

两种棉花防御反应次生代谢物质及其对烟粉虱羧酸酯酶活性的影响*

张帆^{1,2**} 马德英^{1***} 周泓¹ 张悦平¹

(1. 新疆农业大学农学院 乌鲁木齐 830052; 2. 阿克苏地区林业科学研究所 阿克苏 843000)

摘要 通过烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 取食为害诱导棉花防御反应次生代谢物质槲皮素和蛋白酶抑制剂的作用, 以及 2 种次生物质对烟粉虱主要解毒酶羧酸酯酶的诱导表达作用, 初步探索棉花防御与害虫反防御策略。结果表明烟粉虱取食对棉叶内槲皮素和蛋白酶抑制剂的诱导表达迅速但短暂, 取食后 1~3 d, 对槲皮素的最大诱导表达量为 2.09 mg/g, 对蛋白酶抑制剂的最大诱导表达量为 1.85 U。同时槲皮素和蛋白酶抑制剂 2 种植物次生代谢物质在 0.005% 至 1% 浓度范围内, 均能够诱导烟粉虱体内羧酸酯酶比活力过量表达。在浓度为 0.1% 时, 羧酸酯酶的比活力达到最大值, 分别为 0.0725 OD/30 min 和 0.07825 OD/30 min; 2 个处理的剂量效应趋势非常相似。

关键词 烟粉虱, 槲皮素, 蛋白酶抑制剂, 羧酸酯酶

Two secondary defensive cotton metabolites and their effects on the specific activities of carboxylesterase in *Bemisia tabaci*

ZHANG Fan^{1,2**} MA De-Ying^{1***} ZHOU Hong¹ ZHANG Yue-Ping¹

(1. College of Agronomy, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China; 2. Institute of Forest Science in Aksu Region, Aksu 843000, China)

Abstract The effects of two kinds of secondary cotton metabolites, quercetin and protease inhibitor, on carboxylesterase activity in *Bemisia tabaci* (Gennadius) were investigated. Results suggest that both quercetin and protease inhibitor were induced rapidly by the sucking of *B. tabaci*; quercetin levels reached 2.09 mg/g and protease inhibitor 1.85 units after 3 d of feeding by *B. tabaci*. The specific activities of carboxylesterase were increasingly induced by concentrations of quercetin and protease inhibitor of 0.005% - 1%; maximum values obtained at 0.1% concentration of these compounds were 0.0725 OD/30min and 0.07825 OD/30min, respectively. These trends were quite similar for both compounds.

Key words *Bemisia tabaci*, secondary metabolites, quercetin, protease inhibitor, carboxylesterase

植物与植食性昆虫在长期的协同进化过程中交互作用, 形成了许多防御及适应机制(钦俊德, 1987; Gardner *et al.*, 1999; Hochuli, 2001; 秦秋菊和高希武, 2005; Zarate *et al.*, 2007)。对植食性昆虫的取食为害, 植物通过产生次生代谢物而具有化学防御反应。植物体内次生物质种类繁多, 表达方式各不相同, 难以对各种次生物质进行检测。而槲皮素和蛋白酶抑制剂是植物体内具有代

表性的防御反应次生物质(秦秋菊和高希武, 2005)。与此同时, 昆虫也对植物的防御机制产生了相应的适应对策, 主要表现在行为反应和生理生化反应等方面。其中植物的防御反应在某种程度上能引起特定昆虫解毒代谢能力的增强, 使昆虫对其产生适应性是昆虫重要的反防御策略(钦俊德, 1987)。昆虫体内含有多多种解毒酶系, 包括酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶、细胞色素 P450 和

* 资助项目: 国家自然科学基金(30760138, 31060248), 自治区高校科研计划重点项目(XJEDU2006I24)。

** E-mail: zhang19840101fan@yahoo.cn

*** 通讯作者, E-mail: mdyxnd@163.com

收稿日期: 2012-02-06, 接受日期: 2012-03-05

微粒体多功能氧化酶等。由于羧酸酯酶广泛存在于昆虫体内,是最主要的解毒酶之一。同时,酯酶的作用机制使其对外源有毒物质具有广泛的水解代谢功能(姜永根和程家安,1997;钦俊德和王琛柱,2001)。本文将羧酸酯酶作为解毒酶系的代表,研究该解毒酶与植物防御反应次生代谢物质槲皮素和蛋白酶抑制剂间的作用,以期对烟粉虱取食棉花后植株的防御反应和烟粉虱的反防御策略进行初步探讨。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 棉花 品种为新陆早 36 号。取自新疆农业大学设施教学实习园区日光温室,均为长势相同的 5~6 叶期水培棉花植株。

1.1.2 烟粉虱 取自新疆农业大学设施教学实习园区日光温室,饲养于盆栽棉花,生物型为 B 型。

1.1.3 主要仪器 海厨小精灵多功能食品加工机(植物组织粉碎机);

DL-60 超声波清洗器,浙江象山县石浦海天电子仪器厂;

TG16-W 微量高速台式离心机,长沙湘仪离心机仪器有限公司;

HH.S 精密恒温水浴锅,江苏金坛市医疗仪器厂;

TU-1810 紫外可见分光光度计,北京普析通用仪器有限责任公司。

1.1.4 主要试剂 槲皮素, BR, 国药集团化学试剂有限公司;

Tris Amino、 α -NA、SDS、固蓝 B 盐,进口分装;

葡聚糖凝胶-G25,牛胰蛋白酶, BAPNA, 购自上海楷洋生物技术有限公司;

其它试剂均为国产分析纯。

1.2 方法

1.2.1 接虫与取样 取长势相同的 5~6 叶期水培棉花植株,分别接入 80~100 头烟粉虱成虫,放置于养虫笼中。分别在第 1 天、第 3 天、第 5 天和第 7 天,摘取棉花叶片样品,用于 2 种植物次生性物质的提取。

1.2.2 棉叶中槲皮素的提取 取 2 g 棉花叶片样品,液氮速冻,用植物组织粉碎机进行粉碎,将粉

碎后的样品浸泡于 5 mL 80% 乙醇,浸提 24 h。12 000 r/min 离心 5 min,上清液即为待测样品, -20℃ 保存。

1.2.3 棉叶中蛋白酶抑制剂的提取 取 2 g 棉花叶片样品,液氮速冻,用植物组织粉碎机进行粉碎,将粉碎后的样品浸泡于 20 mL pH6.0 NaAc-HAc 缓冲液,超声提取 20 min,12 000 r/min 离心 10 min,弃沉淀,上清液缓慢加入 30% 三氯乙酸至终浓度为 3%,4℃ 静置 1 h。12 000 r/min 离心 5 min,弃沉淀,上清液用 10% NaOH 调 pH 至中性,80℃ 水浴 10 min。12 000 r/min 离心 5 min,上清液加入固体硫酸铵粉末至 80% 饱和度,盐析过夜。葡聚糖凝胶-G25 层析脱盐,即得待测样品, -20℃ 保存。

1.2.4 槲皮素含量的检测

1.2.4.1 槲皮素标准溶液的制备 精确称取槲皮素 2.0 mg 于 10 mL 容量瓶中,并以 80% 乙醇溶液定容至刻度,摇匀,作为槲皮素标准溶液(0.20 mg/mL)。槲皮素标准品(BR)购自国药集团化学试剂有限公司。

1.2.4.2 检测波长的选择 准确吸取 0.20 mL 槲皮素标准储备液至 10 mL 容量瓶中,以 80% 乙醇溶液定容至刻度。以 80% 乙醇溶液为参比液在 200~500 nm 范围内扫描,得到其吸收光谱。波长测定使用 TU-1810 紫外可见分光光度计进行(车京梅等,2006)。

1.2.4.3 标准曲线的绘制 分别配制 1~10 mg/mL 槲皮素标准溶液,以 80% 乙醇溶液为参比液分别测定其在波长 374 nm 处的吸光度,绘制标准曲线,计算回归方程。

1.2.4.4 棉叶样品中槲皮素含量的测定方法

取 0.2 mL 样品,溶于 3 mL 80% 乙醇,分别在 374 nm 波长处测定吸光度,然后根据标准曲线算出样品滤液中槲皮素含量。

1.2.5 蛋白酶抑制剂活性的测定 以 BAPNA 为底物测定胰蛋白酶和胰蛋白酶抑制剂的活性,待测抑制剂与 0.05 mol/L, pH8.0 Tris-HCl 缓冲液共 0.4 mL,加入 0.2 mL 牛胰蛋白酶(0.1 mg/mL),在 37℃ 保温 6 min,加 BAPNA 溶液 2.4 mL (1 mmol/L),37℃ 反应 6 min,立即加入 0.5 mL 33% 醋酸溶液终止反应,以不加抑制剂的试样为对照,在 410 nm 处测定吸收值(光程 1 cm)。将吸光度值降低 0.005 定义为一个抑制剂活性单位(曾英

等, 2002)。

1.2.6 烟粉虱成虫人工饲料配制方法 准确称取 5 g 酵母浸粉, 15 g 蔗糖, 用蒸馏水溶解后, 定容至 100 mL。-4℃ 保存。

1.2.7 烟粉虱成虫饲养方法 50 mL 离心管去底, 用纱布封口。接入烟粉虱成虫。石蜡膜尽量伸展于离心管的上端(以不裂为度), 将配好的饲料滴在薄膜的表面, 上方也用石蜡膜覆盖, 形成小囊, 供烟粉虱在下面刺吸取食。

1.2.8 饲养条件 温度保持 25 ~ 27℃, 光照条件 L:D = 16:8。

1.2.9 试虫处理与酶源制备

1.2.9.1 试虫处理 分别用含有 0.005%、0.01%、0.1% 和 1% 4 种浓度槲皮素的液体饲料饲喂饥饿过夜的烟粉虱, 24 h 后, 采虫供酶源制备。

分别用含有 0.005%、0.01%、0.1% 和 1% 4 种浓度大豆胰蛋白酶抑制剂的液体饲料饲喂饥饿过夜的烟粉虱, 24 h 后, 采虫供酶源制备。

以不添加槲皮素和大豆胰蛋白酶抑制剂的人工饲料作为对照。

1.2.9.2 酶源制备 烟粉虱成虫 5 头, 加 0.04 mol/L 磷酸盐缓冲液 1 mL, 冰浴下匀浆, 并在 1 000 r/min 离心 10 min, 取上清液, 用 0.04 mol/L 磷酸盐缓冲液稀释 2 倍, 以此作酶源。

1.2.10 羧酸酯酶活力测定 反应混合液为 5.6 mL, 含 0.04 mol/L pH 7.0 的磷酸缓冲液 800 μL, 3.6 mL 3×10^{-4} mol/L 底物及 200 μL 酶液, 30℃ 水浴 30 min 后, 加入 1 mL 显色剂终止反应。静置 15 min 后在 600 nm 下比色。计算出羧酸酯酶的比活力(OD 值/30 min)(陈长琨, 1993; 慕立

义, 1994)。重复 4 次, 取平均值。

1.3 数据处理与分析

使用 DSP3.1 数据处理系统软件对实验数据采用新复极差法(SSR)进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 烟粉虱取食对棉花叶片槲皮素的诱导表达作用

2.1.1 最大吸收波长的确定 以 80% 乙醇溶液为参比液, 将槲皮素溶液在 200 ~ 500 nm 波长范围内扫描, 得到其吸收光谱, 其最大吸收波长分别位于 257 nm 和 374 nm 附近。笔者采用 374 nm 为测定波长对棉叶的槲皮素含量进行测定。

2.1.2 槲皮素的标准曲线 以浓度(*C*)对吸光度(*A*)作标准曲线, 并进行线性回归分析, 得回归方程: $C = 16.007A + 0.1248$, 决定系数 $R^2 = 0.9994$ 。结果表明槲皮素标准溶液浓度在 1 ~ 10 mg/mL 之间与吸光度呈现良好的线性关系。

2.1.3 烟粉虱取食对棉叶槲皮素的诱导表达量及时间效应 根据表 1 结果, 在烟粉虱取食棉花以后, 棉叶内槲皮素含量发生变化, 并且表现出显著的时间效应。在取食后的第 1 天, 槲皮素含量增加 2.09 mg/g, 第 3 天, 增加 1.21 mg/g, 而在第 5、7 天, 处理组槲皮素含量降低至与对照相似或低于对照的水平。表明在烟粉虱取食棉花后的 1 ~ 3 d 可诱导槲皮素过量表达, 以烟粉虱取食后的第 1 天, 叶片内槲皮素过量表达最多, 较其它时间达到显著差异水平, 因而烟粉虱取食对槲皮素的诱导表达效果迅速但短暂, 随着时间的延长, 5 d 以后, 失去诱导表达的效果。

表 1 烟粉虱取食诱导棉花叶片槲皮素含量的测定

Table 1 The detection of quercetin content induced by *Bemisia tabaci* sucking in cotton leaves

时间(d) Time(d)	对照(mg/g) Control (mg/g)	处理(mg/g) Treatment (mg/g)	差值(mg/g) D-value (mg/g)
1	16.27	18.36	2.09 a
3	12.28	13.49	1.21 ab
5	13.34	12.12	-1.22 c
7	11.49	11.07	-0.42 bc

注: 同列数据后标有不同小写字母表示不同处理间具显著性差异($P < 0.05$)。下表同。

Data followed by different letters within the same column indicate significant difference at 0.05 level by SSR test. The same below.

2.2 烟粉虱取食对棉叶蛋白酶抑制剂活性的诱导表达作用

根据表 2 结果,在烟粉虱取食棉花后,棉叶内蛋白酶抑制剂活性发生显著变化。在取食后的第 1 天,蛋白酶抑制剂活性增加 1.2 U(将吸光度值降低 0.005 定义为一个抑制剂活性单位),第 3

天,增加 1.85 U,而在随后的第 5、第 7 天检测,处理组蛋白酶抑制剂活性降低至与对照相似的水平。表明烟粉虱取食棉花可以显著诱导蛋白酶抑制剂活性增加,主要表现在烟粉虱取食后的 1~3 d,尤其在烟粉虱取食后的第 3 天,达到最高,而 5 d 以后,诱导表达的作用消失。

表 2 烟粉虱取食诱导棉花叶片蛋白酶抑制剂活性的测定

Table 2 The specific activity of protease inhibitor in cotton leaves induced by sucking of *Bemisia tabaci*

时间(d) Time(d)	对照(mg/g) Control (mg/g)	处理(mg/g) Treatment (mg/g)	差值(mg/g) D-value (mg/g)
1	0.00675	0.00075	-0.006 b
3	0.01	0.00075	-0.00925 c
5	0.00375	0.00475	0.001 a
7	0.00575	0.00725	0.0015 a

注:将吸光度值降低 0.005 定义为一个抑制剂活性单位。

The value of absorbance decreases 0.005 is defined as a inhibitor activity unit.

分析表明,烟粉虱取食对棉叶内槲皮素和蛋白酶抑制剂 2 种植物重要防御反应次生代谢物的诱导表达作用及其时间效应相似,均表现出取食早期 1~3 d 诱导过量表达,而 5~7 d 后诱导表达作用下降甚至消失。该结果与烟粉虱以棉花为适生寄主的取食策略相吻合,即尽管烟粉虱取食早期对棉叶内次生代谢物质槲皮素有诱导表达的作用,表现出对烟粉虱为害的抵御反应,但由于诱导表达作用迅速而短暂,烟粉虱可通过生化代谢等途径产生耐受的响应机制,从而降低甚至抑制槲皮素和蛋白酶抑制剂对自身生长发育和繁殖的影响,该适应性机制与烟粉虱体内主要的解毒酶羧酸酯酶有关。

2.3 不同浓度槲皮素对烟粉虱成虫体内羧酸酯酶活力的影响

图 1 显示了取食添加不同剂量槲皮素的人工饲料后,烟粉虱体内羧酸酯酶表现出的不同酶活力。结果表明,在取食 24 h 以后,羧酸酯酶比活力均被不同程度地诱导过量表达,在 0.005% 至 1% 的浓度范围内,槲皮素对于烟粉虱体内的羧酸酯酶比活力具有诱导过量表达的作用,除 1% 的浓度处理外,各处理均较对照达显著性差异水平,并且表现出显著的剂量效应。各处理中以 0.1% 的浓度对羧酸酯酶的比活力诱导达到最大值,为

0.0725 OD/30 min;0.005% 和 0.01% 2 种浓度的槲皮素,对羧酸酯酶比活力的诱导作用比较接近,但与 0.1% 浓度处理未达到显著差异水平。以 1% 的浓度诱导表达作用较弱,对羧酸酯酶的比活力诱导为最小值 0.0505 OD/30 min,与最大值相差 0.022 OD/30 min。

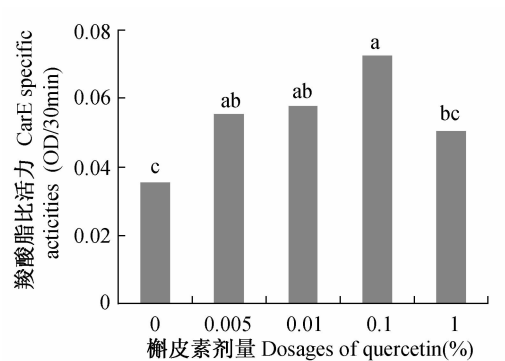


图 1 不同浓度槲皮素诱导烟粉虱成虫体内羧酸酯酶比活力

Fig.1 Specific activities of CarE in *Bemisia tabaci* induced by different dosages of quercetin

不同小写字母表示不同处理间具显著性差异 ($P < 0.05$)。下图同。

Histograms with different letters indicate significant difference at 0.05 level. The same below.

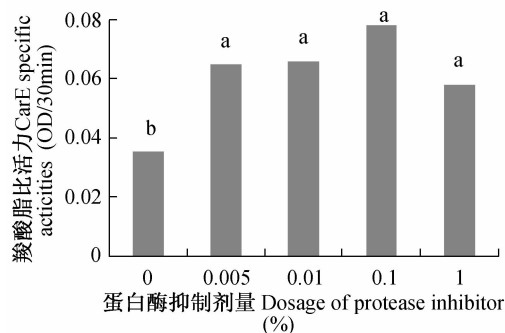


图2 不同浓度大豆胰蛋白酶抑制剂诱导烟粉虱成虫体内羧酸酯酶比活力

Fig. 2 Specific activities of CarE in *Bemisia tabaci* induced by different dosages of protease inhibitor

2.4 不同浓度大豆胰蛋白酶抑制剂对烟粉虱成虫体内羧酸酯酶活力的影响

根据图2结果,不同浓度大豆胰蛋白酶抑制剂对烟粉虱成虫体内羧酸酯酶活力的影响与不同浓度槲皮素对烟粉虱成虫体内羧酸酯酶活力的影响非常相似。在烟粉虱取食添加不同浓度蛋白酶抑制剂的人工饲料24 h以后,羧酸酯酶比活力均被不同程度地诱导过量表达,其比活力均显著高于对照。以0.1%的浓度,对羧酸酯酶的比活力诱导达到最大值,为0.07825 OD/30min;以1%的浓度,对羧酸酯酶的比活力诱导为最小值,为0.058 OD/30min。最大值与最小值相差0.02025 OD/30min。而0.005%和0.01%2种浓度的蛋白酶抑制剂,对羧酸酯酶比活力的诱导作用相似。表明在0.005%至1%的浓度范围内,蛋白酶抑制剂对于烟粉虱体内的羧酸酯酶比活力具有诱导过量表达的作用,但不同浓度处理间的诱导表达作用未达显著性水平。综合分析表明,烟粉虱通过增强羧酸酯酶活性加大对植物次生代谢物质的降解能力是其耐受棉叶产生的槲皮素和蛋白酶抑制剂等防御反应次生物质的重要途径。

3 讨论

植食性昆虫与植物是一对矛盾统一体,在长期协同进化过程中,植物产生生物碱、酚类化合物等,酚类物质对植食性昆虫有胃毒或拒食作用,保护植物免受昆虫为害。同时,植食性昆虫从适者生存的角度,以激活体内相关解毒酶系的作用应对植物的防御反应,解毒酶的改变是昆虫反防御

的重要表现形式(Terriere, 1984; 季春梅, 2011)。槲皮素(querceetin)属天然植物中的黄酮类物质,为常见的多酚类化合物。研究表明黄酮类物质通过作用于昆虫外围神经,改变昆虫行为,引起昆虫取食过程受阻,从而延缓昆虫生长和发育,严重时可导致昆虫死亡,除此之外,黄酮类物质还能抑制昆虫的正常生理变态,对昆虫体内的多酚氧化酶等均有抑制作用;蛋白酶抑制剂(proteinase inhibitor, PI)是一种抑制蛋白酶分解活性的蛋白质,1946年胰蛋白酶抑制因子被Kunitz从大豆中分离,结晶化后证实了为蛋白质,由此揭开了蛋白酶抑制因子研究的序幕(马建平和牟志美, 2006; 田军等, 2008)。研究表明,丝氨酸蛋白酶抑制剂和巯基蛋白酶抑制剂都可以明显抑制昆虫的生长和发育。其中蛋白酶抑制剂能与昆虫消化道内的蛋白消化酶相互作用,形成酶-抑制剂复合物(EI),削弱或阻断消化酶对食物中的蛋白质的水解消化作用。同时,蛋白酶抑制剂和消化酶形成的酶-抑制剂复合物能刺激昆虫消化酶的过度分泌,进而通过神经系统的反馈,使昆虫产生厌食反应,最终导致昆虫的非正常发育和死亡(朱麟等, 2005)。

本研究表明,烟粉虱取食诱导棉花叶片内槲皮素含量过量表达,在第1天即达到测定的最高值,随着时间的延长,诱导表达效果逐渐降低,并在5 d以后,诱导表达的效果消失。烟粉虱取食诱导棉花叶片蛋白酶抑制剂活性增加效应与烟粉虱取食对棉叶中槲皮素的诱导相似。在烟粉虱取食后的1~3 d诱导表达效果显著,而5 d以后,烟粉虱取食对棉花叶片内蛋白酶抑制剂没有诱导过量表达的作用。所以,烟粉虱取食诱导棉花叶片内槲皮素含量和蛋白酶抑制剂活性增加,均是一种迅速而短期的防御反应作用。

反过来,在人工饲料中添加不同浓度的槲皮素和蛋白酶抑制剂饲喂烟粉虱表现出对烟粉虱体内解毒酶活性的诱导表达作用。在0.005%至1%浓度范围内,2种物质均能够诱导烟粉虱体内羧酸酯酶比活力过量表达,且具有剂量效应。在浓度为0.1%时,羧酸酯酶的比活力都达到最大值,分别为0.0725和0.07825 OD/30min;相比较而言,蛋白酶抑制剂对羧酸酯酶比活力诱导过量表达的水平,均略高于槲皮素。该结果与李传明等(2008)和李传明(2009)认为烟粉虱通过体内乙

酰胆碱酯酶和羧酸酯酶来适应植物次生代谢物质的改变观点一致。

牟少飞等(2006)使用相同方法,检测槲皮素对烟粉虱羧酸酯酶的影响,其结果为,在浓度为0.005%和0.01%时,槲皮素对烟粉虱体内羧酸酯酶产生诱导过量表达的作用,并在0.01%时达到最高;在浓度为0.1%时,羧酸酯酶比活力与对照相似;而在浓度为1%时,槲皮素抑制烟粉虱羧酸酯酶的比活力,使羧酸酯酶比活力低于对照水平。本研究中,在0.005%至1%的浓度范围内,槲皮素对于烟粉虱体内的羧酸酯酶比活力均具有诱导过量表达的作用,以0.1%的浓度达到最大值。与牟少飞等(2006)的结果有差异。分析原因,可能与烟粉虱生理状况差异有关,牟少飞等(2006)使用的烟粉虱,其寄主植物为番茄,而本实验使用的烟粉虱,其寄主植物为棉花。根据以往的大量研究表明,不同寄主对烟粉虱生理生长状况的影响很大,陈倩等(2003)和张永军等(2003)的研究结果均显示,烟粉虱对番茄的适应性优于棉花。虽然结果有差异,但是实验皆证明槲皮素对于烟粉虱羧酸酯酶比活力的影响具有剂量效应。在一定浓度范围以内,对羧酸酯酶比活力具有诱导过量表达的作用,并在某一浓度达到最大值。

由于昆虫对杀虫药剂的解毒与其对植物次生物质的解毒系统相似,因此植物次生物质对昆虫解毒酶系的诱导作用同时可能也会改变昆虫对杀虫药剂等外来化合物的敏感性,有待于进一步研究。

参考文献 (References)

- Gardner SN, Agrawal A, Gressel J, Mangel M, 1999. Strategies to delay the evolution of resistance in pests: dose rotations and induced plant defenses. *Aspects Appl. Biol.*, 53:189—196.
- Hochuli DF, 2001. Insect herbivory and ontogeny: How do growth and development influence feeding behaviour, morphology and host use? *Austral Ecol.*, 26 (5): 563—570.
- Terriere LC, 1984. Induction of detoxication enzymes in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 29 (1): 71—88.
- Zarate SI, Kempema LA, Walling LL, 2007. Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses. *Plant Physiol.*, 143 (2): 866—875.
- 曾英, 桑玉英, 胡金勇, 李志坚, 2002. 波叶青牛胆胰蛋白酶抑制剂的纯化及其性质研究. *云南植物研究*, 24 (1): 103—108.
- 车京梅, 马超, 金莉莉, 任世禾, 2006. 紫外分光光度法测定水红花子中槲皮素的含量. *时珍国医国药*, 17 (3): 369.
- 陈倩, 刘玉升, 朱国仁, 肖利锋, 2003. 不同寄主植物对 B 型烟粉虱生长发育的影响. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 34 (4): 479—481.
- 陈长琨, 1993. *昆虫生理生化实验* 北京: 中国农业出版社. 26—29.
- 季春梅, 2011. 瓜蚜侵染对黄瓜叶片次生代谢物质及相关酶活性的影响. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学.
- 李传明, 2009. 烟粉虱对寄主植物及植物次生代谢物质的适应性研究. 硕士学位论文. 扬州: 扬州大学.
- 李传明, 周福才, 王萍, 祝树德, 2008. 烟粉虱对寄主植物的适应性. *华东昆虫学报*, 17 (4): 314—320.
- 娄永根, 程家安, 1997. 植物—植食性昆虫—天敌三营养层次的相互作用及其研究方法. *应用生态学报*, 8 (3): 325—331.
- 马建平, 牟志美, 2006. 植物蛋白酶抑制剂的研究进展. *中国蚕业*, 27 (3): 4—8.
- 牟少飞, 梁沛, 高希武, 2006. 槲皮素对 B 型烟粉虱羧酸酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶活性的影响. *昆虫知识*, 43 (4): 491—495.
- 慕立义, 1994. *植物化学保护研究方法*. 北京: 中国农业出版社. 154—158.
- 钦俊德, 1987. *昆虫与植物的关系: 论昆虫与植物的相互作用及其演化*. 北京: 科学出版社. 1—227.
- 钦俊德, 王琛柱, 2001. 论昆虫与植物的相互作用和进化的关系. *昆虫学报*, 44 (3): 360—365.
- 秦秋菊, 高希武, 2005. 昆虫取食诱导的植物防御反应. *昆虫学报*, 48 (1): 125—134.
- 田军, 魏志魁, 周先碗, 2008. 大豆蛋白酶抑制剂的提取及其性质研究. *大豆科学*, (6): 1085—1088.
- 张永军, 梁革梅, 倪云霞, 吴孔明, 郭予元, 2003. 烟粉虱成虫对不同寄主植物的选择性. *植物保护*, 29 (2): 20—22.
- 朱麟, 杨振德, 赵博光, 方杰, 2005. 植食性昆虫诱导的植物抗性最新研究进展. *林业科学*, 41 (1): 165—173.