

Antybioza i tolerancja jako mechanizmy obronne  
pszenżyta jarego w stosunku do mszycy zbożowej  
(*Sitobion avenae* F.)

Antibiosis and tolerance main defence mechanisms  
of spring triticale against the grain aphid (*Sitobion avenae* F.)

Jolanta CUDZIŁO-ABRAMCZUK, Paweł CZERNIEWICZ,  
Grzegorz CHRZANOWSKI\*

Uniwersytet Przyrodniczo-Humanistyczny w Siedlcach, Katedra Biochemii i Biologii  
Molekularnej, ul. B. Prusa 14, 08-110 Siedlce; e-mail: grzegorzcz@uph.edu.pl

**ABSTRACT:** It was confirmed during laboratory tests that two cultivars of spring triticale (Kargo and Migo) developed the highest level of antibiosis against *Sitobion avenae*, whereas the lowest one was found for Gabo seedlings. Values of daily fecundity (DF) and intrinsic rate of natural increase (rm) were significantly higher for aphids developed on the susceptible cultivar Gabo. Field experiments have shown that cultivars with lower level of antibiosis (Gabo and Mieszko) evolved a stronger ability to recovery of plant injuries and reduction of yield loss caused by the grain aphid. On the other hand, we have found lack differences in density of *S. avenae* migrantes on the tested cultivars. Thus, these results demonstrate that plants of spring triticale develop two mechanisms of resistance against aphids: antibiosis and tolerance.

**KEY WORDS:** demographic parameters, tolerance indices, spring triticale, *Sitobion avenae*.

## Wstęp

Koegzystencja roślin i owadów, w której następują ewolucyjne przystosowania trwa od milionów lat. W następstwie tych oddziaływań obserwowane jest wytwarzanie mechanizmów odpornościowych u roślin, które atakowane były przez owady. Z kolei owady żerujące na roślinach uruchamiają procesy adaptacyjne mające na celu przewyciężenie nowych barier obronnych tych roślin (PRICE i in. 2011).

Spośród owadów, pluskwiaki (Hemiptera) stanowią jedną z ważniejszych grup szkodników roślin, a wśród nich zwłaszcza mszyce o kłująco-

ssącym aparacie gębowym przyczyniają się do poważnych strat ekonomicznych, jak i obniżenia walorów estetycznych roślin, na których występują (VON DOLHEN i MORAN 2000). Owady te, żerując w elementach floemu, wysysają asymilaty i wprowadzają toksyny modyfikujące metabolizm roślin, przez co powodują szkodliwość bezpośrednią. Ponadto, są one wektorami wirusów, m.in. wirusa żółtej karłowatości jęczmienia BYDV (BRAULT i in. 2007). Mszyce zbożowe, a wśród nich mszyca zbożowa (*Sitobion avenae* F.), redukują liczbę ziarniaków w kłosie, obniżają masę kłosa, jak również pogarszają wartość odżywczą białka (HU i in. 2016).

Obecnie na świecie, zastosowanie syntetycznych insektycydów stanowi najpowszechniej stosowaną metodę ochrony roślin przed tymi szkodnikami. Jednak skutki uboczne związane ze stosowaniem insektycydów przewyższają korzyści wynikające z ograniczenia populacji tych szkodliwych owadów. Zwłaszcza w okresie, kiedy świadomość proekologiczna populacji ludzi ulega znacznemu wzrostowi, a regulacje prawne wielu krajów, w tym Unii Europejskiej (załącznik III do Dyrektywy 2009/128/WE), wymagają stosowania tzw. integrowanych metod ochrony roślin (ang. Integrated Pest Management, IPM). Uważa się, że wprowadzenie do agrotechniki zbóż odmian odpornych na owady niesie za sobą korzyści nie tylko ekonomiczne, ale jest również przyjazne dla środowiska i zgodne z zaleceniami IPM (DOGIMONT i in. 2010).

Sklassyfikowane zostały trzy główne mechanizmy odporności roślin w stosunku do owadów. Antybioza to niekorzystne oddziaływanie roślin na owady, manifestujące się ograniczeniem ich wzrostu, rozwoju i płodności. Antyksenozoza, inaczej niepreferencja, wynika z wyboru niewłaściwego żywiciela przez owady, w następstwie czego owad poszukuje nowej rośliny i dokonuje zmiany żywiciela. Trzeci mechanizm – tolerancja, związany jest natomiast ze zdolnością roślin do minimalizowania uszkodzeń powodowanych przez fitofagi (SMITH i CHUANG 2014).

Pszenżyto ( $\times$ Triticosecale Wittm. ex A. Camus) jest mieszańcem międzygatunkowym pszenicy (*Triticum* sp.) i żyta (*Secale* sp.). Jest to zboże o bardzo dużym znaczeniu gospodarczym nie tylko w Polsce, ale i na świecie. Charakteryzuje się wysoką zawartością białka, jak również lepszym niż w pszenicy składem aminokwasowym (JAŚKIEWICZ 2009). Prowadzone są ponadto prace nad możliwością wykorzystania pszenżyta do celów spożywczych (PEÑA 2004).

Celem prezentowanej pracy było: (a) określenie poziomu antybiozy i tolerancji wybranych pięciu odmian pszenżyta jarego (Gabo, Kargo,

Migo, Mieszko i Wanad) w stosunku do mszycy zbożowej (*Sitobion avenae* F.); (b) ocena możliwości zastosowania testów entomologicznych w doborze odmian pszenżyta odznaczających się podwyższonym poziomem mechanizmów odpornościowych.

## **Materialy i metody**

### **Liczebność populacji mszycy zbożowej**

Liczebność migrantek mszycy zbożowej na wybranych odmianach pszenżyta jarego (Migo, Kargo, Wanad, Mieszko i Gabo) określono w sezonach 2011-2013 według metody WRATTENA i in. (1979) oraz LYKOURESSISA (1984). W tym celu, w fazie liścia flagowego (G.S. 39) określono liczbę mszyc występujących na losowo wybranych 25 źdźbłach testowanych odmian pszenżyta oraz oszacowano procent roślin zasiedlonych przez ten gatunek mszycy.

### **Antybiotyczne oddziaływanie**

Testy antybiotycznego oddziaływania badanych odmian pszenżyta w stosunku do mszycy zbożowej (*Sitobion avenae* F.) przeprowadzono w pokoju hodowlanym Katedry Biochemii i Biologii Molekularnej, w kontrolowanych warunkach temperatury (24/18°C, dzień/noc), fotoperiodu (16/8h – dzień/noc) oraz wilgotności względnej 65%.

Na 10 siewek pszenżyta jarego w fazie pierwszego liścia (G.S. 11) naniesiono bezskrzydłe samice mszycy zbożowej (1 samicę na 1 siewkę), po czym rośliny z mszycami zaizolowano za pomocą pleksiglasowego izolatora w kształcie walca (ID 10×40 cm), posiadającego otwory wentylacyjne. Po urodzeniu potomstwa, na każdej siewce pozostawiono po jednej larwie, pozostałe larwy i samice delikatnie usunięto. Obserwacje prowadzono każdego dnia, notując liczbę samic i urodzonych larw. Od chwili uzyskania dojrzałości przez *S. avenae*, nowo urodzone larwy były każdego dnia delikatnie usuwane. Na podstawie przeprowadzonych obserwacji sporządzono tabele życiowe dla mszycy zbożowej, w oparciu o które wyznaczone zostały parametry: okres prerreprodukcyjny (PRP), płodność dzienna samic (DF) i wrodzone tempo wzrostu populacji (rm) (BIRCH 1948):

$$\sum l_x \times m_x \times e^{-r_m x} = 1$$

Gdzie,  $l_x$  – liczba żywych samic w czasie  $x$ , jako ułamek początkowej ich liczby,  $m_x$  – liczba urodzonych larw w czasie  $x$  w przeliczeniu na jedną samicę,  $x$  – czas obserwacji.

### Poziom tolerancji

Określenie stopnia tolerancji badanych odmian pszenżyta jarego na żerowanie mszycy zbożowej przeprowadzono w warunkach polowych w latach 2011-2013. W tym celu na 10 kłosów każdej z badanych odmian pszenżyta w fazie pełni kłoszenia (G.S. 55) nanoszono po 5 bezskrzydłych samic mszycy zbożowej. Kłosa z mszycami oznaczono jako zasiedlone, równocześnie wybrano po 10 kłosów wolnych od mszyc, które oznaczono jako kontrolne. Kłosa kontrolne i zasiedlone przez mszyce zaizolowano izolatorami przygotowanymi z gazy młyńskiej. W fazie środkowej dojrzałości mleczej (G.S. 75) określono liczbę mszyc na zaizolowanych kłosach, które w końcowym etapie badań posłużyły do wyznaczenia wskaźników tolerancji. W fazie dojrzałości pełnej (G.S. 89), suche kłosa zebrano, zważono i obliczono wskaźniki tolerancji: indeks wagowy (WI), relatywną zmianę masy roślin (DWT) oraz indeks tolerancji (TI) (BRAMEL-COX i in. 1988; REESE i in. 1994).

$$WI = \frac{W_C - W_T}{GB} \times 100$$

$$DWT = \frac{W_C - W_T}{W_C} \times 100$$

$$TI = \frac{\frac{W_C - W_T}{W_C}}{GB} \times 100$$

Gdzie:  $W_C$  – masa kłosów kontrolnych;  $W_T$  – masa kłosów zasiedlonych;  $GB$  – liczba mszyc określonych na kłosach w fazie dojrzałości mleczej (G.S. 75).

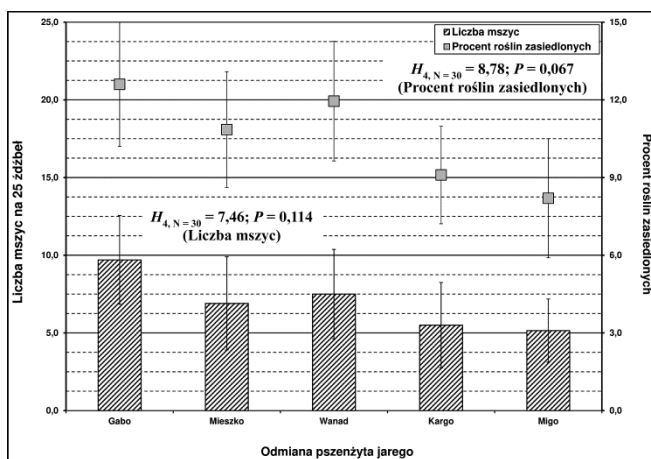
### Analiza statystyczna

Testy antybiotycznego oddziaływania badanych odmian pszenżyta w stosunku do mszycy zbożowej wykonano w 10 powtórzeniach. Poziom zdolności regeneracyjnej (tolerancji) odmian pszenżyta jarego na żerowanie mszycy zbożowej wykonano w dwóch sezonach wegetacyjnych, każdorazowo na dziesięciu kłosach. Wartości parametrów demograficznych (PRP, DF i rm) dla mszycy zbożowej żerującej na pięciu odmianach pszenżyta oraz wartości indeksu wagowego, względnej zmiany masy kłosów i indeksu tolerancji wyrażono, jako średnia arytmetyczna  $\pm$  odchylenie standardowe. Celem weryfikacji różnicowania liczebności uskrzydłonych samic *S. avenae* i procentu roślin zasiedlonych przez migrantki tej mszycy oraz parametrów demograficznych i wskaźników tolerancji wykonano test Kruskala-Wallisa (nieparametryczny odpowiednik analizy ANOVA). Istotność różnic między średnimi szacowano za pomocą post-hoc testu Scheffego przyjmując poziom istotności przy  $P < 0,05$ .

Wszystkie analizy statystyczne przeprowadzono z wykorzystaniem pakietu Dell Statistica ver. 13.1 (DELL INC. 2016).

## Wyniki i dyskusja

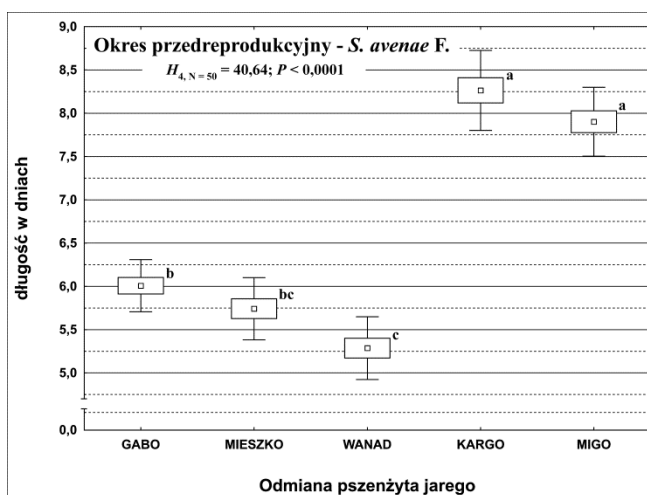
Przeprowadzone obserwacje dotyczące liczebności migrantek mszycy zbożowej oraz procentu roślin przez nie zasiedlonych wykazały, że badane odmiany różniły się poziomem zasiedlenia w bardzo nieznacznym stopniu (Ryc. 1). Obliczenia z wykorzystaniem testu Kruskala-Wallisa nie wykazały różnic istotnych statystycznie w poziomie migrantek na badanych roślinach. Mimo, że liczebność migrantek *S. avenae* była niemal dwukrotnie wyższa na odmianie Gabo w porównaniu z Kargo czy Migo, nie były to różnice istotne statystycznie. Również procent roślin zasiedlonych, chociaż był najwyższy w przypadku odmiany Gabo, nie różnił się od tego parametru na pozostałych odmianach. Można więc przypuszczać, że w przypadku odmian pszenżyta jarego, mechanizm niepreferencji wykorzystywany jest przez te rośliny w nieznacznym stopniu. CIEPIELA i in. (2001) wykonując badania na pszenżycie jarym stwierdzili, że rośliny tego gatunku zboża były w podobnym stopniu zasiedlane przez migrantki mszycy zbożowej. Z drugiej strony CHRZANOWSKI (2013) prowadząc obserwacje na pszenżycie ozimym dowiódł, że w początkowym okresie rozwoju populacji mszyc na pszenżycie ozimym występowanie fitofagów jest na dość podobnym poziomie. Różnice w liczebności i stopniu zasiedlenia roślin pszenżyta zaczynają być widoczne w późniejszym



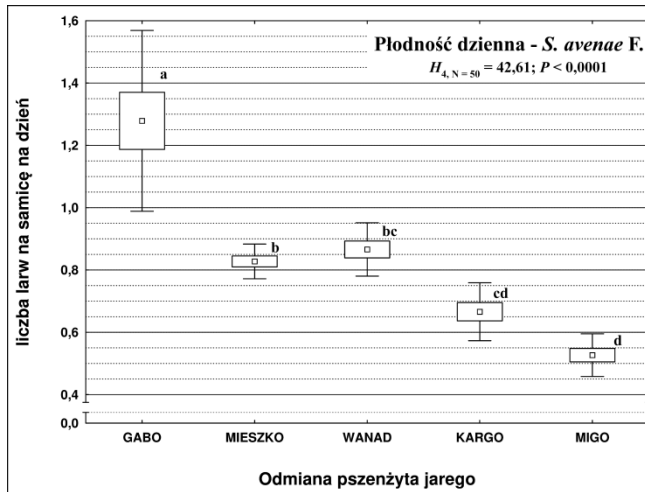
Ryc. 1

okresie, kiedy pojawia się znaczna liczba osobników młodych świadcząca, szczególnie w przypadku odmian podatnych, o wysokiej płodności samic. To z kolei sugeruje, że o intensywności rozwoju populacji mszycy decyduje przede wszystkim obecność i odpowiedni poziom niezbędnych składników pokarmowych w diecie, a zatem oddziaływanie samych roślin i ich właściwości antybiotyczne.

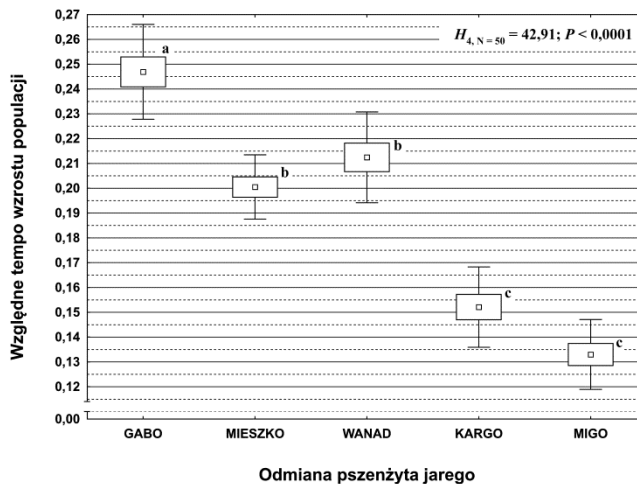
Na podstawie wykonanych testów entomologicznych wykazano, że larwy mszycy zbożowej najszybciej osiągały dojrzałość na siewkach odmiany Wanad, po ok. 5 dniach, nieco później na odmianach Mieszko i Gabo, natomiast okres prereprodukcyjny larw *S. avenae* żerujących na roślinach odmian Kargo i Migo wynosił powyżej 7,5 dnia (Ryc. 2). Pomimo tego, że samice *S. avenae* na odmianie Wanad najszybciej osiągały dojrzałość płciową, dwa pozostałe parametry antybiotycznego oddziaływania testowanych odmian na mszycę zbożową, płodność dzienna (DF) oraz wrodzone tempo wzrostu populacji (rm) wskazują, że na odmianie Gabo rozwój owadów był najintensywniejszy (Ryc. 3 i 4). Samice *S. avenae* rozwijające się na odmianie Gabo rodziły średnio w ciągu dnia powyżej 1,2 larwy, a relatywny wskaźnik wzrostu (rm) wynosił ok. 0,25. Wskaźniki te były najwyższe dla tej odmiany w porównaniu z pozostałymi odmianami pszenżyta jarego. Na odmianach Kargo i Migo, które odznaczały się najniższym poziomem antybiozy, płodność samic była dwukrotnie niższa niż na odmianie Gabo. Również, główny wskaźnik antybiozy – względne tempo wzrostu populacji było prawie dwa razy niższe dla samic żerujących na tych odpornych odmianach.



Ryc. 2



Ryc. 3



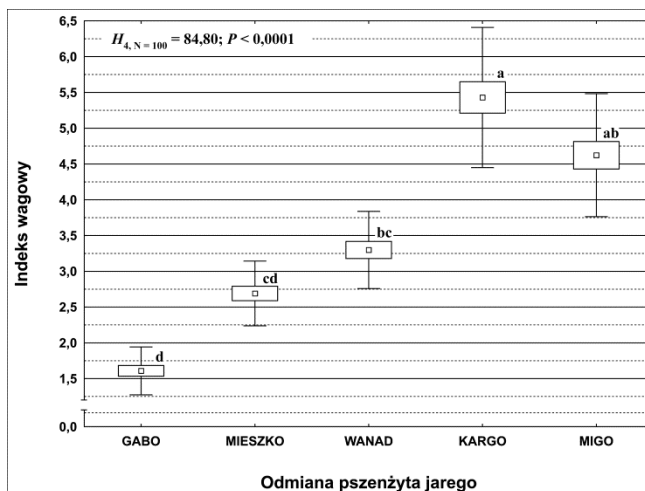
Ryc. 4

Można, więc przypuszczać, że z dwóch mechanizmów odporności, które skierowane są na modyfikowanie zachowania i hamowanie rozwoju owadów – antyksenozę i antybiozę, to raczej ten drugi decyduje o procesach obronnych pszenżyta jarego skierowanych przeciwko mszycy zbożowej.

Niektórzy autorzy (KLINGLER i in. 1998, KLINGLER i in. 2005, KALOSHIAN in. 2000) sugerują jednak, że redukcja potencjału biotycznego u mszyc, wiązana wcześniej z antybiozą, może wynikać ze zmian w zachowaniu owadów, czyli z antyksenozy. Dowodzą oni, że mszyce: ogórkowa (*Aphis gossypii* GLOVER), smugowa (*Macrosiphum euphorbiae* THOMAS),

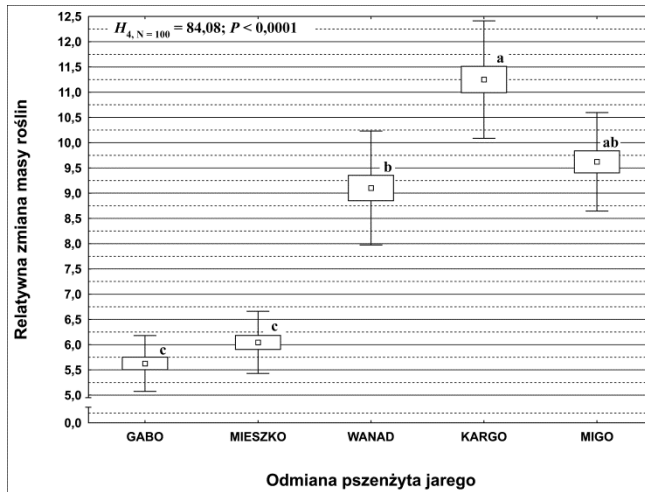
czy *Acyrtosiphon kondoi* (SHINJI), żerujące na względnie odpornych roślinach melona, pomidorów i lucerny pobierały znacznie mniej soku floemowego. Z drugiej jednak strony, mszyce przeniesione z żywiciela o bardzo dobrych właściwościach pokarmowych na żywicieli wtórnych o podwyższonej odporności uruchamiały mechanizmy adaptacyjne, natomiast nie poszukiwały kolejnych żywicieli o lepszych parametrach pokarmowych (ŁUKASIK i GOŁAWSKA 2013, DURAK i in. 2018).

Prezentowane w tej pracy wyniki badań wskazują ponadto, że rośliny, oprócz niekorzystnego oddziaływania na owady, dysponują mechanizmem tolerancji, który pozwala im na przewyciężanie warunków stresowych, jakimi są żerujące owady. Stwierdzono, że spośród badanych odmian najniższymi wskaźnikami tolerancji (Ryc. 5-7) charakteryzowała się odmiana Gabo, a zatem odmiana ta została sklasyfikowana jako najbardziej tolerancyjna na żerowanie mszycy zbożowej. Należy jednak dodać, że również dla odmiany Mieszko wyliczone zostały bardzo niskie wskaźniki opisujące tolerancję. Ponieważ indeksy wagowe oraz indeks tolerancji oszacowane dla odmian Gabo i Mieszko nie wykazywały różnic istotnych statystycznie, należy więc przyjąć, że poziom tego mechanizmu odpornościowego dla tych dwóch odmian był zbliżony i wyższy niż w odmianach: Kargo, Migo i Wanad. Obliczone wskaźniki dowodzą, że rośliny odmian tolerancyjnych charakteryzowały się niskim ubytkiem masy kłosów w następstwie żerowania mszyc, mimo relatywnie większej liczby owadów, w porównaniu do odmian oddziałujących antybiotycznie.

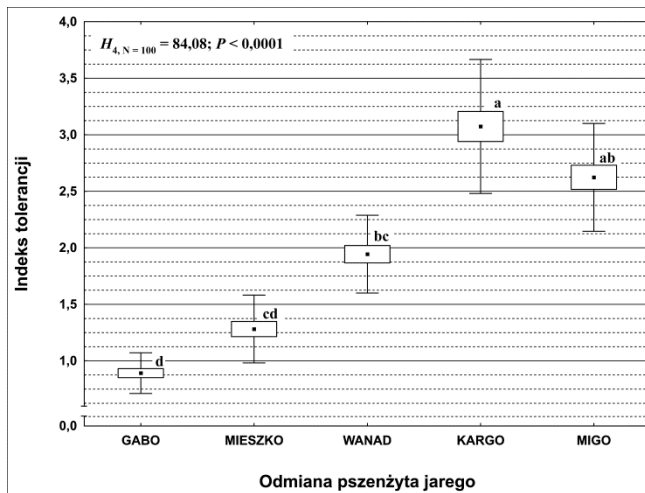


Ryc. 5





Ryc. 6



Ryc. 7

Wyniki uzyskane w prezentowanej pracy są zgodne z wcześniejszymi obserwacjami CIEPIELI i in. (1999), którzy stwierdzili, że odmiany pszenżyta ozimego o wysokim stopniu antybiozy odznaczały się bardzo niskim poziomem tolerancji. Jak podkreślają FLINN i in. (2001) oraz MILLER i in. (2003), mechanizm tolerancji powinien być istotnym i poszukiwanym komponentem odporności roślin na mszyce. Powoduje on bowiem, że próg szkodliwości ekonomicznej ulega podwyższeniu, zatem istnieje możliwość obniżenia lub całkowitego wyeliminowania ochrony chemicznej roślin. Z drugiej strony, rośliny takie nie muszą utrzymywać na wysokim

poziomie konstytutywnych mechanizmów obronnych, które wymagają kosztocłonnych przemian biochemicznych. Mogą natomiast uruchamiać odpowiednią do poziomu zasiedlenia antybiozę indukowaną (CHRZANOWSKI 2013), lub jak wykazali CZERNIEWICZ i in. (2017) biosynteżować związki chemiczne, które obniżają niekorzystny wpływ owadów.

Podsumowując otrzymane wyniki należy stwierdzić, że prowadzenie polowych obserwacji entomologicznych połączonych z testami laboratoryjnymi stanowi ważne narzędzie w selekcji odmian o optymalnej odporności na owady.

## SUMMARY

Plant resistance to pest insects is a dynamic system of the mutual dependences between nutrition requirements of the insects and plant defence potential towards their attack. Three types of resistance to arthropods are commonly referred to plant – insect interactions: antibiosis, antixenosis or non-preference and tolerance. In this work, we examined the level of antibiosis and tolerance within fifth spring triticale cultivars in relation to the grain aphid, using conventional entomological tests. It was confirmed during laboratory tests that two cultivars of spring triticale (Kargo and Migo) developed the highest level of antibiosis against *Sitobion avenae*, the lowest one was found for Gabo seedlings. Values of daily fecundity (DF) and intrinsic rate of natural increase (rm) were significantly higher for aphids developed on the susceptible cultivar Gabo. Field experiments have shown that cultivars with lower level of antibiosis (Gabo and Mieszko) evolved a stronger ability to recovery of plant injuries and reduction of yield loss caused by the grain aphid. On the other hand, we have found lack differences in density of *S. avenae* migrantes on the tested cultivars. Thus, these results demonstrate that plants of spring triticale develop two mechanisms of resistance against aphids: antibiosis and tolerance. Moreover, its suggest that entomological test are a useful tool for examination of the plant resistance level towards aphids.

## PIŚMIENNICTWO

- BIRCH L.C. 1948: The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology*, **17**: 15-26.
- BRAMEL-COX P.J., DIXON A.G.O., REESE J.C., HARVEY T.L. 1986: New approaches to the identification and development of sorghum germplasm resistant to the biotype E greenbug. *Proc. 41st Annual Corn and Sorghum Research Conference*, 1-16.
- BRAULT V., HRRBACH E., REINBOLD C. 2007: Electron microscopy studies on luteovirid transmission by aphids. *Micron*, **38**: 302-312.
- CHRZANOWSKI G. 2013: Porównanie indukowanych mechanizmów obronnych pszenżyta ozimego wywołanych żerowaniem mszycy zbożowej (*Sitobion avenae* F.) i skrzy-

- pionki zbożowej (*Oulema melanopus* L.). Rozprawa Naukowa Nr 122. Wyd. UPH w Siedlcach. 120 ss.
- CIEPIELA A.P., SEMPRUCH C., SPRAWKA I., CHRZANOWSKI G. 1999: Evaluation of antibiotic properties and tolerance of winter triticale cultivars to grain aphid in Central-Eastern Poland. *Aphids and Other Homopterous Insects*, **7**: 187-193.
- CIEPIELA A.P., CHRZANOWSKI G., CHOŁUJ A. 2001: The level of selected pigments in the spring triticale as an indicator of antixenosis against the grain aphid (*Sitobion avenae* F., Homoptera: Aphididae). *Aphids and Other Homopterous Insects*, **8**: 239-244.
- CZERNIEWICZ P., SYTYKIEWICZ H., DURAK R., BOROWIAK-SOBKOWIAK B., CHRZANOWSKI G. 2017: Role of phenolic compounds during antioxidative responses of winter triticale to aphid and beetle attack. *Plant Physiology and Biochemistry*, **118**: 529-540.
- DELL INC. 2016: Dell Statistica (data analysis software system), version 13. software.dell.com.
- DOGIMONT C., BENDAHMANE A., CHOVELON V., BOISSOT N. 2010: Host plant resistance to aphids in cultivated crops: Genetic and molecular bases, and interactions with aphid populations. *Comptes Rendus Biologies*, **333** (6-7): 566-573.
- DURAK R., Molon M., Durak T., Chrzanowski G. 2018: The enzymatic markers of the adaptation of *Cinara tujafilina* to changing the host plant. *Ethology Ecology & Evolution*, <https://doi.org/10.1080/03949370.2017.1409272>.
- FLINN M., SMITH C.M., REESE J.C., GILL B. 2001: Categories of resistance to greenbug (Homoptera: Aphididae) biotype I in *Aegilops tauschii* germplasm. *Journal of Economic Entomology*, **94**: 558-563.
- HU X.S., LIU Y.J., WANG Y.H., WANG Z., YU X.L., WANG B., ZHANG G.S., LIU X.F., HU Z.Q., ZHAO H.Y., LIU T.X. 2016: Resistance of Wheat Accessions to the English Grain Aphid *Sitobion avenae*. *PLoS ONE*, **11** (6): e0156158.
- JAŚKIEWICZ B. 2009: Czynniki decydujące o regionalnym zróżnicowaniu produkcji pszenżyta w Polsce. *Fragmenta Agronomica*, **26** (2): 72-80.
- KALOSHIAN I., KINSEY M.G., WILLIAMSON V.M., ULLMAN D.E. 2000: Mi-mediated resistance against the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphididae) limits sieve element ingestion. *Environmental Entomology*, **29** (4): 690-695.
- KLINGLER J., POWELL G., THOMPSON G. A., ISAACS R. 1998: Phloem specific aphid resistance in *Cucumis melo* line AR 5: effects on feeding behaviour and performance of *Aphis gossypii*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **86**: 79-88.
- KLINGLER J., CREASY R., GAO L., NAIR R.M., CAIX A.S., JACOB H.S., EDWARDS O.R., SINGH K.B. 2005: Aphid resistance in *Medicago truncatula* involves antixenosis and phloem-specific, inducible antibiosis, and maps to a single locus flanked by NBS-LRR resistance gene analogs. *Plant Physiology*, **137**: 1445-1455.
- LYKOURESSIS D. 1984: A comparative study of different aphid population parameters in assessing resistance in cereals. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **97**: 77-84.
- ŁUKASIK I., GOŁAWSKA S. 2013: Effect of host plant on levels of reactive oxygen species and antioxidants in the cereal aphids *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi*. *Biochemical Systematics and Ecology*, **51**: 232-239.

- MILLER H.R., RANDOLPH T.L., PEAIRS F.B. 2003: Categories of resistance at four growth stages in three wheats resistant to the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, **96**: 673-679.
- PEÑA R.J. 2004: Food uses triticale (ss. 37-48). [W:] M. Mergoum i H. Gomez-Macpherson (red.): *Triticale improvement and production*. FAO Plant Production and Protection 179. FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS, Rzym, 172 ss.
- PRICE P.W., DENNO R.F., EUBANKS M.D., FINKE D.L., KAPLAN I. 2011: *Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities*. Cambridge University Press, Cambridge. 816 ss.
- REESE J.C., SCHWENKE J.R., LAMONT P.S., ZEHR D.D. 1994: Importance and quantification of plant tolerance in crop pest management programs for aphids: greenbug resistance in sorghum. *Journal of Agricultural Entomology*, **11**: 255-270.
- SMITH C.M., CHUANG W.P. 2014: Plant resistance to aphid feeding: behavioral, physiological, genetic and molecular cues regulate aphid host selection and feeding. *Pest Management Science*, **70** (4): 528-540.
- VON DOHLEN C.D., MORAN N.A. 2000: Molecular data support a rapid radiation of aphids in the Cretaceous and multiple origins of host alternation. *Biological Journal of the Linnean Society* **71** (4): 689-717.
- WRATTEN S.D., LEE G., STEVENS D.J. 1979: Duration of cereal aphid population and the effects on wheat yield and quality. Proc. 1979 British Crop Protection Conference – Pests and Diseases: 1-8.