



刘利, 鄧军锐, 岳文波, 谢文, 张涛. 西花蓟马 P450 基因在继代适应菜豆植株中的应答反应 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (2): 426–433.

西花蓟马 P450 基因在继代适应 菜豆植株中的应答反应

刘 利, 鄧军锐*, 岳文波, 谢 文, 张 涛

(贵州大学昆虫研究所, 贵州省山地农业病虫害重点实验室, 贵阳 550025)

摘要: 菜豆是西花蓟马的重要寄主, 但西花蓟马对豆荚的嗜食性高于叶片。为探讨西花蓟马在适应菜豆植株过程中 P450 基因的应答反应, 利用实时荧光定量 PCR 技术检测了西花蓟马从菜豆豆荚转换到菜豆植株后 F_1 、 F_2 和 F_3 三个世代 2 龄若虫和成虫体内 9 个 P450 基因相对表达量的变化。结果表明, 西花蓟马 2 龄若虫体内 *CYP4-1*、*CYP4-2*、*CYP4-3* 和 *CYP6-4* 的表达量在转换到菜豆植株后 F_1 代显著升高, 然后下降; 而 *CYP4-4* 和 *CYP6-2* 的表达量到 F_3 代才显著上升; *CYP6-1* 的表达量只有在 F_2 代显著下降, 仅为对照的 42.21%, 其余世代下和对照均无显著差异; *CYP4-5* 和 *CYP6-3* 的表达量在不同世代均显著低于对照。对于成虫而言, *CYP4-4*、*CYP4-5* 和 *CYP6-4* 的表达量在转换到菜豆植株 F_1 后显著上升, 分别是对照的 2.28 倍、1.40 倍和 1.31 倍; *CYP6-1*、*CYP6-2*、*CYP6-3* 的表达量在 F_1 代开始下降, 而 *CYP4-1*、*CYP4-2*、*CYP4-3* 的表达量在 F_2 代才开始下降。在同一个世代下, 西花蓟马 2 龄若虫与成虫体内 P450 基因表达量不完全相同, 除 *CYP4-2* 的表达量在 F_1 和 F_3 代, 以及 *CYP4-4*、*CYP4-5* 和 *CYP6-3* 的表达量在 F_1 代两个虫态间差异不显著外, 其余情况下均是 2 龄若虫的表达量高于成虫的。结果说明西花蓟马通过调节 P450 基因适应菜豆植株, 其表达量与其取食的世代和虫态相关。

关键词: 西花蓟马; 寄主适应; 解毒酶; 细胞色素 P450

中图分类号: Q963; S433.89

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2020) 02-0426-08

The response of P450 genes in *Frankliniella occidentalis* in the succession adaptation to kidney bean plant

LIU Li, ZHI Jun-Rui*, YUE Wen-Bo, XIE Wen, ZHANG Tao (Guizhou Key Laboratory for Agricultural Pest Management of the Mountainous Region, Institute of Entomology, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract: Kidney bean is the host plant of *Frankliniella occidentalis*, and *F. occidentalis* prefers bean pod to leave. Real-time quantitative PCR was used to detect the relative expression level of P450 genes (*CYP4-1*, *CYP4-2*, *CYP4-3*, *CYP4-4*, *CYP4-5*, *CYP6-1*, *CYP6-2*, *CYP6-3* and *CYP6-4*) in 2nd instar nymph and adult of *F. occidentalis* at F_1 , F_2 and F_3 respectively after thrips were transferred from kidney bean pod to bean plant. The results showed that the expression levels of *CYP4-1*, *CYP4-2*, *CYP4-3* and *CYP6-4* in 2nd instar nymphs significantly increased in F_1 generation after *F. occidentalis* were transferred to kidney bean plants, then decreased. The expression levels of *CYP4-4* and *CYP6-2* didn't

基金项目: 国家自然科学基金 (31660516); 黔科合平台人才 (2017) 5788 号; 昆虫进化生物学和害虫控制国际科技合作基地 (〔2016〕5802)

作者简介: 刘利, 男, 1992 年生, 贵州毕节人, 硕士研究生, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: liuli92@outlook.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 鄧军锐, 博士, 教授, E-mail: zhijunrui@126.com

收稿日期 Received: 2019-02-25; 接受日期 Accepted: 2019-04-15

rose until F_3 generation. The expression level of *CYP6-1* dramatically decreased at F_2 , which was only 42.21% of that of control. There weren't significant different with control in other generations. The expression levels of *CYP4-5* and *CYP6-4* fluctuated below the control. As to adult, the expression levels of *CYP4-4*, *CYP4-5* and *CYP6-4* significant rose in F_1 generation, which were 2.28, 1.40 and 1.31 times as high as that of control, respectively. The expression levels of *CYP6-1*, *CYP6-2* and *CYP6-3* decreased from F_1 generation, while the expression levels of *CYP4-1*, *CYP4-2* and *CYP4-3* decreased from F_2 generation. The expression levels of genes between 2nd instar nymph and adult in the same generation were different. The expressions in 2nd instar nymphs were higher than that in adults except that *CYP4-2* in F_1 generation and F_3 generation, and *CYP4-4*, *CYP4-5* and *CYP6-3* in F_1 generation. The results indicated that *F. occidentalis* could regulate P450 genes to adapt kidney bean plant, and its expressions were related to the generations and stages of *F. occidentalis*.

Key words: *Frankliniella occidentalis*; host adaptation; detoxification enzyme; P450

寄主植物和植食性昆虫在长期的进化过程中形成了一种相互对抗和彼此适应的机制。被昆虫取食后,植物能产生防御反应抵御植食性昆虫进一步取食为害,植食性昆虫也能通过反防御机制适应寄主植物的防御,确保种群的生存和繁衍(彭露等,2010;刘勇等,2011;禹海鑫等,2015)。细胞色素 P450 是一类广泛存在于生物体内的超家族蛋白,除与害虫的抗药性有关外(Schuler,2011;Mizutani and Masaharu,2012),在外源有毒物质如次生物质的解毒以及寄主植物的适应性中发挥着重要的作用(邱星辉,2014;陈澄宇等,2015;Liu *et al.*,2015a)。如烟粉虱 *Bemisia tabaci*(谢文,2011)、二斑叶螨 *Tetranychus urticae*(戴宇婷等,2012)、B 型烟粉虱和 Q 型烟粉虱(杨金键等,2017)在取食不同寄主后,体内细胞色素 P450 活性发生改变迅速适应不同寄主。Peng 等(2016)研究发现烟蚜 *Myzus persicae* 的 P450 基因 *CYP6CY4* 和 *CYP6CY3* 的表达与次生物质烟碱密切相关。Zhu 等(2016)发现马铃薯叶甲 *Leptinotarsa decemlineata* 取食植物毒素和药剂处理的马铃薯后,P450s 基因表达上调,参与植物毒素和药剂的代谢。花椒毒素也可诱导美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 体内 P450s 基因 *CYP6B8* 和 *CYP321A1* 以及珀凤蝶 *Papilio polyxenes* *CYP6B1* 基因的表达(Petersen *et al.*,2001;Li *et al.*,2004)。

西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 是世界性的重要入侵害虫(Kirk and Terry,2003;Reitz *et al.*,2011),除直接取食和产卵危害,还能传播多种植物病毒,造成巨大的经济损失(谢永辉等,2013)。西花蓟马于 2003 年在北京首次报道其为害(张友军等,2003),随后在中国各地扩散(吕

要斌等,2011),甚至西藏(王海鸿等,2013)、吉林(刘若思等,2015)和内蒙古中西部地区(高振江等,2017)也有其危害的报道,这可能与其对环境和寄主强大的适应能力有关。因此,探讨西花蓟马对寄主植物的适应性,对揭示其入侵、传播和扩散具有重要意义。

西花蓟马寄主植物广泛,但对不同寄主的适应性不同。菜豆是西花蓟马的嗜食寄主,但菜豆不同部位对西花蓟马的生长发育和繁殖影响不同,西花蓟马对菜豆豆荚的嗜食性高于菜豆植株叶片(鄧军锐等,2010)。前人对西花蓟马适应寄主植物机制的报道主要集中在其取食不同寄主(Jensen *et al.*,2000;刘建业等,2017)或不同诱导的寄主植物后虫体生理生化水平的变化(鄧军锐等,2016;蒲恒浒等,2018),而西花蓟马代谢相关基因(如 P450s)的应答机制,及逐代适应的调控模式尚不明确。本文在前人研究的基础上,通过实时荧光定量 PCR 分析了西花蓟马从菜豆豆荚转换到菜豆植株适应不同世代后,其 2 龄若虫和成虫体内 CYP4 基因和 CYP6 相关基因表达量的变化,为深入探讨西花蓟马对寄主植物适应机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫:西花蓟马为人工气候箱中长期继代饲养(20 代以上)的菜豆豆荚种群。条件为温度 $25 \pm 1^\circ\text{C}$,相对湿度 $75\% \pm 5\%$,光周期 14 h:10 h (L:D)。

供试植株:矮生菜豆 *Phaseolus vulgaris* 品种:

金束鹿泰国地豆王 (河北省辛集市盛农种子公
司)。于人工气候室内种植菜豆植株, 条件为温度
 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 相对湿度 $75\% \pm 5\%$, 光周期 14 h: 10 h
(L:D)。每营养钵 (直径 10 cm, 高 9 cm) 培育
两株清洁苗, 待菜豆长至 3~4 真叶时, 取长势一
致的菜豆植株作为供试寄主植物。生长期间不施
用任何农药。

1.2 方法

1.2.1 菜豆植株上不同世代西花蓟马的饲养及 2 龄若虫和成虫的取样

选取健康、长势一致的菜豆植株置于人工气
候室的养虫笼 (86 cm × 45 cm × 41 cm) 中, 取菜
豆豆荚上饲养的羽化后 3 d 并已交配的西花蓟马雌
成虫接到菜豆植株上, 24 h 后剔除所接所有成虫,
待西花蓟马产下的卵发育至 2 龄若虫阶段, 每个
养虫笼取 200 头若虫为一个样, 放入 1.5 mL 离心
管中, 记为 F_1 代 2 龄若虫, 并立即用液氮冷冻后
保存于 -80°C 冰箱中备用, 同时保留一定若虫继
续在植株上饲养, 至成虫阶段后取成虫 150 头放
入 1.5 mL 离心管中, 记为 F_1 代成虫。

取 F_1 代已交配的雌成虫, 依照 F_1 代相同的方
法转换到新的菜豆植株上, 待发育到 2 龄若虫和
成虫后进行取样, 分别记为 F_2 代 2 龄若虫和 F_2 代
成虫。按照以上方法继续取 F_3 代 2 龄若虫和 F_3 代
成虫。每一个养虫笼的蓟马为 1 个重复, 共设置
5 个生物学重复。以取食豆荚的西花蓟马 2 龄若虫
和成虫为对照, 记为 CK。

1.2.2 西花蓟马总 RNA 的提取

参照 Eastep® Super 总 RNA 提取试剂盒说明

书步骤提取西花蓟马 2 龄若虫和成虫的总 RNA,
并保存于 -80°C 冰箱内备用。

1.2.3 cDNA 第一条链的合成

参照 RevertAid First Strand cDNA Synthesis Kit
试剂盒说明书步骤合成 cDNA 第一条链, -20°C 冰
箱内保存备用。

1.2.4 实时荧光定量 (Realtime qPCR) 分析

根据西花蓟马已克隆的 5 个 CYP4 基因 (董红
刚等, 2015) 和 EST 数据库中的 4 个 CYP6 基因
CYP6-1 (GQ290643)、*CYP6-2* (GQ29064)、*CYP6-3*
(GT298397) 和 *CYP6-4* (GT298649) (谢志娟,
2013) 合成的 qPCR 特异性引物 (见表 1), 以西
花蓟马 *EF-1* 作为内参基因 (Zheng *et al.*, 2014)
进行实时荧光定量 PCR (RT-qPCR)。引物由生工
生物工程 (上海) 股份有限公司合成。

反应在 CFX96® 实时荧光定量 PCR 仪 (Bio-
rad 公司) 上进行。反应体系 10 μL : 5.0 μL
FastStart Essential DNA Green Master, 正反向引物
各 0.5 μL , cDNA 1 μL , DEPC 水 3 μL 。程序为:
 95°C 预变性 10 min, 95°C 变性 30 s、 60°C 退火和延
伸 30 s, 进行 40 个循环。每次生物重复进行 3 次
技术重复。反应完成收集 *Ct* 值, 分析溶解曲线。

1.3 数据分析

结果采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法 (Livak and Schmittgen,
2001) 进行基因相对表达量的计算。用 Excel 2016
和 SPSS 19.0 软件对实验数据进行统计和分析, 不
同世代间差异性分析用 Duncan 氏多重比较, 2 龄
若虫和成虫间的差异采用独立样本 *t* 检验。

表 1 RT-qPCR 所用特异引物
Table 1 Primers used in RT-qPCR

基因 Gene	正向引物 (5'-3') F Primer (5'-3')	反向引物 (5'-3') R Primer (5'-3')
<i>EF-1</i>	TCAAGGAACTGCGTCGTGGAT	ACAGGGGTGTAGCCGTTAGAG
<i>CYP4-1</i>	ACACTTCCCAGCGGATACAC	GTGGTCTTCGCTCTCGCTAC
<i>CYP4-2</i>	CCAGATGGGCAGTAACCTA	GGGAACGTAGGCCTAAGGAT
<i>CYP4-3</i>	GTCACAGGACCTGCAGAACA	CCATCTGGAGGCAACTGATT
<i>CYP4-4</i>	CTGTCCGTGAACCCGTGAGAT	CAGATCCTGGTTGCTGAGGT
<i>CYP4-5</i>	GACATCCAGGACAAGGTCGT	GACTTCCTCATTGAGCTGGC
<i>CYP6-1</i>	ATACGATCGGATTGCGACTC	CCCGAACAGCATCATAGGTT
<i>CYP6-2</i>	AGTCGAGTACGCGAGAAGA	GGCGATGAAGAAGATGAAGC
<i>CYP6-3</i>	GGCGGCAACTAAGTTACGAG	GAGAAGCTCGGGATGAACAC
<i>CYP6-4</i>	TGCTGAACACGCCAAACTAC	GGCCACAATTGTCTCGATCT

2 结果与分析

2.1 西花蓟马转换到菜豆植株后体内 CYP4 基因差异表达分析

对于 CYP4 基因, 西花蓟马从菜豆豆荚转换到菜豆植株后, 2 龄若虫体内 CYP4-1 和 CYP4-2 的表达量变化相似, 均是在 F₁ 代显著升高, 分别为对照的 4.37 倍和 2.31 倍, 而在 F₂ 和 F₃ 代其表达量均下降但仍高于对照, 且 F₂ 和 F₃ 代间无显著差异。2 龄若虫 CYP4-3 的表达量只有 F₁ 代显著升高, 其余世代与对照则无显著差异。CYP4-4 表达量仅在 F₃ 代显著高于对照, 为对照的 13.61 倍, 其余世代与对照无显著差异; CYP4-5 表达量的变

化呈现先下降后上升的变化, 在 F₂ 代达到最低值, 仅为对照的 44.62%, 且 F₁ 与 F₃ 代表达量相当, 显著低于对照, 分别只有对照的 73.04% 和 68.18%。

成虫体内 CYP4-1、CYP4-2 和 CYP4-3 在 F₁ 代的表达量与对照相比均无显著差异; 而 CYP4-1 和 CYP4-2 的表达量在 F₂ 代显著下降到最低, 到 F₃ 代有所上升但仍显著低于对照; CYP4-3 的表达量则随世代的增加逐渐降低; CYP4-4 和 CYP4-5 的表达量在 F₁ 代显著升高, 而 F₂ 和 F₃ 代与 F₁ 代相比均显著降低, 且两世代间差异不显著, 其中 CYP4-4 下降到对照的表达水平, 而 CYP4-5 的表达量则显著低于对照。

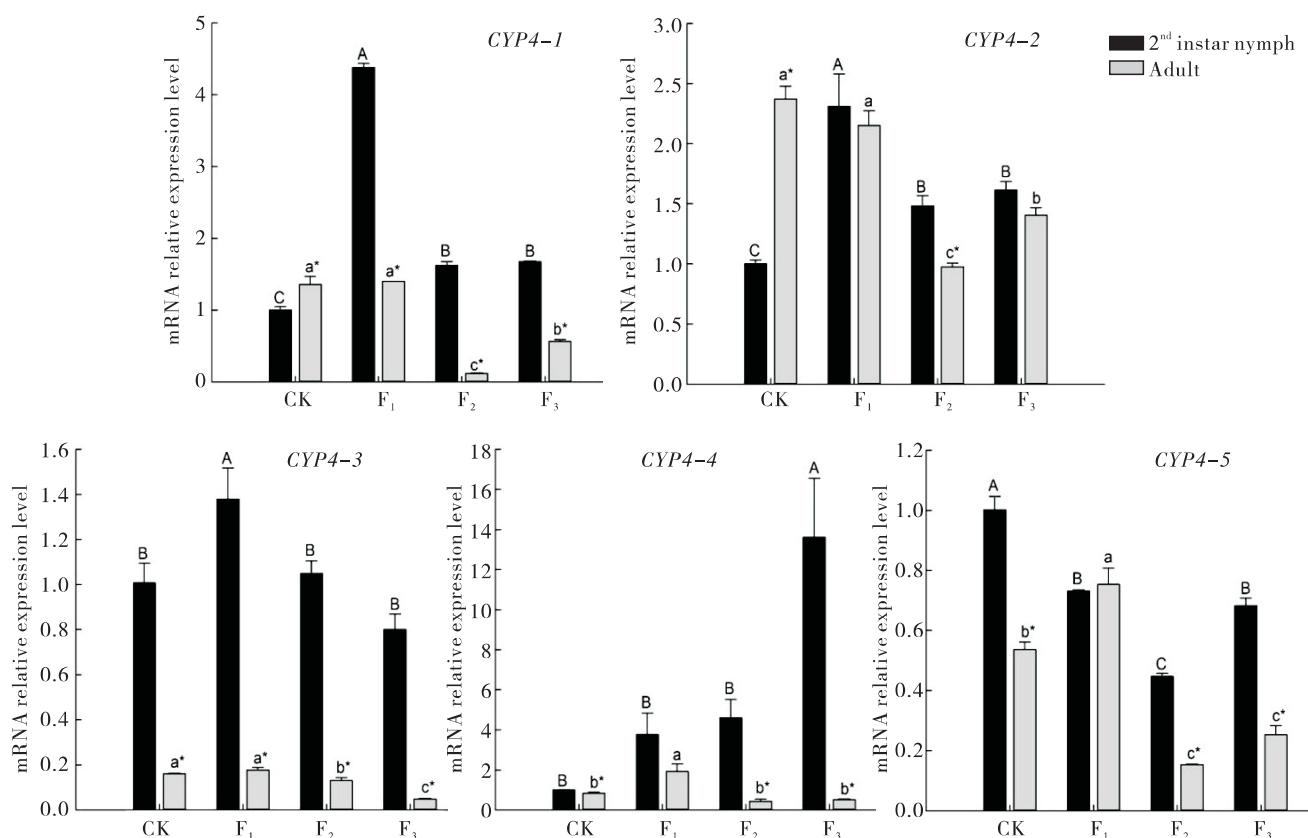


图1 西花蓟马 CYP4 基因的相对表达量

Fig. 1 Relative expression levels of CYP4 gene in *Frankliniella occidentalis*

注: 图中数据为平均值 ± 标准误, 大写字母表示西花蓟马 2 龄若虫体内 CYP4 基因表达量在不同世代间显著差异; 小写字母表示西花蓟马成虫体内 CYP4 基因表达量在不同世代间的差异显著性 (Duncan 氏多重比较, $P < 0.05$)。* 表示同一世代西花蓟马体内 CYP4 基因的表达量在 2 龄若虫和成虫之间存在显著差异 (t 检验, $P < 0.05$)。下同。Note: Data in the figure are expressed as mean ± SE. Capital letters indicate significant differences at the level of 0.05 of gene expression in 2nd instar nymphs among different generations, while lowercase letters indicate significant differences at the level of 0.05 of gene expression in adults among different generations (Duncan's multiple range test). * indicated that there were significant differences at the level of 0.05 between the 2nd instar nymphs and adults at the same generation (t test). The same for the following figures.

同一个基因的表达量在西花蓟马成虫与 2 龄若虫间不同。取食菜豆豆荚的西花蓟马成虫体内 *CYP4-1* 和 *CYP4-2* 的表达量显著高于 2 龄若虫, 而 *CYP4-3*、*CYP4-4* 和 *CYP4-5* 的表达量相反, 均显著低于 2 龄若虫的。转换到菜豆植株后只有 *CYP4-2* 在 F_1 和 F_3 代, 以及 *CYP4-4* 和 *CYP4-5* 在 F_1 代的西花蓟马 2 龄若虫和成虫之间无显著差异, 其余 CYP4 基因在 2 龄若虫的表达量均显著高于成虫。

2.2 西花蓟马转换到菜豆植株后体内 CYP6 基因差异表达分析

从豆荚转换到菜豆植株后, 西花蓟马 2 龄若虫体内 CYP6 基因的表达量在不同世代间的变化不同。*CYP6-1* 的表达量在取食菜豆植株后只有 F_2 代显著降低, 而 *CYP6-2* 表达量只有在 F_3 代才显著升

高; *CYP6-3* 的表达量在取食菜豆植株后均显著低于对照, 且在 F_2 代最低; 而 *CYP6-4* 的表达量只有在 F_1 代才明显升高。

转换到菜豆植株后, 西花蓟马成虫体内 *CYP6-1*、*CYP6-2* 和 *CYP6-3* 的表达量变化相似, 都是在 F_1 代显著下降, 与对照相比分别降低了 39.55%、39.54% 和 26.90%, 且 3 个基因在 F_2 和 F_3 代间的表达量均无明显差异, 但均显著低于 F_1 代, *CYP6-4* 的表达量在 F_1 代显著升高, 但 F_2 、 F_3 代与对照无显著差异。

西花蓟马从菜豆豆荚转换到菜豆植株后, 除 *CYP6-3* 的表达量在 F_1 代的 2 龄若虫和成虫间差异不显著外, 在其余情况下均是 2 龄若虫体内的表达量显著高于成虫。

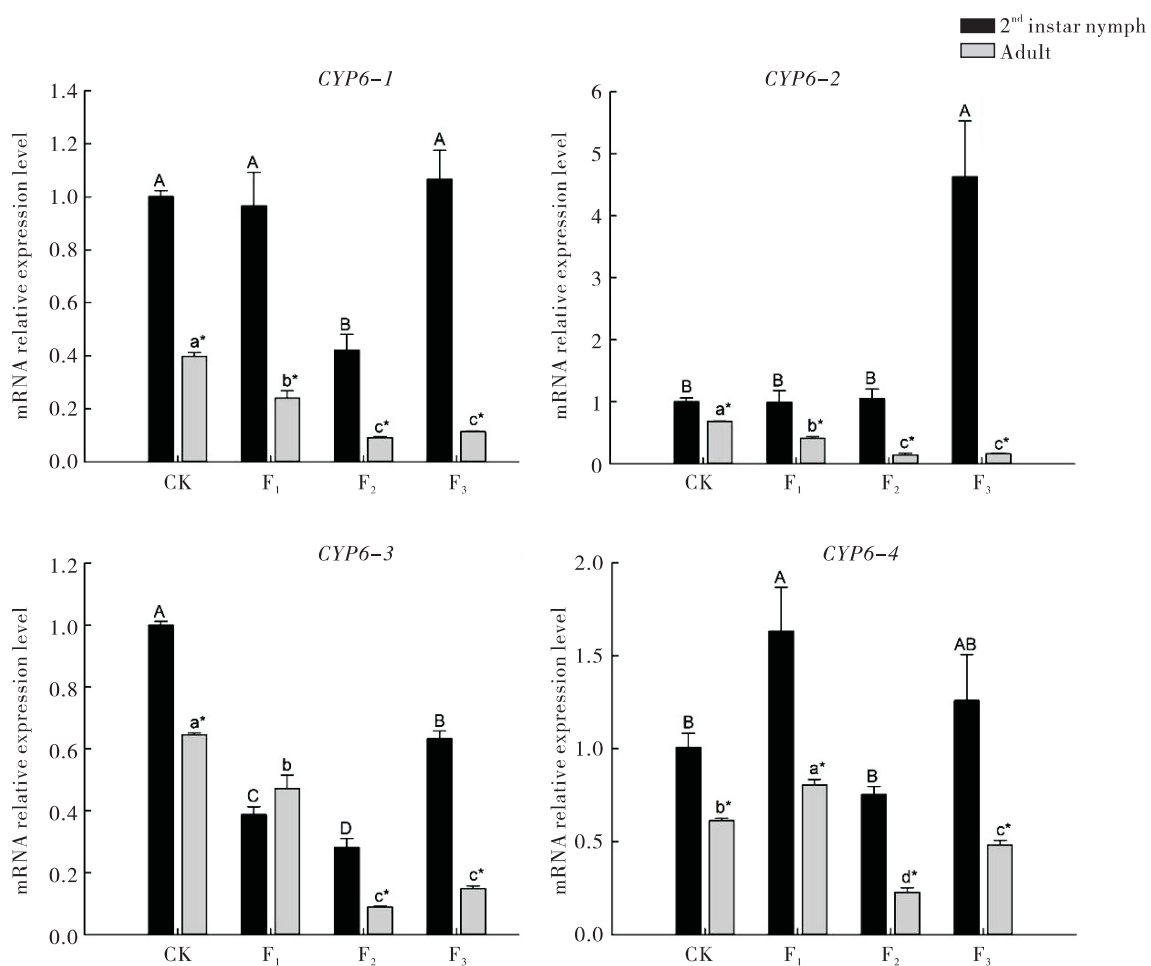


图2 西花蓟马 CYP6 基因的相对表达量

Fig. 2 Relative expression levels of CYP6 gene in *Frankliniella occidentalis*

3 结论与讨论

细胞色素 P450 是一类由 CYP 基因编码的多基因超家族酶 (Werckreichhart and Feyereisen, 2000; Feyereisen, 2006), 对昆虫体内多种内源性和外源性物质的氧化代谢起着重要作用, 涉及昆虫的生长发育、营养、对植物毒素的耐受性和对杀虫剂的抗药性等 (Scott and Wen, 2001; Bono *et al.*, 2008)。本研究发现西花蓟马从嗜食性很高的菜豆豆荚转换到嗜食性次之的菜豆植株后, 2 龄若虫体内 *CYP4-1*、*CYP4-2*、*CYP4-3*、*CYP6-4* 和成虫体内 *CYP4-4*、*CYP4-5*、*CYP6-4* 的表达量均在 F_1 代显著上升, 以迅速适应新的寄主。这可能是由于西花蓟马转换到菜豆植株后, 诱导植物产生有毒次生物质和防御蛋白, 对西花蓟马产生不利影响 (田甜等, 2014; 鄧军锐等, 2016; 岳文波等, 2018), 从而导致其解毒酶基因发生不同的变化。前人也有类似的结果, 如周新改 (2011) 发现烟粉虱转换到新寄主甘蓝后, 虫体 P450 基因表达量上升。槲皮素、呋喃香豆素和花椒毒素等多种植物次生物质也能够诱导昆虫 P450 不同基因的表达 (Li *et al.*, 2004; Mao *et al.*, 2009; 陈澄宇等, 2015)。彭天飞 (2016) 发现 *CYP6CY3* 参与代谢次生物质烟碱, 其表达量与烟蚜寄主适应性相关。棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 在次生物质槲皮素诱导后, *CYP337B1* 和 *CYP6B6* 表达量显著升高 (Liu *et al.*, 2015b)。Yang 等 (2011) 研究发现褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 取食抗性品种水稻后, *CYP6* 家族基因 *CYP6CS1* 和 *CYP6CW1* 被显著诱导。

西花蓟马 2 龄若虫体内 *CYP4-1*、*CYP4-2*、*CYP4-3*、*CYP6-4* 和成虫体内 *CYP4-4*、*CYP4-5*、*CYP6-1*、*CYP6-2*、*CYP6-3* 的表达量均在 F_2 代之后达到稳定, 这与烟粉虱寄主转换后体内 α -NA 羧酸酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶活性在 F_2 代基本稳定的结果相呼应 (周福才等, 2010), 这可能是由于昆虫转换到新的寄主或食物后, 逐渐适应新的取食环境, 致使生理调控达到平衡。而桃蚜取食蚕豆后 *CYP6a13* 和 *CYP6a14* 的表达量平衡点延迟, 分别第 6 和 7 代后才达到稳定 (朱经云, 2017)。P450 表达量变化的差异可能与不同基因、昆虫种类和寄主种类有关。*CYP4-5*、*CYP6-1*、*CYP6-3* 在 2 龄若虫期的表达量和 *CYP4-1*、*CYP4-2*、*CYP6-4* 在成虫期的表达量变化相似, 除 *CYP6-1* 在 F_3 代恢

复到对照水平外, 其他基因表达量在 F_3 代时均低于对照, 这说明昆虫解毒酶基因在适应取食新的寄主后, 不同基因的表达存在特异性, 彼此协调以迅速适应新的环境。

本研究结果还显示, 西花蓟马转换到菜豆植株除后 *CYP4-2* 的表达量在 F_1 和 F_3 代, 以及 *CYP4-4*、*CYP4-5* 和 *CYP6-3* 的表达量在 F_1 代两个虫态间差异不显著外, 其余情况下均是 2 龄若虫体内的表达量显著高于成虫的, 这可能由于 2 龄若虫取食量较成虫大, 或是由于成虫需要节约能量进行后代繁殖所致。前人的研究也表明 P450 基因在同一昆虫不同虫态体内的表达量不同, 周兴隆等 (2016) 研究发现, 二斑叶螨抗性品系中 *CYP392E10* 和 *CYP392A6* 的表达量在若螨阶段上调, 成螨则不显著, 而 *CYP392A16* 的表达量各个发育阶段都上调, *CYP392D8* 则在除若螨外的其他阶段都上调。烟粉虱嗜食抗性品系中 P450 基因 *p_06013* 和 *p_00988* 在 4 龄若虫过量表达, 而 *p_05916* 和 *p_00478* 表达量很低且在成虫期过量表达, *p_00059* 和 *p_00428* 也在雌成虫阶段过量表达 (杨妮娜等, 2016)。可见环境胁迫能明显影响昆虫不同发育阶段 P450 基因的表达量, 并且因基因、虫态和环境而异。

本研究探讨了 P450 基因在西花蓟马豆荚种群转换到菜豆植株后逐代适应中的作用, 为进一步研究西花蓟马的适应性提供了依据。但寄主植物和植食性昆虫的相互作用十分复杂, 不同食物的“口感”、营养成分以及植物的防御反应 (植物次生物质的种类和浓度等) 等都会对昆虫造成不同影响, 昆虫可通过取食行为、生长发育、生理生化及分子防御等以适应不同寄主 (彭露等, 2015)。因此西花蓟马对寄主的适应机制还有待进一步深入探讨。

参考文献 (References)

- Bono JM, Matzkin LM, Castrezana S, *et al.* Molecular evolution and population genetics of two *Drosophila mettleri* cytochrome P450 genes involved in host plant utilization [J]. *Molecular Ecology*, 2008, 17 (13): 3211–3221.
- Chen CY, Kang ZJ, Shi XY, *et al.* Metabolic adaptation mechanisms of insects to plant secondary metabolites and their implications for insecticide resistance of insects [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2015, 58 (10): 1126–1139. [陈澄宇, 康志娇, 史雪岩, 等. 昆虫对植物次生物质的代谢适应机制及其对昆虫抗药性的意义 [J]. 昆虫学报, 2015, 58 (10): 1126–1139]

- Dai YT, Wang XJ, Zhang YJ, *et al.* Induction effects of the detoxification enzymes of *Tetranychus urticae* from different host plants [J]. *Plant Protection*, 2012, 38 (2): 79–82. [戴宇婷, 王相晶, 张友军, 等. 寄主植物对二斑叶螨解毒酶活性的诱导作用 [J]. 植物保护, 2012, 38 (2): 79–82]
- Dong HG, Xie ZJ, Du YZ, *et al.* Cloning and mRNA expression analysis of cDNA fragments of cytochrome P450 genes in *Frankliniella occidentalis* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2015, 37 (6): 1188–1194. [董红刚, 谢志娟, 杜予州, 等. 西花蓟马细胞色素 P450 基因 cDNA 片段克隆与 mRNA 表达分析 [J]. 环境昆虫学报, 2015, 37 (6): 1188–1194]
- Feyereisen R. Evolution of insect P450 [J]. *Biochemical Society Transactions*, 2006, 34 (6): 1252–1255.
- Gao ZJ, Zhang DM, Gao W, *et al.* The occurrence and distribution of pest *Frankliniella occidentalis* in midwest region of Inner Mongolia [J]. *Journal of Northern Agriculture*, 2017, 45 (2): 82–85. [高振江, 张冬梅, 高娃, 等. 害虫西花蓟马在内蒙古中西部地区的发生与分布 [J]. 北方农业学报, 2017, 45 (2): 82–85]
- Jensen SE. Host plant effects on activities of detoxification enzymes and insecticide tolerance in western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Insecta) [J]. *Alternatives to Laboratory Animals Atla*, 2000, 28 (28): 503–508.
- Kirk WDJ, Terry LI. The spread of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) [J]. *Agricultural and Forest Entomology*, 2003, 5 (4): 301–310.
- Li X, Baudry J, Berenbaum MR, *et al.* Structural and functional divergence of insect CYP6B proteins: From specialist to generalist cytochrome P450 [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101 (9): 2939–2944.
- Liu B, Coy M, Wang JJ, *et al.* The effect of host plant species on the detoxifying enzymes of the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) [J]. *Florida Entomologist*, 2015a, 98 (3): 997–999.
- Liu D, Yuan Y, Li M, *et al.* Effects of dietary quercetin on performance and cytochrome P450 expression of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2015b, 105 (6): 771–777.
- Liu JY, Qian L, Ke R, *et al.* Effects of elevated carbon dioxide on the activities of physiological enzymes in thrips *Frankliniella occidentalis* and *F. intonsa* fed on different host plants [J]. *Journal of Plant Protection*, 2017, 44 (1): 45–53. [刘建业, 钱蕾, 可芮, 等. CO₂ 浓度升高对取食不同寄主的西花蓟马和花蓟马生理酶活性的影响 [J]. 植物保护学报, 2017, 44 (1): 45–53]
- Liu RS, Liu Y, Wang J, *et al.* First record of invasive pest of *Frankliniella occidentalis* in Jilin Province [J]. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 2015, 30 (2): 24–27. [刘若思, 刘燕, 王军, 等. 重要外来入侵害虫西花蓟马在吉林省部分地区的首次发现 [J]. 北京农学院学报, 2015, 30 (2): 24–27]
- Liu Y, Sun YC, Wang GH. The induced defense and anti-defense between host plant and phloem sucker insect [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2011, 48 (4): 1052–1059. [刘勇, 孙玉诚, 王国红. 植物和刺吸式口器昆虫的诱导防御与反防御研究进展 [J]. 应用昆虫学报, 2011, 48 (4): 1052–1059]
- Livak KJ, Schmittgen TD. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2^{-ΔΔC_t} Method [J]. *Methods*, 2001, 25 (4): 402–408.
- Ly YB, Zhang ZJ, Wu QJ, *et al.* Research progress of the monitoring, forecast and sustainable management of invasive alien pest *Frankliniella occidentalis* in China [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2011, 48 (3): 488–496. [吕要斌, 张治军, 吴青君, 等. 外来入侵害虫西花蓟马防控技术与示范 [J]. 应用昆虫学报, 2011, 48 (3): 488–496]
- Mao W, Rupasinghe SG, Johnson RM, *et al.* Quercetin – metabolizing CYP6AS enzymes of the pollinator *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology B – Biochemistry & Molecular Biology*, 2009, 154 (4): 427–434.
- Mizutani, Masaharu. Impacts of diversification of cytochrome P450 on plant metabolism [J]. *Biological and Pharmaceutical Bulletin*, 2012, 35 (6): 824–832.
- Peng L, He WY, Xia XF, *et al.* Prospects for the management of insect pests in the genomic era [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52 (1): 1–22. [彭露, 何玮毅, 夏晓峰, 等. 基因组学时代害虫治理的研究进展及前景 [J]. 应用昆虫学报, 2015, 52 (1): 1–22]
- Peng L, Yan Y, Liu WX, *et al.* Counter-defense mechanisms of phytophagous insects towards plant defense [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2010, 53 (5): 572–580. [彭露, 严盈, 刘万学, 等. 植食性昆虫对植物的反防御机制 [J]. 昆虫学报, 2010, 53 (5): 572–580]
- Peng T, Pan Y, Gao X, *et al.* Reduced abundance of the CYP6CY3-targeting *let-7* and *miR-100* miRNAs accounts for host adaptation of *Myzus persicae* nicotianae [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2016, 75: 89–97.
- Peng TF. Studies on miRNAs Regulate the Expression of CYP6CY3 conferring *Myzus persicae* (Sulzer) Host Plant Adaption [D]. Changchun: Jilin University, 2016. [彭天飞. miRNA 在 CYP6CY3 介导的桃蚜寄主适应性中功能研究 [D]. 长春: 吉林大学, 2016]
- Petersen RA, Zangerl AR, Berenbaum MR, *et al.* Expression of CYP6B1 and CYP6B3 cytochrome P450 monooxygenases and furanocoumarin metabolism in different tissues of *Papilio polyxenes* (Lepidoptera: Papilionidae) [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2001, 31 (6): 679–690.
- Pu HH, Zhi JR, Yue WB, *et al.* Effects of thrips feeding, mechanical wounding and induction by exogenous substances on the secondary metabolites of tomato plants and the activities of detoxifying enzymes in *Frankliniella occidentalis* [J]. *Journal of Plant Protection*, 2018, 45 (5): 1035–1043. [蒲恒许, 郑军锐, 岳文波, 等. 西花蓟马取食、机械损伤和外源物质诱导对番茄植株次生物质及西花蓟马解毒酶的影响 [J]. 植物保护学报, 2018, 45 (5): 1035–1043]
- Qiu XH. Molecular mechanisms of insecticide resistance mediated by cytochrome P450s in insects [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2014, 57 (4): 477–482. [邱星辉. 细胞色素 P450 介导的昆虫抗药性的分子机制 [J]. 昆虫学报, 2014, 57 (4): 477–482]
- Reitz S, Gao YL, Lei ZR. Thrips: Pests of concern to China and the United States [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2011, 10 (6): 867–892.

- Schuler M A. P450s in plant – insect interactions [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2011, 1814 (1): 36 – 45.
- Scott JG, Wen Z. Cytochromes P450 of insects: The tip of the iceberg [J]. *Pest Management Science*, 2001, 57 (10): 958 – 967.
- Tian T, Zhi JR, Mou F. Effect of healthy and pest damaged kidney beans on development and fecundity of *Tetranychus urticae* and *Frankliniella occidentalis* [J]. *Journal of Plant Protection*, 2014, 41 (1): 12 – 18. [田甜, 鄧军锐, 牟峰. 健康和虫害菜豆对二斑叶螨、西花蓟马发育及繁殖的影响 [J]. 植物保护学报, 2014, 41 (1): 12 – 18]
- Wang HH, Lei ZR, Li X, et al. An important invasive pest, *Frankliniella occidentalis*, inspected in Tibet [J]. *Plant Protection*, 2013, 39 (1): 181 – 183. [王海鸿, 雷仲仁, 李雪, 等. 西藏发现重要外来入侵害虫——西花蓟马 [J]. 植物保护, 2013, 39 (1): 181 – 183]
- Werckreichhart D, Feyereisen R. Cytochromes P450: A success story [J]. *Genome Biology*, 2000, 1 (6): 1 – 9.
- Xie W. The *Bemisia tabaci* Population Differentiation Mechanism Induced by Host Plant [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2011. [谢文. 寄主植物诱导烟粉虱种群分化及其机制研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2011]
- Xie YH, Zhang HR, Liu J, et al. Advances in research on vector thrips species (Thysanoptera: Thripidae) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2013, 50 (6): 1726 – 1736. [谢永辉, 张宏瑞, 刘佳, 等. 传毒蓟马种类研究进展 (缨翅目, 蓟马科) [J]. 应用昆虫学报, 2013, 50 (6): 1726 – 1736]
- Xie ZJ. Molecular Mechanism of Abamectin Resistance in *Frankliniella occidentalis* [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2013. [谢志娟. 西花蓟马对阿维菌素抗性的分子机制 [D]. 扬州: 扬州大学, 2013]
- Yang JJ, Wang C, Jiao XG. Effects of pepper varieties on detoxification enzymes of B and Q biotypes of *Bemisia tabaci* [J]. *Journal of Plant Protection*, 2017, 44 (4): 695 – 696. [杨金键, 王超, 焦晓国. 不同辣椒品种对 B 型和 Q 型烟粉虱主要解毒酶的影响 [J]. 植物保护学报, 2017, 44 (4): 695 – 696]
- Yang NN, Zhang YJ, Yang X, et al. Differential expression of the detoxification enzyme genes in different developmental stages of the whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2016, 59 (11): 1166 – 1173. [杨妮娜, 张友军, 杨鑫, 等. 烟粉虱不同发育阶段解毒代谢酶基因的特异性表达 [J]. 昆虫学报, 2016, 59 (11): 1166 – 1173]
- Yang Z, Zhang Y, Liu X, et al. Two novel cytochrome P450 genes *CYP6CSI* and *CYP6CW1* from *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae): cDNA cloning and induction by host resistant rice [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2011, 101 (1): 73 – 80.
- Yu HX, Ye WF, Sun MQ, et al. Three levels of defense and anti – defense responses between host plants and herbivorous insects [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34 (1): 256 – 262. [禹海鑫, 叶文丰, 孙民琴, 等. 植物与植食性昆虫防御与反防御的三个层次 [J]. 生态学杂志, 2015, 34 (1): 256 – 262]
- Yue WB, Zhi JR, Zhang T, et al. Effects of feeding of insects with three types of mouthparts on the activities of polyphenols oxidase (PPO) and phenylalanine ammonialyase (PAL) in leaves of kidney bean plant [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37 (11): 3342 – 3350. [岳文波, 鄧军锐, 张涛, 等. 3 种不同类型口器的昆虫取食对菜豆叶片 PPO 和 PAL 活性的影响 [J]. 生态学杂志, 2018, 37 (11): 3342 – 3350]
- Zhang YJ, Wu QJ, Xu BY, et al. The occurrence of a dangerous alien invasive pest, western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*), in Beijing [J]. *Plant Protection*, 2003, 29 (4): 58 – 59. [张友军, 吴青君, 徐宝云, 等. 危险性外来入侵生物——西花蓟马在北京发生危害 [J]. 植物保护, 2003, 29 (4): 58 – 59]
- Zheng YT, Li HB, Lu MX, et al. Evaluation and validation of reference genes for qRT – PCR normalization in *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9 (10): e111369.
- Zhi JR, Tian T, Wen J, et al. Effects of kidney bean damaged by *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) or *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) on the activities of protective and detoxification enzymes in the other subsequent herbivore of both [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2016, 59 (7): 707 – 715. [鄧军锐, 田甜, 温娟, 等. 西花蓟马或二斑叶螨为害的菜豆对两者间后取食者体内保护酶和解毒酶活性的影响 [J]. 昆虫学报, 2016, 59 (7): 707 – 715]
- Zhi JR, Li JZ, Gai HT. Life table for experimental population of *Frankliniella occidentalis* feeding on leguminous vegetables [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2010, 47 (2): 313 – 317. [鄧军锐, 李景柱, 盖海涛. 西花蓟马取食不同豆科蔬菜的实验种群生命表 [J]. 昆虫知识, 2010, 47 (2): 313 – 317]
- Zhou FC, Li CM, Zhou GS, et al. Responses of detoxification enzymes in *Bemisia tabaci* (Gennadius) to host shift [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30 (7): 1806 – 1811. [周福才, 李传明, 周桂生, 等. 烟粉虱体内几种抗性酶对寄主转换的响应 [J]. 生态学报, 2010, 30 (7): 1806 – 1811]
- Zhou XG. The Molecular Biotype Identification and Research Relations between its P450 Gene and Host Conversion of *Bemisia tahaci* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2011. [周新改. 烟粉虱生物型的分子鉴定及 P450 基因与寄主转换关系的研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2011]
- Zhou XL, Song LW, Yang SY, et al. Analysis of detoxification enzyme genes in the multiple pesticide – resistant strain of *Tetranychus urticae* [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49 (9): 1696 – 1704. [周兴隆, 宋丽雯, 杨顺义, 等. 二斑叶螨多重抗性品系解毒酶基因表达模式解析 [J]. 中国农业科学, 2016, 49 (9): 1696 – 1704]
- Zhu F, Moulal TW, Nelson DR, et al. A specialist herbivore pest adaptation to xenobiotics through up-regulation of multiple Cytochrome P450s [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6 (1): 20421.
- Zhu JY. Host Switching affects the Fitness and Metabolism of *Myzus persicae* (Sulzer) [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2017. [朱经云. 寄主转换对桃蚜适合度及生理代谢的影响 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017]