

干旱胁迫对棉花上棉蚜种群增长影响的评价方法

王 晨^{1,2}, 刘金萍², 杨益众^{1*}, 陆宴辉^{2*}

(1. 扬州大学植物保护学院, 扬州 225007; 2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要 为建立干旱胁迫对棉花害虫种群增长影响的评价方法, 本研究设置 1%、3% 和 5% 聚乙二醇 6000 (PEG-6000) 溶液处理 4 叶期棉花苗, 分别模拟轻度、中度、重度干旱胁迫, 系统测定并比较分析了棉花植株生理特性及棉蚜种群密度。结果显示: 随着 PEG-6000 浓度增加, 棉花地上部分生物量和叶片相对含水量逐渐降低, 而棉花植株上的棉蚜种群增长能力和平均密度明显下降。分析表明, 干旱胁迫不利于棉花植株生长, 进而对棉蚜种群增长产生负面影响。本研究为后续系统研究干旱胁迫对棉花-害虫-天敌互作关系的长期影响及其机制奠定了重要基础。

关键词 干旱胁迫; 棉花; 棉蚜; 叶片生理代谢; 害虫种群增长

中图分类号: S 562, S 435.622.1 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2022291

A method for assessing the effects of drought stress on population growth of *Aphis gossypii* Glover on cotton plants

WANG Chen^{1,2}, LIU Jinping², YANG Yizhong^{1*}, LU Yanhui^{2*}

(1. College of Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225007, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract To construct a method for assessing the effects of drought stress on population growth of cotton pests, the 4-leaf stage cotton plants were treated by 1%, 3% and 5% PEG-6000 (polyethylene glycol-6000) to simulate mild, moderate, and severe drought stress to plants, respectively, then the physiological characteristics of plant and the population density of *Aphis gossypii* on the treated plants were measured and analyzed. The results indicated that the aboveground biomass and leaf relative water content of cotton decreased gradually and the population density of *A. gossypii* reared on the treated plants decreased significantly with increasing PEG-6000 concentration. We concluded that the growth of cotton was depressed under drought stress, which had a negative effect on growth of *A. gossypii* population. It lays an important foundation for the following systematic studies on the long-term effects of drought stress on the interactions among cotton plant, pest insects and natural enemies and the underlying mechanisms.

Key words drought stress; cotton; *Aphis gossypii*; physiological metabolism of leaf; population growth of pest

干旱是一个世界性的生态问题, 尤其近年来随着平均气温不断上升等全球气候变化, 很多国家与地区的干旱问题日益加剧, 对农业生产构成了严重威胁^[1-2]。严重干旱胁迫不但对农作物的形态特征、光合速率、生物量积累等造成明显负面影响并导致

产量下降, 还会改变农作物生理特性比如水分、营养物质、次生化合物的组成及含量, 从而间接地影响害虫的个体发育与种群消长, 以及植物-害虫-天敌之间的三营养级关系^[3-5]。

新疆地处干旱半干旱区, 年降雨量少, 蒸发强

收稿日期: 2022-05-20

修订日期: 2022-09-02

基金项目: NSFC-新疆联合基金重点支持项目(U2003212); 财政部和农业农村部: 国家现代农业产业技术体系(CARS-15-19)

* 通信作者 E-mail: 杨益众 yzyang@yzu.edu.cn; 陆宴辉 luyanhui@caas.cn

烈,当地棉花等农作物常遭受干旱胁迫。已有不少研究从棉花栽培生理学的角度,评价了干旱胁迫对棉花植株生长、生理代谢的影响^[6-9],发现干旱胁迫显著影响棉花植株含水量、净光合速率、最大光合量子产量、叶片渗透势、叶片相对电导率、叶片脯氨酸含量及根部抗氧化酶活性等生理指标,从而影响棉花产量^[10]。而干旱胁迫对棉花植株上害虫发生的影响尚缺乏系统评价和深入研究。

棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 是一种重要的刺吸式口器害虫,以吸取植物木质部和韧皮部汁液来满足其自身生命活动所需的营养物质,取食汁液不仅给植物带来直接损伤,而且在取食过程中会传播植物病毒和分泌蜜露诱发霉菌影响植物光合作用^[11]。目前,棉蚜是新疆棉花生产中的首要害虫,取食为害常造成棉花产量和品质严重下降^[12]。棉蚜种群增长快、世代周期短,易受棉花植株生长状态变化的影响,是评价研究干旱胁迫影响棉花植株上害虫种群发生消长的理想对象。

本研究在室内采用渗透调节剂聚乙二醇 6000 (PEG-6000)降低水势干扰棉花根部吸水来模拟不同程度的干旱胁迫,探讨干旱对棉花幼苗地上部生物量、叶片干重和相对含水量的影响以及对棉株上棉蚜种群数量的影响。以此,探索建立干旱胁迫对棉花植株生理代谢及棉蚜种群动态影响的评价方法,为研究干旱胁迫条件下棉花-害虫-天敌之间的相互作用关系奠定基础。同时,明确棉花植株上棉蚜对不同干旱胁迫条件的响应程度,以期解析新疆干旱胁迫环境下以及从漫灌到滴灌的灌溉方式变革中棉田棉蚜种群消长动态及机制提供必要数据支撑。

1 材料与方法

1.1 供试棉花品种

棉花品种‘冀棉 14’(‘JM14’)由创世种业有限公司提供,‘中棉 49’(‘ZM49’)由中国农业科学院棉花研究所提供。

1.2 供试棉蚜

棉蚜于 2019 年采集于中国农业科学院植物保护研究所新疆库尔勒试验基地(41.45°N,85.48°E)棉田,随后在中国农业科学院植物保护研究所廊坊

科研中试基地(39.53°N,116.70°E)的光照培养箱中用 4~5 叶期‘ZM49’棉苗进行继代饲养。饲养环境条件为温度(26±1)℃,相对湿度(50±5)%,光周期 L/D=16 h//8 h。

1.3 营养液配方

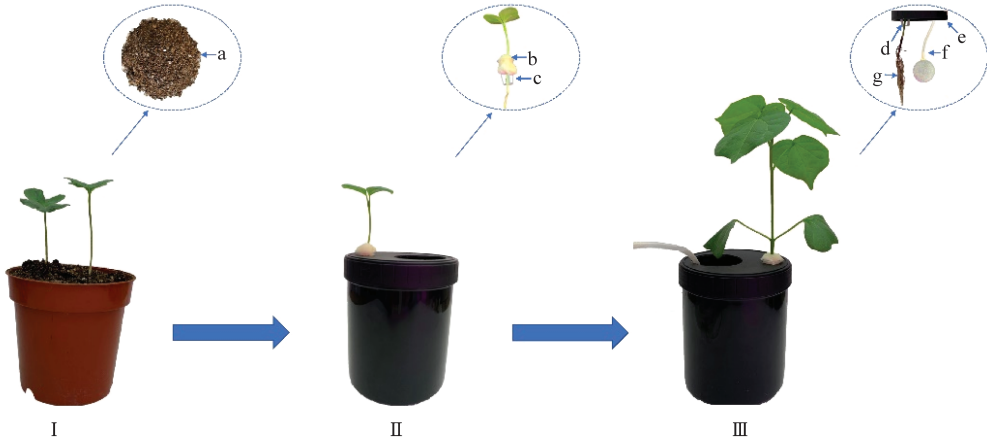
营养液采用国际通用的霍格兰营养配方,并进行了适当改良。具体配方组成为:5 mmol/L Ca(NO₃)₂ · 4 H₂O、1 mmol/L KH₂PO₄、1 mmol/L K₂SO₄、2 mmol/L MgSO₄ · 7 H₂O、0.045 mmol/L H₂BO₃、8 × 10⁻³ mmol/L ZnSO₄ · 7 H₂O、3 × 10⁻³ mmol/L CuSO₄ · 5 H₂O、6.7 × 10⁻³ mmol/L MnSO₄ · 4 H₂O、5 × 10⁻³ mmol/L H₂MoO₄ · 4 H₂O、0.02 mmol/L EDTA-Na₂ 和 0.02 mmol/L FeSO₄ · 7 H₂O。采用去离子水先配制为 100 倍的母液,保存于不透光的玻璃瓶中,置于阴凉处,使用时用自来水稀释即可。

1.4 水培棉花种植

干旱胁迫试验所用棉花品种为‘JM14’,试验前对其进行水培种植。水培棉花种植分为 3 个阶段(图 1)。第 I 阶段,将棉花种子播种于育苗基质(由泥炭土、蛭石和中壤土组成,体积比为 6:1:1),待种子发芽长至子叶完全展开时,选取长势一致的棉苗,从基质中轻轻取出,尽量不伤及根部,抖落多余基质后用流水洗净。第 II 阶段,将棉苗根基部用海绵包住,放入定植篮(上内直径为 2.0 cm,上外直径为 2.5 cm,底部直径 1.4 cm,高度 3.5 cm)中,然后固定于装有 1 L 0.5 × 营养液的黑色塑料罐中。塑料罐盖上有大小 2 个圆孔,一个孔直径为 2.0 cm,用于固定定植篮,一个孔直径为 5 cm,用于放氧气泵通气。每个塑料罐培育一株棉苗,每天通气 3~4 h,每 7 d 更换 1 次营养液。0.5 × 营养液培养 7 d 后更换为全营养液,培养至 4 叶期开始进行第 III 阶段的干旱胁迫试验。

1.5 干旱胁迫处理

试验所用聚乙二醇 6000(PEG-6000)由北京酷来搏科技有限公司生产。基于前人研究^[10,13]与我们预试验结果,按质量比将 PEG-6000 与营养液混合,设置 1%、3% 和 5% 3 个不同梯度模拟干旱胁迫,浓度越高干旱程度越大,3 个浓度依次模拟轻度、中度、重度干旱胁迫。以不加 PEG-6000 作为空白对照。



I: 土培至子叶完全展开; II: 移栽至塑料罐; III: 水培至4叶期。a: 育苗基质; b: 海绵; c、d: 定植篮; e: 塑料罐盖子; f: 氧气泵; g: 棉苗根部
I: Cotton plant is cultivated in soil until cotyledons unfold; II: Cotton plant transplanted to the black plastic tank; III: Cotton grows in the hydroponic culture medium to the 4-leaf stage. a: Seedling-raising substrate; b: Sponge; c and d: Fixed-basket; e: Lid of plastic tank; f: Oxygen pump; g: Root of cotton seedling

图 1 水培棉花培养流程

Fig. 1 Flow chart of the hydroponically planting cotton

1.6 棉花植株地上部分生物量、叶片干重及相对含水量测定

棉苗从 4 叶期开始进行不同程度干旱胁迫处理。28 d 后,取棉株地上部分(茎和叶片),去离子水洗净后用滤纸吸干表面浮水,称其鲜重。将茎和叶片分开,将茎放入牛皮纸袋中 105℃杀青 30 min,然后 80℃烘干至恒重,得到棉花植株茎部生物量。同时,将全部叶片在去离子水中浸泡 24 h 后称其饱和鲜重,将叶片表面水分用滤纸吸干后置于牛皮纸袋内 105℃杀青 30 min,然后 80℃烘干至恒重,得到叶片干重。植物地上部分生物量为茎和叶片干重的总和。每个处理测试 8 株,即为重复 8 次。

叶片相对含水量=(鲜重-干重)/(饱和鲜重-干重)×100%。

1.7 棉蚜种群数量测定

挑取经过干旱胁迫处理 7 d 后长势一致的棉苗,在其顶部第一片完全展开的叶片上接 10 头棉蚜成蚜,12 h 后保留 5 头若蚜,将成蚜及多余的若蚜一并剔除。每隔 5 d 观察记录 1 次棉株上棉蚜数量,共记录 8 次。每株棉苗单独放置于长 28 cm×宽 33 cm×高 53 cm 的 120 目的纱网笼中,防止棉蚜逃逸。每个处理测试 8 株,即为重复 8 次。

1.8 数据分析

数据采用 SPSS 21.0 软件进行单因素方差分析,处理间差异显著性采用 Tukey HSD 法检验($P < 0.05$)。所有图采用 Graphpad Prism 8.0 软件进行绘制。

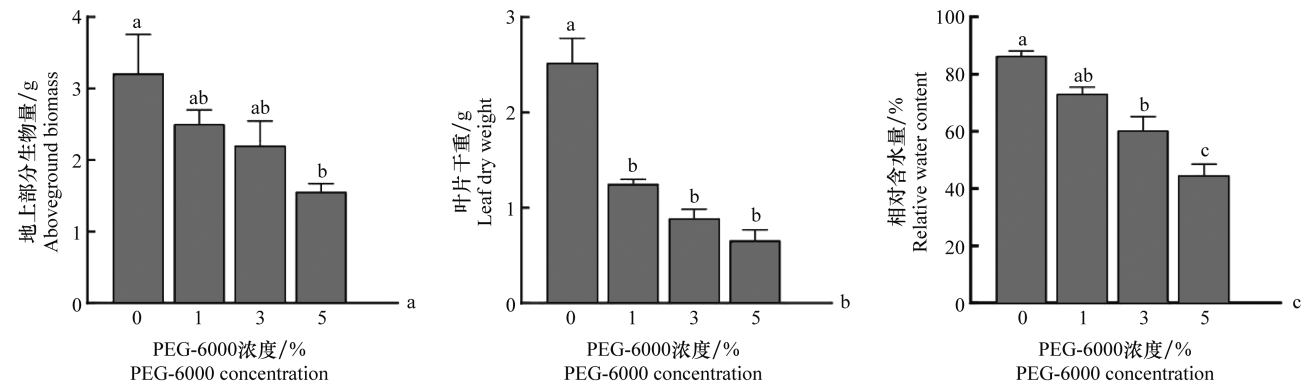
2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对棉株地上部分生物量、叶片干重和相对含水量的影响

由图 2a 可知,干旱胁迫对棉株地上部分生物量具有显著影响($F=4.012, df=3, 28, P=0.017$),但各浓度 PEG-6000 处理间棉株地上部分生物量差异不显著。棉花叶片干重和相对含水量均随着 PEG-6000 浓度增加而逐渐下降(图 2b~c)。PEG-6000 处理对棉花叶片干重和相对含水量均有极显著影响(叶片干重: $F=30.824, df=3, 28, P<0.001$;相对含水量: $F=19.647, df=3, 28, P<0.001$)。棉花叶片相对含水量在 1%、3%和 5% PEG-6000 处理下分别为空白对照组的 84.59%、69.76%和 51.68%。

2.2 干旱胁迫对棉株上棉蚜种群数量的影响

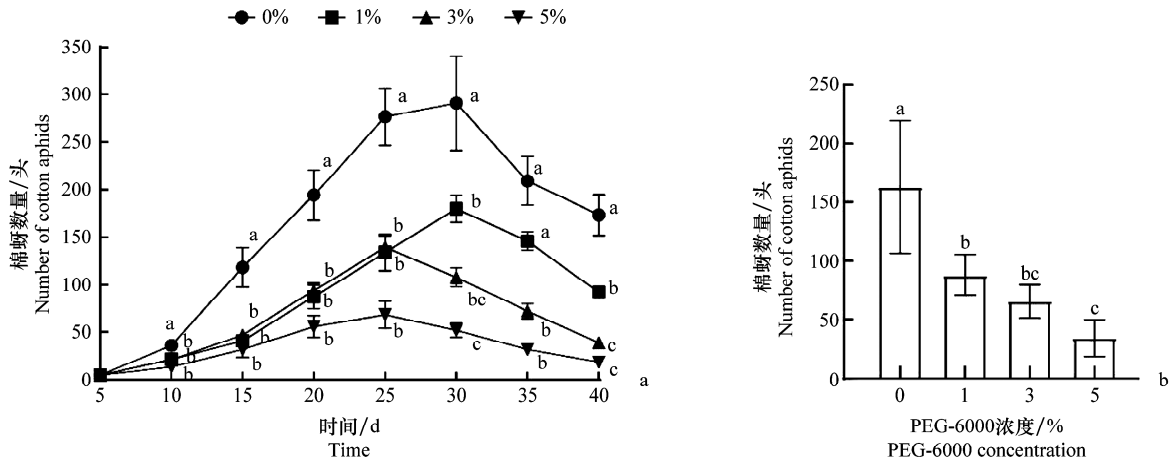
棉株受干旱胁迫 7 d 后,每株棉株上接入初产仔蚜 5 头,5 d 后每株棉株上棉蚜数量均为 5 头。由图 3a 可知,棉株上棉蚜种群数量均随着干旱胁迫天数增加呈现先上升后下降的趋势。在 1% PEG-6000 处理下,除第 35 天外,其余时间棉株上棉蚜数量均显著低于空白对照。在第 10~40 天,3%和 5% PEG-6000 处理下棉株上棉蚜数量均显著低于空白对照,且棉蚜种群数量下降时间早于空白对照和 1% PEG-6000。干旱胁迫对棉蚜 40 d 内的单株平均种群密度具有极显著影响(图 3b, $F=24.476, df=3, 28, P<0.001$),在所有浓度的 PEG-6000 处理下,棉蚜平均种群密度均显著低于空白对照。



柱子和误差线分别代表平均值和标准误, 误差线上的不同小写字母代表不同浓度PEG-6000处理间差异显著(Tukey HSD, $P<0.05$)
The columns and error bars represent the mean and the standard error, respectively. The different lowercase letters above the error bars indicate significant difference among different PEG-6000 concentrations (Tukey HSD, $P<0.05$)

图 2 不同 PEG-6000 浓度处理下棉花地上部生物量、叶片干重和相对含水量的变化趋势

Fig. 2 The aboveground biomass, dry weight and relative water content of cotton leaves at different PEG-6000 concentrations



图中数据为平均值±标准误, a: 同一天不同PEG-6000浓度间棉蚜数量。b: 同一PEG-6000浓度所有调查时间的棉蚜数量平均值。图中不同小写字母代表不同浓度PEG-6000处理间差异显著(Tukey HSD, $P<0.05$)
Data are mean±standard error. a: The number of cotton aphids for different PEG-6000 concentrations on the same day. b: Average number of cotton aphids under the same PEG-6000 concentration during the whole test time. The different lowercase letters indicate significant difference among different PEG-6000 concentrations (Tukey HSD, $P<0.05$)

图 3 不同 PEG-6000 浓度处理下棉蚜种群数量

Fig. 3 Numbers of cotton aphids per cotton plant grown under different PEG-6000 concentrations

3 结论与讨论

新疆棉区干旱问题突出,是影响棉花植株生长与生理代谢的重要环境因素,从而可能进一步影响棉花-害虫-天敌三级营养互作关系。本文建立了干旱胁迫对棉花植株上棉蚜种群动态影响的评价方法,为系统研究干旱胁迫对棉花-害虫-天敌互作关系的影响奠定了重要基础。

叶片是植物进行光合作用的重要器官,同时也是蚜虫等食叶类害虫的主要取食部位,其生理状态会直接影响害虫种群的发生。植物叶片干重越大,说明其光合作用越强,积累的干物质量越多,植物营

养成分越高^[14]。害虫主要依靠寄主植物获取营养,寄主植物组织内营养物质的组成及质量会直接影响害虫的生长发育及繁殖。前人研究发现随着干旱胁迫程度增加,棉花中可溶性糖、可溶性蛋白及游离氨基酸含量逐渐增加,这些物质作为组织内重要的渗透调节物,可使组织维持正常水平,缓解干旱胁迫造成的损伤^[15-16]。而这些营养物质对害虫的生长发育及繁殖常具有重要作用^[17-18],比如早期研究表明,植物组织中过高的可溶性糖不利于刺吸式口器害虫的消化^[19]。Karley 等^[20]发现马铃薯叶片韧皮部蔗糖与氨基酸含量的比值对桃蚜 *Myzus persicae* 和马铃薯长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* 生长和繁殖影

响不显著,但氨基酸的组成特别是谷氨酰胺的变化对蚜虫影响较大。祝愿等^[21]基于昆虫刺探电位技术发现早小洋菊 *Chrysanthemum morifolium* 顶叶中可溶性糖和可溶性蛋白含量与菊小长管蚜 *Macrosiphoniella sanborni*、棉蚜和桃蚜韧皮部取食时间成正相关。然而,叶片积累的有机物成分较为复杂,当植物在干旱胁迫下生长受到抑制时,植物叶片还会积累大量的防御物质适应干旱环境,比如酚类、萜类和生物碱,这些物质对害虫具有抵御作用^[22-23]。Ibrahim 等^[24]发现在干旱胁迫下棉花叶片黄酮类和酚类物质含量显著增加。马惠等^[13]研究发现棉花叶片的棉酚含量随着干旱胁迫程度增加而逐渐升高,棉酚含量与棉蚜若蚜发育速率、成蚜产蚜量呈负相关。目前越来越多研究结果表明干旱胁迫对蚜虫的种群增长是不利的,且不受蚜虫、寄主、地理分布等因素的影响^[25-26]。本研究发现,棉株上棉蚜种群数量随着干旱胁迫程度增加而逐渐降低,然而干旱胁迫下棉花叶片组织内营养物质、防御物质的组成和含量如何变化、怎样影响棉蚜种群发生有待进一步研究。

叶片相对含水量不仅能反映叶片水分状态,还能反映叶片细胞是否处于膨胀状态^[27]。当植物叶片水分缺失时,气孔会关闭以减少水分蒸发,从而导致细胞膨压降低^[28]。对于刺吸式口器害虫,寄主植物叶片细胞膨压降低会直接影响其对韧皮部的被动取食,不利于此类害虫的种群增长^[29]。Guo 等^[30]发现蒺藜苜蓿 *Medicago truncatula* 在干旱胁迫下叶片水分缺失,豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 取食蒺藜苜蓿韧皮部时间显著缩短,种群数量减少。本研究发现棉蚜种群增长随着叶片相对含水量降低而逐渐下降,可能是棉蚜取食行为受阻,获取的营养和水分不足所致。

植物地上部分茎叶生物量与植物的生长有着密切的关系,是衡量植物抗旱性常用的重要指标^[31]。已有不少研究表明干旱胁迫对植物的地上部分茎叶生物量积累具有负面影响,比如 Lama 等^[32]发现,麻风树 *Jatropha curcas* 遭受干旱胁迫后,茎干生物量显著下降。王娟等^[33]和 Zou 等^[10]通过盆栽试验发现,土壤干旱胁迫不利于棉花蕾期和初花期地上部分茎叶生物量的积累。本研究发现干旱胁迫对棉花幼苗茎叶干重具有负影响,说明相对较高的水分含量更有利于棉株地上部分茎叶的生长和干物质的积累。植物叶片对水分亏缺响应十分敏感,当植物处于缺水状态时,植物叶片很快会表现出萎蔫状。叶

片相对含水量是植物叶片实际含水量占叶片组织饱和含水量的百分比,是反映植物叶片水分亏缺的常用指标。大量植物抗旱性研究表明,随着干旱胁迫程度增加,植物叶片相对含水量逐渐下降^[34-35]。植物叶片相对含水量低会直接影响气孔开合导致光合作用效率降低,干物质质量积累减少,从而影响产量^[36-37]。本研究发现棉花叶片相对含水量随着干旱胁迫程度增加而逐渐下降,这可能是导致干旱胁迫下棉花地上部分茎叶生物量下降的原因。以上结果表明非干旱胁迫下,棉花长势更好,更有利于棉蚜种群增长。

新疆属于典型的灌溉农业,20 世纪 90 年代前棉花种植主要采用漫灌方式,大水漫灌后土壤水分蒸发快、含水量极不稳定,致使棉花植株频繁遭受短期干旱胁迫。90 年代初开始引进并大面积使用覆膜种植及膜下滴灌技术,棉田土壤含水量较为稳定,棉花长势优于漫灌方式下种植的棉花^[38-39]。根据干旱胁迫对植物及害虫影响的活力假说,即害虫更喜欢取食长势较好的植物^[40],同时结合本文研究结果,初步推测随着新疆棉花膜下滴灌技术的推广应用与不断优化,棉田土壤中水分的保持能力逐步增强,这不仅促进新疆棉花健康生长及单产递增,也可能是引起近年来新疆棉蚜发生危害加重的重要原因。

在棉花植株耐旱性评价中,常采用高浓度的 PEG-6000 溶液进行短期处理。如张雪妍等^[8]用 17% PEG-6000 溶液对 3~6 片真叶的棉花幼苗进行 12 h 连续处理,来评价棉花幼苗耐旱性。胡根海等^[16]用 5%、10%、15%、20% PEG-6000 溶液处理长有 3 片真叶的棉花幼苗,7 d 后评价植株抗旱生理指标。我们预试验发现,高于 5% 的 PEG-6000 溶液常显著抑制棉花植株正常生长甚至导致死亡,不适用于棉花植株的长期胁迫处理,不能满足棉蚜等害虫的全生命周期研究及种群动态监测。本试验结果表明,与空白对照相比,1%、3% 和 5% PEG-6000 溶液对棉花叶片相对含水量和棉蚜种群密度产生了显著的梯度效应,特别是 5% PEG-6000 溶液处理既维持了棉花植株生长和棉蚜种群增长,满足了长期性试验的要求,又充分显示了干旱胁迫带来的严重负面影响。马惠等^[13]比较了 0%、2.5% 和 5% PEG-6000 溶液处理下棉花上棉蚜若虫发育速率和成虫产仔量,发现两者随干旱胁迫力度增加而逐步降低,本研究结果与其一致。因此,本研究设置的 1%、3% 和 5% PEG-6000 溶液处理有效反映了轻度、中度、重度干旱胁迫,为后续干旱胁迫下棉花-害虫-天

敌互作关系的长期评价与系统研究奠定了重要基础。

参考文献

- [1] ZHAO Maosheng, RUNNING S W. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009 [J]. *Science*, 2010, 329: 940–943.
- [2] AYUGI B, SHILENJE Z W, BABAOUSMAIL H, et al. Projected changes in meteorological drought over East Africa inferred from bias-adjusted CMIP6 models [J]. *Natural Hazards*, 2022, 113(2): 1151–1176.
- [3] HUBERTY A F, DENNO R F. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis [J]. *Ecology*, 2004, 85(5): 1383–1398.
- [4] GUPTA A, RICO-MEDINA A, CAÑO-DELGADO A I. The physiology of plant responses to drought [J]. *Science*, 2020, 368(6488): 266–269.
- [5] GELY C, LAURANCE S G W, STORK N. How do herbivorous insects respond to drought stress in trees? [J]. *Biological Reviews*, 2019, 95(2): 434–448.
- [6] PARIMALA P, MUTHUCHELIAN K. Physiological response of non-Bt and Bt cotton to short-term drought stress [J]. *Photosynthetica*, 2010, 48(4): 630–634.
- [7] KHAN A, PAN Xudong, NAJEEB U, et al. Coping with drought: stress and adaptive mechanisms, and management through cultural and molecular alternatives in cotton as vital constituents for plant stress resilience and fitness [J/OL]. *Biological Research*, 2018, 51(1): 47. DOI: 10.1186/s40659-018-0198-z.
- [8] 张雪妍, 刘传亮, 王俊娟, 等. PEG 胁迫方法评价棉花幼苗耐旱性研究[J]. *棉花学报*, 2007, 19(3): 205–209.
- [9] 李冬旺, 张永江, 刘连涛, 等. 干旱胁迫对棉花冠层光合、光谱和荧光的影响[J]. *棉花学报*, 2018, 30(3): 242–251.
- [10] ZOU Jie, HU Wei, LI Yuxia, et al. Screening of drought resistance indices and evaluation of drought resistance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2020, 19(2): 495–508.
- [11] EMDEN H F V, HARRINGTON R. *Aphis as crop pest* [M]. 2nd ed. Trowbridge: Cromwell Press, 2017.
- [12] 李国英. 新疆棉花病虫害及其防治[M]. 北京: 中国农业出版社, 2017: 168–181.
- [13] 马惠, 王琦, 赵鸣, 等. 非生物胁迫对棉花次生代谢及棉蚜种群消长的影响[J]. *棉花学报*, 2016, 28(4): 324–330.
- [14] 于显枫, 张绪成, 王红丽. 高浓度 CO₂ 下氮素对小麦叶片干物质积累及碳氮关系的影响[J]. *核农学报*, 2012, 26(7): 1058–1063.
- [15] SHOWLER A T, MORAN P J. Effects of drought stressed cotton, *Gossypium hirsutum* L., on beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) oviposition, and larval feeding preferences and growth [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2003, 29(9): 1997–2010.
- [16] 胡根海, 董娜, 晁毛妮, 等. PEG 模拟干旱胁迫对不同抗逆性棉花的生理特性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2017, 35(5): 223–228.
- [17] MATTSON W J, HAACK R A. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects [J]. *BioScience*, 1987, 37: 110–118.
- [18] RYALLS J M W, MOORE B D, RIEGLER M, et al. Amino acid-mediated impacts of elevated carbon dioxide and simulated root herbivory on aphids are neutralized by increased air temperatures [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 66(22): 613–623.
- [19] LOUDA S M, COLLINGE S K. Plant resistance to insect herbivores: a field test of the environmental stress hypothesis [J]. *Ecology*, 1992, 73(1): 153–169.
- [20] KARLEY A J, DOUGLAS A E, PARKER W E. Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2002, 205(19): 3009–3018.
- [21] 祝愿, 王梦馨, 崔林, 等. 基于 EPG 技术分析杭菊两主栽品种对三种菊蚜抗性及其相关抗性物质[J]. *植物保护学报*, 2019, 46(2): 425–433.
- [22] WOLLENWEBER E. Exudate flavonoids in higher plants of arid regions [J]. *Plant Systematics Evolution*, 1985, 150: 83–88.
- [23] XIE Haicui, SHI Jianqin, SHI Fengyu, et al. Aphid fecundity and aphid defenses in wheat exposed to a combination of heat and drought stresses [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(9): 2713–2722.
- [24] IBRAHIM W, ZHU Yaming, CHEN Yu, et al. Genotypic differences in leaf secondary metabolism, plant hormones and yield under alone and combined stress of drought and salinity in cotton genotypes [J]. *Physiologia Plantarum*, 2019, 165(2): 343–355.
- [25] HATIER J H, FAVILLE M J, HICKEY M J, et al. Plant vigour at establishment and following defoliation are both associated with responses to drought in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(20): 5823–5834.
- [26] LEYBOURNE D J, PREEDY K F, VALENTINE T A, et al. Drought has negative consequences on aphid fitness and plant vigor: insights from a meta-analysis [J]. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(17): 11915–11929.
- [27] SWATI Z A, IMTIAZ M, ALI S, et al. Effect of moisture stress on leaf water potential and relative leaf water content in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 2000, 3(1): 87–90.
- [28] SELEIMAN M F, AI-SUHAIBANI N, ALI N, et al. Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects [J/OL]. *Plants-Basel*, 2021, 10(2): 259. DOI: 10.3390/plants10020259.
- [29] SUN Yucheng, GUO Huijuan, YUAN Liang, et al. Plant stomatal closure improves aphid feeding under elevated CO₂ [J]. *Global Change Biology*, 2015, 21: 2739–2748.

- [30] GUO Huijuan, SUN Yucheng, PENG Xinhong, et al. Up-regulation of abscisic acid signaling pathway facilitates aphid xylem absorption and osmoregulation under drought stress [J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(3): 681–693.
- [31] 李芳兰, 包维楷, 吴宁. 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应[J]. 生态学报, 2009, 29(10): 5406–5415.
- [32] LAMA A D, KLEMOLA T, TYYSTJÄRVI E, et al. Physiological and compensatory growth responses of *Jatropha curcas* (L.) seedlings to simulated herbivory and drought stress [J]. South African Journal of Botany, 2019, 121: 486–493.
- [33] 王娟, 危常州, 朱金龙, 等. 不同生育期干旱胁迫对棉花叶片生理指标及生物量的影响[J]. 新疆农业科学, 2014, 51(4): 596–604.
- [34] 刘杜玲, 刘淑明. 不同花椒品种抗旱性比较研究[J]. 干旱地区农业研究, 2010, 28(6): 183–188.
- [35] 何玮, 秦晓鹏, 徐远东. PEG 干旱胁迫对红三叶抗性生理生化指标的影响研究[J]. 中国农学通报, 2013, 29(5): 5–10.
- [36] IWAYA-INOUE M, SAKURAI M, UEMURA M. Survival strategies in extreme cold and desiccation [M]// AGURLA S, GAHIR S, MUNEMASA S, et al. Mechanism of stomatal closure in plants exposed to drought and cold stress. Boston, MA: Springer, 2018: 215–232.
- [37] GUHA A, SENGUPTA D, REDDY A R. Polyphasic chlorophyll α fluorescence kinetics and leaf protein analyses to track dynamics of photosynthetic performance in mulberry during progressive drought [J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2013, 119: 71–83.
- [38] 马富裕, 周治国, 郑重, 等. 新疆棉花膜下滴灌技术的发展与完善[J]. 干旱地区农业研究, 2004, 22(3): 202–207.
- [39] 苏芸. 新疆农业高效节水灌溉技术选择研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2013.
- [40] PRICE P W. The plant vigor hypothesis and herbivore attack [J]. Oikos, 1991, 62: 244–251.
- (责任编辑: 杨明丽)
- ~~~~~
- (上接 186 页)
- [32] CHEN Anqi, ZHANG Huihui, SHAN Tisheng, et al. The overexpression of three cytochrome P450 genes CYP6CY14, CYP6CY22 and CYP6UN1 contributed to metabolic resistance to dinotefuran in melon/cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover [J/OL]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2020, 167: 104601. DOI: 10.1016/j.pestbp.2020.104601.
- [33] ULLAH F, GUL H, TARIQ K, et al. Functional analysis of cytochrome P450 genes linked with acetamiprid resistance in melon aphid, *Aphis gossypii* [J/OL]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2020, 170: 104687. DOI: 10.1016/j.pestbp.2020.104687.
- [34] ZENG Xiaochun, PAN Yiou, SONG Jiaobao, et al. Resistance risk assessment of the ryanoid anthranilic diamide insecticide cyantraniliprole in *Aphis gossypii* Glover [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2021, 69(21): 5849–5857.
- [35] ZENG Xiaochun, PAN Yiou, TIAN Fayi, et al. Functional validation of key cytochrome P450 monooxygenase and UDP-glycosyltransferase genes conferring cyantraniliprole resistance in *Aphis gossypii* Glover [J/OL]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2021, 176: 104879. DOI: 10.1016/j.pestbp.2021.104879.
- [36] WANG Li, CUI Li, WANG Qinqin, et al. Sulfoxaflor resistance in *Aphis gossypii*: resistance mechanism, feeding behavior and life history changes [J]. Journal of Pest Science, 2022, 95(2): 811–825.
- [37] HESLER L S, CHIOZZA M V, O'NEAL M E, et al. Performance and prospects of *Rag* genes for management of soybean aphid [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2013, 147(3): 201–216.
- [38] CHOVELON V, FERICHE-LINARES R, BARREAU G, et al. Building a cluster of *NLR* genes conferring resistance to pests and pathogens: the story of the *Vat* gene cluster in cucurbits [J/OL]. Horticulture Research, 2021, 8: 72. DOI: 1038/s41438-021-00507-0.
- [39] MANDRIOLI M, SALVATORE D, FERRARI A, et al. Comparative analysis of intra-and inter-specific genomic variability in the peach potato aphid, *Myzus persicae* [J/OL]. Insects, 2019, 10(10): 368. DOI: 10.3390/insects10100368.
- [40] SINGH K S, CORDEIRO E M G, TROCZKA B J, et al. Global patterns in genomic diversity underpinning the evolution of insecticide resistance in the aphid crop pest *Myzus persicae* [J/OL]. Communications Biology, 2021, 4: 847. DOI: 10.1038/s42003-021-02373-x.
- [41] MORALES-HOJAS R, GONZALEZ-URIARTE A, ALVIRA IRAIZOZ F, et al. Population genetic structure and predominance of cyclical parthenogenesis in the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* in England [J]. Evolutionary Applications, 2020, 13(5): 1009–1025.
- [42] COATES B S, HOHENSTEIN J D, GIORDANO R, et al. Genome scan detection of selective sweeps among biotypes of the soybean aphid, *Aphis glycines*, with differing virulence to resistance to *A. glycines*(*Rag*) traits in soybean, *Glycine max* [J/OL]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2020, 124: 103364. DOI: 10.1016/j.ibmb.2020.103364.
- [43] NAUEN R, BASS C, FEYEREISEN R, et al. The Role of cytochrome P450s in insect toxicology and resistance [J]. Annual Review of Entomology, 2022, 67: 105–124.
- [44] MANICARDI G C, NARDELLI A, MANDRIOLI M. Fast chromosomal evolution and karyotype instability: recurrent chromosomal rearrangements in the peach potato aphid *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae)[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2015, 116(3): 519–529.
- (责任编辑: 杨明丽)