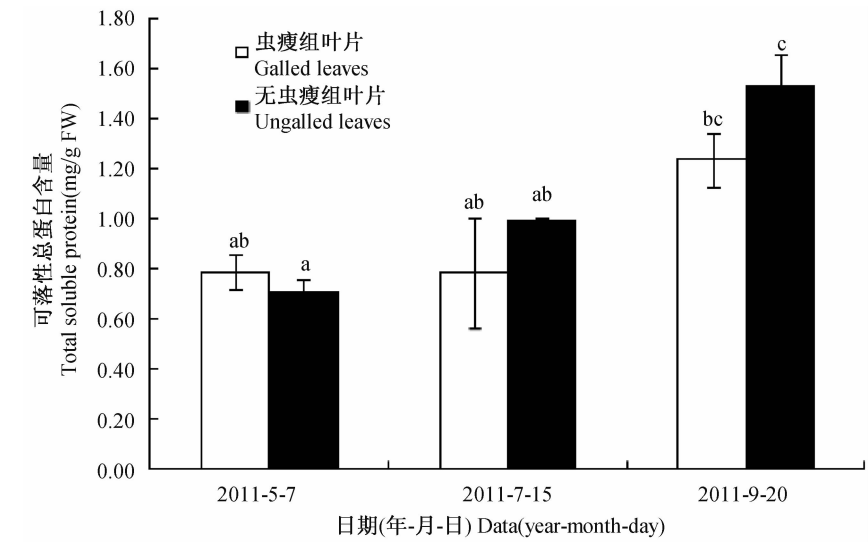


图 1 虫瘿组与无虫瘿组叶片中可溶性总蛋白含量变化

Fig.1 Changes in total soluble protein content of galled and ungalled leaves

图柱上标有不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$), 下同图。
Histograms with different letters indicate significant difference ($P < 0.05$). The same below.

形式提供给角倍,特别是在后期蚜虫数量剧增使得有虫瘿叶片蛋白分流增加,而无虫瘿叶片不存在此现象,两者在变化趋势上的差别在后期即显现出来。

2.2 保护酶活性

不同发育时期有虫瘿叶片和无虫瘿叶片中 POD 活性均显著增加 (图 2, $P > 0.05$), 两者具有相

同的增长趋势。SOD 活性的结果与 POD 相似,在不同发育时期,有虫瘿叶片与无虫瘿叶片同样呈现出上升趋势,不同的是有虫瘿组与无虫瘿组叶片直到后阶段才增加显著 (图 3, $P < 0.05$)。CAT 活性在有虫瘿组与无虫瘿组中一直保持较低水平,有虫瘿叶片在 5 月采集的样品中活性最低,仅为 0.7577 U/mg protein,有虫瘿组与无虫瘿组叶片在不同发育

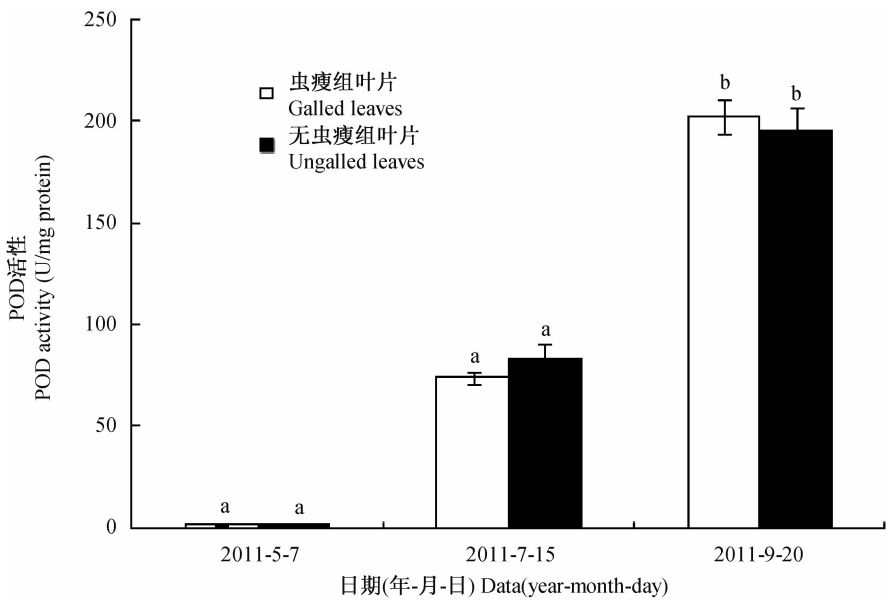


图 2 虫瘿组与无虫瘿组叶片中 POD 活性变化

Fig.2 Changes in POD activity of galled and ungalled leaves

时期 CAT 活性波动均不大 (图 4, $P > 0.05$)。由二者相同的变化趋势分析,角倍蚜数量的增加或许并未加速盐肤木的衰老,致瘿昆虫与寄主植物之间似乎存在某种平衡以达到二者的互利。

有虫瘿组与无虫瘿组叶片中 3 种保护酶分别于不同时期进行比较,在初期 (POD 如图 2, $P >$

0.05; SOD 如图 3, $P > 0.05$; CAT 如图 4, $P > 0.05$)、中期 (POD 如图 2, $P > 0.05$; SOD 如图 3, $P > 0.05$; CAT 如图 4, $P > 0.05$) 与后期 (POD 如图 2, $P > 0.05$; SOD 如图 3, $P > 0.05$; CAT 如图 4, $P > 0.05$) 均未形成显著性差异,进一步证明角倍蚜可能并不造成盐肤木的氧化性损伤。

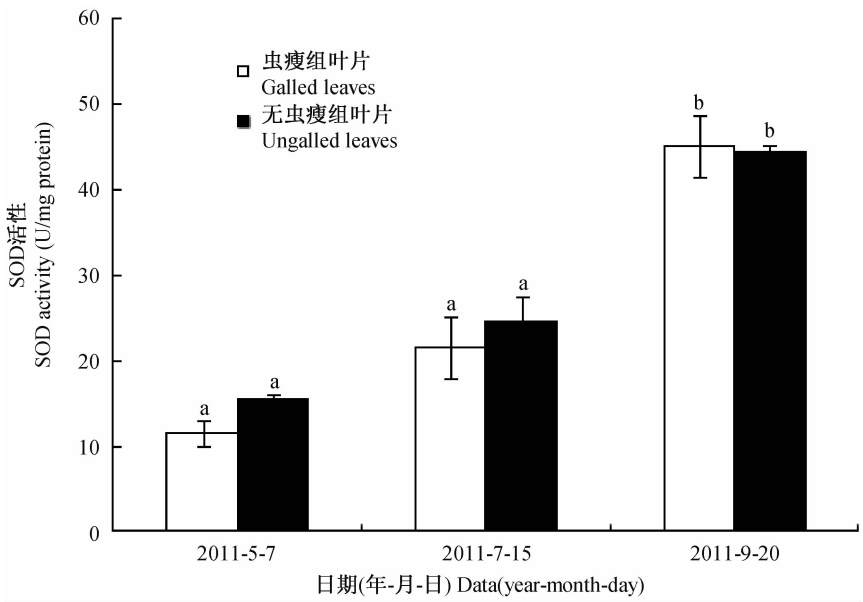


图 3 虫瘿组与无虫瘿组叶片中 SOD 活性变化
Fig.3 Changes in SOD activity of galled and ungalled leaves

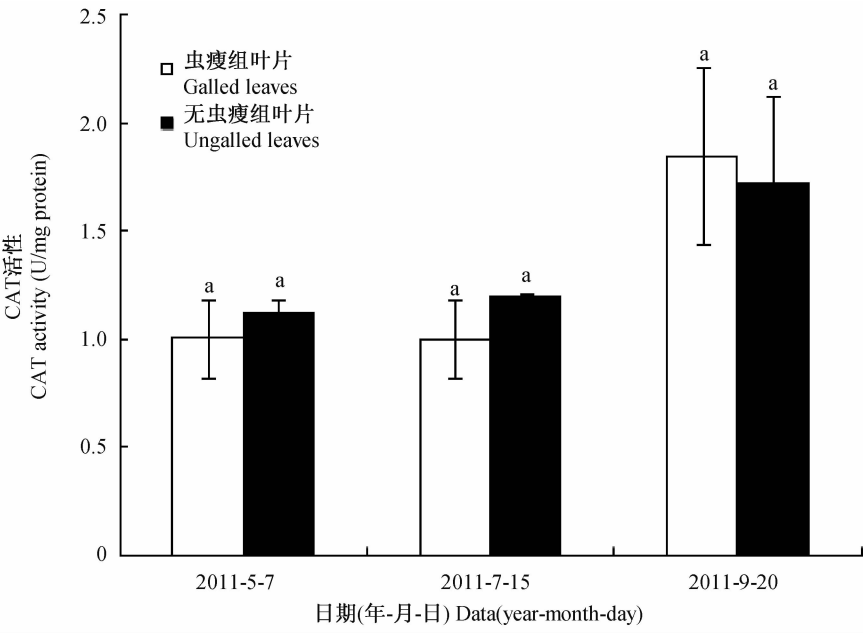


图 4 虫瘿组与无虫瘿组叶片中 CAT 活性变化
Fig.4 Changes in CAT activity of galled and ungalled leaves

2.3 丙二醛含量

虫瘿组与无虫瘿组叶片中 MDA 含量呈现逐渐增长的趋势,其中虫瘿组由角倍形成初期的 1.0081 nm/mg protein 上升到角倍形成后期的 2.9104 nm/mg protein,无虫瘿组由 0.848 nm/mg protein 增至 3.0426 nm/mg protein,整个形成阶段增幅显著(图 5, $P < 0.05$),但是不同时期之间增

加不显著(图 5, $P > 0.05$),说明盐肤木在有虫与无虫的情况下叶片均随着发育阶段的不同,丙二醛含量逐渐增加,为植物正常衰老过程的表现。随时间推移,虫瘿组与无虫瘿组叶片中 MDA 含量均未见显著差异(图 5, $P > 0.05$),可见叶片中未出现由于蚜虫刺激导致的丙二醛积累现象。

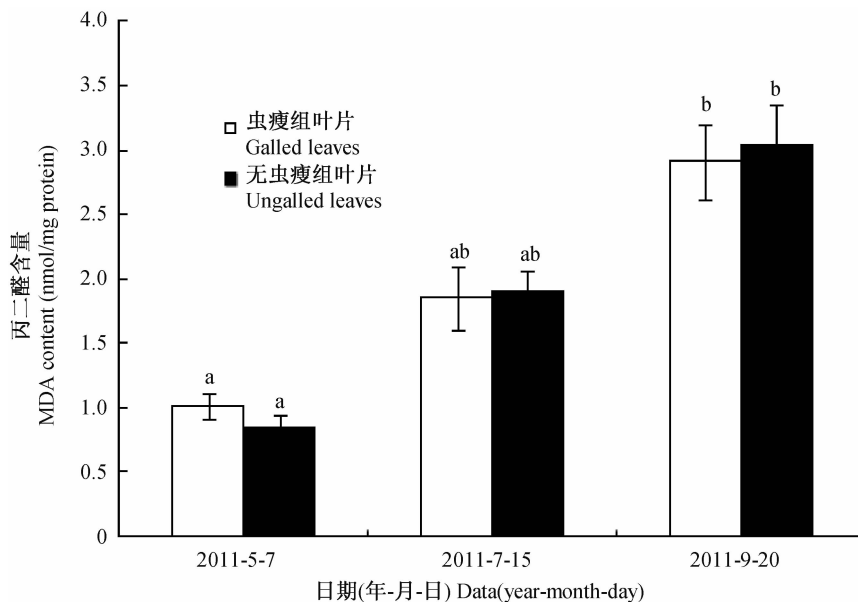


图 5 虫瘿组与无虫瘿组叶片中丙二醛含量变化

Fig.5 Changes in MDA content of galled and ungalled leaves

2.4 脯氨酸含量

虫瘿组和无虫瘿组叶片中脯氨酸在不同发育时期的测定结果与丙二醛相似,但是二者在后期增幅显著(图 6, $P < 0.05$),可能是因为后期叶片中细胞膜透性变化更为显著需要脯氨酸加以调节。角倍形成的不同时期虫瘿组和无虫瘿组叶片之间始终没有产生显著的差异(图 6, $P > 0.05$),可能从另一方面证实了蚜虫对盐肤木叶片细胞膜影响不显著。

3 讨论

本研究对虫瘿形成 3 个阶段虫瘿组与无虫瘿组叶片之间可溶性蛋白含量、保护酶、脯氨酸、丙二醛等生理指标的检测结果显示,随着角倍中蚜虫数量的增加,蚜虫对寄主植物的刺激逐渐增强,但是并未造成各生理指标的显著增加。通常植物面对虫害刺激会做出相应的防御反应,刺吸式昆

虫会持续改变周围组织的代谢水平,由于持续的代谢物转化和不可溶储存物的降解,会导致寄主持续、强烈的消化吸收(Miles, 1989; Khattab, 2005)。活性氧胁迫被认为是植物中最严重也是最为常见的胁迫,能直接或间接地启动膜脂过氧化作用,导致膜的损伤和破坏。SOD、POD、CAT 等保护酶具有解除氧化性损伤造成的破坏的作用,在遭受虫害之后,植物常常以提高其保护酶活性的形式来抵御氧化性损伤(Stout *et al.*, 1999; Chaman *et al.*, 2001; Ni *et al.*, 2001; El-Beltagi *et al.*, 2011)。当活性氧过量产生对脂质膜造成损害时,MDA 作为脂质过氧化的重要产物,其含量会不断积累(Moradi and Ismail, 2007; 李品明等, 2011)。对原生质有保护作用的脯氨酸在遭受生物和非生物胁迫时含量会有所增加(Bates *et al.*, 1973; Delauney and Verma, 1993; Hare and Cress, 1997; Matysik *et al.*, 2002),它的亲水基与蛋白质

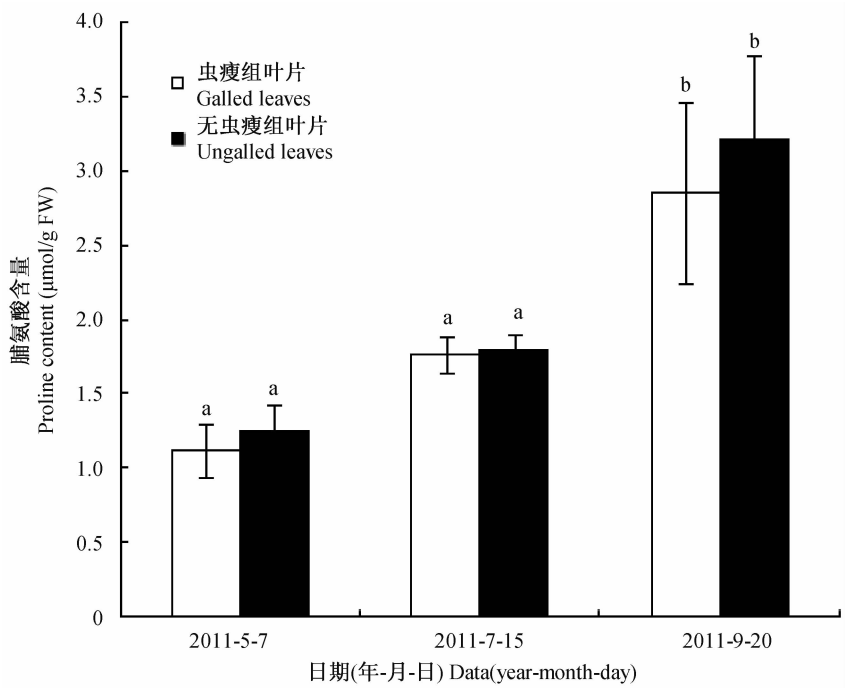


图 6 虫瘿组与无虫瘿组叶片中脯氨酸含量变化
Fig. 6 Changes in proline content of galled and ungalled leaves

亲水基相互作用使蛋白质稳定性增加,具有保护酶空间结构,调节膜透性和清除自由基的作用(Wang and Song,2006)。然而,在盐肤木遭遇蚜虫刺激时,可溶性蛋白、保护酶、脯氨酸等一系列保护和调节物质均未因此而增加,用于指示膜过氧化损害的MDA也保持一定水平,这就在一定程度上说明蚜虫或许并不能作为盐肤木上的一种虫害,两者之间可能存在类似于“共生”的关系。

由上述对盐肤木所检测生理指标的分析可见,蚜虫持续、大量的刺激没有引起盐肤木应对氧化性损伤和膜损伤的保护酶和解毒物质的增加,而且大量的蚜虫似乎并未加剧对寄主植物的危害。在大多数情况下,虫害、病菌侵染导致的毒性影响一旦超过植物的承受能力,会使活性氧攻击细胞大分子,细胞的整体功能将遭到严重破坏(Gulen and Eris,2003;Nagy *et al.* ,2004;EI-Beltagi *et al.* ,2008;Aly and EI-Beltagi,2010),从而造成细胞膜的损伤,影响蛋白合成和稳定性,蛋白质含量下降(Singla and Grover,1994;Khattab,2007),而过量的活性氧也会对酶系统造成严重损伤,从而使得酶活性降低(李天来等,2009;李姝江等,2011)。产生这种情况的原因可能是角倍蚜局限于具有高单宁含量的角倍中,减小了角倍蚜对盐肤木的影

响,角倍的形成或许发挥了防御的作用。

从不同发育时期可溶性蛋白呈现的不同变化趋势来看,角倍蚜可能对盐肤木生长有一定的扰动作用,但是各阶段有虫瘿与无虫瘿之间的相互比较又表明此种扰动可能并不形成对寄主的损害。叶片作为“源”组织,部分合成的蛋白以营养源形式提供给角倍,有虫瘿叶片在后期增长幅度低于无虫瘿叶片,这与蚜虫刺激产生虫瘿的营养假说是相符的。

植物与蚜虫是一个错综复杂的相互作用体系,虽然作为主要的应答形式,整个防御系统的研究已经较为广泛和深入,然而由于物种的不同,仍需要针对性地区别分析。盐肤木作为特殊的虫瘿植物,角倍形成一方面是蚜虫汇聚营养,另一方面可能也是植物防御行为的表现,寄主植物可能通过自身能量代谢重新配置适应致瘿昆虫的取食。从现有的结果来看,盐肤木的“受害者”角色并不确定,但是仅凭有限的的数据尚不能完全证明角倍蚜对盐肤木无损害,有待于对其进行更加全面的分析研究,以进一步为盐肤木的培育提供更有理论依据。

- Alscher RG, Hess JL, 1993. Antioxidants in Higher Plants. Boca Raton: CRC Press. 170.
- Aly AA, El-Beltagi HES, 2010. Influence of ionizing irradiation on the antioxidant enzymes of *Vicia faba* L. *Grasas Aceites (Seville)*, 61(3):288–294.
- Bates LS, Waldren RP, Teare ID, 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil*, 39(1):205–207.
- Bi JL, Murphy JB, Felton GW, 1997. Anutritive and oxidative components as mechanisms of induced resistance in cotton to *Helicoverpa zea*. *J. Chem. Ecol.*, 23:97–117.
- Chaman ME, Corcuera LJ, Zuniga GE, Cardemil L, Argandona VH, 2001. Induction of soluble and cell wall peroxidases by aphid infestation in barley. *J. Agric. Food Chem.*, 49:2249–2253.
- Del Rio D, Stewart AJ, Pellegrini N, 2005. A review of recent studies on malondialdehyde as toxic molecule and biological marker of oxidative stress. *Nutr. MeTab. Cardiovasc. Dis.*, 15:316–328.
- Delauney AJ, Verma DPS, 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant J.*, 4(2):215–223.
- El-Beltagi HS, Kesba HH, Abdel-Alim AI, Al-Sayed AA, 2011. Effect of root-knot nematode and two species of crown gall on antioxidant activity of grape leaves. *Afr. J. Biotechnol.*, 10(57):12202–12210.
- El-Beltagi HS, Salama ZA, El-Hariri DM, 2008. Some biochemical markers for evaluation of flax cultivars under salt stress conditions. *J. Nat. Fibers.*, 5(4):316–330.
- Guerrier E, Digilio MC, 2008. Aphid-plant interactions: a review. *J. Plant Interact.*, 3(4):223–232.
- Gulen H, Eris A, 2003. Effect of heat stress on peroxidase activity and total protein content in strawberry plants. *Plant Sci.*, 166:739–744.
- Hare PD, Cress WA, 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regul.*, 21(2):79–102.
- Karban R, Baldwin IT, 1997. Induced Responses to Herbivory. Chicago: University of Chicago Press. 319.
- Khattab H, 2007. The defense mechanism of cabbage plant against phloem-sucking aphid (*Brevicoryne brassicae* L.). *Aust. J. Basic Appl. Sci.*, 1(1):56–62.
- Khattab HI, Khattab I, 2005. Responses of Eucalypt trees to the insect feeding (Gall forming Psyllid). *Int. J. Agricul. Biol.*, 7:979–984.
- Kishor PBK, Hong Z, Miao GH, Hu CAA, Verma DPS, 1995. Over expression of delta 1-pyrroline-5-carboxyla-te synthesis increase praline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiol.*, 25:1387–1394.
- Koyama Y, Yao I, Akimoto SI, 2004. Aphid galls accumulate high concentrations of amino acids; a support for the nutrition hypothesis for gall formation. *Entomol. Exp. Appl.*, 113:35–44.
- Matysik J, Bhalu B, Mohanty P, 2002. Molecular mechanism of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. *Curr. Sci.*, 82(5):525–532.
- Michael JS, Kathi VW, Richard MB, Sean SD, 1998. Stimulation and attenuation of induced resistance by elicitors and inhibitors of chemical induction in tomato (*Lycopersicon esculentum*) foliage. *Entomol. Exp. Appl.*, 86(3):267–279.
- Miles PW, 1989. The responses of plant to the feeding of Aphidoidea: Principles//Minks AK, Harrewijn P (eds.). World Crop Pests. Volume 2c. Amsterdam: Elsevier. 1–63.
- Moradi F, Ismail AM, 2007. Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice. *Ann. Bot.*, 99(6):1161–1173.
- Nagy NE, Fossdal CG, Krokene P, Krekling T, Lönnberg A, Solheim H, 2004. Induced responses to pathogen infection in Norway spruce phloem: changes in polyphenolic parenchyma cells, chalcone synthase transcript levels and peroxidase activity. *Tree Physiol.*, 24:505–515.
- Ni X, Quisenberry SS, Heng-Moss J, Markwell J, Sarath G, Klucas R, Baxendale F, 2001. Oxidative responses of resistant and susceptible cereal leaves to symptomatic and non-symptomatic cereal aphid (Hemiptera: Aphididae) feeding. *J. Econ. Entomol.*, 94:743–751.
- Obeso JR, 1997. The induction of spinescence in European holly leaves by browsing ungulates. *Plant Ecol.*, 129(2):149–156.
- Pierre J, 1998. Interrelationship Between Insects and Plants. New York, CRC Press. 309.
- Price PW, Waring GL, Fernandes GW, 1986. Hypotheses on the adaptive nature of galls. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 88:361–363.
- Schultz BB, 1992. Insect herbivores as potential causes of mortality and adaptation in gall forming insects. *Oecologia*, 90(2):297–299.
- Singla SL, Grover A, 1994. Detection and quantitation of a rapidly accumulating and predominant 104 kDa heat shock polypeptide in rice. *Plant Sci.*, 97:23–30.

- Smith LL, Lanza J, Smith GC, 1990. Amino acid concentrations in extrafloral nectar of *impatiens sultani* increase after simulated herbivory. *Ecology*, 71(1):107 – 115.
- Solomon A, Beer S, Waisel Y, Jones GP, Paleg LG, 1994. Effects of NaCl on the carboxylating activity of Rubisco from *Tamarix jordanis* in the presence and absence of proline-related compatible solutes. *Physiol. Plant.*, 90(1):198 – 204.
- Stout MJ, Fidantsef AL, Duffey SS, Bostock RM, 1999. Signal interactions in pathogen and insect attack: Systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 54:115 – 130.
- Van Rossun MWPC, Alberda M, Van Der Plas LHW, 1997. Role of oxidative damage in tulip bulb scale micropropagation. *Plant Sci.*, 130:207 – 216.
- Voelckel C, Weisser WW, Baldwin IT, 2004. An analysis of plant-aphid interactions by different microarray hybridization strategies. *Mol. Ecol.*, 13:3187 – 3195.
- Walling LL, 2000. The myriad plant responses to herbivores. *J. Plant Growth Regul.*, 19:195 – 216.
- Wang B, Song FB, 2006. Physiological responses and adaptive capacity of oats to saline-alkali stress (in Chinese). *Ecol. Environ.*, 15(3):625 – 629.
- Westphal E, Bronner R, 1981. Changes in leaves of susceptible and resistant *Solanum dulcamara* infested by the gall mite *Eriophyes cladophthirus* (Acarina, Eriphyoidea). *Can. J. Bot.*, 59:875 – 882.
- Du ZY, Bramlage WJ, 1992. Modified thiobarbituric acid assay for measuring lipid oxidation in sugar-rich plant tissue extracts. *J. Agric. Food Chem.*, 40:1566 – 1570.
- 陈晓鸣, 冯颖, 2009. 资源昆虫学概论. 北京: 科学出版社. 41 – 54.
- 李品明, 孙玉芳, 杨丙贤, 宗学风, 2011. 低温胁迫对黄连膜脂过氧化作用和抗氧化酶活性的影响. 中国农学通报, 27(15):117 – 120.
- 李姝江, 朱天辉, 杨莉, 譙天敏, 2011. 暗孢节菱孢菌非蛋白类毒素对杂交竹生理代谢的影响. 植物病理学报, 41(6):587 – 595.
- 李天来, 李森, 孙周平, 2009. 钙和水杨酸对亚高温胁迫下番茄叶片保护酶活性的调控作用. 应用生态学报, 20(3):586 – 590.
- 李志国, 杨文云, 夏定久, 2003. 中国五倍子研究现状. 林业科学研究, 16(6):760 – 767.
- 王兴亚, 周俐宏, 陈彦, 赵彤华, 徐蕾, 许国, 2011. 大豆蚜危害胁迫对大豆叶片几个重要生理指标的影响. 应用昆虫学报, 48(6):1655 – 1660.
- 张燕平, 廖声熙, 杨力真, 2001. 角倍蚜瘿内时代营养环境的初步研究. 南京林业大学学报(自然科学版), 25(3):52 – 56.