

梨小食心虫与苹果蠹蛾为害对苹果果实防御酶活性的影响*

母小庆^{1**} 林 萍¹ 李 贞³ 李亦松^{2***}

(1. 石河子大学农学院, 新疆绿洲农业病虫害治理与植保资源利用重点实验室, 石河子 832003;

2. 新疆农业大学农学院, 农业有害生物监测与安全防护重点实验室, 乌鲁木齐 830052;

3. 中国农业大学植物保护学院, 北京 100083)

摘 要 【目的】植物在生长过程中, 面对昆虫的取食危害演化出了系统而有效的防御策略。本研究探索了苹果果实应对蛀果害虫危害的防御反应机制。【方法】本文以蛀果害虫梨小食心虫 *Grapholitha molesta* 和苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 为研究对象, 研究食心虫为害对果树防御酶活性的影响及反映寄主受其危害的应激程度。【结果】结果表明将梨小食心虫和苹果蠹蛾分别接虫于苹果果实处理后, 寄主的蛋白质含量、CAT、POD 和 SOD 活性明显高于未被危害果实且差异显著; 梨小食心虫与苹果蠹蛾同时取食为害时, CAT 活性 4-8 d 时上升, 12 d 后开始下降; POD 活性增强明显高于其它 4 个处理, SOD 活性明显高于其它处理且差异显著 ($P<0.05$)。【结论】苹果果实遭受虫害胁迫时, 可诱导寄主体内防御酶出现应激反应, 从而发挥重要保障作用。

关键词 梨小食心虫; 苹果蠹蛾; 为害; 防御酶活性

Effects of damage by *Grapholitha molesta* and *Cydia pomonella* on host plant defensive enzyme activity

MU Xiao-Qing^{1**} LIN Pin¹ LI Zhen³ LI Yi-Song^{2***}

(1. College of Agriculture, Key Laboratory of Oasis Agricultural Pest Management and Plant Protection Resources Utilization, Xinjiang Uygur Autonomous Region, Shihezi University, Shihezi 832003, China; 2. College of Agriculture, Xinjiang Agricultural University, Key Laboratory of the Pest Monitoring and Safety Control of Crops and Forests, Urumqi 830052, China; 3. China Agricultural University, College of Plant Protection, Beijing 100083, China)

Abstract [Objectives] To investigate the defensive strategies evolved by host plants to cope with insect damage during the plant growth process. [Methods] Changes in the defensive enzymes of host plants after damage by the fruit-borers *Grapholitha molesta* and *Cydia pomonella* were measured. [Results] Protein content and catalase (CAT), peroxidase (POD) and superoxide dismutase (SOD) activities in damaged fruit were higher than in undamaged fruit. There was no significant difference in the protein content, or CAT, POD and SOD activities, of fruit damaged by *G. molesta* and that damaged by *C. pomonella*. However, protein content, and CAT, POD and SOD activities, were significantly higher when fruit was damaged by both these fruit borer species than when it was damaged by just one species. [Conclusion] Damage to apples by *G. molesta* and *C. pomonella* can induce defensive enzyme activity involved in the stress response.

Key words *Grapholitha molesta*; *Cydia pomonella*; damage; defensive enzyme

植物体生长过程常受到非生物和生物胁迫因子的影响, 非生物胁迫因子有极端高温和低

温、光照、射线、旱涝、盐碱、重金属和植物生长调节剂等, 生物胁迫因子有昆虫、细菌、真菌、

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (31660515); 国家重点研发计划项目 (2018YFD0201404-5)

**第一作者 First author, E-mail: 2694920207@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: lysexb@sina.com

收稿日期 Received: 2019-11-10; 接受日期 Accepted: 2020-01-07

病毒和线虫的侵袭等 (Grechkin, 1998; 郭祖国等, 2018)。每种胁迫因子都能影响植物体的正常生理代谢活动, 严重时则威胁植物的正常生长以致死亡, 其中虫害又是最大的胁迫因子之一 (郭祖国等, 2018)。在长期进化过程中, 面对昆虫的取食和侵扰, 植物演化出了一套有效的防御策略, 以抵御虫害 (张肖丽, 2018)。植物体蛋白质含量和防御酶活性的变化就是寄主植物应对昆虫取食的一种防御反应 (Murali *et al.*, 2014; 温娟等, 2017)。当下, 研究植物与害虫之间的互作关系是生态学研究中的一个热点。国内外已对多种植物防御酶应对虫害胁迫的调控机制展开研究, 主要酶类有超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶 (Catalase, CAT)、过氧化物酶 (Peroxisome, POD)、多酚氧化酶 (Polyphenol oxidase, PPO)、脂氧合酶 (Lipoxygenase, LOX) 以及苯丙氨酸解氨酶 (Phenylalanine ammonia-lyase, PA) 等虫害胁迫诱导植物体防御酶活性的改变, 生成防御相关物质 (Tschamntke *et al.*, 2001; Kessler and Baldwin, 2002; 孙兴华, 2013)。

梨小食心虫 *Grapholitha molesta* 与苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 是苹果、梨等果树上的主要害虫 (范仁俊等, 2013), 这两种害虫均以幼虫孵化钻入果实内部取食蛀食果实危害, 对果实的品质和产量造成重大损失, 其蛀害的方式给防治带来了很大的难度。目前学者们对这两种食心虫多围绕其生物学习性 (胡增丽和李海芳, 2010; 何超, 2013; 王越辉等, 2013; 黄岳, 2018)、生态学 (王安勇, 2009; 翟小伟, 2009; 熊彩珍等, 2017; 鲍晓文等, 2019; 庾琴等, 2019)、害虫综合治理 (周洪旭等, 2011; 唐永清, 2016; 赵爱平等, 2016; 王浩祺等, 2019; 于昕等, 2020) 等方面开展研究, 而蛀果害虫危害果树后寄主如何应对防御策略的研究报道较少。本文以果树生产中重要蛀果害虫梨小食心虫和苹果蠹蛾为研究对象, 测定这两种食心虫危害苹果后果实营养物质和防御酶活性的变化规律, 进一步揭示寄主植物应对不同昆虫取食的防御机理奠定基础, 探讨果树对食心虫为害的响应机制, 为阐明害虫与寄主植物之间的相互关系奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验虫源

梨小食心虫采集于石河子 143 团蟠桃园中, 并带回室内放于人工气候培养箱中连续饲养 3 代。人工气候培养箱设置条件为: 温度 (26 ± 0.5) $^{\circ}\text{C}$, RH (70 ± 10) %, L:D=15:9。幼虫期饲喂苹果和人工饲料, 成虫期饲喂 5% 蜂蜜水。

苹果蠹蛾采集于石河子大学试验站的苹果树上, 并带回室内放于人工气候培养箱中连续饲养 3 代。人工气候培养箱设置条件为: 温度 (26 ± 0.5) $^{\circ}\text{C}$, RH (70 ± 10) %, L:D=15:9。将幼虫放在 2 mL 离心管中, 离心管中放入切成 $1.5 \text{ cm} \times 0.5 \text{ cm} \times 0.5 \text{ cm}$ 的新鲜苹果条, 并隔 1 d 更换 1 次新鲜苹果条。成虫饲喂 5% 蜂蜜水。将虫卵接种于石河子大学试验站内果实品种为 7401 苹果树上。

1.2 实验方法

实验共设置 5 个处理, 处理 1 为单独接种梨小食心虫虫卵 5 粒; 处理 2 为单独接种苹果蠹蛾虫卵 5 粒; 处理 3 为先接种梨小食心虫虫卵 5 粒, 3 日后接种苹果蠹蛾虫卵 5 粒; 处理 4 为先接种苹果蠹蛾虫卵 5 粒, 3 日后接种梨小食心虫虫卵 5 粒; 处理 5 为同时接种梨小食心虫与苹果蠹蛾虫卵各 5 粒; 每个处理设 3 次重复, 以未被食心虫危害且长势、大小与接虫果实一致的果实为对照。接种的虫卵为同一天同一批次产的卵。将处理后的果实进行套袋处理, 并在接种后的 4、8、12 和 16 d 测定果实内的蛋白质含量、过氧化氢酶 (CAT) 活性、过氧化物酶 (POD) 活性和总超氧化物歧化酶 (T-SOD) 活性。

蛋白质定量测定、CAT 活性测定、POD 活性测定和 SOD 活性测定均采用由南京建成生物工程研究所提供的试剂盒, 按照说明书测定。

1.3 数据分析

本实验采用 Microsoft Office Excel 2016 进行数据统计; 用 SPSS19.0 软件进行统计分析, 采用 Duncan 氏新复极差检验法分析各处理间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 梨小食心虫与苹果蠹蛾取食为害对寄主蛋白质含量的影响

由表 1 可以看出：当苹果果实受到梨小食心虫和苹果蠹蛾取食后，果实中的蛋白质含量与对照相比均有明显的上升，差异显著（ $P<0.05$ ）。随着梨小食心虫和苹果蠹蛾取食时间的增加，蛋白质含量在不断增加。同一受害期内，所有处理蛋白质含量均增加；而当梨小食心虫危害果实时，蛋白质含量上升为最高；梨小食心虫和苹果蠹蛾同时危害时，蛋白质含量明显低于两虫分别危害时的活性，且差异显著（ $P<0.05$ ）。随着受害时间的延长，各处理蛋白质含量明显增强，梨小食心虫和苹果蠹蛾同时危害时的上升幅度高于梨小食心虫、苹果蠹蛾分别危害时的蛋白质含

量，且差显著（ $P<0.05$ ）。

2.2 梨小食心虫与苹果蠹蛾取食为害对苹果果实 CAT 活性的影响

由表 2 可以看出，不同处理接虫后不同受害期内，CAT 活性均高于对照且差异显著（ $P<0.05$ ）。同一受害期内不同处理中，CAT 活性先上升后下降再上升，最大为 34.499 5 U/mg，最小值为 23.432 3 U/mg，处理 5>处理 4>处理 2>处理 3>处理 1，梨小食心虫和苹果蠹蛾为害后寄主 CAT 活性表现差异显著（ $P<0.05$ ）。同一处理不同接虫时间，处理 1、处理 2 和处理 3 的 CAT 活性先下降又上升，而处理 4 和处理 5 则随着受害时间的延长，CAT 活性持续下降，为害期 16 d 最低且与其它为害时间差异显著（ $P<0.05$ ）。随着梨小食心虫和苹果蠹蛾幼虫对果实为害时间

表 1 梨小食心虫与苹果蠹蛾对苹果果实蛋白质含量（g/L）的影响
Tbble 1 Effects of *Grapholitha molesta* and *Cydia pomonella* on the protein content in host apple fruits (g/L)

处理 Treatment	接虫后时间 Time after inoculation			
	4 d	8 d	12 d	16 d
对照 Control	0.064 1±0.027 8c	0.100 1±0.021 6b	0.201 5±0.109 1d	0.220 8±0.167 3b
处理 1 Treatment 1	0.320 8±0.073 5a	0.375 3±0.037 6a	0.440 8±0.057 7ab	0.469 2±0.063 2a
处理 2 Treatment 2	0.288 7±0.048 1a	0.400 4±0.172 0a	0.466 0±0.043 6a	0.524 4±0.195 6a
处理 3 Treatment 3	0.240 6±0.048 1a	0.262 7±0.037 6ab	0.340 1±0.075 6bc	0.469 2±0.047 8a
处理 4 Treatment 4	0.208 5±0.073 5ab	0.212 7±0.057 3ab	0.314 9±0.021 8c	0.455 4±0.109 5a
处理 5 Treatment 5	0.128 3±0.073 5bc	0.300 2±0.136 0ab	0.396 7±0.067 6abc	0.552 0±0.086 2a

表中数据为平均值±标准误，数据后标有不同小写字母表示同列数据差异显著（ $P<0.05$ ）。下表同。
Data in the table are mean ± SE, and followed by different lowercase letters in the same column represent significant difference at the 0.05 level. The same below.

表 2 梨小食心虫与苹果蠹蛾对苹果果实 CAT 活性（U/mg prot）的影响
Table 2 Effectsof *Grapholitha molesta* and *Cydia pomonella* on CAT activity in host apple fruits (U/mg prot)

处理 Treatment	接虫时间 Time after inoculation			
	4 d	8 d	12 d	16 d
对照 Control	20.962 8±9.948 3 c	21.393 3±2.817 4 b	19.296 4±13.309 8 c	18.434 9±4.858 9 c
处理 1 Treatment 1	23.432 3±5.936 7 c	22.790 4±2.518 8 b	20.545 8±2.984 6 c	22.628 4±3.332 0 ab
处理 2 Treatment 2	29.890 2±2.732 1 ab	26.649 5±12.501 7 a	22.285 4±2.044 9 b	22.586 1±6.991 3 ab
处理 3 Treatment 3	27.481 2±4.491 5 b	27.610 8±4.739 1 a	22.003 9±3.291 3 b	22.500 1±2.462 7 ab
处理 4 Treatment 4	33.738 6±11.113 0 a	27.830 4±8.395 0 a	22.590 0±2.544 5 b	22.028 7±6.253 0 ab
处理 5 Treatment 5	34.499 5±18.523 3 a	28.072 6±4.125 7 a	26.507 8±1.614 2 a	25.007 8±4.933 7 a

的持续延长, CAT 活性下降, 处理 5 与其它 4 个处理差异显著 ($P<0.05$)。从而可知, 寄主受到 2 种害虫同时危害时, 自身防御酶发生变化, 启动保障功能。

2.3 梨小食心虫与苹果蠹蛾取食为害对苹果果实 POD 活性的影响

由表 3 可知各处理组之间 POD 活性均大于对照组, 且差异显著 ($P<0.05$)。同一为害期内, 各处理 POD 活性上升明显, 尤其是处理 5 变化幅度最大, 比对照增加了 90.12%, 处理间差异不显著。同一处理不同为害时间, POD 活性随着受害时间的延长而降低, 为害期 16 d 与为害期 4 d、8 d 均差异显著 ($P<0.05$)。随着梨小食心虫和苹果蠹蛾为害时间的持续延长, 不同处理 POD 活性下降幅度较大, 处理 5 变化幅度最大, 为害期 4 d 时 POD 活性为 82.484 7 U/mg, 而在为害 8 d

时则降低到 54.454 9 U/mg, 为害 16 d 时为 49.959 1 U/mg, 降低了 39.43%, 且差异显著 ($P<0.05$)。由此可知, 梨小食心虫和苹果蠹蛾同时为害苹果时, POD 活性变化明显, 在应对外界胁迫时, 寄主本身快速反应产生应激防御反应。

2.4 梨小食心虫与苹果蠹蛾取食为害对寄主 SOD 活性的影响

由表 4 可以看出, 同一为害期内, 与对照相比不同处理 SOD 活性表现为先上升后下降然后再上升, 处理 5 比对照增加了 17.97%, 且差异显著 ($P<0.05$)。同一处理不同时间, 各处理 SOD 活性上升但差异不显著。随着受害时间的延长, 不同处理 SOD 活性均为上升, 处理 5 高于其它 4 个处理且差异显著 ($P<0.05$)。由表中数据可知, 寄主受到害虫为害后, 不论是何种害虫, SOD 活性均增加明显。

表 3 梨小食心虫与苹果蠹蛾对苹果果实 POD 活性 (U/mg prot) 的影响
Table 3 Effects of *Grapholitha molesta* and *Cydia pomonella* on POD activity in host apple fruits (U/mg prot)

处理 Treatment	接虫时间 Time after inoculation time			
	4 d	8 d	12 d	16 d
对照 Control	42.332 7±11.849 1b	41.115 7±36.180 3b	40.388 6±27.410 7d	40.827 1±5.672 8d
处理 1 Treatment 1	67.014 9±16.458 4ab	49.039 8±19.742 3ab	44.948 5±5.867 0c	43.507 6±4.653 7bc
处理 2 Treatment 2	67.135 0±18.470 8ab	49.022 7±18.567 6ab	46.654 1±6.756 0bc	45.118 0±14.836 8bc
处理 3 Treatment 3	70.413 5±17.694 9ab	48.863 1±3.995 4ab	48.000 0±7.215 9ab	46.582 9±6.405 8b
处理 4 Treatment 4	70.618 7±14.718 7ab	48.305 1±18.135 2ab	45.535 2±3.785 5bc	44.756 8±2.453 6bc
处理 5 Treatment 5	82.484 7±14.462 8ab	54.454 9±7.858 1a	50.735 7±2.428 4a	49.959 1±6.793 0a

表 4 梨小食心虫与苹果蠹蛾对苹果果实 SOD 活性 (U/mg prot) 的影响
Table 4 Effects of *Grapholitha molesta* and *Cydia pomonellala* on SOD activity in host apple fruits (U/mg prot)

处理 Treatment	接虫后时间 Time after inoculation			
	4 d	8 d	12 d	16 d
对照 Control	248.032 2±22.548 4c	269.226 2±12.281 1c	269.226 2±12.281 1c	272.968 2±10.439 2c
处理 1 Treatment 1	282.642 1±71.630 6b	297.186 2±15.813 8a	297.186 2±15.813 8a	301.810 7±21.364 5b
处理 2 Treatment 2	282.045 6±22.500 1b	296.555 4±70.596 2ab	296.555 4±70.596 2ab	303.773 4±50.270 4b
处理 3 Treatment 3	283.190 9±11.901 4b	297.947 9±52.282 6a	297.947 9±52.282 6a	302.323 0±85.039 2b
处理 4 Treatment 4	282.794 2±18.482 5b	296.905 3±14.788 4ab	296.905 3±14.788 4ab	303.845 4±63.385 5b
处理 5 Treatment 5	292.607 0±32.773 1a	302.947 3±23.488 2a	302.947 3±23.488 2a	312.417 3±60.918 7a

3 结论与讨论

昆虫在受到外界环境胁迫时可以通过逃跑来抵御,而植物依靠根系固定在土里,无法通过移动来抵御外界胁迫,外界胁迫严重时会造成植物的死亡(郭祖国等,2018)。因此植物自身在进化的过程中产生了一系列的抗虫防御机制,通过产生一系列的生理适应性功能抵御昆虫的危害(陈明顺等,2009)。本文研究表明,苹果果实受到蛀果害虫梨小食心虫和苹果蠹蛾的为害后,寄主体内蛋白质含量, CAT、SOD 和 POD 3 种防御酶活性均呈现上升,而当梨小食心虫和苹果蠹蛾同时危害寄主果实时,蛋白质含量、CAT、SOD 和 POD 防御酶活性上升的幅度明显高于梨小食心虫、苹果蠹蛾单独为害时的,上升的幅度与害虫的为害密度、为害时间和寄主受害程度有关。植物在受到不同害虫、机械损伤等胁迫下,寄主防御酶会发生不同程度的变化(岳文波,2018)。斜纹夜蛾、二斑叶螨和西花蓟马取食均能显著诱导菜豆植株受害叶和未受害叶防御酶活性的变化, SOD 活性在不同处理下变化较大,在机械损伤诱导下在 96 h 明显升高;二斑叶螨取食 24 h 以后均明显升高;而斜纹夜蛾及西花蓟马取食后, SOD 活性在 72 h 时出现明显的抑制(岳文波,2018)。二斑叶螨为害后番茄叶片后,番茄叶片防御酶活性普遍增强,可溶性蛋白和游离氨基酸含量在二斑叶螨高密度为害 3 d 时最低(温娟等,2017)。桃小食心虫危害后苹果果实后, POD 活性都显著增加, SOD 活性显著高于针刺模拟处理(张顺益等,2016)。棉花受到棉蚜为害后, CAT、POD、PPO、LOX、PAL 活性在初期有不同程度的增加,危害加重,酶活性升高(陈丽慧等,2015)。西花蓟马西花蓟马取食后的 LOX 基因相对表达量在 24 h 显著升高,显著高于其他 3 个处理(从春蕾等,2013)。

昆虫的定殖、扩散离不开植物提供的营养和生存环境。不同寄主、不同植物的营养成分含量的改变也是抗虫策略(李新岗等,2008;许东等,2009)。本研究中,当苹果果实分别受到梨小食

心虫和苹果蠹蛾单独为害、共同为害后,营养物质蛋白质含量有着明显的变化。梨小食心虫和苹果蠹蛾分别为害果实时的蛋白质含量明显高于梨小食心虫和苹果蠹蛾同时危害的。这可能是因为害虫的密度增加,植物自身的补偿功能未及时发挥作用,自身无法及时补充受害后的损失,于是蛋白质含量开始下降。这一研究结果与其他学者的结论相同(钱为,2010;温娟等,2017)。二斑叶螨为害后番茄叶片可溶性糖含量下降幅度与叶螨为害密度和时间呈正比,在为害密度为 25 头/叶时,番茄叶片可溶性糖、可溶性蛋白和游离氨基酸含量最低(温娟等,2017)。

植物受到虫害胁迫后,会产生大量的活性氧(Reactive oxygen species, ROS)。活性氧作为植物体的电子受体,与捕获的电子反应生成超氧化物自由基影响植物正常的生理活动(Ray *et al.*, 2012; 郭祖国, 2018)。虫害胁迫植物体产生的 H_2O_2 可诱导体内的相关防御基因合成防御酶(Mehari *et al.*, 2015; 郭祖国等, 2018)。SOD 在植物体内清除活性氧的过程中提供反应底物,将超氧化物歧化反应为 H_2O_2 (Apel and Hiet, 2004; 郭祖国, 2018)。CAT 在植物体的功能主要是促使 H_2O_2 分解,维护细胞膜的稳定性(梁晓等,2017;岳文波等,2018)。POD 是植物抗逆反应过程中的关键酶之一,在植物的抗病虫害中起重要的作用(Allison and Schultz, 2004; 温娟等, 2017)。以植物体内的 H_2O_2 氧化次生代谢过程中的物质,促进反应,同时使植物木质化程度增加,直接形成阻抑屏障,提高植物的防御能力(郭祖国等, 2018)。本研究结果表明,苹果果实受到梨小食心虫和苹果蠹蛾幼虫分别取食 4 h 和 8 h 后, CAT 活性上升, 12 d 后开始下降;梨小食心虫和苹果蠹蛾同时危害时的 CAT 活性明显高于分别危害时的 CAT 活性。实验设计中由 1 种害虫为害增加为 2 种害虫同时为害后,明显可见为害 4 d 的 POD 活性上升最快且达到最高值,之后随着受害时间的延长, POD 活性呈现下降趋势。在害虫为害后, SOD 活性在同一受害期不同受害时间均呈现上升趋势,且 SOD 作为活性氧代谢过程中的保护酶,其活性

发生变化说明植物体在受到害虫为害时产生积极的应对。苹果在受到梨小食心虫和苹果蠹蛾危害后, 结合 POD 活性的功能分析, 推测因激发植物产生木质素和有毒次生物质进而达到防御功能(从春蕾等, 2013; Singh *et al.*, 2013; 岳文波等, 2018)。植物在正常代谢过程中, CAT、SOD 和 POD 作为活性氧(ROS)清除系统的 3 种关键保护酶(郭祖国等, 2018), 能有效抑制活性氧自由基对寄主植物的伤害。因此, 当植物受到虫害胁迫时, 从而发挥出重要的防御作用。

近年来由于农业产业结构的调整及果园栽培管理模式的一系列变化, 梨小食心虫在我国各大果树种植区发生逐渐加重; 苹果蠹蛾发生、扩散面积呈上升趋势。二者有着相同的寄主, 常在果园内混合发生, 是世界仁果类果树的毁灭性害虫(王登元和于江雨, 2010)。本研究明确了苹果在受到蛀果害虫为害后, 可诱导植物体内防御酶活性发生变化。植物体自身在应对虫害或其它胁迫时其防御体系、代谢途径复杂多样, 各种防御酶之间的协同作用尚未可知。因此, 考虑从微观代谢途径开展进一步的深入研究, 以探析植物体内防御酶应对虫害胁迫时的调控机制, 为果树蛀果害虫绿色治理提供理论基础。

参考文献 (References)

- Allison SD, Schultz JC, 2004. Differential activity of peroxidase enzymes in response to wounding, gypsy moth, and plant hormones in northern red oak (*Quercus rubra* L.). *Journal of Chemical Ecology*, 30(7): 1363–1379.
- Apel K, Hiet H, 2004. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55: 373–399.
- Bao XW, Fang AX, Wu JX, Xu XL, 2019. Effects of short-term heat treatment on adult's reproduction and longevity of oriental fruit moth, *Grapholita molesta* Busck. *Journal of Fruit Science*, 36(4): 486–492. [鲍晓文, 房爱省, 仵均祥, 许向利, 2019. 短期高温对梨小食心虫成虫生殖及寿命的影响. *果树学报*, 36(4): 486–492.]
- Chen LH, Patima W, Cui YH, Li Y, Feng HZ, 2015. Effect of *Aphis gossypii* feeding on defense enzyme activity in different varieties of cotton. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 52(10): 1866–1871. [陈丽慧, 帕提玛·乌木尔汗, 崔燕华, 李勇, 冯宏祖, 2015. 棉蚜取食对不同品种棉花防御酶活性的影响. *新疆农业科学*, 52(10): 1866–1871.]
- Chen MS, Wu JX, Zhang GH, 2009. Inducible direct plant defense against insect herbivores. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(2): 175–186. [陈明顺, 仵均祥, 张国辉, 2009. 植物诱导性直接防御. *昆虫知识*, 46(2): 175–186.]
- Cong CL, Zhi JR, Liao QR, Mou F, 2013. Effects of *Frankliniella occidentalis* feeding and mechanical damage on the antioxidant system in bean leaves. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(6): 1586–1593. [从春蕾, 郅军锐, 廖启荣, 牟峰, 2013. 西花蓟马取食与机械损伤对菜豆叶片抗氧化系统的影响. *应用昆虫学报*, 50(6): 1586–1593.]
- Fan RJ, Liu ZF, Lu JJ, Feng YT, Geng Q, Gao Y, 2013. Progress in the application of IPM to control the oriental fruit moth (*Grapholitha molesta*) in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(6): 1509–1513. [范仁俊, 刘中芳, 陆俊蛟, 封云涛, 庾琴, 高越, 张润祥, 2013. 我国梨小食心虫综合防治研究进展. *应用昆虫学报*, 50(6): 1509–1513.]
- Geng Q, Du EQ, Feng YT, Guo XJ, Zhang RX, Hao C, 2019. Effects of fruit species and developmental stage on the larval boring rate and pupal weight of *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae). *Acta Entomologica Sinica*, 62(11): 1297–1304. [庾琴, 杜恩强, 封云涛, 郭晓君, 张润祥, 郝赤, 2019. 果实种类及发育阶段对梨小食心虫幼虫钻蛀率和蛹重的影响. *昆虫学报*, 62(11): 1297–1304.]
- Guo ZG, Wang MX, Cui L, Han BY, 2018. Research progress on the underlying mechanisms of plant defense enzymes in response to pest stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29(12): 4248–4258. [郭祖国, 王梦馨, 崔林, 韩宝瑜, 2018. 6种防御酶调控植物体应答虫害胁迫机制的研究进展. *应用生态学报*, 29(12): 4248–4258.]
- Grechkin A. 1998. Recent developments in biochemistry of the plant lipoxygenase pathway. *Progress in Lipid Research*, 37(5): 317–352.
- He C, 2013. Studies on diapause induction, termination and physiological adaptation to low temperature of oriental fruit moth, *Grapholitha molesta* (Busck). Master dissertation. Yangling: Northwest Agricultural and Forestry University of Science and Technology. [何超, 2013. 梨小食心虫滞育诱导、解除及对低温的生理适应性研究. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]
- Hu ZL, Li HF, 2010. A preliminary report on the occurrence regularity of oriental fruit moth in peach orchard. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 38(6): 46–47, 54. [胡增丽, 李海芳, 2010. 桃园梨小食心虫发生规律研究初报. *山西农业科学*, 38(6): 46–47, 54.]
- Huang Y, 2018. Cloning and functional analysis of genes encoding RNases in codling moth. Master dissertation. Yangzhou: Yangzhou University. [黄岳, 2018. 苹果蠹蛾核酸降解酶基因的克隆与功能分析. 硕士学位论文. 扬州: 扬州大学.]
- Kessler A, Baldwin IT, 2002. Plant responses to insect herbivory: The emerging molecular analysis. *Annual Review of Plant Biology*, 53: 299–328.
- Li XG, Liu HX, Huang J, 2008. Molecular mechanisms of insect pests induced plant defense. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19(4): 893–900. [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.]
- Liang X, Lu FP, Lu H, Wu CL, He HL, Chen Q, Zhu JH, 2017.

- Preliminary study of the function of catalase in cassava resistance to mite. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 38(2): 343–348. [梁晓, 卢芙蓉, 卢辉, 伍春玲, 何宏力, 陈青, 朱俊洪, 2017. 保护酶 CAT 在木薯种质抗螨中的功能初步研究. 热带作物学报, 38(2): 343–348.]
- Mehari ZH, Elad Y, Rav-David D, Graber ER, Harel YM, 2015. Induced systemic resistance in tomato (*Solanum lycopersicum*) against *Botrytis cinerea* by biochar amendment involves jasmonic acid signaling. *Plant and Soil*, 395: 31–44.
- Murali K, Amandeep K, Manisha N, Perumal V, Ramcharan B, 2014. Elicitation of jasmonate-mediated host defense in *Brassica juncea* (L.) attenuates population growth of mustard aphid *Lipaphis erysimi* (Kalt.). *Planta*, 240(1): 177–194.
- Qian W, 2010. Defense responses of poplar induced by *Clostera ancastomosis*. Master dissertation. Nanjing: Nanjing Forestry University. [钱为, 2010. 分月扇舟蛾诱导杨树防御反应的研究. 硕士学位论文. 南京: 南京林业大学.]
- Ray PD, Huang BW, Tsuji Y, 2012. Reactive oxygen species (ROS) homeostasis and redox regulation in cellular signaling. *Cellular Signalling*, 24(5): 981–990.
- Singh H, Dixit S, Verma PC, Singh PK, 2013. Differential peroxidase activities in three different crops upon insect feeding. *Plant Signaling Behav.*, 8(9): e25615.
- Sun XH, Zhou XR, Pang BP, Meng QJ, 2013. Effects of *Liriomyza huidobrensis* infestation on the activities of four defensive enzymes in the leaves of cucumber plants. *Acta Ecologica Sinica*, 33(23): 7348–7354. [孙兴华, 周晓榕, 庞保平, 孟庆玖, 2013. 南美斑潜蝇为害对黄瓜体内 4 种防御酶活性的影响. 生态学报, 33(23): 7348–7354.]
- Tang YQ, 2016. Research on species and integrated control technique of fruit-borer in Yili Reclamation Area. Master dissertation. Xinjiang: Shihezi University. [唐永清, 2016. 伊犁垦区苹果、桃园食心虫种类调查及综合防治技术研究. 硕士学位论文. 新疆: 石河子大学.]
- Teja T, Stefan V, Bradford A, Hawkins, 2001. Parasitoids of grass-feeding chalcid wasps: A comparison of German and British communities. *Oecologia*, 129(3): 445–451.
- Wang AY, 2009. Study on the biological characteristics and trapping effect of *Cydia pomonella*. Master dissertation. Yangling: Northwest Agricultural and Forestry University of Science and Technology. [王安勇, 2009. 苹果蠹蛾的生物学特性及诱捕效果研究. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]
- Wang DY, Yu JN, 2010. Agricultural Insect Atlas of Xinjiang. Urumqi: Xinjiang Science and Technology Press. 126–127. [王登元, 于江南, 2010. 新疆农业昆虫图志. 乌鲁木齐市: 新疆科学技术出版社. 126–127.]
- Wang HQ, Luo L, Lei YS, Chen C, Li YC, Yuan ZL, 2019. Field trapping efficiency of different proportion formula of sex pheromone of *Cydia pomonella*. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 47(7): 159–160. [王浩祺, 罗兰, 雷银山, 陈川, 李长友, 袁忠林, 2019. 苹果蠹蛾性信息素不同配方在田间诱蛾效果. 安徽农业科学, 47(7): 159–160.]
- Wang YH, Ma ZS, Jia YY, Li HS, 2013. Research advance in biological characteristics of oriental fruit moth (*Grapholitha molesta*). *Acta Agriculturae Jiangxi*, 25(12): 75–77. [王越辉, 马之胜, 贾云云, 李海山, 2013. 梨小食心虫生物学特性的研究进展. 江西农业学报, 25(12): 75–77.]
- Wen J, Zhi JR, Lv ZY, Zhang YY, 2017. Effects of *Tetranychus urticae* feeding on the contents of main nutrient and defensive enzymes activities of tomato leaves. *Journal of Environmental Entomology*, 39(1): 172–180. [温娟, 邹军锐, 吕召云, 张羽宇, 2017. 二斑叶螨为害对番茄叶片主要营养物质和防御酶活性的影响. 环境昆虫学报, 39(1): 172–180.]
- Xiong CZ, Li J, Fan QG, 2017. Prediction of emergence period and prevention and control of oriental fruit moth *Grapholitha molesta* (Busck). *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 45(16): 147–148, 152. [熊彩珍, 李洁, 范全根, 2017. 梨小食心虫发生期预测与防治. 安徽农业科学, 45(16): 147–148, 152.]
- Xu D, Zhang YJ, Chen Y, Guo YY, 2009. Mechanisms of indirect defenses in plants induced by herbivores. *Plant Protection*, 35(1): 13–21. [许东, 张永军, 陈洋, 郭予元, 2009. 虫害诱导物间接防御机制. 植物保护, 35(1): 13–21.]
- Yu X, Wang YH, Li HW, Shi WP, Yu YX, 2020. Research progress on occurrence status, monitoring technology and control methods of the codling moth. *Plant Quarantine*, 34(1): 1–11. [于昕, 王玉晗, 李红卫, 石旺鹏, 于艳雪, 2020. 苹果蠹蛾的发生现状、监测技术及防治方法研究进展. 植物检疫, 34(1): 1–11.]
- Yue WB, Zhi JR, Liu Li, Ye M, Zhang XQ, Zeng G, 2018. Effects of pest insect feeding and mechanical damage on the defensive enzyme activities in leaves at different parts of kidney bean plants. *Acta Entomologica Sinica*, 61(7): 860–870. [岳文波, 邹军锐, 刘利, 叶茂, 张向前, 曾广, 2018. 害虫取食和机械损伤对菜豆不同部位叶片防御酶活性的影响. 昆虫学报, 61(7): 860–870.]
- Zhai XW, 2009. Occurrence dynamics and management technology based on chemical ecology of *Cydia pomonella* (L.) in fruit orchards. Master dissertation. Tai'an: Shandong Agricultural University. [翟小伟, 2009. 苹果蠹蛾发生规律和化学生态调控技术. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学.]
- Zhang SY, Qin HW, Men XY, Chen ZZ, Yu Y, Xu YY, Li LL, 2016. Effects of the damage by *Carposina sasakii* Matsumura on soluble protein content and defensive enzyme activities in apple fruits. *Chinese Journal of Ecology*, 35(11): 3032–3036. [张顺益, 秦华伟, 门兴元, 陈珍珍, 于毅, 许永玉, 李丽莉, 2016. 桃小食心虫危害对苹果果实蛋白质含量及防御酶活性的影响. 生态学杂志, 35(11): 3032–3036.]
- Zhang XL, Zhang S, Luo JY, Zhang GY, Cui JJ, 2018. Changes of enzyme activity in the interaction of different cotton varieties and cotton bollworm. *China Cotton*, 45(5): 4–8, 12. [张肖丽, 张帅, 雒珣瑜, 张桂寅, 崔金杰, 2018. 不同品种棉花与棉铃虫互作过程中的酶活力变化. 中国棉花, 45(5): 4–8, 12.]
- Zhao AP, Sun C, Zhan EL, He LS, Wu JX, Li YP, 2016. Investigation of overwintering locations of *Grapholitha molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) and its sex pheromone traps distance. *China Plant Protection*, 36(12): 24–28. [赵爱平, 孙聪, 展恩玲, 何林师, 仵均祥, 李怡萍, 2016. 梨小食心虫越冬场所调查及性诱剂诱捕距离初探. 中国植保导刊, 36(12): 24–28.]
- Zhou HX, Li LL, Yu Y, 2011. Scale control over *Grapholitha molesta* with mating disruption of sex pheromone. *Journal of Plant Protection*, 38(5): 385–389. [周洪旭, 李丽莉, 于毅, 2011. 信息素迷向法规模化防治梨小食心虫. 植物保护学报, 38(5): 385–389.]