环境昆虫学报 2022，44（5）：1163－1169
Journal of Environmental Entomology
http：//hjkcxb. alljournals. net
doi：10. 3969/j. issn. 1674－0858. 2022. 05. 10



陈雨萌，黄江南，商小兰，孙睿，毛黎娟，黄越，尉吉乾. 水稻中镉积累对粘虫的影响［J］. 环境昆虫学报，2022，44（5）：1163－1169.

水稻中镉积累对粘虫的影响

陈雨萌[1]，黄江南[1]，商小兰[2]，孙　睿[3]，毛黎娟[4]，黄　越[2]，尉吉乾[2*]
（1. 浙江大学昆虫科学研究所，杭州 310058；2. 杭州市农业技术推广中心，杭州 310020；
3. 浙江大学农业试验站，杭州 310058；4. 浙江大学农生环测试中心，杭州 310020）

摘要：水稻中重金属积累如何影响水稻害虫尚不清楚，本文拟探讨镉积累的水稻对粘虫 *Mythimna separata* 幼虫的影响。通过测定不同浓度氯化镉处理的水稻以及人工饲料对粘虫幼虫生长发育的影响，并进一步研究了氯化镉处理水稻中粘虫诱导的防御化合物含量的变化。研究表明水稻叶片中镉的积累导致粘虫幼虫生长减慢、死亡率上升。不同浓度镉处理可以显著提高粘虫诱导的酚胺类化合物对香豆酰腐胺、阿魏酰腐胺、肉桂酰腐胺以及阿魏酰胍丁胺的含量。不同浓度镉添加的人工饲料对粘虫幼虫的存活率无显著影响，而粘虫幼虫取食 1 μM 和 10 μM 氯化镉添加的人工饲料后体重反而高于取食未含镉的人工饲料。综上所述，镉积累提高了水稻中粘虫诱导的防御化合物的含量以及水稻对粘虫的抗性，研究结果有利于加深水稻与不同环境胁迫关系的认识。

关键词：水稻；粘虫；镉；防御反应；酚胺类化合物
中图分类号：Q965. 9；S433　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1674－0858（2022）05－1163－07

Effect of cadmium accumulation on rice resistance to *Mythimna separata*

CHEN Yu-Meng[1], HUANG Jiang-Nan[1], SHANG Xiao-Lan[2], SUN Rui[3], Mao Li-Juan[4], HUANG Yue[2], WEI Ji-Qian[2*]（1. Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 2. Hangzhou Agro-Tech Extension and Service Center, Hangzhou 310020, China; 3. Agricultural Experiment station, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 4. Analysis Center of Agrobiology and Environmental Sciences, Hangzhou 310058, China）

Abstract: Whether heavy metal accumulation in rice could influence rice pests remains unclear. We aim to explore rice resistance to *Mythimna separata* larvae（armyworm）under cadmium accumulation. The armyworm performances on $CdCl_2$-treated plants and artificial diet were conducted. Meanwhile, the armyworm-elicited defensive compounds accumulations in rice were measured after different $CdCl_2$-treatments. The larvae mass and survival rate of armyworm was significantly decreased on Cd-treated plants compared with control plants. Moreover, the armyworm-elicited four phenolamides, p-Coumaroyl puthescine, Feruloyl putrescine, Cinnamoyl putrescine and N-feruloyl agmatine, levels were significantly increased in Cd-treated plants compared with control plants. However, the survival rate of armyworm did not differ between Cd-treated and control artificial diet, and armyworm larvae gained more weight when feeding on 1 μM and 10 μM Cd-treated artificial diet than that on control artificial diet. Our results indicated that cadmium accumulation enhanced armyworm-elicited defensive compounds levels and rice

基金项目：杭州市农业与社会发展科研项目（20191203B75）；浙江大学实验技术研究项目（SJS201915）
作者简介：陈雨萌，女，2001 年生，安徽安庆人，本科，研究方向为植物与昆虫互作，E－mail：2838359716@ qq. com
* 通讯作者 Author for correspondence：尉吉乾，男，硕士，高级农艺师，研究方向为农业生态环境监测，E－mail：wjq5347@ 163. com
收稿日期 Received：2021－06－24；接受日期 Accepted：2021－07－01

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

resistance to armyworm. This study increased our understanding of interactions between rice and different environmental factors.

Key words: Rice; *Mythimna separata*; cadmium; defense response; phenolamides

随着现代工业化和城市化进程的加速，工业“三废”排放、农药化肥滥用以及生活垃圾丢弃等因素导致我国部分耕地和水域重金属含量超标。与其他形式的环境污染不同，重金属污染具有隐蔽性、长期积累、不可逆转和难以生物降解等特点。土壤中重金属随着植物根系吸收进入地上部分其他组织中影响植物正常的生长发育，并通过食物链传递影响植食性昆虫等初级消费者（Morkunas *et al.*，2018）。

重金属在植物体内积累可通过两方面影响植食性昆虫。一是植食性昆虫取食含有重金属的植物组织后导致重金属在体内的积累，从而对其存活率、繁殖力以及生长发育造成显著性的影响（Chen *et al.*，2020）。研究表明，重金属在植物中积累可诱导植物的防御反应。如玉米体内铜的积累可以增强斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 诱导的茉莉酸信号分子以及挥发性物质的含量，从而增强了玉米对斜纹夜蛾的抗性（Winter *et al.*，2012）。锌和镉同时处理鼠耳芥 *Arabidopsis halleri* 增强了韧皮部中桃蚜 *Myzus persicae* 诱导的芥子油苷的含量（Stolpe *et al.*，2017）。水稻作为我国最主要的粮食作物之一，在自然的生长情况下经常遭受植食性昆虫的为害，然而水稻中重金属积累是否影响水稻害虫还不清楚。

镉作为最重要的环境污染物之一，具有潜在的高毒性和移动性（Ding *et al.*，2013）。自然界中镉主要以正二价的形式存在，少数为正一价，不同存在形式镉的毒性不同（Mircic *et al.*，2013）。研究表明，镉在水稻体内积累可以影响水稻生长发育，破坏水稻产量和品质（Hussain *et al.*，2021）。水稻害虫褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 体内检测到的重金属的含量与当地稻田的重金属含量成正比（Wan *et al.*，2014），表明镉可以通过水稻的传递进入水稻害虫体内。粘虫 *Mythimna separata* 是一种多食性害虫，尤其喜食禾本科植物，严重威胁着玉米、小麦、水稻等粮食作物的生产安全。本研究利用不同浓度的镉处理水稻，观察粘虫幼虫在水稻上生长发育的变化；同时以含不同浓度镉的人工饲料饲喂粘虫幼虫，探究镉对粘虫的直接影响；最后通过检测粘虫幼虫在不同镉处理水稻上诱导的防御化合物含量的变化推断其可能的作用机理。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

粘虫卵购于科云生物农药有限公司（河南济源）。将卵块放置于 28 ± 2℃，光照∶黑暗 = 14 h∶10 h，光照 40% 的培养箱（宁波江南仪器厂）中进行孵化，筛选出活性良好、大小一致的初孵幼虫用于生物测定。

1.2 植物材料及生长条件

水稻品种为粳稻秀水 11，购于浙江勿忘农种业股份有限公司。种子于水中萌发，置于 28 ± 0.5℃，光照∶黑暗 = 14 h∶10 h，光照强度为 40% 的培养箱（宁波江南仪器厂）进行培养。8 d 后采用水培液培养（Li *et al.*，2015），21 d 后用于实验。

1.3 镉含量的测定

植物中镉的正常积累量为 0.1 ~ 3 mg/kg 干重，参考先前水稻中镉处理的研究报道（Hussain *et al.*，2021），本研究将 21 d 大小的水稻分别种植于含有 0、0.01、0.1、1、10 μM 氯化镉的水培液中，每个浓度设置 5 个重复。7 d 后取适量水稻叶片，放置于 105℃烘箱中处理 1 h，然后 60℃处理 24 h，样品用液氮研磨成粉末状。粘虫人工饲料的配制参考 Jia（2019）的方法，配制含 0、0.1、1、10 μM 氯化镉的粘虫人工饲料，不同镉添加的人工饲料对照样品采用上述同样方法制备。样品镉含量测定采用四酸消解法进行。称取 0.3 g 液氮研磨后的样品置于聚四氟乙烯消解罐内，加入 5 mL 硝酸，110℃预消解 30 min，随后采用微波消解仪（上海屹尧 TOPEX）进行密闭消解，具体程序为：120℃消解 3 min，150℃消解 3 min，170℃消解 3 min，200℃消解 30 min。消解后的溶液经冷却后转移至 50 mL 容量瓶中，加入少量水洗涤消解罐

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

数次，将洗涤液合并至容量瓶中，加水稀释至刻度线，混匀后用 0.22 μM 滤膜进行过滤。采用相同方法制备对照溶液。样品用电感耦合等离子体质谱 ICP-MS（PerkinElmer NexION 300X 型）进行分析。ICP-MS 条件为：射频功率 1 300 W；等离子体气流 17 L/min；雾化气流量 0.96 L/min；辅助气流量 1.20 L/min；氧化物 CeO/Ce ≤ 2.5%；双电荷 Ce^{2+}/Ce ≤ 3.0%；测定模式 KED 模式；氦气流速 3.0 mL/min；积分时间 1 000 ms；重复次数 3 次。

1.4　粘虫生物测定

将 21 d 的水稻种植于含有 0、1、10 μM 氯化镉的水培液中，每个浓度 5 个生物学重复，每组 4 株水稻。在含不同浓度镉的水培液中处理7 d 以后，每株水稻相同叶位上接 2 头初孵幼虫。10 d 后，统计每组粘虫存活数量，同时称量存活粘虫的体重。取大小为 2 cm^2 × 1 cm 人工饲料放置于广口瓶中，每个瓶中放入 5 头初孵幼虫，用纱网（长 × 宽 = 12 cm × 12 cm）封住瓶口，置于 28 ± 0.5℃的黑暗培养箱中。每 2 d 更换饲料，粘虫进入暴食期后，每天更换饲料，并及时清理粪便。每种人工饲料设置 4 个重复。9 d 后称量幼虫体重，并观察和记录每组幼虫的死亡情况。

1.5　酚胺类物质的测定

昆虫口腔分泌物中的小分子或蛋白可被植物细胞膜表面的受体所识别并启动下游的防御反应（Erb and Reymond，2019），为了得到均一的生物学重复，通常利用机械损伤并涂抹昆虫口腔分泌物来模拟植食性昆虫的取食（Xu *et al.*，2021）。将 21 d 的水稻种植于含有 0、1、10 μM 氯化镉的水培液中，每个浓度 5 个生物学重复。处理 7 d 后，每株水稻第一个完全展开的叶位用洁净的齿轮进行损伤并在伤口处涂抹粘虫口腔分泌物来模拟粘虫取食。48 h 后收集处理叶片，用液氮磨成粉末状，并称量 50 mg 用于酚胺类化合物的测定，测定方法参照 Xu 等（2021）。

1.6　数据分析

数据分析采用 Data Processing System（DPS v16.0）软件。其中，镉含量、酚胺化合物含量及粘虫生长量分析采用学生氏 t 检验，粘虫存活率分析采用卡方检验及 Bonferroni 两两比较。

2　结果与分析

2.1　不同水培液镉浓度处理对水稻体内镉积累的影响

水稻采用水培的方法种植，在水培液里加入不同浓度的氯化镉后，水稻叶片中镉积累的浓度与水培液镉处理的浓度呈正相关（图 1）。其中 1 μM 氯化镉处理后叶片中镉的含量可以达到 0.97 mg/kg 干重，而 10 μM 氯化镉处理后叶片中镉的含量高达 1.89 mg/kg 干重。

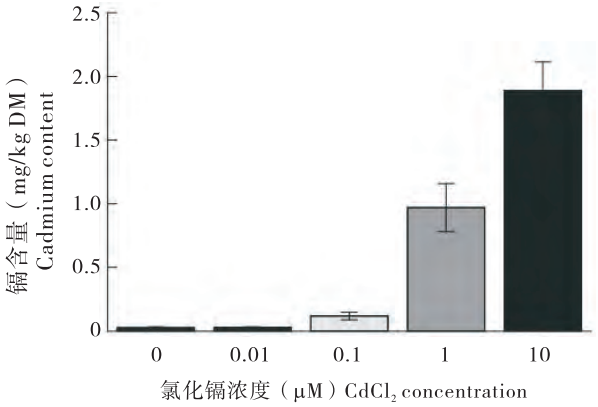


图 1　不同浓度镉处理后水稻叶片中镉的积累

Fig. 1　Cadmium accumulation in the rice leaf after different treatment

注：图中数值为镉含量的平均值 ± 标准误（n = 5）。水稻幼苗在不同浓度 $CdCl_2$ 的水培液中生长。DM 表示干重。Note：Data in the figure were mean ± SE，standard error（n = 5）；Rice seedlings were grown in hydroponic cultivation with different concentration of $CdCl_2$. DM，dry mass.

2.2　水稻中镉积累对粘虫幼虫抗性的影响

本研究检测了粘虫幼虫在不同浓度镉处理的水稻上生长发育的变化，结果表明镉处理会显著降低粘虫幼虫的生长，1 μM 和 10 μM 氯化镉处理后水稻上的粘虫幼虫的体重较对照组分别下降 33.4% 和 41.6%（图 2-A）。随着镉处理浓度的升高，粘虫幼虫的存活率呈现下降趋势，10 μM 镉处理水稻上粘虫幼虫的存活率显著低于对照组（图 2-B）。以上结果表明水稻中镉积累对粘虫幼虫生长发育产生不利影响。

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

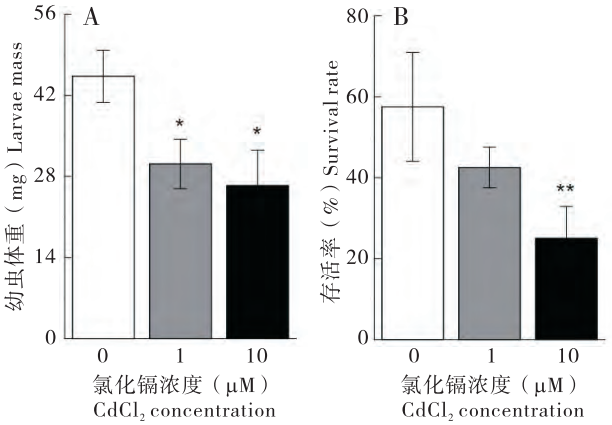


图 2 不同浓度镉处理水稻对粘虫体重（A）和存活率（B）的影响

Fig. 2 *Mythimna separata* larvae mass (A) and survival rate (B) in different cadmium-treated plants

注：A，体重的平均值 ± 标准误（n = 9 ~ 23）；B，存活率的平均值 ± 标准误（n = 5）。星号代表不同浓度镉处理间存在显著差异（*，$P < 0.05$；**，$P < 0.05$；幼虫体重实验采用 t 检验，存活率实验采用卡方检验）。Note: A, Mean lavae mass (means ± SE, n = 9 ~ 23). B, Survival rate (means ± SE, n = 5) in cadmium-treated plants and control plants. The asterisk indicated significant difference between different cadmium-treated plants (*, $P < 0.05$; **, $P < 0.05$; Student's t-test for lavae mass and chi-square test for survival rate experiment).

2.3 不同浓度镉添加人工饲料对粘虫幼虫生长发育的影响

镉可以通过食物链进入昆虫体内对昆虫造成直接毒害作用，为了评估镉对粘虫幼虫的直接作用，本研究检测了粘虫幼虫在不同浓度镉添加的人工饲料上生长发育的变化。人工饲料成品中镉含量与配制时添加的镉的浓度呈正相关（图 3-A）。浓度为 0.1、1 和 10 μM 氯化镉添加的人工饲料中镉的含量可以达到 0.07、0.71 和 6.26 mg/kg 干重。其中，1 μM 氯化镉添加的人工饲料和 1 μM 氯化镉处理的水稻叶片中积累的镉的含量相当。粘虫幼虫在 1 μM 和 10 μM 氯化镉添加的人工饲料上的体重显著高于未添加的（图 3-B）。而添加镉的人工饲料对粘虫幼虫的存活率无显著影响（图 3-C）。上述结果表明水稻镉积累对粘虫幼虫抗性的提高可能不是镉直接的毒害作用。

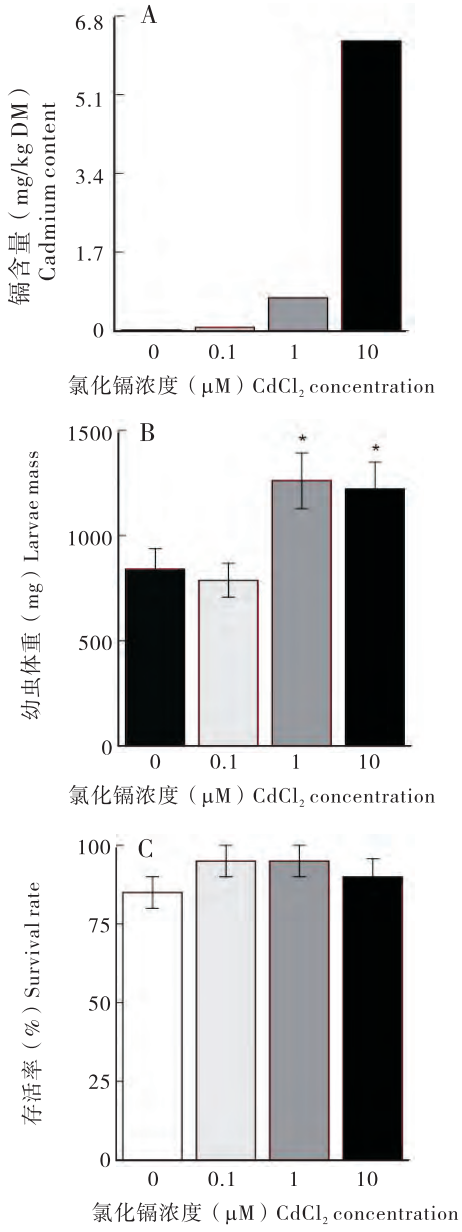


图 3 粘虫幼虫在不同镉添加的人工饲料上的生物测定

Fig. 3 *Mythimna separata* larvae performances on cadmium-added artificial diet

注：A，不同浓度镉处理的人工饲料中镉的含量；B，粘虫初孵幼虫在不同镉添加的人工饲料上的体重变化；C，粘虫初孵幼虫在不同镉添加的人工饲料上的存活率。初孵幼虫接到不同镉处理的人工饲料上进行取食，9 d 后测幼虫的体重以及统计存活率。每个浓度分为 4 组，每组 5 头幼虫，星号代表不同浓度镉处理间存在显著差异（*，$P < 0.05$，学生氏 t 检验）。Note: A, Levels of cadmium in different cadmium-treated AD, artificial diet. B, Meaned *M. separata* larvae mass (means ± SE, n = 20) on different cadmium-treated AD. C, Survival rate (means ± SE, n = 4) on different cadmium-treated AD. The fresh hatched *M. separata* larvae was allowed to feed on different cadmium-treated AD. Larvae mass and survival rate was recorded after 9 d. Asterisks indicated significant differences between cadmium-treated AD and control AD (*, $P < 0.05$; Student's t-test).

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

2.4　水稻中镉积累对粘虫幼虫诱导的酚胺类化合物含量的影响

植物酚胺类化合物被报道参与了植物对植食性昆虫的抗性（Kaur *et al.*，2010）。为了探究镉是否可以通过诱导水稻的防御反应影响粘虫幼虫，本研究检测了镉处理后水稻中粘虫幼虫诱导的酚胺类化合物的含量。结果表明，在水稻中，1 μM 氯化镉处理就可以显著提高粘虫诱导的对香豆酰腐胺（p-Coumaroyl putrescine）、阿魏酰腐胺（Feruloyl putrescine）、肉桂酰腐胺（Cinnamoyl putrescine）的含量，但阿魏酰胍丁胺（N-feruloyl agmatine）含量无显著变化（图 4-A ~ 图 4-D）。10 μM 氯化镉处理的水稻中粘虫幼虫诱导的 4 种化合物的含量均显著性升高。这些结果表明镉积累提高了水稻中虫害诱导的防御化合物的含量。

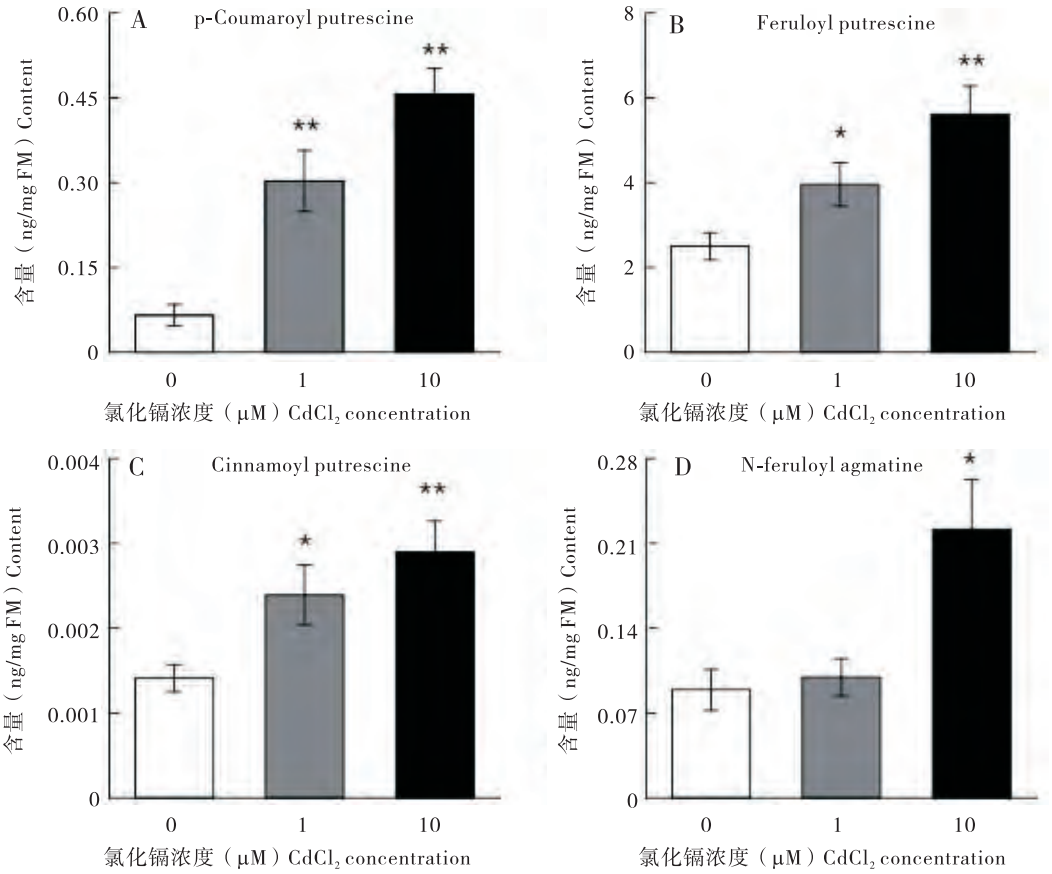


图 4　不同镉处理水稻中粘虫诱导的酚胺类化合物的含量

Fig. 4　*Mythimna separata* larvae-elicited phenolamides levels in leaves of different cadmium-treated rice

注：A，粘虫诱导的对香豆酰腐胺在不同镉处理水稻叶片中的含量；B，粘虫诱导的阿魏酰腐胺在不同镉处理水稻叶片中的含量；C，粘虫诱导的肉桂酰腐胺在不同镉处理水稻叶片中的含量；D，粘虫诱导的阿魏酰胍丁胺在不同镉处理水稻叶片中的含量。星号代表不同浓度镉处理间存在显著差异（$P<0.05$，t 检验）。Note：A，Meaned levels（means ± SE，n = 5）of p-Coumaroyl putrescine in *Mythimna separata* larvae-elicited cadmium-treated plants and control plants. B，Meaned levels（means ± SE，n = 5）of Feruloyl putrescinee in *M. separata* larvae-elicited cadmium-treated plants and control plants. C，Meaned levels（means ± SE，n = 5）of Cinnamoyl putrescinee in *M. separata* larvae-elicited cadmium-treated plants and control plants. D，Meaned levels（means ± SE，n = 5）of N-feruloyl agmatine in *M. separata* larvae-elicited cadmium-treated plants and control plants. Asterisk indicated significant difference between cadmium-treated plants and control plants（*，$P<0.05$；**，$P<0.01$；Student's t test）.

3　结论与讨论

环境中重金属可通过生产者或者消费者的摄入进入到食物链中，各级消费者通过捕食关系使得重金属在食物链中传递，其中，植物根系吸收重金属是最主要的一种途径。特别对于农作物和经济作物，重金属的积累会间接影响人类健康。

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

作为最主要的初级消费者，植食性昆虫也会受到重金属的影响。随取食摄入的重金属会直接影响昆虫正常的生理过程，有研究表明重金属积累还会影响植食性昆虫诱导的植物抗性途径。因此，研究重金属 – 植物 – 植食性昆虫之间的关系有重要的生物学意义。本文通过镉 – 水稻 – 粘虫的研究发现，镉处理水稻上粘虫幼虫的生长变缓并且死亡率提高，同时镉处理增加了粘虫幼虫诱导的酚胺类化合物的含量，说明镉积累很有可能激活了水稻中虫害诱导的防御途径，从而表现出对粘虫幼虫的抗性；而同等浓度镉处理的人工饲料反而促进了粘虫幼虫的生长。

众多试验表明，重金属镉会破坏植食性昆虫中肠结构、影响食物的吸收，从而减缓昆虫的生长。如粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 幼虫取食高浓度镉（8.0 ± 2.6 mg/kg 干重）添加的人工饲料后发育明显减缓（Konopka *et al.*，2013）；棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 幼虫取食高浓度镉添加的人工饲料，幼虫体重都显著降低（Zhan *et al.*，2017）。土壤中的镉经紫茎泽兰 *Eupatorium adenophorum* 传递累积到泽兰实蝇 *Procecidochares utilis* 幼虫体内，引起超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）和过氧化氢酶（CAT）等保护酶的活性降低，最终导致老熟幼虫长度和鲜重降低（Ma *et al.*，2018）。Wei 等（2020）也研究了镉对粘虫幼虫的直接影响，发现在人工饲料中加入低浓度（0.15 mg/kg 干重）的镉会抑制粘虫体重的增加；中浓度（0.3 mg/kg 干重）和高浓度（0.6 mg/kg 干重）的镉处理却增加了粘虫的体重。然而，中、高浓度的镉处理减小了蛹的重量以及羽化后成虫的产卵量，说明不同浓度镉胁迫对植食性昆虫的影响各不相同，这与植食性昆虫类型或昆虫不同龄期抗胁迫能力也有关联。在本实验中，粘虫幼虫取食高浓度镉（0.71 mg/kg 干重和 6.26 mg/kg 干重）人工饲料后体重显著上升，对比上述报道，人工饲料中镉积累到一定程度可能促进粘虫幼虫的生长发育。取食含高浓度镉人工饲料的粘虫体重增加也可能是一种摄食补偿策略（Nestel *et al.*，2016；Wei *et al.*，2020），即当环境压力等原因导致昆虫营养不足时，昆虫（特别是幼虫）往往会提高食物摄入量，以此为下一阶段的生长发育积蓄能量。镉积累的水稻植株表现出对粘虫幼虫明显的抗性。一方面，镉的积累可能提高了水稻中虫害诱导的防御反应，如抗虫相关信号途径的激活以及防御物质的积累。本研究中酚胺类化合物具有抗鳞翅目幼虫的作用，其在镉积累水稻中诱导的含量要明显高于正常水稻。另一方面，植物中镉可以和蛋白或化合物结合形式螯合形态（Hussain *et al.*，2021），推测水稻中积累的镉可能与一些抗性相关的蛋白或化合物结合形成毒性更强的螯合物而影响其正常的生长发育。

农业生产中，植物往往同时面临各种生物与非生物环境因子胁迫，这些胁迫会不仅会对植物产生影响，而且对整个生态系统都能产生复杂而深远的影响。本研究探讨了植物与两个环境因子—重金属和植食性昆虫之间的互作，发现重金属镉积累可以提高水稻对粘虫幼虫的抗性，镉介导的水稻抗虫性的提高可能与水稻中虫害诱导的防御反应有关。研究结果有利于加深植物与外界环境胁迫关系的认识。本研究中水稻镉积累的浓度虽然在正常范围值之内，但鉴于镉的毒害作用，其对水稻抗虫性的提高无法被人们所利用。而另一种重金属锌具有促进水稻生长发育的功效，已经被用作肥料添加剂。锌的积累是否也会诱导水稻的抗虫性还不清楚，本文建立的研究体系可用于后续锌 – 水稻 – 水稻害虫互作的研究。

参考文献（References）

Chen J, Wang JW, Shu YH. Review on the effects of heavy metal pollution on herbivorous insects [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31 (5): 1773 – 1782. [陈瑾, 王建武, 舒迎花. 重金属污染影响植食性昆虫的研究进展 [J]. 应用生态学报, 2020, 31 (5): 1773 – 1782]

Ding P, Zhuang P, Li Z, *et al.* Accumulation and detoxification of cadmium by larvae of *Prodenia litura* (Lepidoptera: Noctuidae) feeding on Cd-enriched amaranth leaves [J]. *Chemosphere*, 2013, 91 (1): 28 – 34.

Erb M, Reymond P. Molecular interactions between plants and insect herbivores [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70 (1): 527 – 557.

Hussain B, Ashraf MN, Shafeeq URR, *et al.* Cadmium stress in paddy fields: Effects of soil conditions and remediation strategies [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 754: 142188.

Jia J, Sun SL, Kuang W, *et al.* A semi-synthetic diet and the potential important chemicals for *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Insect Science*, 2019, 19 (6): 1 – 7.

Kaur H, Heinzel N, Schoettner M, *et al.* R2R3-NaMYB8 regulates the accumulation of phenylpropanoid-polyamine conjugates, which are essential for local and systemic defense against insect herbivores in *Nicotiana attenuata* [J]. *Plant Physiology*, 2010, 152 (3): 1731 – 1747.

Konopka JK, Hanyu K, Macfie SM, *et al.* Does the response of insect

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

herbivores to cadmium depend on their feeding strategy? [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2013, 39 (4): 546 – 554.

Li R, Zhang J, Li JC, *et al.* Prioritizing plant defence over growth through WRKY regulation facilitates infestation by non-target herbivores [J]. *Elife*, 2015, 4: e04805.

Ma S, Lan MX, Lu WF, *et al.* Effects of heavy metal on development and protective enzymes in the larvae of *Procecidochares utilis* Stone (Diptera: Tephritidae) [J]. *Journal of Enviromental Entomology*, 2018, 40 (4): 866 – 872. [马沙, 兰明先, 鲁武锋, 等. 重金属累积对泽兰实蝇幼虫生长发育和保护酶的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2018, 40 (4): 866 – 872]

Mircic D, Blagojevic D, Peric-mataruga V, *et al.* Cadmium effects on the fitness-related traits and antioxidative defense of *Lymantria dispar* L. larvae [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2013, 20 (1): 209 – 218.

Morkunas I, Wozniak A, Van M, *et al.* The role of heavy metals in plant response to biotic stress [J]. *Molecules*, 2018, 23 (9), 2320.

Nestel D, Papadopoulos NT, Pascacio-villafan C, *et al.* Resource allocation and compensation during development in holometabolous insects [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2016, 95: 78 – 88.

Stolpe C, Kraemer U, Mueller C. Heavy metal (hyper) accumulation in leaves of *Arabidopsis halleri* is accompanied by a reduced performance of herbivores and shifts in leaf glucosinolate and element concentrations [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 133: 78 – 86.

Wan TL, Liu S, Tang QY, *et al.* Heavy metal bioaccumulation and mobility from rice plants to *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) in China [J]. *Environmental Entomology*, 2014, 43 (3): 654 – 661.

Wei ZH, Wang XQ, Li PR, *et al.* Diet-mediated effects of cadmium on fitness-related traits and detoxification and antioxidative enzymes in the oriental armyworm, *Mythimna separata* [J]. *Entomologia Generalis*, 2020, 40 (4): 407 – 419.

Winter TR, Borkowski L, Zeier J, *et al.* Heavy metal stress can prime for herbivore-induced plant volatile emission [J]. *Plant Cell and Environment*, 2012, 35 (7): 1287 – 1298.

Xu J, Wang X, Zu H, *et al.* Molecular dissection of rice phytohormone signaling involved in resistance to a piercing-sucking herbivore [J]. *New Phytologist*, 2021, 230 (4): 1639 – 1652.

Zhan H, Zhang J, Chen Z, *et al.* Effects of Cd^{2+} exposure on key life history traits and activities of four metabolic enzymes in *Helicoverpa armigera* (Lepidopteran: Noctuidae) [J]. *Chemistry and Ecology*, 2017, 33 (4): 325 – 338.

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net