

西花蓟马取食与机械损伤对菜豆叶片 抗氧化系统的影响*

从春蕾 鄧军锐** 廖启荣 牟峰

(贵州大学昆虫研究所 贵州山地农业病虫害重点实验室 贵阳 550025)

摘要 本文研究了西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Pergande) 取食和机械损伤诱导对菜豆抗氧化系统的影响, 比较了不同损伤形式诱导的抗氧化酶活力和抗氧化物质含量的变化差异。结果表明, 西花蓟马取食和机械损伤均可诱导菜豆叶片内过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)3种抗氧化酶活性有不同程度的升高, 但两种处理诱导的抗氧化酶活性变化规律不完全相同, 各种酶活性达到最高点时间不同, 西花蓟马取食对抗氧化酶活力的诱导作用大于机械损伤的。两种处理诱导下的类胡萝卜素的含量变化不大, 但不论西花蓟马取食还是机械损伤均导致菜豆叶片内类黄酮和总酚含量整体呈下降趋势, 西花蓟马的取食诱导的下降幅度大于机械损伤的。因此, 西花蓟马取食诱导明显高于机械损伤对菜豆抗氧化系统的影响。

关键词 西花蓟马, 取食, 机械损伤, 抗氧化酶, 抗氧化物质

Effects of *Frankliniella occidentalis* feeding and mechanical damage on the antioxidant system in bean leaves

CONG Chun-Lei ZHI Jun-Rui** LIAO Qi-Rong MOU Feng

(Institute of Entomology, Guizhou University, The Provincial Key Laboratory for Agricultural Pest Management of Mountainous Region, Guiyang 550025, China)

Abstract The effects of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) feeding and mechanical damage on the antioxidant system of bean leaves was studied by comparing the antioxidant enzyme activities and antioxidant substance content of bean leaves subject to these two treatments. Antioxidant enzymes of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) were found to increase to some extent after both feeding and mechanical damage. However, the changes in enzymes were not the same between the two treatments, and the times of peak enzyme activities differed between them. The effect of feeding on antioxidant enzyme activities was greater than that induced by mechanical damage. Differences in arotenoids were not significant between treatments. The amounts of flavones and total phenolics decreased after both treatments, with *F. occidentalis* feeding causing a greater decline than mechanical damage. These results indicate that feeding by thrips has a greater effect on the antioxidant system of bean plants than mechanical damage.

Key words *Frankliniella occidentalis*, feeding, mechanical damage, antioxidant enzyme, antioxidant substance

植物体内存在着一套清除活性氧(reactive oxygen species, ROS)的抗氧化系统。植物在正常生长的情况下, 活性氧的产生和清除处于动态平衡状态。当植物受到机械损伤或昆虫取食等非生物和生物胁迫时植物体内活性氧系统遭到破坏

(Nakano and Asada, 1987), 植物通过激活抗氧化系统, 使 ROS 在植物体内维持在较低水平, 从而使植物进行正常的生长和发育(孔祥瑞, 1984; Tewari *et al.*, 2002)。植物抗氧化系统由抗氧化酶类和抗氧化剂两部分组成, 它们在植物体内既可直接同

* 资助项目: 国家自然科学基金(31160367; 31060244); 贵州省国际合作项目(黔科合外 G 字[2011]7002 号)。

** E-mail: congchunlei@163.com

*** 通讯作者, E-mail: zhijunrui@126.com

收稿日期: 2013-03-22, 接受日期: 2013-05-21

活性氧反应,将其还原;又可作为酶的底物在 ROS 的清除中发挥重要作用。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)等是植物细胞中清除活性氧的主要酶类,抗氧化剂主要有类胡萝卜素、类黄酮、生育酚、抗坏血酸等(尹永强等,2007)。

很多学者研究了不同处理对植物抗氧化系统的影响,不同损伤形式诱导植物体内产生的防御反应存在的差异。刘艳等(2005)曾报道机械损伤和外施低浓度茉莉酸处理豌豆幼苗后,豌豆幼苗的 POD、CAT 和 SOD 活性升高;二斑叶螨为害后白三叶植株体内 POD 活性升高(张廷伟等,2013);Maffei 等(2006)研究表明,经棉花夜蛾 *Spodoptera littoralis* (Boisduval) 取食和机械损伤的利马豆叶片中,抗氧化酶活性和基因表达都表现出明显的差异;机械损伤和舞毒蛾 *Lymantria dispar* (Linnaeus) 取食诱导合作杨叶片的酚类物质含量变化存在显著差异(胡增辉等,2009);松墨天牛取食后引起马尾松针叶单宁和黄酮类物质含量的增加,且远高于人为损伤的(李水清和张钟宁,2007)。说明诱导后抗氧化酶活力的升高和抗氧化剂含量的降低或升高是植物叶片对昆虫取食的一种生理防御反应,而机械损伤和昆虫取食所诱导的防御反应不完全相同。有研究表明机械损伤诱导植物叶片内抗氧化酶活性高于昆虫取食诱导的活性(Xiang,2009),但绿盲蝽、棉铃虫与烟草夜蛾诱导植物体内抗氧化酶活性均高于机械损伤诱导(毛红等,2011)。

西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Pergande) 为多食性害虫,在世界各国严重危害花卉、蔬菜等作物。因其个体小,繁殖快,寄主广泛和隐蔽性强等特点,很难大范围的使用杀虫剂进行防治(Baker,1993)。因此,揭示西花蓟马对寄主植物的危害机理,对于有效防治西花蓟马有重要的意义。但国内对此研究报道较少,只有杨帆(2009)对西花蓟马取食后黄瓜叶片内 POD 进行了研究,结果发现 POD 活力升高,表明西花蓟马取食可破坏黄瓜的活性氧系统,激活植物的防御反应。西花蓟马取食对主要的寄主菜豆的抗氧化系统有何影响,迄今没有系统的研究。基于此,本研究对西花蓟马取食诱导和机械损伤诱导对抗氧化酶(SOD、POD 和 CAT)活性及抗氧化物质(类胡萝卜素、黄酮和总酚)含量的变化进行比较研究,探讨

两种诱导对抗氧化系统的影响及比较不同损伤形式诱导的抗氧化酶活力和抗氧化物质含量的变化差异,以期在西花蓟马的防治提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试虫源:西花蓟马采自贵阳市白云区玫瑰园切花月季上,并于实验室在人工气候箱以菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.) 豆荚繁殖 3 代以上作为供试虫源。人工气候箱设置为((25 ± 1)℃,湿度 70% ± 1%,光照 L:D = 14:10)。

供试植株:菜豆植株在人工气候箱内以营养钵单株培育,供试植株均选择长至 15 d 的健康未受伤害且长势基本一致的植株。人工气候箱的设置同西花蓟马饲养。

取食诱导处理:每供试植株接 20 头西花蓟马 1 龄若虫,以凡士林油涂抹在叶柄处防止西花蓟马逃逸,稳定取食 2 h 后开始计时,分别于 24、48、72、96 h 取样。用消毒的针头在供试植株叶片上刺穿 5 次以上作为机械损伤诱导,分别于 24、48、72、96 h 取样。每个处理重复 3 次,试验中所有的供试植株都处于相同的生长环境,以未作处理的供试植株作为对照。

1.2 试验方法

1.2.1 抗氧化酶的测定方法 称取 0.5 g 处理的菜豆叶片,2 mL 预冷的磷酸缓冲液(pH7.0)中冰浴研磨,于 4℃ 下 3 000 r/min 离心 10 min,上清液即为酶提取液。

超氧化物歧化酶(SOD)活性测定:以 NBT 光化还原法测定(熊庆娥,2003),以每毫克组织蛋白在 1 mL 反应液中 SOD 抑制率达 50% 时所对应的 SOD 量为一个 SOD 活力单位(U)。过氧化氢酶(CAT)活性测定:采用紫外吸收法(熊庆娥,2003),以每毫克组织蛋白每秒钟分解 1 μmol 的 H₂O₂ 的量为一个活力单位。过氧化物酶(POD)活性测定:采用愈创木酚比色法(熊庆娥,2003),在 37℃ 条件下,每毫克组织蛋白每分钟催化产生 1 μg 的底物的酶量定义为一个酶活力单位。重复 2 次。

1.2.2 非酶抗氧化剂的测定方法 黄酮含量测定用硝酸铝-亚硝酸钠-氢氧化钠法测定(李合成,2000),以芦丁做标准曲线,计算菜豆叶片内的黄酮含量;总酚含量测定采用钨酸盐-磷钼酸比色法

测定(李合成,2000),用没食子酸作标准曲线,计算菜豆叶片内的总酚含量;类胡萝卜素含量测定采用乙醇法测定(李合成,2000)。重复2次。

1.3 数据处理

以 Excel 2007 对数据进行统计和分析,试验所获数据以平均值 ± 标准误表示,采用 SPSS18.0 软件 Duncan 氏新复极差法检验各处理间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 不同处理对菜豆叶片抗氧化酶活力的影响

表 1 西花蓟马取食和机械损伤诱导后菜豆叶片 POD 活性的变化 (U/g)

处理方式 Treatments	处理时间 Time(h)			
	24	48	72	96
CK	56.9193 ± 10.2713a	58.2038 ± 2.1923b	67.6765 ± 3.2187c	61.4535 ± 9.7215a
DTF	73.0594 ± 3.6938a	101.3956 ± 3.2365a	133.0161 ± 15.8668a	81.0690 ± 2.9453a
MD	75.9551 ± 10.4071a	90.9765 ± 7.1627a	98.5900 ± 2.6761b	70.6590 ± 4.4270a

注:CK 表示健康植株,DTF 表示西花化蓟马取食处理,MD 表示机械损伤处理。数据为平均值 ± 标准误。表中同列数据后标有不同小写字母表示经 Duncan's 新复级差检验在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。下表同。

CK (healthy bean plant), DTF (damage by thrips feeding) and MD (mechanical damage). Data are mean ± SE, and followed by different letters in the same column indicate significantly different at 0.05 level by Duncan's new multiple range test. The same below.

菜豆叶片内 SOD 活力在西花蓟马取食和机械损伤诱导处理不同时间内表现不同(表2),西花蓟马取食造成菜豆叶片内 SOD 活力是一个升高后下降的过程。取食诱导 24 h 时菜豆叶片内的 SOD 活力和对照相比无明显变化,诱导 48 h 时 SOD 活力明显高于对照,至 72 h 时 SOD 活力升高至最高点,至 96 h 时酶活力稍有下降,但仍明显高于健康

西花蓟马取食和机械损伤诱导时间范围内,菜豆叶片内 POD 活力均发生明显变化(表1)。取食和机械损伤两种处理诱导的酶活性具有同步性。诱导处理 24 h,机械损伤和取食两诱导处理对菜豆叶片内 POD 没有明显影响;48 h 时两诱导处理的 POD 活力明显高于健康植株,但两处理间没有显著性差异;至 72 h 时两处理的菜豆叶片 POD 活力水平达到最高点,明显高于对照,且西花蓟马取食诱导的 POD 活力明显高于机械损伤的;随后酶活力下降,在 96 h 时不论何种处理均与对照没有明显的区别。

对照。机械损伤诱导处理后 24 h 时其活力为最高值,且明显高于取食诱导的。随后酶活力下降,在 48 h 时与西花蓟马取食诱导不具有显著性差异,但两种处理明显高于对照;至 72 h 时机械损伤诱导后酶活力下降到低于取食诱导,但高于健康对照;诱导至 96 h 时机械损伤诱导的 SOD 活力下降到健康对照水平。

表 2 西花蓟马取食和机械损伤诱导后对菜豆叶片 SOD 活性的变化 (U/g)

处理方式 Treatments	处理时间 Time(h)			
	24	48	72	96
CK	78.0241 ± 0.7621b	86.3534 ± 5.2395b	77.8340 ± 2.6624c	88.4349 ± 0.8970b
DTF	77.1510 ± 1.0917b	112.2525 ± 2.4521a	124.4142 ± 9.6925a	111.7697 ± 2.8070a
MD	124.8600 ± 1.3277a	107.4238 ± 3.3444a	99.1809 ± 2.9211b	83.2951 ± 2.2850b

西花蓟马取食和机械损伤诱导处理菜豆叶片后 CAT 活性也有很大的变化(表 3)。CAT 活力在随西花蓟马取食时间的延长呈现持续升高的趋势,取食至 72 h 时,被危害叶片与对照相比差异显著,96 h 时活力达到最高点,约是对照的 2 倍。机

械损伤诱导处理后菜豆叶片内的 CAT 活力在 24 h 明显高于取食诱导处理和对照;诱导至 48 h 时酶活力达到最高点,远高于西花蓟马诱导的;之后稍有下降,至 96 h 基本恢复至对照水平,且 CAT 活力水平远低于西花蓟马诱导的。

表 3 西花蓟马取食和机械损伤诱导后对菜豆叶片 CAT 活性的变化 (U/g)

Table 3 Changes of CAT activities in bean leaves after thrips feeding and mechanical damage treatments

处理方式 Treatments	处理时间 Time(h)			
	24	48	72	96
CK	46.4728 ± 2.8877b	42.0561 ± 8.1739b	46.3430 ± 1.8308bc	46.0113 ± 4.5267b
DTF	50.9757 ± 3.7041b	60.6476 ± 6.4711b	87.5011 ± 5.0650a	93.3736 ± 5.0198a
MD	72.7979 ± 3.2267a	90.4645 ± 3.6597a	65.3548 ± 10.7423ab	55.2154 ± 1.8012b

2.2 虫伤处理对菜豆植株抗氧化剂的影响

机械损伤与西花蓟马取食诱导处理后,菜豆叶片内类胡萝卜素含量有不同程度的变化,但变化幅度不大(表 4)。不论是机械损伤诱导还是西

花蓟马取食在 24 ~ 72 h 内,与健康对照相比都没有明显的差异。诱导至 96 h 时,取食诱导的菜豆叶片类胡萝卜素含量明显高于对照和机械损伤诱导。

表 4 西花蓟马取食和机械损伤诱导后对菜豆叶片类胡萝卜素含量的变化 (mg/g)

Table 4 Changes of carotenoid activities in bean leaves after thrips feeding and mechanical damage treatments

处理方式 Treatments	处理时间 Time(h)			
	24	48	72	96
CK	0.2549 ± 0.0126a	0.2447 ± 0.0131a	0.2462 ± 0.0118a	0.2336 ± 0.0010b
DTF	0.1980 ± 0.0098a	0.2079 ± 0.0041a	0.2346 ± 0.0043a	0.2605 ± 0.0260a
MD	0.2533 ± 0.0233a	0.2600 ± 0.0173a	0.2148 ± 0.0159a	0.1881 ± 0.0094b

西花蓟马取食和机械损伤诱导处理后菜豆叶片内黄酮含量显著低于对照水平(表 5)。诱导 72 h 之前的 3 个时间点,菜豆叶片内黄酮含量均比对照有明显的下降,但两处理间差异不显著。诱导

至 96 h 时,取食诱导处理的菜豆叶片内黄酮含量继续下降,而机械损伤诱导后其含量有所升高但仍低于对照。

表 5 西花蓟马取食和机械损伤诱导后对菜豆叶片黄酮含量的变化 (mg/g)

Table 5 Changes of flavonoe activities in bean leaves after thrips feeding and mechanical damage treatments

处理方式 Treatments	处理时间 Time(h)			
	24	48	72	96
CK	3.7440 ± 0.1864a	3.7600 ± 0.1676a	3.6400 ± 0.2303a	3.7040 ± 0.1520a
DTF	2.4320 ± 0.2192b	2.2400 ± 0.3990b	1.8480 ± 0.1940b	1.3840 ± 0.1861c
MD	2.5440 ± 0.1365b	2.2160 ± 0.3360b	1.9280 ± 0.1624b	2.4240 ± 0.3946b

西花蓟马取食和机械损伤诱导处理的菜豆叶内总酚含量在处理时间内与对照相比下降(表6)。48 h 取食诱导与未处理的健康植株相比具有

显著性差异,机械损伤诱导的总酚含量变化仍与健康对照相差无几;诱导后期,两种处理均明显低于对照,两处理间差异不显著。

表 6 西花蓟马取食和机械损伤诱导后对菜豆叶片总酚含量的变化 (mg/g)

Table 6 Changes of total phenolics activities in bean leaves after thrips feeding and mechanical damage treatments

处理方式 Treatments	处理时间 Time(h)			
	24	48	72	96
CK	4.4758 ± 0.3516a	4.9229 ± 0.2140a	4.8805 ± 0.2125a	4.4720 ± 0.1328a
DTF	3.2845 ± 0.2815a	2.5916 ± 0.1899b	2.3104 ± 0.3011b	2.2414 ± 0.4184b
MD	3.7145 ± 0.3970a	3.9672 ± 0.4870a	3.2490 ± 0.5486b	2.0083 ± 0.4392b

3 讨论

昆虫取食损伤寄主植物可以诱导其产生一系列的防御反应,造成植物体内氧化代谢失调,产生大量活性氧,引起生物膜过氧化损伤,造成叶绿体、线粒体等细胞器功能损伤(李智辉等,2007),从而激活植物的抗氧化系统。有研究认为抗氧化酶活性和抗氧化物质含量的升降,反应了寄主植物在外源刺激下,通过自身防御机制对外源刺激做出的保护性的应激反应。在本研究中发现,西花蓟马取食和机械损伤诱导处理后菜豆叶片内抗氧化酶(POD、SOD、CAT)的活性有不同程度升高,而抗氧化剂处类胡萝卜素含量变化不大,黄酮、总酚含量变化则随处理时间的延长呈整体下降趋势。两种诱导处理导致菜豆叶片内抗氧化酶活力和抗氧化剂含量升高或下降的时间点不同,且两处理间的差异在不同时间下不完全相同。

SOD 是植物体内消除 ROS 的关键酶(Nakano and Asada,1981)。大量研究表明,害虫危害寄主植物后,其体内 SOD 活性显著增加,如稻飞虱取食稻株、枸杞瘿螨危害枸杞均造成寄主体内的 SOD 活性明显增加(张金锋和薛庆中,2004;冯淑萍等,2012)。本研究中,西花蓟马取食诱导处理后菜豆叶片内 SOD 活性水平显著升高,与上述研究结果一致。研究还发现,机械损伤处理同样可以诱导菜豆叶片内 SOD 活性水平的显著升高,说明这两种损伤形式都可能导致菜豆叶片内 O⁻²的加速产生,从而诱导 SOD 活力的升高。SOD 活性升高后会导致有害物质 H₂O₂在细胞内的积累,H₂O₂与 O⁻²进一步反应生成毒性更强的羟自由基,如果细

胞内的 H₂O₂不能被及时除去,活性氧代谢平衡将会遭到破坏。而 H₂O₂也可以作为一种早期损伤的信号启动细胞的防御反应(Vera-Estrella *et al.*, 1994)。杨振德等(2007)发现黛袋蛾 *Dappula tertia*(Templeton)取食可诱导尾叶桉叶片内 CAT 活性明显升高。本研究中,两诱导处理后的菜豆叶片内 CAT 活性同样有不同程度的升高。CAT 活性的升高,有利于进一步消除自由基,减少 H₂O₂对植物的危害(梁艳荣等,2003)。POD 则可以进一步消除 H₂O₂,并且可以诱导植物进一步的防御反应。Duffey 等(1991)发现,粉虱 *Bemisia argentigolii*(Bellows and Perring)取食番茄诱导 POD 活性增加;Gomes 等(2005)发现,小麦在受到蚜虫危害后体内的 POD 活性提高了 3 倍多,说明 POD 对外源刺激有防御功能。上述研究与本试验结果一致。西花蓟马取食和机械损伤处理后菜豆叶片内 POD、SOD 和 CAT 3 种抗氧化酶活力均显著升高,这可能是菜豆叶片对蓟马为害和机械损伤的一种生理防御反应。

植物体内 ROS 的有效清除除需要抗氧化酶外,还需要抗氧化物质对植物体的共同作用。植物体内参与防御反应的抗氧化剂主要包括具有光合作用的类胡萝卜素及具有抗逆性的化学物质如酚类物质。类胡萝卜素是叶绿体中一类非常重要的辅助色素,它可以捕获光能,用于光合作用。有资料显示,类胡萝卜素在植物体内具有抑制和清除活氧的功能(韩利军等,2002),其主要用于防止光合作用产生的氧自由基。本试验中,除诱导至 96 h 时西花蓟马取食诱导的菜豆叶片内类胡萝卜素含量显著高于对照和机械损伤外,在其他时间

下取食和机械损伤诱导处理,其类胡萝卜素含量变化不大。周丹丹(2008)的研究表明棉花受烟粉虱刺吸胁迫后类胡萝卜素含量减少,其结果与本试验有所不同。酚类物质是一类具有抗逆性的化学物质,许多植物在受到植食性昆虫取食后,酚类化合物含量增加,以影响植食性昆虫发育和种群的发展(Bryant *et al.*, 1993; Hunter and Schultz, 1995)。有研究表明酚类物质可以直接清除活性氧,但由于活性氧的产生和消除是持续进行的,所以其不能作为一个主要的脱毒系统而作用,有可能其只作为一个替补的保护措施(Castelluccio *et al.*, 1995; Conklin *et al.*, 1996; 王曼玲等, 2005)。但也研究表明昆虫取食后,酚类物质含量下降,如小菜蛾取食上海青后测定发现总酚含量降低(杨广等, 2004); Rossiter 等(1988)报道,当美国红栎叶片遭受损伤后,叶片内酚类物质含量与对照相比降低。本研究发现,西花蓟马取食和机械损伤诱导处理后菜豆叶片内黄酮和总酚含量整体呈降低趋势,说明寄主植物不能通过黄酮和总酚含量的变化达到保护自身的目的。而抗氧化酶活性都有一个升高后下降的过程,可能是由于抗氧化剂含量降低,抗氧化能力变弱从而对抗氧化能力产生拮抗作用造成的;也可能是由于植物体内的抗氧化物质对昆虫取食危害的响应有着各自不同的模式,单一的抗氧化酶或抗氧化物质不能抵抗损伤诱导造成的伤害。所以,植物体内需要多种抗氧化酶或抗氧化物质的共同参与,才能有效的清除植物体内过量的 ROS。

目前有很多研究表明,机械损伤和昆虫取食两种诱导方式间导致的防御反应具有差异性(刘慧等, 2008; 王琪等, 2008; 安钰等, 2009)。在本研究中发现,机械损伤和西花蓟马取食诱导效果也不完全相同。首先表现在反应时间上,各种抗氧化酶的活性活力达到最高点的时间不完全相同。机械损伤和取食均是诱导至 72 h 时 POD 活力达到最高点,机械损伤诱导的 SOD 活力在 24 h 时为最高点,而取食诱导的在 72 h 时达到最高点。CAT 活力达到最高点时间也是机械损伤早于取食诱导的,分别是在 48 h 和 96 h。其次表现在反应程度上,西花蓟马取食对抗氧化酶活力的最大诱导量大于机械损伤的,同时取食诱导的菜豆叶片内抗氧化剂含量下降高于机械损伤的。造成这种现象的原因可能是机械损伤与西花蓟马取食作用

时间和对植物的损伤程度方面不同,植物体内产生的防御反应存在差异等(殷海娣等, 2006; 李静等, 2011),昆虫取食诱导需要一定的时间,对植物的危害是一个渐变的过程,机械损伤其作用时间短且属于一次性损伤(严善春等, 2010),而且其损伤程度不能达到完全一致。也有可能是因为植食性昆虫口腔唾液中某些物质诱导的结果(Turlings *et al.*, 2000)。Voelckel 等(2001)研究表明, *o*-bacco(*Nicotianatabacum* L.) 能通过识别烟草天蛾幼虫 *Manduca sexta* (L.) 唾液成分调整防御策略来提升自己适合度。因此,菜豆植株是否有识别蓟马唾液成分而采取合适自己的防御策略,尚需进一步研究证实。

参考文献 (References)

- Baker GR, 1993. The implications of program management for professional and managerial roles. *Physiother Can.*, 45 (4):221 - 225.
- Bryant JP, Reichardt PB, Clausen TP, Werner RA, 1993. Effects of mineral nutrition on delayed inducible resistance in *Alaska paper birch*. *Ecology*, 74(7):2072 - 2084.
- Castelluccio C, Paganga G, Melikian N, Paul Bolwell G, Pridham J, Sampson J, Rice-Evans C, 1995. Antioxidant potential of intermediates in phenylpropanoid metabolism in higher plants. *FEBS Lett.*, 368(1):188 - 192.
- Conklin PL, Williams EH, Last RL, 1996. Environmental stress sensitivity of an ascorbic acid-deficient *Arabidopsis* mutant. *PNAS*, 93(18):9970 - 9974.
- Duffey SS, Felton GW, 1991. Enzymatic antinutritive defenses of the tomato plant against insects. Naturally occurring pest bioregulators. Washington: American Chemical Society. 166 - 197.
- Gomes FB, Moraes JC, Santos CD, Goussain MM, 2005. Resistance induction in wheat plants by silicon and aphids. *Sci. Agr.*, 62(6):547 - 551.
- Hunter MD, Schultz JC, 1995. Fertilization mitigates chemical induction and herbivore responses within damaged oak trees. *Ecology*, 76(4):1226 - 1232.
- Maffei ME, Mithöfer A, Arimura G, Uchtenhagen H, Bossi S, Berteaux CM, Cucuzza LS, Novero M, Volpe V, Quadro S, 2006. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves. III. Membrane depolarization and involvement of hydrogen peroxide. *Plant Physiol.*, 140(3):1022 - 1035.
- Nakano Y, Asada K, 1981. Hydrogen peroxide is scavenged

- by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol.*, 22(5):867–880.
- Nakano Y, Asada K, 1987. Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts; its inactivation in ascorbate-depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. *Plant Cell Physiol.*, 28(1):131–140.
- Rossiter MC, Schultz JC, Baldwin IT, 1988. Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. *Ecology*, 69(1):267–277.
- Tewari RK, Kumar P, Sharma PN, Bisht SS, 2002. Modulation of oxidative stress responsive enzymes by excess cobalt. *Plant Sci.*, 162(3):381–388.
- Turlings TCJ, Alborn HT, Loughrin JH, Tumlinson JH, 2000. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: isolation and bioactivity. *J. Chem. Ecol.*, 26(1):189–202.
- Vera-Estrella R, Higgins VJ, Blumwald E, 1994. Plant defense response to fungal pathogens (II. G-Protein-Mediated changes in host plasma membrane redox reactions). *Plant Physiol.*, 106(1):97–102.
- Voelckel C, Krugel T, Gase K, Heidrich N, Van Dam NM, Winz R, Baldwin IT, 2001. Anti-sense expression of putrescine N-methyltransferase confirms defensive role of nicotine in *Nicotiana glauca* against *Manduca sexta*. *Chemoecology*, 11(3):121–126.
- Xiang AYSY, 2009. Effects of mechanical damage and herbivore wounding on H₂O₂ metabolism and antioxidant enzyme activities in hybrid poplar leaves. *J. Forestry Res.*, 20(2):156–160.
- 安钰, 沈应柏, 张志翔, 2009. 机械损伤和昆虫取食诱导杨树叶片内过氧化氢的代谢与相关酶活性的变化. 林业研究, 20(2):156–160.
- 冯淑萍, 张丽娜, 段文昌, 段立清, 李海平, 2012. 外源茉莉酸及枸杞瘿螨危害诱导的枸杞防御反应. 昆虫学报, 7(55):804–809.
- 韩利军, 阳成伟, 欧志英, 2002. 类胡萝卜素的生物合成途径及生物学功能研究进展. 生物学杂志, 19(6):1–3.
- 胡增辉, 杨迪, 沈应柏, 2009. 不同损伤形式诱导合作杨叶片中酚类物质含量的差异. 西北植物学报, 2(29):332–337.
- 孔祥瑞, 1984. 自由基及其分子生物学研究进展. 生物科学动态. 4:11–18.
- 李合成, 2000. 植物生理生化实验原理与技术. 北京: 高等教育出版社. 1–278.
- 李静, 张帅, 崔金杰, 2011. 不同植食性昆虫危害棉花后棉株 5 种防御基因表达变化. 中国农业科学, 44(21):4377–4384.
- 李水清, 张钟宁, 2007. 松墨天牛取食和人为损伤对马尾松针叶部分化学物质含量的影响. 昆虫学报, 50(2):95–100.
- 李智辉, 王新颖, 周广柱, 刘兴宇, 2007. 低温胁迫下新铁炮百合幼苗叶片活性氧的产生及保护酶活性的变化. 北方园艺, (12):106–108.
- 梁艳荣, 胡晓红, 张颖力, 刘湘萍, 2003. 植物过氧化物酶生理功能研究进展. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 24(2):110–113.
- 刘慧, 许再福, 黄寿山, 2008. 黄足黄守瓜 (*Aulcophora femoralis chinensis*) 取食和机械损伤对南瓜子叶中葫芦素 B 的诱导作用. 生态学报, 27(12):5421–5426.
- 刘艳, 郝燕燕, 刘艳艳, 黄卫东, 2005. 机械伤害和茉莉酸对豌豆幼苗膜脂过氧化的影响. 中国农业科学, 38(2):388–393.
- 毛红, 陈瀚, 刘小侠, 张青文, 2011. 绿盲蝽取食与机械损伤对棉花叶片内防御性酶活性的影响. 应用昆虫学报, 48(5):1431–1436.
- 王曼玲, 胡中立, 周明全, 宋运淳, 2005. 植物多酚氧化酶的研究进展. 植物学通报, 22(2):215–222.
- 王琪, 严善春, 王艳军, 张健, 袁红娥, 2008. 剪叶及昆虫取食对兴安落叶松蛋白酶抑制剂的影响. 昆虫学报, 51(8):798–803.
- 熊庆娥, 2003. 植物生理学实验教程. 成都: 四川科学技术出版社. 1–146.
- 严善春, 袁红娥, 王琪, 王艳军, 2010. 叶损伤诱导兴安落叶松针叶中 10 种酚酸的变化. 应用生态学报, 21(4):1000–1006.
- 杨帆, 2009. 水杨酸、茉莉酸甲酯诱导黄瓜对西花蓟马(缨翅目: 蓟马科)的抗性. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学.
- 杨广, 徐清元, 尤民生, 2004. 小菜蛾取食后上海青的保护酶活力变化. 华东昆虫学报, 13(1):48–54.
- 杨振德, 常明山, 韦立秀, 邓桂英, 卢秋娥, 2007. 黛袋蛾取食及喷施农药对尾叶桉幼苗某些生理生化指标的影响. 东北林业大学学报, 35(7):11–12.
- 殷海娣, 黄翠虹, 薛堃, 王戎疆, 闫凤鸣, 2006. 昆虫唾液成分在昆虫与植物关系中的作用. 昆虫学报, 49(5):843–849.
- 尹永强, 胡建斌, 邓明军, 2007. 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展. 中国农学通报, 23(1):101–109.
- 张金锋, 薛庆中, 2004. 稻飞虱为害胁迫对水稻植株内主要保护酶活性的影响. 中国农业科学, 37(10):1487–1491.

张廷伟, 沈慧敏, 钱秀娟, 刘长仲, 2013. 二斑叶螨刺吸胁迫对白三叶叶绿素含量和两种保护酶的影响. 应用昆虫学报, 50 (2):395 – 400.

周丹丹, 2008. 棉花对烟粉虱刺吸胁迫的生理响应. 硕士学位论文. 兰州:甘肃农业大学.



菱斑食植瓢虫 *Epilachna insignis* Gorham 成虫

大型瓢虫, 体长可达 10 ~ 11 mm。菱斑食植瓢虫在北京、河北、河南、山东、陕西、安徽、福建、广东、四川、云南等地都有分布, 主要取食瓜蒌、龙葵、茄子和瓜类植物。

(张润志 中国科学院动物研究所)