

麦长管蚜在 3 个小麦品种上取食行为的 EPG 比较

胡想顺, 赵惠燕, 胡祖庆, 李东鸿, 张宇红

(西北农林科技大学植物保护学院, 陕西杨凌 712100)

摘要: 【目的】研究不同抗性水平的小麦品种苗期对麦长管蚜的抗蚜机制。【方法】用 EPG 技术对麦长管蚜在 3 个小麦品种苗期的取食行为进行检测。【结果】麦长管蚜在品种 Ww2730 上口针开始接触叶面时间显著晚于小偃 22 和 Batis, 第 1 次持续刺探前的刺探次数显著多于小偃 22 和 Batis, 开始刺入叶面后第 1 次刺探的持续时间极显著短于小偃 22 和 Batis; 在 Ww2730 和小偃 22 上的 Pd II-1 的平均时间显著长于 Batis; Ww2730 上 C 波阶段 2 个 Pd 波间的间隔平均时间显著大于另外 2 个品种; 在 Ww2730 木质部取食 (G 波) 的次数和时间显著大于其它 2 个品种; Batis 上的点 G 波的次数极显著地高于 Ww2730, 而平均持续时间极显著短于小偃 22 和 Ww2730; 在 Batis 和小偃 22 上 E1 波的总时间, E1 波的最大值、跟随 E2 波的 E1 波的平均时间均显著大于 Ww2730; 3 个品种间第 1 次 E1 波持续的时间差异不显著, 但 Ww2730 和小偃 22 上其它 E1 波持续的时间极显著少于 Batis; 3 个品种上其它波形参数, 包括 F 波的次数和总时间、E2 波的次数和总时间没有差异。【结论】Ww2730 抗麦长管蚜机制可能在于表皮有取食抑制因子, 叶肉细胞壁较厚, 韧皮部存在次生物质和(或)营养不平衡。小偃 22 苗期的抗蚜机制为叶肉部细胞壁较厚, 细胞密度大。麦长管蚜适应 Ww2730 抗性的策略可能是在第 2 次取食时采取了减少在有毒次生物中的暴露时间。

关键词: 小麦; 麦长管蚜; 抗蚜机制; EPG; 取食行为

EPG Comparison of *Sitobion avenae* (Fab.) Feeding Behaviors on Three Wheat Varieties

HU Xiang-shun, ZHAO Hui-yan, HU Zu-qing, LI Dong-hong, ZHANG Yu-hong

(College of Plant Protection, Northwest Agricultural and Forestry University, Yangling 712100, Shaanxi)

Abstract: 【Objective】The objective of the study was to study the potential resistance mechanism of three different wheat varieties at seedling stage to *S. avenae*. 【Method】Aphid feeding behaviors had been ascertained using EPG technique. 【Result】When the aphids were feeding on Ww2730 seedlings, the time to 1st probing was delayed compared to those on Xiaoyan22 and Batis, searching was interrupted before 1st probing, and 1st probing was shorter than that on Xiaoyan22 and Batis significantly. Duration of pd II-1 on Ww2730 and Xiaoyan22 was much longer than that on Batis. Duration of pd in C waveforms on Ww2730 was longer than that on Xiaoyan22 and Batis remarkably. Times and duration of G waveform (ingestion in xylem) on Ww2730 were more and longer. Times of spot G waveform on Batis were more than on Ww2730 significantly, but the duration was shorter than those on Xiaoyan22 and Ww2730. Total time of E1 waveform, max longest duration of E1 fractions and mean duration time of E1 fractions following E2 wavefrom on Xiaoyan22 and Batis were all longer than on Ww2730 statistically. There were no differences among mean durations of 1st E1 wavefrom on three varieties, but mean durations of other E1 waveforms on Ww2730 and Xiaoyan22 were shorter than those on Batis. The other waveform parameters, include times and durations of F and E2 were all not different on three wheat varieties. 【Conclusion】It is suggested that the resistance mechanism of wheat variety Ww2730 to *S. avenae* is a restriction factor of aphid feeding in epidermis, thicker cell wall in mesophyll and secondary metabolites or nutrition unbalance in phloem in seedling phase of the wheat. Resistance mechanism of Xiaoyan22 is thicker cell wall and more cell layer in mesophyll in seedling

收稿日期: 2007-04-16; 接受日期: 2007-06-21

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39970112, 30470268); 中德两国农业部资助项目 (02/03); 西北农林科技大学青年专项基金项目 (080807, 08080252)

作者简介: 胡想顺 (1973-), 男, 甘肃天水人, 博士研究生, 研究方向为昆虫生态学与抗虫育种、农作物病虫害综合治理。Tel: 029-87001928; E-mail: huxiangshun@163.com; xiangshun@nwsuaf.edu.cn. 通讯作者赵惠燕 (1956-), 女, 河南西平人, 教授, 博士, 研究方向为昆虫生态遗传, 昆虫生态与害虫综合治理以及抗虫育种。E-mail: zhaohy1983@yahoo.com.cn

phase. The feeding strategy of *S. avenae* against the resistance of Ww2730 was shortening the second duration of secreting watery salivation to xylem compared to the first.

Key words: Wheat; *Sitobion avenae*; Resistance mechanism; EPG; Feeding behavior

0 引言

【研究意义】麦长管蚜[*Sitobion avenae* (Fab.)] 是世界小麦重要害虫, 中国常年发生面积 1 000 万~1 333 万公顷, 造成小麦减产 10%左右, 大发生年份超过 30%^[1]。选育并种植抗蚜品种是麦蚜 IPM (integrated pest management) 的重要措施, 不同小麦品种对麦长管蚜的抗性水平、机制各不相同^[2-4]。昆虫的取食行为可能会因为抗性因子的存在而改变。刺探电位图谱 (electrical penetration graph, EPG) 技术是一种用来记录刺吸式口器昆虫口针在寄主组织中的刺探行为的技术, 该技术昆虫口针在寄主组织中的准确定位成为可能^[5-7]。【前人研究进展】应用 EPG 技术已成功地对多种刺吸式昆虫对寄主植物的抗性部位进行了定位^[8], 用于麦长管蚜的研究有栽培一粒小麦 (*Triticum monococcum*) 的抗蚜性研究^[9,10], 环氧脂肪酸类化合物^[11]、茉莉酮酸^[12]、甲氧基酚类物质^[13]诱导寄主后对其取食行为的影响。麦长管蚜取食过程中口针鞘 (凝胶状唾液) 中存在的酶及其作用^[14]。【本研究切入点】但不同抗性水平的小麦品种对其取食行为影响的研究尚不多见。【拟解决的关键问题】本文用 EPG 技术对麦长管蚜在 3 个抗蚜水平不同的小麦品种上的刺探、取食行为进行研究, 并对抗性部位进行探讨。以期阐明小麦不同品种的抗蚜机制, 以及蚜虫为克服抗性所采取的对策。

1 材料与方法

1.1 材料

供试小麦品种 Batis、Ww2730, 来源于德国; 小偃 22, 由中国小麦和偃麦草远源杂交育成, 综合抗逆性好, 为关中主栽品种。前期研究表明, 这 3 个品种对麦长管蚜的抗性依次为 Ww2730>小偃 22>Batis (结论未发表)。Ww2730 和小偃 22 无差异显著性, 与 Batis 差异显著。

麦长管蚜 (*S.avenae*) 由德国联邦农林业研究中心 (BBA, Branshweig, 德国) 实验室饲养。

1.2 试验地点及试验方法

试验于 2002~2003 年在 BBA 进行。小麦种在 9 cm×9 cm×10 cm 的塑料花盆中, 生长条件为土壤,

沙/腐殖质/黑壤土=1/3/3; 温度: 白天/夜晚=20/18℃; 光照, 白天/夜晚=16 h/8 h; 湿度 (60±10) %。麦苗长至 25~35 日龄待用。蚜虫饲养在人工智能气候室待用。

采用 DC-EPG Giga-4 刺探电位图谱记录仪, 将麦长管蚜成蚜与小麦苗分别连入生物电流放大器的昆虫电极和植物电极。昆虫电极是一段长 2~3 cm, 直径 15 μm 的金丝, 末端用水溶性导电银胶粘在蚜虫前胸背板上, 植物电极插在植物生长的土壤中。当昆虫口针刺入植物组织时, 回路接通, 回路电流经 AD 转换器放大转换为数字信号保存于电脑上, 再用 Probe2.0 软件转化成波形图谱输出在电脑屏幕上保存、判读并转换为可供统计的数字文件^[5-8]。

总纪录时间为 12 h, 小偃 22、Ww2730、Batis 的有效记录样本分别为 14、15、20。

1.3 各波形意义简介

Np 波为非刺探 (电路未接通) 波形。C 波 (包括 A 波、B 波、C 波) 表示蚜虫的口针位于表皮与微管束之间, 反映的是胞外电势水平^[5-8]。Pd 波反映了口针刺破细胞膜时所测的膜内外电位差, 分 3 个亚波段: Pd-I, Pd-II, Pd-III^[15]。E 波反映了口针刺探韧皮部筛管的过程, 可分为 E1、E2 两个亚波和二者的混合波 E1bE2, E1 为主动分泌水溶性唾液到筛管中, E2 为筛管中被动吸收的过程^[5-8,16,17]。F 波是口针在细胞膜外胞间或细胞壁内的机械穿刺受阻的波形, 与抗性关系密切^[5-8]。G 波是昆虫在木质部主动吸食的波形, 与维持蚜虫体内水分平衡相关^[5-8,18]。点 G 波可能是蚜虫在 C 波阶段的试探性主动吸食过程^[19]。

1.4 数据处理

将连续记录的 EPG 按不同的行为波形进行分类统计, 用 Excel 表中 AVERAGE 函数求平均数, STDEVP 函数求标准方差, 用工具栏数据分析中的分析工具进行单因素方差分析。用 LDS 法进行品种间多重比较。

2 结果与分析

试验结果如表所示: 麦长管蚜非刺探总时间在 3 个小麦品种间差异不显著。到第 1 次刺探的时间点, 第 1 次持续刺探前的刺探次数, 开始刺入叶面后第 1

次刺探的持续时间差异(极)显著, 差异来源于 Ww2730 与其它 2 个品种。表明 Ww2730 在表皮存在对麦长管蚜的取食阻碍因素。

麦长管蚜在 3 个小麦品种上的 Pd 波次数, Pd 波平均持续时间, 从开始刺探到第 1 次 Pd 的平均时间, Pd II-2、Pd II-3 的平均持续时间, E 波之前的 C 波差异均不显著。但麦长管蚜在 Ww2730 和小偃 22 上 Pd II-1 的平均时间显著长于 Batis, Ww2730 上 C 波阶段 2 个 Pd 波间的间隔平均时间显著大于另 2 个品

种, 说明 Ww2730 和小偃 22 的细胞壁可能不易于被刺穿。

麦长管蚜在 Ww2730、小偃-22 及 Batis 上没有 F 波的样本率分别为 25%、33.33%和 38.89%。麦长管蚜在 Batis 上大于 10 s 的 F 波的次数和小偃 22 有显著差异。3 个品种上 F 波的总时间差异不显著。

麦长管蚜在 Ww2730、小偃-22、Batis 木质部取食的样本率分别为 75%、53.33%和 62.11%。麦长管蚜在 Ww2730 上的 G 波(大于 10 s)的时间, G 波的次

表 麦长管蚜在 3 个小麦品种上的 EPG 参数(总纪录时间为 12 h)

Table The EPG parameters of *S. avenae* on three varieties in 1st phase (Total recorded time is 12 hours)

统计参数 Parameter	Ww2730	小偃-22 Xiaoyan 22	Batis	F	P
刺探的次数(np 的次数) Count probes	17.44±10.42 b	31.60±17.35 a	21.81±12.84 b	3.3514	0.0438
非刺探的总时间 Sum time of np wave (min)	127.31±64.76	121.09±67.42	148.36±70.66	0.1077	0.8981
第 1 次开始持续刺探的时间点 Time to 1st duration feeding (min)	33.97±16.18 a	11.99±8.47 b	18.00±11.61 b	3.9868	0.0253
第 1 次持续刺探前的刺探次数 Probe times before 1st duration probing	8.33±6.34 a	3.65±2.37 b	4.88±2.18 b	3.4651	0.0397
第 1 次持续刺探的时间 1st probe (from 1st C to 2nd np) (min)	28.35±8.76 Bb	71.54±21.27 Aa	77.66±18.76A a	5.3687	0.0080
Pd 波的次数 Count of Pd	105.13±45.32	137.40±58.75	134.48±72.47	1.3060	0.2808
Pd 波的平均持续时间 Mean duration of Pd (s)	4.73±1.34	4.72±1.62	4.56±1.42	0.7374	0.4839
从开始刺探到第 1 次 Pd 的时间 Duration from 1st C to 1st Pd (min)	14.58±26.31	14.88±44.41	19.8±50.54	0.0852	0.9185
Pd II-1 的平均持续时间 Mean duration of Pd II-1 (s)	1.93±0.26 Aa	1.90±0.19 Aa	1.84±0.13 Bb	5.6439	0.0064
Pd II-2 的平均持续时间 Mean duration of Pd II-2 (s)	1.36±0.28	1.36±0.15	1.34±0.15	0.0869	0.9169
Pd II-3 的平均持续时间 Mean duration of Pd II-3 (s)	1.44±0.23	1.48±0.18	1.40±0.20	0.6440	0.5298
E 波之前的 C 波 C wave before E wave (min)	142.95±100.14	149.23±94.71	144.49±114.31	1.3243	0.2759
C 波阶段两个 Pd 波间的间隔时间 SumC/num Pd (min)	1.60±0.88 a	1.11±0.18 b	1.15±0.33 b	3.3874	0.0424
F 波的次数(大于 10 秒) Count F periods	2.81±1.55 b	1.67±0.88 b	4.05±2.65 a	4.0096	0.0248
F 波(大于 10 秒)的总时间 Total time of F periods (min)	24.17±22.68	22.81±26.75	21.37±38.81	2.0035	0.1465
G 波(大于 10 秒)的时间 Total time of G periods (min)	30.29±38.16 Aa	11.97±17.74 Bb	9.86±14.27 Bb	5.2411	0.0089
G 波的次数(大于 10 秒) Count G periods	3.50 ±2.98 Aa	1.47±2.05 Bb	1.48±1.73 B b	6.1498	0.0043
点 G 波的次数 Count spot G	33.69±19.13 Bb	52.00±18.09 AB ab	63.43±27.71 Aa	7.1493	0.0020
点 G 波的平均时间 Mean time of spot G (s)	5.08± 0.55 A a	5.09±0.41 A a	4.41±0.61 Bb	9.1845	0.0004
E1 波的总次数 Count E1 fractions	4.38±1.36 a	4.07±0.95 a	3.22 ±0.75 b	3.6403	0.0341
E1 波的总时间 Time of all E1 periods (min)	44.01±17.29 Bb	60.68±20.61 Aa	57.46±13.86 Aa	10.5667	0.0002
第 1 次 E1 波持续的时间 Mean duration of 1st E1 wave (min)	18.01±14.32	16.11±11.08	15.14±13.24	1.9612	0.1523
其它 E1 波持续的时间 Mean duration of other E1 wave (min)	7.98±4.35 B b	7.46±3.28 B b	13.98±4.86 A a	5.8974	0.0052
E1 波的最大值 Max E1 fractions (min)	19.15±12.93 b	33.99±23.19 a	30.80±17.60 a	3.7768	0.0303
无 E2 波的 E1 波的次数 Count E1 periods	0.75±0.88	0.87±1.32	1.44±1.71	0.8756	0.4234
无 E2 波的 E1 波的平均时间 Time of mean E1 periods (min)	3.77±2.18	3.88±2.46	5.09±3.21	1.3231	0.2762
跟随 E2 波的 E1 波的次数 Count E12 periods	3.44±2.66 a	3.20±1.08 a	1.83±1.21 b	4.0465	0.0241
跟随 E2 波的 E1 波的平均时间 Time of mean E12 periods (min)	11.89±5.41 b	22.79±7.33 a	22.35±7.02 a	3.7164	0.0319
E1 波占总的 E 波的时间 E1/(E1+E2)	0.1121±0.1041	0.1525±0.0987	0.1598±0.1321	0.6561	0.5236
E2 波的次数 Count E2 fractions	3.13±4.04	2.40±3.89	2.06±2.26	0.2353	0.7913
E2 波的总时间 Time of all E2 fractions periods (min)	348.5±159.16	337.15±159.39	302.15±181.22	0.3612	0.6988

表中小写字母表示在 95%的置信度下差异显著, 大写字母表示在 99%的置信度下差异显著

Small letter show significant differences at confidence level $\alpha=0.05$, capital shows significant differences at level $\alpha=0.01$

数均显著大于其它 2 个品种。

麦长管蚜在 *Batis* 的点 G 波的次数极显著地高于 Ww2730, 但两者均与中间水平的小偃 22 差异不显著, 而 *Batis* 点 G 波的平均持续时间却极显著低于小偃 22 和 Ww2730。

麦长管蚜在 *Batis* 上取食的 E1 波总次数显著比 Ww2730 和小偃 22 少, 这种差异主要是由于跟随 E2 波的 E1 波的次数所引起的。而后 2 个品种间没有差异; 麦长管蚜在 *Batis* 和小偃 22 上 E1 波的最大值、E1 波的总时间、跟随 E2 波的 E1 波的平均时间均显著大于 Ww2730; 3 个品种间第 1 次 E1 波持续的时间、无 E2 波跟随的 E1 波的次数、平均时间以及 E1 波占总的 E 波的比例差异不显著; Ww2730 和小偃 22 上其他 E1 波持续的时间极显著少于 *Batis*。麦长管蚜在 3 个品种上的 E2 波的次数、E2 波的总时间没有差异 (表)。

3 讨论

如果抗性因子为寄主散发的趋避剂 (不选择性), 则刺探之前的非刺探 (np 波) 时间延长; 若抗性因子位于表皮层, 如口针不易刺入或有拒食剂存在, 则在刺探开始时有较高频率的中断; 抗性因子位于叶肉组织, 则 C 波波程发生变化; 韧皮部存在抗性物质, 则 E1 波 (分泌水溶性唾液) 波程发生变化, E2 波 (被动吸食) 波程短; 叶肉组织中物理抗性较好, 则 F 波波程长^[5-8]。

本文结果表明, 麦长管蚜在 Ww2730 上取食时, 蚜虫口针开始接触叶面时间比小偃 22 晚 22 min, 比 *Batis* 晚 16 min。第 1 次持续刺探前的刺探次数分别比小偃 22、*Batis* 多 4.68、3.45 次, 开始刺入叶面后第 1 次刺探的持续时间分别比小偃 22 和 *Batis* 短约 43 min 和 49 min, 但到达韧皮部之前的刺探次数是小偃 22 显著大于 Ww2730 和 *Batis*, 说明进入叶肉部分后, 麦长管蚜口针在 Ww2730 上很少再有中断, Ww2730 阻碍麦长管蚜的取食因素在表皮部, 可能与蚜虫的味觉感受器相关。小偃 22 抗性因素位于叶肉部, 与其对禾谷缢管蚜的抗性机理相同 (结果另文发表)。麦长管蚜在抗蚜的 Tm44 (栽培一粒小麦 *T. monococcum* L.) 上口针到达韧皮部和木质部之前有反复刺探和到达韧皮部吸食 (E2) 之前的频繁中断相关的结果相似^[9]。

张志勇等^[20]研究证明, 小麦抗蚜性能在返青后至灌浆期与受害部位表层细胞外壁厚度成正相关, 在抽

穗期与细胞密度成正相关。麦长管蚜在 Ww2730 和小偃 22 上 Pd II-1 的平均时间显著比在 *Batis* 上长, 说明 Ww2730 和小偃 22 细胞壁不易刺穿, 可能细胞壁较厚。但 Ww2730 上 C 波阶段 2 个 Pd 波间的间隔平均时间显著大与另 2 个品种, 可能叶肉部细胞密度较低。虽然差异不显著, 但小偃 22 叶肉部细胞密度最大, 和禾谷缢管蚜 Pd 波次数的结果一致 (结果另文发表)。

对蚕豆蚜 (*Aphis fabae* Scop.) 的研究表明, 刚蜕皮无翅成蚜不在木质部取食, 而刚羽化有翅成蚜有 60% 的个体在木质部取食, 其可能与其在起飞前减轻体重而获得空气动力学优势有关^[21]。麦长管蚜在 Ww2730 木质部取食的个体占到了 75%, 且取食的时间, 次数均显著大于其它 2 个品种。木质部是输送水分和无机盐的主要通道, 其中汁液缺乏有机营养, 这可能是 Ww2730 对麦长管蚜抗性较强的原因之一。但其为何喜欢在木质部取食, 是否由于蚜虫的味觉感受器在表皮部受到了干扰的结果, 有待进一步探讨。

E1 波后跟随 E2 波, 则表明蚜虫口针到达韧皮部后成功的取食了, 如果 E1 波后没有跟随 E2 波, 则表示蚜虫口针虽然到达了韧皮部分泌了水溶性唾液, 但没有成功取食^[16,22]。在 Ww2730 口针没有成功到达韧皮部的麦长管蚜个体占 12.5%, 在其它 2 个品种上麦长管蚜口针均成功到达韧皮部。Ww2730 上 E1 波的总次数及跟随 E2 波的 E1 波的次数最多, E1 波以及跟随 E2 波的 E1 波的平均时间的总时间最少。在抗蚜的 Tm44 上, 麦长管蚜口针到达韧皮部和木质部之前有反复刺探, 到达韧皮部吸食 (E2) 之前有频繁中断^[9], 说明 Ww2730 的抗蚜机制可能与 Tm44 相同。

前人研究表明, 悬钩子长管蚜 (*S. fragariae*) 在环羟肟酸类化合物 (hydroxamic acids, Hx) 含量高的小麦品种上第 1 次取食时分泌唾液到韧皮部的时间显著长于 Hx 含量低的小麦品种, 而在第 2 次取食时采取了减少在有毒次生物中暴露时间 (减少 SSE) 的策略^[23], 麦长管蚜在 Ww2730 上第 1 次 E1 波时间最长 (虽然和其它品种差异不显著), E1 波的最大值在 3 个品种最小, 其它 E1 波的平均时间又极显著短于 *Batis*。这些证据暗示, Ww2730 的韧皮部可能存在抗性次生物质或营养不平衡。

在小偃 22 上, E1 波的总次数, 跟随 E2 波的 E1 波的次数, 其他 E1 波的平均时间与 Ww2730 差异不显著。而 E1 波的总时间, E1 波的最大值, 跟随 E2 波的 E1 波的平均时间与 *Batis* 差异不显著, 且大多处在中间水平, 说明小偃 22 苗期的抗蚜机理与 Ww2730

相似, 但强度较弱。

F 波和抗蚜性密切相关, 本试验中 3 个品种上 F 波的总时间差异不显著, 仅 Ww2730 和小偃 22 上的 F 波的次数显著少于 Batis, 是否表示麦长管蚜已经克服了 Batis 对它的机械阻力, 有待进一步研究。

E2 波的次数、E2 波的总时间没有差异, 与小麦不同基因型的感抗性和蚜虫的韧皮部吸食 (E2) 相关^[10] (既包括第一次到达韧皮部的时间, 也包括刺吸的总时间) 的结论有出入。

本文中 小偃 22 的大多数参数处在 Batis 和 Ww2730 的中间水平, 和室内试验结果一致。而田间试验结果表明小偃 22 与 Batis 一样感蚜 (结果另文发表)。是否由于室内实验与本试验的小麦材料为苗期, 而田间为小麦全生育期植株, 还是田间其它因素影响害虫种群发生, 或本文所用蚜虫与田间蚜虫种群不同, 有待进一步验证。

本文结论是应用 EPG 技术通过分析不同小麦品种对蚜虫取食行为的影响而得出, 更直接的证据还需要田间实验、植物解剖学、植物化学、遗传学、甚至生物化学和分子生物学的进一步研究和验证。

4 结论

Ww2730 苗期抗麦长管蚜机制可能是表皮有取食抑制因子, 叶肉细胞壁较厚, 韧皮部存在次生物质。小偃 22 苗期的抗蚜机制可能为叶肉部细胞壁较厚, 细胞密度大。麦长管蚜适应 Ww2730 的抗性的可能策略是在第 2 次取食时采取了减少在有毒次生物中的暴露时间。

致谢: 本试验的设计和完成得到了德国 The Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry 的 Udo Heimbach 先生, Bio-test Labor GmbH Sagerheide 的 Thomas Thieme 先生的具体指导, EPG 的监测和判读得到了 Michel Hansen 先生的帮助, 西北农林科技大学件均祥教授帮助查找了部分参考文献, 特此感谢。

References

- [1] 武予清, 李素娟, 刘爱李, 世功芝. 小麦抗蚜育种研究进展. 河南农业科学, 2002, (2): 19-20.
- Wu Y Q, Li S J, Liu A L, Shi G Z. The advance of study of wheat resistance to aphid. *Henan Agriculture Science*, 2002, (2): 19-20. (in Chinese)
- [2] 件均祥, 姜金虎, 沈宝成, 苏小记. 小麦品种对麦蚜主要生命参数

影响的研究. 应用生态学报, 1999, 10: 447-451.

Wu J X, Jiang J H, Shen B C, Su X J. Effects of wheat varieties on main life parameters of wheat aphids. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10: 447-451. (in Chinese)

- [3] 侯有明, 沈宝成, 刘绍友. 小麦品种对麦长管蚜抗性的动态分析. 西北大学学报(自然科学报), 1996, 10: 427-430.
- Hou Y M, Shen B C, Liu S Y. A study on the resistive dynamic making for the wheat varieties to English grain aphid *Macrosiphum avenae*(F.). *Science Journal of Northwest University*, 1996,10: 427-430.(in Chinese)
- [4] 于洋, 庞保平, 高书晶, 夏春颖. 春小麦品种对麦长管蚜生长发育和繁殖的影响. 应用生态学报, 2006, 17: 354-356.
- Yu Y, Pang B P, Gao S J, Xia C Y. Effects of spring wheat varieties on growth, development and fecundity of *Sitobion avenae* (F.) (Homoptera:Aphididae). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17: 354-356. (in Chinese)
- [5] Tjallingii W F. Eletronic recording of penetration behavior by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1978, 24: 721-730.
- [6] Tjallingii W F. Electrical nature of record signals during styled penetration by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1985, 38:177-186.
- [7] Tjallingii W F. Electrical recording of stylet penetration activities. In: Minks A K, Harrewijn P. *Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control*. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B.V.Amsterdam, 1988: 95-108.
- [8] Tjallingii W F. Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57: 739-745.
- [9] 胡想顺, 刘小凤, 赵惠燕. 刺探电位图谱(EPG)技术的原理与发展. 植物保护, 2006, (3): 1-4.
- Hu X S, Liu X F, Zhao H Y. Development and application of electrical penetration graph (EPG) technique. *Plant Protection*, 2006, (3): 1-4. (in Chinese)
- [10] Caillaud C M, Di Pietro J P, Chaubet B, Pierre, J S. Application of discriminant analysis to electrical penetration graphs of the aphid *Sitobion avenae* feeding on resistant and susceptible wheat. *Journal of Applied Entomology*, 1995, 119(2): 103-106.
- [11] Caillaud C M, Pierre J S, Chaubet B, Di Pietro J P. Analysis of wheat resistance to the cereal aphid *Sitobion avenae* using electrical penetration graphs and flow charts combined with correspondence analysis. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1995, 75(1): 9-18.
- [12] Givovich A, Niemeyer H M. Comparison of the effect of hydroxamic acids from wheat on five species of cereal aphids. *Entomologia*

- Experimentalis et Applicata*, 1995, 74(2): 115-119.
- [13] 刘 勇, 陈巨莲, 倪汉祥, 胡 萃. 茉莉酸诱导小麦幼苗对麦蚜取食行为的影响. *植物保护学报*, 2001, 28: 325-330.
Liu Y, Chen J L, Ni H X, Hu C. Effects of wheat seedlings induced by jasmonic acid on feeding behavior of wheat aphids. *Acta Phytophylacica Sinica*. 2001, 28: 325-330. (in Chinese)
- [14] Leszczynski B, Tjallingii W F, Dixon A F G, Swiderski R. Effect of methoxyphenols on grain aphid feeding behaviour. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1995, 76: 157-162. (in Chinese)
- [15] Urbanska A, Tjallingii W F, Dixon A F G, Leszczynski B. Phenol oxidising enzymes in the grain aphid's saliva. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1998, 86(2): 197-203.
- [16] Tjallingii W F. Membrane potentials as an indication for plant cell penetration by aphids stylets. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1985, 38: 187-193.
- [17] Prado E, Tjallingii W F. Aphid activities during sieve element punctures. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1994, 72: 157-165.
- [18] Spiller N J, Koenders L, Tjallingii W F. Xylem ingestion by aphids-a strategy for maintaining water balance. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1990, 55: 101-104.
- [19] 胡想顺, 赵惠燕, Heimbach U, Thieme T, 李东鸿, 胡祖庆, 张宇红. 抗性小麦上一些特殊的刺探电位波形图谱(EPG). *西北农林科技大学学报*, 2003, 31(增刊): 22-24, 42.
Hu X S, Zhao H Y, Heimbach U, Thieme T, Li D H, Hu Z Q, Zhang Y H. Particular electrical penetration graph (EPG) of wheat aphids feeding behaviour. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agricultural and Forestry*, 2003, 31(Suppl.): 22-24, 42. (in Chinese)
- [20] 张志勇, 李素娟, 张屹东, 王兴运, 李世功. 小麦不同生育期抗蚜机制研究. *华北农学报*, 2000, 15(1): 57-61.
Zhang Z Y, Li S J, Zhang Y D, Wang X Y, Li S G. Comparative study on winter wheat resistance to aphids in different developmental stage. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2000, 15(1): 57-61. (in Chinese)
- [21] Powell G, Hardie J. Xylem ingestion by winged aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2002, 104(1): 103-108.
- [22] Tjallingii W F, Gabrys B. Anomalous stylet punctures of phloem sieve elements by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1999, 91(1): 97-103.
- [23] Ramírez C C, Caballero P P, Niemeyer H M. Effect of previous exposure to hydroxamic acids in probing behavior of aphid *Sitobion fragariae* on wheat seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 1999, 25: 771-779.

(责任编辑 赵利辉, 毕京翠)