http: //hjkcxb. alljournals. net doi: 10. 3969/i, issn. 1674 – 0858, 2021, 02, 15



丁杰,温胜芳,王雪婷,薛燕楠,张国福,金岩,夏晓明. 取食不同寄主植物的灰飞虱对药剂敏感性和解毒酶活性的影响 [J]. 环境昆虫学报,2021,43(2):406-412.

取食不同寄主植物的灰飞虱对药剂敏感性和 解毒酶活性的影响

丁 杰¹,温胜芳¹,王雪婷¹,薛燕楠¹,张国福²,金 岩²,夏晓明^{1*}

摘要: 为了探索取食不同寄主植物的灰飞虱 Laodelphax striatellus 对药剂敏感性和体内解毒酶活性的影响,本研究在室内采用稻苗浸渍法分别测定了 4 种杀虫剂对取食水稻、小麦和稗草后的灰飞虱 3 龄若虫的毒力,同时比较了灰飞虱体内酯酶(ESTs)、谷胱甘肽-S-转移酶(GSTs)和多功能氧化酶(MFO)的活性。结果表明,用5 种寄主植物连续饲养灰飞虱 3 代后,灰飞虱对三氟苯嘧啶的敏感性无明显变化,对吡虫啉、噻虫嗪和溴氰虫酰胺的敏感性存在一定差异但不显著。取食不同寄主植物的灰飞虱体内 3 种解毒酶活性存在明显差异,取食稗草的灰飞虱体内 ESTs 和 MFO 活性最高,取食水稻紫香糯 2315 的灰飞虱体内 GSTs 活性最高。研究结果表明取食不同寄主植物可影响灰飞虱对杀虫剂的敏感性和体内解毒酶的活性。

关键词: 灰飞虱; 寄主植物; 敏感性; 解毒酶

中图分类号: Q965.9; S433 文献标识码: A 文章编号: 1674-0858 (2021) 02-0406-07

Effects of host plants on insecticide sensitivity and detoxification enzyme activities in *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae)

DING Jie¹, WEN Sheng-Fang¹, WANG Xue-Ting¹, XUE Yan-Nan¹, ZHANG Guo-Fu², JIN Yan², XIA Xiao-Ming^{1*} (1. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai´an 271000, Shandong Province, China; 2. Institute for Control of Agrochemicals Shandong Province, Jinan 251000, China) **Abstract**: In order to evaluate the effects of host plants on insecticide sensitivities and detoxification enzyme activities in the small brown planthopper (SBPH), *Laodelphax striatellus*, the toxicity of four insecticides to the 3rd instar nymphs of SBPH fed on rice, wheat, and barnyard grass was determined by

insecticides to the 3rd instar nymphs of SBPH fed on rice, wheat, and barnyard grass was determined by rice seedlings dipping method in the laboratory, respectively. The activities of esterase (ESTs), glutathione–S-transferase (GSTs) and mixed-function oxidase (MFO) of SBPH were also measured. The results showed that after reared for three generations on different host plants, there were no significant differences on the sensitivity of SBPH to triflumezopyrim, and the sensitivity to imidacloprid, thiamethoxam and cyantraniliprole were different but with no significance. The activities of the three detoxification enzymes showed differences after fed on the five host plants. The activities of ESTs and MFO in SBPH fed on barnyard grass were the highest and the activities of GSTs in SBPH fed on rice Zixiangnuo 2315 were the highest. These results indicated that SBPH reared on different host plants could induce different insecticide sensitivity and the activities of detoxifying enzymes.

Key words: Laodelphax striatellus; host plat; sensitivity; detoxification enzymes

基金项目: 国家自然基金(32072459, 31301695); 国家重点研发计划(2018YFD0200604); 农作物病虫害绿色防控项目(SYL2017XTTD11)作者简介: 丁杰,男,硕士研究生,从事农药毒理及有害生物抗药性研究,E-mail: 18754883090@163.com

^{*} 通讯作者 Author for correspondence: 夏晓明,男,博士,副教授,主要研究方向为农药毒理与有害生物抗药性,E – mail: xxm@ sdau. edu. cn 收稿日期 Received: 2020 – 03 – 05;接受日期 Accepted: 2020 – 04 – 23

灰飞虱(small brown planthopper,SBPH) Laodelphax striatellus(Fallén)属半翅目飞虱科,主要分布在亚洲和欧洲的温带和亚热带地区,在我国长江流域和黄淮地区为害严重。灰飞虱世代周期短,1年可发生 5~6代,各世代可在不同寄主间转移危害,除取食水稻外,还可危害麦类、玉米等禾本科植物,同时田间禾本科杂草也可以为灰飞虱提供充足的营养条件(汪恩国,2007;乔慧等,2009)。灰飞虱除直接为害造成损失以外,主要传播水稻条纹叶枯病(rice stripe virus,RSV)和黑条矮缩病(rice black-streaked dwarf virus,RBSDV)等病毒病而造成水稻、小麦和玉米产量严重损失(Otuka et al., 2010;Zhang et al., 2010)。

由于寄主植物体内的次生物质对植食性昆虫 体内的解毒酶具有诱导作用(王沫等,2003),同 时不同寄主所含有的营养成分和次生代谢物质不 同,所以当昆虫取食不同寄主植物时,其体内的 羧酸酯酶 (CarE)、谷胱甘肽-S-转移酶 (GST) 和 多功能氧化酶 (MFO) 等解毒酶活性会发生变化 (吕朝军等, 2007; 李晓磊和刘长明, 2009; 张睿 等, 2011; 尹飞等, 2013; Dermauw et al., 2018)。 当昆虫以不同寄主植物为食时,会影响昆虫体内 这些酶的活性以扩大寄主植物范围 (Wang et al., 2010)。除酶活外,昆虫解毒酶基因的表达水平也 受不同寄主植物的影响,且因寄主植物种类而异 (Huang et al., 2018; Dai et al., 2019)。害虫体 内参与植物次生物质代谢和对杀虫剂起解毒作用 的酶系是相同或相似的(姚洪渭等,2002; 谢佳 燕等,2007),因此,寄主植物介导的解毒酶基因 表达和解毒植物次生代谢物和化感物质所涉及的 酶活性的变化可能影响昆虫的适应性,并影响昆 虫对杀虫剂的敏感性 (Tao et al., 2012)。并在小 菜蛾 Plutella xylostella (尹飞等, 2013)、斜纹夜蛾 Spodoptera litura Fabricius (Xue et al., 2010; Karuppaiah et al., 2016)、B 型烟粉虱 Bemisia tabaci Gennadius (Castle et al., 2009; Xie et al., 2011) 、朱砂叶螨 Tetranychus cinnabarinus (戴宇 婷,2013) 等多种害虫中得到证实。

为探索取食不同寄主植物对灰飞虱的影响,本研究选取了灰飞虱的常见寄主水稻(紫香糯2315 和武育粳 3 号)、小麦(农大 26 和济麦 22)及稗草,将灰飞虱在这 5 种寄主上连续饲养 3 代

后,测定了其对不同药剂的敏感性以及常见解毒酶活性的变化。研究结果可为灰飞虱的抗性发展研究提供依据,并为灰飞虱的田间科学用药和综合治理策略的制定提供指导。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

灰飞虱种群 2017 年 5 月采集自山东省鱼台县 水稻良种繁育基地的小麦田,于 RXZ 智能型人工 气候培养箱中,在塑料盒(35 cm × 25 cm × 15 cm)中用未接触农药的紫香糯 2315 水稻饲养繁殖。水稻苗每 $10\sim15$ d 更换一次,以确保灰飞虱可以获得充足的营养。试验进行之前灰飞虱已在实验室在不接触药剂的条件下饲养 20 代以上。饲养条件为温度 $27\pm1\%$,相对湿度 $75\%\pm5\%$,光周期 L:D=16 h:8 h。

1.2 供试寄主植物

供试 5 种寄主植物包括 2 个水稻 Oryza sativa L. 品种(紫香糯 2315 和武育粳 3 号),由山东省水稻研究所提供; 2 个小麦 Triticum aestivum L. 品种(农大 26 和济麦 22),由山东农业大学农学院提供; 1 种禾本科杂草: 稗草 Echinochloa crusgalli Beauv.,采自山东省鱼台县水稻良种繁育基地。5 种寄主植物均为灰飞虱的常见寄主。将灰飞虱分别转接到供试的 5 种寄主植物上,按照 1. 1 的饲养条件连续饲养 3 代后,选取 3 龄灰飞虱若虫进行药剂敏感性和解毒酶活性测定。

1.3 供试药剂及试剂

94% 溴氰虫酰胺原药(cyantraniliprole,上海杜邦农化有限公司),96.4% 吡虫啉原药(imidacloprid,山东潍坊润丰化工股份有限公司),96% 噻虫嗪原药(thiamethoxam,山东潍坊润丰化工股份有限公司),10% 三氟 苯嘧啶悬浮剂(triflumezopyrim,美国杜邦公司),丙酮(天津市大茂化学试剂厂),α-乙酸萘酯(α-NA)(上海麦克林生化科技有限公司),固蓝 RR 盐(上海麦克林生化科技有限公司),对硝基苯甲醚(p-NA)(上海麦克林生化科技有限公司),对硝基苯甲醚(p-NA)(上海麦克林生化科技有限公司),1-氯-2,4-二硝基苯(CDNB)(上海麦克林生化科技有限公司),1-氯-2,4-二硝基苯(CDNB)(上海麦克林生化科技有限公司),

有限公司),NaH₂PO₄(天津市凯通化学试剂有限公司),Na₂HPO₄(天津市凯通化学试剂有限公司),乙二胺四乙酸(EDTA)(Amresco 公司),苯甲基磺酰氟(PMSF)(BBI 公司),苯基硫脲(PTU)(北京精细化工厂),BCA 蛋白浓度测定试剂盒(上海碧云天生物技术有限公司)、全自动酶标仪 680 型(Bio-Rad 公司)、Neofuge 13 R 高速冷冻离心机(上海力申科学仪器有限公司)。

1.4 生物测定

参照班兰凤等(2015)和张凯伦等(2020) 报道的稻苗浸渍法。用丙酮(10%三氟苯嘧啶悬 浮剂用去离子水稀释) 将供试药剂溶解,配制成 $1 \times 10^4 \text{ mg/L}$ 的母液。根据预试验结果,将上述母 液用 0.1% 吐温 80 依次稀释成一系列浓度。将6 日 龄左右的水稻苗连根一起在系列浓度的药液中浸 10~15 s, 取出沥至无液体滴下, 自然晾干后以湿 脱脂棉包住根部放入透明的试管中。用吸虫器将 试虫移入试管 (2 cm × 20 cm) 中, 每管 15 头, 每个浓度 3 个重复, 共 45 头, 然后用纱布封口, 以防湿度过大增加死亡率和灰飞虱逃逸。待试虫 全部爬上稻苗或试管壁后,剔除机械损伤的个体, 并补足 15 头。接虫后把试管放入温度 $27 \pm 1^{\circ}$, 光周期为 16 h:8 h(光照:黑暗) 的培养箱中饲 养。处理 3 d 后,检查死虫数,以不含药剂的处理 做空白对照。

1.5 酶活测定

1.5.1 酶液制备

取不同寄主上的 3 龄灰飞虱若虫 20 头,用 1 mL 磷 酸 缓 冲 液 (0.1 mol/L, pH7.6,含 1 mmol/L EDTA, 1 mmol/L PMSF, 1 mmol/L PTU 和 20% 甘油) 冰浴匀浆,于 4° C, 10 000 rpm 条件下离心 15 min,上清液即待测酶液。

1.5.2 酯酶 (esterases, ESTs) 活力测定

参照 Han 等(1998)的方法,并略做修改。将 20 mg 固蓝 RR 盐和 0.2 mL 100 mmol/L α —乙酸 萘酯(α -NA)加入到 10 mL 0.2 mol/L , pH6. 0 的磷酸缓冲液中,振荡混匀,过滤得到底物和显色剂的混合液。在 96 孔酶标板中每孔加入 20 μL 经 0.1 mol/L pH7. 6 磷酸缓冲液稀释 10 倍的酶液和 200 μL 底物和显色剂的混合液。用酶标仪在波长 450 nm 下记录光密度值,酶促反应在 27 ℃ 下进行,每隔 30 s 记录一次,反应 15 min。

1.5.3 谷胱甘肽-S-转移酶 (glutathione-S-transferases,

GSTs) 活力测定

参照 Kao 等(1989)的方法。在 96 孔酶标板中每孔加入 50 μ L 0. 6 mmol/L 1-氯-2 , 4-二硝基苯(CDNB) 和 100 μ L 6 mmol/L 还原型谷胱甘肽(GSH),最后加入 100 μ L 酶液。用酶标仪在波长340 nm 下记录光密度值,酶促反应在 27℃下进行,每隔 20 s 记录一次,反应 15 min。

1.5.4 多功能氧化酶 (mixed-function oxidase, MFO) 活力测定

参考 Shang and Soderlund (1984) 的方法。在 96 孔酶标板中每孔加入 50 μ L 1.0 mmol/L 对硝基苯甲醚 (p-NA) 和 50 μ L 1.0 mmol/L 还原型辅酶 II (NADPH),最后加入 100 μ L 酶液。用酶标仪在波长 405 nm 下记录光密度值,酶促反应在 27 $^{\circ}$ C 下进行,每隔 20 s 记录一次,反应 15 min。

1.5.4 蛋白质含量的测定

使用 BCA 蛋白浓度测定试剂盒制作标准曲线 ,根据标准曲线和使用的样品体积计算出样品的蛋白浓度。

1.6 数据处理

使用 SPSS 13.0 软件进行统计分析,计算出供 试药剂对不同寄主上的灰飞虱的毒力回归方程式、 LC_{50} 值及其 95% 置信限、b 值及其标准误,并采用 Tukey's test 比较不同寄主植物上灰飞虱的解毒酶活 性差异。

2 结果与分析

2.1 取食不同寄主植物灰飞虱对药剂敏感性的 影响

采用稻苗浸渍法,测定取食不同寄主植物的灰飞虱3龄若虫对三氟苯嘧啶、吡虫啉、噻虫嗪和溴氰虫酰胺的敏感性,结果见表1。从表1可以看出,连续取食不同寄主植物3代后,灰飞虱3龄若虫对三氟苯嘧啶的敏感性无差异,但对吡虫啉、噻虫嗪和溴氰虫酰胺的敏感性存在一定差异。其中,取食2个品种小麦的灰飞虱对吡虫啉和溴氰虫酰胺最敏感,取食2个水稻品种和稗草的灰飞虱对吡虫啉和溴氰虫酰胺敏感性相对较低。取食水稻武育粳3号的灰飞虱对噻虫嗪相对较敏感,取食2个品种小麦的灰飞虱对噻虫嗪相对较敏感,取食稗草和水稻紫香糯2315的灰飞虱对噻虫嗪敏感性最低。

表 1 取食不同寄主的灰飞虱对 4 种杀虫剂的敏感性
Table 1 Sensitivity of SBPH fed on different hosts to four insecticides

	Table 1	Sensitivity of SBPH fed on different hosts to four insecticides					
杀虫剂 Insecticide	寄主 Host	毒力回归方程 Regression equation	相关系数 Correlation coefficient	致死中浓度 (mg/L) LC ₅₀	95% 置信区间 95% CI	比值 Ratio	
三氟苯嘧啶 Triflumezopyrim	紫香糯 2315 Zixiangnuo 2315	$Y = 5.\ 1236 + 1.\ 7260x$	0. 9809	0. 8480	0. 5074 ~ 1. 2200	1. 00	
	武育粳3号 Wuyujing3	Y = 5.1368 + 1.3044x	0. 9727	0. 7855	0. 3667 ~ 1. 2477	1. 08	
	农大 26 Nongda 26	Y = 5.1260 + 1.5269x	0. 9683	0. 8270	0. 4545 ~ 1. 2375	1. 03	
	济麦 22 Jimai 22	Y = 5.0626 + 1.7042x	0. 9810	0. 9189	0. 5652 ~ 1. 3260	0. 92	
	稗草 E. crusgalli	Y = 5.0691 + 1.4534x	0. 9747	0. 8962	0. 4965 ~ 1. 3650	0. 95	
吡虫啉 Imidacloprid	紫香糯 2315 Zixiangnuo 2315	Y = 3.1807 + 1.8504x	0. 9678	9. 6211	6. 6184 ~ 13. 8072	1. 00	
	武育粳3号 Wuyujing3	Y = 3.1409 + 1.7355x	0. 9684	11. 7813	8. 1560 ~ 18. 0810	0. 82	
	农大 26 Nongda 26	Y = 3.4179 + 1.8459x	0. 9885	7. 1957	4. 5543 ~ 10. 1454	1. 34	
	济麦 22 Jimai 22	Y = 3.6673 + 1.7406x	0. 9771	5. 8301	3. 3742 ~ 8. 7181	1. 65	
	稗草 E. crusgalli	Y = 3.5727 + 1.4898x	0. 9711	9. 0796	5. 6196 ~ 14. 0087	1.06	
噻虫嗪 Thiamethoxam	紫香糯 2315 Zixiangnuo 2315	Y = 3.4622 + 1.6024x	0. 9666	9. 1136	5. 8503 ~ 13. 6552	1.00	
	武育粳3号 Wuyujing3	Y = 4.162 + 1.4049x	0. 9642	3. 9487	1. 1005 ~ 6. 3955	2. 31	
	农大 26 Nongda 26	Y = 3.4936 + 1.9106x	0. 9700	6. 1439	3. 8763 ~ 8. 9320	1.48	
	济麦 22 Jimai 22	Y = 3.8941 + 1.5774x	0. 9810	5. 0244	2. 3761 ~ 7. 6261	1. 81	
	稗草 E. crusgalli	Y = 3.7512 + 1.4558x	0. 9596	7. 2076	4. 0078 ~ 10. 9723	1. 26	
溴氰虫酰胺 Cyantraniliprole	紫香糯 2315 Zixiangnuo 2315	Y = 3.5144 + 1.6096x	0. 9767	8. 3750	5. 2519 ~ 12. 4003	1. 00	
	武育粳3号 Wuyujing3	$Y = 3.\ 1985 + 1.\ 8718x$	0. 9760	9. 1707	6. 2722 ~ 13. 0328	0. 91	
	农大 26 Nongda 26	Y = 3.4976 + 1.7951x	0. 9934	6. 8697	4. 2141 ~ 9. 7702	1. 22	
	济麦 22 Jimai 22	Y = 3.9279 + 1.6517x	0. 9593	4. 4570	1. 9602 ~ 6. 7296	1. 88	
	稗草 E. crusgalli	Y = 3.4809 + 1.4871x	0. 9744	10. 5078	6. 7455 ~ 16. 7610	0.80	

2.2 取食不同寄主植物灰飞虱的解毒酶活性比较

连续取食不同寄主植物 3 代后,灰飞虱 3 龄若虫体内的 3 种解毒酶活性存在明显差异 (表 2)。取食稗草的灰飞虱解毒酶活性要明显高于取食小麦的灰飞虱解毒酶活性。其中,取食稗草的 MFO 和 ESTs 活性均最高,取食 2 个品种小麦的 MFO 和

ESTs 活性均最低; 取食 2 个品种小麦的 ESTs 活性 差异显著,但 MFO 活性没有差异,取食 2 个品种 水稻的 MFO 和 ETSs 活性差异显著(P < 0.05)。GST 活性从大到小依次为紫香糯 2315 > 稗草 > 济 麦 22 > 武育粳 3 号 > 农大 26,不同寄主之间差异显著(P < 0.05)。

表 2 取食不同寄主灰飞虱的 3 种解毒酶活性

Table 2 Specific activities of three detoxification enzymes in SBPH fed on different hosts

寄主 Host	酯酶 ESTs △OD ₄₅₀ / (min • mg • pro)	谷胱甘肽-S-转移酶 GSTs △OD ₃₄₀ / (min • mg • pro)	多功能氧化酶 MFO △OD ₄₀₅ / (min • mg • pro)
紫香糯 2315 Zixiangnuo 2315	20. 27 ± 0. 41 b	0. 422 ± 0. 008 a	0. 103 ± 0. 003 b
武育粳 3 号 Wuyujing 3	18.80 ± 0.13 c	$0.339 \pm 0.001 d$	$0.086 \pm 0.001 \text{ c}$
农大 26 Nongda 26	$18.92 \pm 0.30 \text{ c}$	0.296 ± 0.002 e	0.090 ± 0.001 c
济麦 22 Jimai 22	$14.80 \pm 0.23 d$	$0.367 \pm 0.004 \text{ c}$	$0.087 \pm 0.001 \text{ c}$
稗草 E. crusgalli	23.97 ± 0.10 a	$0.391 \pm 0.005 \text{ b}$	0.109 ± 0.003 a

注: 每个值代表 3 次重复的平均值 \pm SE。同一列中的不同字母表示在 0.05 水平上存在显著差异。Note: Each value represents the meant (\pm SE) of three replications. Different letters in the same column indicated the significant difference at P < 0.05.

3 结论与讨论

寄主植物诱导的昆虫对药剂敏感性变化通常 有3种情况: 敏感性上升、下降或基本保持不变 (Wang et al., 2010; Xue et al., 2010)。已有研 究发现,取食不同寄主后的朱砂叶螨对联苯菊酯 的敏感性无变化(戴宇婷等,2013)。本研究也发 现,连续取食水稻、小麦和杂草3代后,灰飞虱 3龄若虫对三氟苯嘧啶的敏感性无变化,对吡虫 啉、噻虫嗪和溴氰虫酰胺的敏感性变化也较小。 但也有很多研究表明,取食不同寄主植物后,害 虫对药剂的敏感性变化较大(Karuppaiah et al., 2016)。这种变化与寄主植物的营养条件、次生代 谢物质的种类和含量、昆虫种类与发育阶段以及 外界环境温度等条件有关(姚洪渭等,2002; 张 睿,2011),与供试药剂的种类也有关系(Xie et al., 2011)。本研究也发现,取食不同寄主植物 后灰飞虱对不同药剂敏感性变化也存在不同。此 外,诱导时间较短,这可能是寄主植物对灰飞虱 药剂敏感性影响较小的一个原因。

寄主植物在影响害虫生长发育的同时也可以 诱导昆虫体内的解毒酶系统发生变化(吕朝军等, 2007; 吕敏等,2012)。ESTs、GSTs 和 MFO 均是 昆虫体内重要的解毒酶,能够被不同寄主植物诱导,在对次生代谢物质和外源化合物的解毒代谢和对杀虫剂的抗性机制中起着重要的作用。本研究发现,用不同寄主植物饲养灰飞虱3代后,灰飞虱3龄若虫体内的 ESTs、GSTs 和 MFO 3 种解毒酶活性存在明显差异,取食稗草后的灰飞虱体内3 种解毒酶活性要明显高于取食小麦的灰飞虱。尽管发现取食不同寄主植物后的灰飞虱对药剂的敏感性变化较小,但取食小麦后的灰飞虱对药剂的敏感性均要高于稗草的趋势。因此,这种变化趋势很可能是不同次生代谢物质诱导解毒酶活性变化导致。但是哪种解毒代谢酶起主要作用,还需进一步研究。

在包括中国的东亚地区,小麦和水稻轮作系统中的小麦、水稻和杂草均可为灰飞虱提供足够的食物(Huang et al., 2018; Li et al., 2019)。本研究结果表明,取食水稻、小麦和稗草后的灰飞虱的解毒酶活性存在差异,同时灰飞虱对杀虫剂的敏感性也发生了一定的变化。研究结果不仅对灰飞虱的田间综合防治具有重要的意义,也有助于我们更好的理解灰飞虱对寄主植物的生理生化适应机制。

参考文献 (References)

- Ban LF, Gao CF, Guo HY. Resistance to insecticides in the small brown planthopper, Laodelphax striatellus (Fallén) (Homoptera: Delphacidae) [J]. Plant Protection, 2015, 41 (1): 158-162. [班兰凤,高聪芬,郭昊岩. 灰飞虱对几种杀虫剂的抗性[J]. 植物保护, 2015, 41 (1): 158-162]
- Castle SJ, Prabhaker N, Henneberry TJ, et al. Host plant influence on susceptibility of Bemisia tabaci (Hemiptera: Aleyrodidae) to insecticides [J]. Bulletin of Entomological Research, 2009, 99: 263-273.
- Dai YT, Zhang YJ, Wu QJ, et al. Short term induction effects of different host plants on the insecticide susceptibilities and detoxification enzymes of Tetranychus cinnabarinus [J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2013, 50 (2): 382 387. [戴宇婷,张友军,吴青君,等.寄主植物对朱砂叶螨药剂敏感性及解毒酶活性的短期诱导研究[J]. 应用昆虫学报, 2013, 50 (2): 382 387]
- Dermauw W, Pym A, Bass C, et al. Does host plant adaptation lead to pesticide resistance in generalist herbivores? [J]. Current Opinion in Insect Science, 2018, 26: 25 33.
- Dai L , Gao H , Ye J , et al. Isolation of CarE genes from the Chinese white pine beetle *Dendroctonus armandi* (Curculionidae: Scolytinae) and their response to host chemical defense [J]. *Pest Management Science*, 2019, 75 (4): 986 – 997.
- Han Z, Moores GD, Denholm I, et al. Association between biochemical markers and insecticide resistance in the cotton aphid, Aphis gossypii Glover [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 1998, 62 (3): 164 – 171.
- Huang HJ, Cui JR, Guo Y, et al. Roles of LsCYP4DE1 in wheat adaptation and ethiprole tolerance in Laodelphax striatellus [J].

 Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2018, 101: 14-23.
- Kao CH , Hung CF , Sun CN. Parathion and methy parathion resistance in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) larvae [J]. Journal of Economic Entomology , 1989 , 82 (5): 1299 – 1304.
- Karuppaiah V , Srivastava C , Subramanian S. Effect of host plants on insecticide susceptibility and detoxification enzymes activity in Spodoptera litura Fabricius (Noctuidae: Lepidoptera) [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences , India Section B: Biological Sciences , 2016 , 86 (3): 715 - 721.
- Lv CJ, Han JC, Liu HP, et al. Influence of host plants to detoxification enzymes and susceptibilities to insecticides on Aphis citricola von der Goot [J]. Acta Phytophylacica Sinica, 2007, 34 (5): 534-538. [吕朝军,韩巨才,刘慧平,等. 寄主植物对苹果黄蚜药剂敏感性及解毒酶活性的影响 [J]. 植物保护学报, 2007, 34 (5): 534-538]
- Li XL, Liu CM. Effects of host plants on pesticide sensitivity and enzyme activity in *Myzus persicae* (Sulze) [J]. *Entomological Journal of East China*, 2009, 18 (1): 46-50. [李晓磊,刘长明. 寄主植物对烟蚜药剂敏感性及相关酶活性的影响[J]. 华东昆虫学报,2009,18 (1): 46-50]
- Lv M , Sun HH , Wang LH , et al. Effects of secondary metabolites on

- activities of glutathione S transferases, carboxylesterase in aphid [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28 (3): 253 256. [吕敏,孙婳婳,王丽红,等. 植物次生物质对棉蚜谷胱甘肽 S 转移酶和羧酸酯酶活性的诱导作用 [J]. 中国农学通报, 2012, 28 (3): 253 256]
- Li S , Zhou CW , Zhou YJ. Olfactory co-receptor Orco stimulated by Rice stripe virus is essential for host seeking behavior in small brown planthopper [J]. *Pest Management Science* , 2019 ,75: 187 – 194.
- Otuka A , Matsumura M , Sanada Morimura S , et al. The 2008 overseas mass migration of the small brown planthopper , Laodelphax striatellus , and subsequent outbreak of rice stripe disease in western Japan [J]. Applied Entomology and Zoology , 2010 , 45 (2): 259 266.
- Qiao H, Liu F, Luo J, et al. Fitness of the small brown planthopper (Laodelphax striatellus) on different plants [J]. Chinese Journal of Rice Science, 2009, 23 (1): 71-78. [乔慧,刘芳,罗举,等. 不同植物上灰飞虱适合度的研究[J]. 中国水稻科学, 2009, 23 (1): 71-78]
- Shang CC, Soderlund DM. Monooxygenase activity of tobacco budworm (*Heliothis virescens* F.) larvae: Tissue distribution and optimal assay conditions for the gut activity [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 1984, 79 (3): 407-411.
- Tao XY , Xue XY , Huang YP , et al. Gossypol enhanced P450 gene pool contributes to cotton bollworm tolerance to a pyrethroid insecticide [J]. Molecular Ecology , 2012 , 21 (17): 4371 – 4385.
- Wang M, Wu CC, Zhu FX. Stuties on insecticide susceptibility of the beet armyworm fed on different host plants [J]. *Acta Phytophylacica Sinica*, 2003, 30(2): 193-197. [王沫,吴承春,朱福兴. 取食不同寄主植物的甜菜夜蛾对药剂敏感性的变化[J]. 植物保护学报,2003,30(2): 193-197]
- Wang EG. A study on the population fluctuation and the forecasting models of *Laodelphax striatellus* in rice fields [J]. *Plant Protection*, 2007, 33(3): 102-107. [汪恩国. 灰飞虱种群数量变动规律与模型测报技术研究[J]. 植物保护,2007,33(3): 102-107]
- Wang KY, Zhang Y, Wang HY, et al. Influence of three diets on susceptibility of selected insecticides and activities of detoxification esterases of Helicoverpa assulta (Lepidoptera: Noctuidae) [J].

 Pesticide Biochemistry and Physiology, 2010, 96 (1): 51-55.
- Xie JY, He FQ, Li M, et al. Effects of host plants on the esterase activity of cotton aphid and its sensitivity to insecticides [J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 2007, 30(6): 72-76. [谢佳燕,何凤琴,李梅,等. 不同寄主植物对棉蚜酯酶活性及杀虫剂敏感性的影响[J]. 河北农业大学学报,2007,30(6): 72-761
- Xue M , Pang YH , Li QL , et al. Effects of four host plants on susceptibility of Spodoptera litura (Lepidoptera: Noctuidae) larvae to five insecticides and activities of detoxification esterases [J]. Pest Management Science , 2010 , 66: 1273 – 1279.
- ${\rm Xie}~{\rm W}$, ${\rm Wang}~{\rm SL}$, ${\rm Wu}~{\rm QJ}$, et al. Induction effects of host plants on

- insecticide susceptibility and detoxification enzymes of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) [J]. *Pest Management Science*, 2011, 67: 87 93.
- Yao HW, Ye GY, Cheng JA. Advances in the studies on the effects of host plants on insect susceptibility to insecticides [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2002, 45(2): 253-264. [姚洪渭, 叶恭银,程家安. 寄主植物影响害虫药剂敏感性的研究进展[J]. 昆虫学报, 2002, 45(2): 253-264]
- Yin F, Chen HY, Li ZY, et al. Changes in susceptibility to chlorantraniliprole and detoxification enzymes of Plutella xylostella feeding on different host plants [J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2013,50(5):1335-1340. [尹飞,陈焕瑜,李振宇,等. 取食不同寄主植物小菜蛾对氯虫苯甲酰胺敏感性及体内解毒酶活性的变化 [J]. 应用昆虫学报,2013,50(5):1335-1340]
- Zhang F , Guo H , Zheng H , et al. Massively parallel pyrosequencing based transcriptome analyses of small brown planthopper (Laodelphax striatellus) , a vector insect transmitting rice stripe

- virus (RSV) [J]. BMC Genomics , 2010 , 11: 303.
- Zhang R. Relationship among host plants, herbivorous insects and insecticides [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2011, 39(3): 276-277. [张睿. 寄主植物—植食性害虫—杀虫剂三者的关系[J]. 山西农业科学, 2011, 39(3): 276-277]
- Zhang R, Wu HH, Guo YP, et al. Effects of host plants on the esterase activities of Oxya chinensis nymphs in different developmental stages [J]. Journal of Shanxi University (Natural Science Edition), 2011, 34 (2): 307-310. [张睿,吴海花,郭亚平,等. 寄主植物对不同龄期中华稻蝗若虫酯酶活性的影响[J]. 山西大学学报(自然科学版),2011,34 (2): 307-310]
- Zhang KL, Li ZQ, Ding J, et al. Sensitivity detection of cyantraniliprole to Laodelphax striatellus in Shandong and effect of sublethal cyantraniliprole on detoxification enzyme activities [J]. Journal of Environmental Entomology, 2020, 42 (1): 200 208. [张凯伦,李忠芹,丁杰,等. 山东省不同地区灰飞虱对溴氰虫酰胺的敏感性及亚致死剂量溴氰虫酰胺对灰飞虱解毒酶活性的影响[J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (1): 200 208]