

辣椒素对西花蓟马雌成虫体内 解毒酶活性的影响*

侯晓琳** 鄧军锐*** 胡 雄 叶 茂

(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 【目的】为明确非挥发性次生物质辣椒素对西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 雌成虫体内解毒酶活性的影响。【方法】将菜豆叶片研碎离心后取上清液作为西花蓟马的液态饲料, 将不同浓度的辣椒素添加到饲料中, 饲养西花蓟马雌成虫 48、72、96 h 后, 分别测定西花蓟马体内羧酸酯酶 (CarE)、谷胱甘肽-S-转移酶 (GSTs)、乙酰胆碱酯酶 (AChE) 和多功能氧化酶 (MFO) 的活性。【结果】低剂量辣椒素能诱导西花蓟马雌成虫体内 GSTs、AChE 和 MFO 活性明显升高, 高剂量辣椒素抑制 GSTs、AChE 及 MFO 活性。不论在哪一种辣椒素浓度下, CarE 活性一直受到抑制。辣椒素浓度和处理时间对 GSTs 及 AChE 活性无明显交互作用, 但对 CarE 及 MFO 有明显的交互作用, 处理时间越长, 作用越显著。【结论】西花蓟马雌成虫体内解毒酶活性在次生物质辣椒素处理下发生了明显的变化, 说明西花蓟马通过解毒酶适应次生物质对其的影响, 但解毒酶的变化有剂量和时间效应。

关键词 西花蓟马, 解毒酶, 次生物质, 辣椒素, 适应

Effects of capsaicin on detoxification enzyme activity in adult female *Frankliniella occidentalis*

HOU Xiao-Lin** ZHI Jun-Rui*** HU Xiong YE Mao

(Institute of Entomology, Guizhou University, Guizhou Provincial Key Laboratory for Agricultural
Pest Management of the Mountainous Region, Guiyang 550025, China)

Abstract 【Objectives】To investigate the effects of the non-volatile, secondary substance capsaicin on detoxification enzymes in adult female *Frankliniella occidentalis*. 【Methods】Adult female *F. occidentalis* were fed bean leaf juice to which different concentrations of capsaicin had been added. Detoxification of the enzymes carboxylesterase (CarE), glutathione S-transferase (GSTs), acetylcholine esterase (AChE), and mixed function oxidase (MFO), were determined after *F. occidentalis* had fed for 48, 72 and 96 h. 【Results】Exposure to lower concentrations of capsaicin was followed by a significant increase in GSTs, AChE and MFO activity, but exposure to higher concentrations was followed by a significant decrease in the activity of these enzymes. CarE activity was inhibited by all capsaicin concentrations. No significant interaction between capsaicin concentration and treatment time was apparent for GSTs and AChE, but was for CarE and MFO; the longer the treatment time, the more significant the effect. 【Conclusion】The activities of detoxification enzymes in adult female *F. occidentalis* changed significantly under capsaicin treatment, which indicates that *F. occidentalis* are able use certain detoxification enzymes to detoxify capsaicin. The magnitude of changes in detoxification enzyme activity were affected by dose and the duration of exposure.

Key words *Frankliniella occidentalis*, detoxification enzymes, capsaicin, adaption

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金项目 (31660516); 贵州省农业攻关项目 (黔科合 NY[2015]3014-1 号); 贵州省国际科技合作基地 (黔科合平台人才【2016】5802)

**第一作者 First author, E-mail: 2878442274@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhijunrui@126.com

收稿日期 Received: 2017-10-23, 接受日期 Accepted: 2017-12-07

植物体内包含许多次生物质, 主要有生物碱、非蛋白质氨基酸、皂角苷、黄酮类以及植物激素等(陈澄宇等, 2015)。外界因子可诱导植物次生物质的改变, 进而诱发昆虫体内一系列酶系发生不同程度的变化。其中解毒酶系中谷胱甘肽-S-转移酶(Glutathione S-transferase, GSTs)、羧酸酯酶(Carboxylesterase, CarE)和多功能氧化酶(Mixed function oxidase, MFO)在应对植物的次生物质上发挥着重要作用(董钧锋等, 2002; 潘亚飞等, 2006)。例如王瑞龙等(2012)研究发现, 取食含肉桂酸、水杨酸、花椒毒素、槲皮素、黄酮和香豆素 6 种植物次生物质饲料的斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 幼虫体内 GSTs 及 CarE 均高于取食不含次生物质的虫体。再如刘佳妮等(2015)研究发现马铃薯块茎蛾 *Phthorimaea operculella* 取食含植物次生物质烟碱的饲料后, 体内 CarE 和 GSTs 活性显著升高以适应次生物质的毒害。乙酰胆碱酯酶(Acetylcholin esterase, AChE)在昆虫神经突触传导中起关键作用, 是植物次生物质的重要作用靶标(Hama *et al.*, 1983)。当昆虫受到次生物质刺激后, 体内 AChE 活性也会受到影响, 如吴刚(2009)发现甜菜夜蛾 *S. exigua* 幼虫取食高棉酚含量的棉花后, 体内 AChE 活性低于取食低棉酚含量幼虫的。

西花蓟马 *Frankliniella occidentalis*(Pergande) 是我国重要入侵害虫之一。近年分布范围日益扩大, 吉林、新疆、宁夏等不适生地区都发现它们的为害(刘若思等, 2015; 张治科等, 2017), 可见西花蓟马适应性极强。但西花蓟马对不同寄主的适应性不同, 裴昌莹和郑长英(2011)等研究发现西花蓟马在嗜食寄主菜豆上的存活率、繁殖率明显高于不嗜食辣椒植株上的。曹宇等(2012)发现植物体内单宁酸和黄酮含量越高, 越不利于西花蓟马对寄主的选择。研究发现西花蓟马也可通过调节体内解毒酶活性来适应寄主植物。如陈锐芬(2011)将西花蓟马从嗜食寄主菜豆上转接到非嗜食寄主辣椒果实上饲养, 虫体内 CarE 的活性显著升高。西花蓟马若虫取食外源茉莉酸诱导处理的菜豆植株后, 虫体内 GSTs、

CarE 及 AChE 的活性均高于取食健康植株的(李顺欣等, 2016)。鄧军锐等(2016)也发现西花蓟马取食二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 为害的菜豆后, 西花蓟马体内解毒酶 GSTs、CarE、MFO 和 AChE 活性在不同的时间段内均有不同程度的变化。西花蓟马还可以通过解毒酶适应环境变化, 如环境中 CO₂ 浓度的升高也会造成取食不同寄主植物上西花蓟马体内 CarE 和 MFO 活性不同程度的升高(刘建业等, 2017)。可见, 解毒酶在西花蓟马应对胁迫时起着关键作用。

前人研究发现西花蓟马体内解毒酶在生长发育过程中起着重要作用, 如果在嗜食的寄主上添加次生物质, 西花蓟马体内的解毒酶活性如何变化? 本文在西花蓟马嗜食寄主菜豆汁液中, 添加次生物质辣椒素, 研究西花蓟马雌成虫体内解毒酶 GSTs、CarE、MFO 和 AChE 活性的变化, 揭示西花蓟马对次生物质的适应机制, 及能否利用非嗜食植物次生物质干扰西花蓟马的生理功能, 从而减轻西花蓟马的危害。

1 材料与方 法

1.1 供试昆虫与植物

西花蓟马: 在人工气候室内(光周期 14 L: 10 D; 温度(25±1) °C; 相对湿度(70±5)%, 用四季豆豆荚饲养纯化 3 代以上的雌成虫备用。

菜豆植株: 于人工气候室(条件同上)内培养菜豆植株, 以营养钵单株培育清洁苗, 待菜豆长至株高 10 cm, 7-8 叶时待用, 生长期间无任何虫害和损伤。

1.2 实验处理

剪取健康菜豆植株叶片, 在冰上用研钵研碎离心取上清液作为西花蓟马的液态饲料, 参照 Mittler 和 Dadd(1964)的膜取食系统, 玻璃管的上端为放置液态饲料的饲料室, 由双层拉薄的 Prarfilm 夹液态饲料构成液滴, 供西花蓟马取食; 玻璃管的另一端用纱布封口。用二甲基亚砷溶解辣椒素并添加到菜豆汁液中, 分别配置成含有 0.005%、0.01%、0.1% 和 1% 辣椒素的菜豆汁液饲料, 让饥饿 8 h 的西花蓟马雌成虫取

食, 每 24 h 更换 1 次新鲜饲料, 以不添加辣椒素的菜豆汁液作为对照。分别于取食 48、72、96 h 后测定体内解毒酶的活性, 每个处理重复 4 次。

1.3 酶活性测定方法

1.3.1 酶液制备 CarE 酶源: 分别将各种处理的西花蓟马雌成虫 50 头放入 2.0 mL 的离心管中, 加入 100 μ L 磷酸缓冲液 (0.2 mol/L pH 6.0) 置于冰上研磨匀浆, 匀浆液于 4 $^{\circ}$ C 下, 15 000 r/min 离心 30 min, 收集上清液即为酶源。

GSTs 酶源: 样管同上, 加入 100 μ L 磷酸缓冲液 (0.1 mol/L pH 7.6) 置于冰上研磨匀浆, 匀浆液于 4 $^{\circ}$ C 下, 10 000 r/min 离心 15 min, 收集上清液即为酶源。

AChE 酶源: 样管同上, 按重量 (g): 体积 (mL) = 1: 9 的比例, 加入 9 倍的生理盐水, 置于冰上研磨匀浆, 匀浆液于 4 $^{\circ}$ C 下, 12 000 r/min 离心 10 min, 收集上清液即为酶源。

MFO 酶源: 样管同上, 加入 100 μ L 磷酸缓冲液 (0.2 mol/L pH 6.0, 含 1 mmol/L EDTA, 0.1 mmol/LDTT, 1 mmol/L PTU, 1 mmol/L PMSF) 置于冰上研磨匀浆, 匀浆液于 4 $^{\circ}$ C 下, 12 000 r/min 离心 5 min, 收集上清液即为酶源。

1.3.2 蛋白质含量测定 采用考马斯亮蓝 (G-250) 法进行测定 (Bradford, 1976)。

1.3.3 酶活性测定 西花蓟马体内 CarE、GSTs 和 AChE 酶活性的测定均按照南京建成生物工程研究所生产的试剂盒说明进行。

MFO 酶活性的测定: 参照 Qian 等 (2008) 方法, 略有改进。

1.4 数据统计与分析

采用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 19.0 统计软件进行数据处理, 采用双因素方差分析法分析取食时间和辣椒素浓度对西花蓟马雌成虫解毒酶活性的交互作用。采用 Tukey 检验法比较不同处理间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 辣椒素对西花蓟马体内 CarE 活性的影响

不论在哪一个处理时间下, 西花蓟马体内 CarE 的活性均随辣椒素浓度的升高逐渐降低 (表 1)。

在没有添加辣椒素的对照下, 西花蓟马体内 CarE 活性在不同时间下变化不明显。辣椒素浓度为 0.005% 和 0.01% 时, 随着处理时间的延长, CarE 活性均是先升高后下降, 在 72 h 时酶活性最高。辣椒素浓度为 0.1% 时, 西花蓟马体内 CarE 活性在不同时间下没有显著变化。在辣椒素浓度为 1% 时, CarE 活性随着处理时间的延长不断下降, 在 96 h 时酶活性最低。

2.2 辣椒素对西花蓟马体内 GSTs 活性的影响

西花蓟马取食 48 h 时, 0.005% 辣椒素处理下西花蓟马雌成虫体内 GSTs 活性明显高于对照, 但随浓度的升高, GSTs 活性不断降低 (表 2)。

表 1 辣椒素对西花蓟马体内 CarE 活性的影响 (U/mg prot)

Table 1 Effect of the capsaicin on CarE activity in *Frankliniella occidentalis*

辣椒素的含量 (%) Percent capsaicin content (%)	处理时间 Treatment time (h)		
	48	72	96
0	6.47±0.78aA	6.73±0.23aA	6.61±0.14aA
0.005	5.02±0.40abC	6.11±0.13abA	5.56±0.19bAB
0.01	3.74±0.21bcC	5.80±0.14bA	5.08±0.12bB
0.1	3.44±0.39bcA	3.58±0.08cA	2.92±0.07cA
1	2.25±0.09cA	1.49±0.16dB	0.84±0.07dC

同一列数据后标有小写字母不同表示同一时间不同浓度下虫体内酶活性的显著性变化 ($P < 0.05$); 同一行数据后标有大写字母不同表示同一浓度不同时间下虫体内酶活性的显著变化 ($P < 0.05$); 下表同。

Data with different lowercase letters in the same column indicate significant difference at the 0.05 level among different treatments at the same time, while with different capital letters in the same row indicate significant difference at the 0.05 level among different time at the same treatment. The same below.

表 2 辣椒素对西花蓟马体内 GSTs 活性的影响 (U/mg prot)
Table 2 Effect of the capsaicin on GSTs activity in *Frankliniella occidentalis*

辣椒素的含量 (%) Percent capsaicin content (%)	处理时间 Treatment time (h)		
	48	72	96
0	459.60±31.02bA	571.26±21.75aA	511.32±31.62aA
0.005	663.04±35.47aA	661.89±20.81aA	601.27±32.68aA
0.01	333.87±16.60cC	450.69±29.11bA	377.50±22.66bAB
0.1	317.85±17.73cC	391.18±20.88bA	336.46±7.73bAB
1	194.03±31.67dA	213.64±8.87cA	148.93±13.73cA

西花蓟马取食 72 h 和 96 h 时, 体内 GSTs 活性变化相同, 在 0.005 % 辣椒素处理下, 西花蓟马体内 GSTs 活性和对照没有明显差异, 以后随辣椒素浓度的升高活性不断降低。

对照、0.005% 和 1% 辣椒素饲养的西花蓟马雌成虫体内 GSTs 活性在各时间段下没有明显的变化。但 0.01% 和 0.1% 辣椒素饲养的西花蓟马雌成虫, 酶活性随处理时间的延长先升高后降低, 均是在处理 72 h 时 GSTs 活性最高, 48 h 时酶活性最低。

2.3 辣椒素对西花蓟马体内 AChE 活性的影响

处理 48 h 时, 西花蓟马雌成虫体内 AChE

活性在各处理下变化不明显 (表 3)。处理 72 h 和 96 h 时, 酶活性的变化相同, 均是在低浓度 0.005 % 辣椒素条件下 AChE 活性明显高于对照, 其他处理下 AChE 酶活性显著低于对照, 并随着辣椒素浓度的升高, 活性不断降低。

在辣椒素浓度 1% 时, 西花蓟马雌成虫体内 AChE 活性在 48 h 明显高于 72 和 96 h 的。在对照、及其它辣椒素浓度下, AChE 酶活性在各时间段下均没有显著变化。

2.4 辣椒素对西花蓟马体内 MFO 活性的影响

48 h 时, 西花蓟马雌成虫体内 MFO 活性不受辣椒素浓度的影响 (表 4)。但处理时间延长

表 3 辣椒素对西花蓟马体内 AChE 活性的影响 (U/mg prot)
Table 3 Effect of the capsaicin on AChE activity in *Frankliniella occidentalis*

辣椒素的含量 (%) Percent capsaicin content (%)	处理时间 Treatment time (h)		
	48	72	96
0	0.25±0.02aA	0.24±0.01bcA	0.23±0.1bA
0.005	0.27±0.03aA	0.33±0.03aA	0.31±0.12aA
0.01	0.25±0.02aA	0.26±0.01bA	0.25±0.13bA
0.1	0.24±0.02aA	0.24±0.01bcA	0.24±0.02bA
1	0.23±0.01aA	0.18±0.00dB	0.17±0.01cB

表 4 辣椒素对西花蓟马体内 MFO 活性的影响 (U/mg prot)
Table 4 Effect of the capsaicin on MFO activity in *Frankliniella occidentalis*

辣椒素的含量 (%) Percent capsaicin content (%)	处理时间 Treatment time (h)		
	48	72	96
0	0.31±0.02aA	0.27±0.01bA	0.27±0.01abA
0.005	0.37±0.03aA	0.40±0.01aA	0.29±0.01aB
0.01	0.31±0.01aA	0.28±0.01bAB	0.25±0.01bC
0.1	0.27±0.03aA	0.10±0.01cB	0.09±0.01cB
1	0.27±0.01aA	0.08±0.01dB	0.04±0.01dC

到 72 h 和 96 h 时,取食辣椒素浓度为 0.005% 的西花蓟马体内的酶活性高于对照,之后随着辣椒素浓度的升高,体内酶活性均逐渐降低。

对照条件下,西花蓟马体内 MFO 活性在各时间段下变化不大。但在各辣椒素浓度处理下,随着处理时间的延长,MFO 活性降低,96 h 时酶活性达到最低值,受到明显抑制。

2.5 辣椒素浓度和处理时间对西花蓟马体内解毒酶活性的交互作用

辣椒素浓度和处理时间对西花蓟马雌成虫体内不同解毒酶活性的影响不同(表 5)。处理时间和辣椒素浓度对西花蓟马雌成虫体内 GSTs 及 AChE 无明显交互作用($P>0.05$),即辣椒素对西花蓟马体内 GSTs 和 AChE 活性的影响不会随着西花蓟马处理时间的延长而明显改变。但处

理时间和辣椒素浓度对 CarE 及 MFO 有极显著交互作用($P<0.05$),说明辣椒素浓度越高,处理时间越长,虫体内酶活性变化越大。

3 讨论

辣椒素是一种具有辛辣刺激性的次生物质,对害虫具有一定的驱避性和毒性,与此同时昆虫体内一些解毒酶会对辣椒素产生反应,克服其潜在毒性(刘新和林永,2003)。本研究发现,次生物质辣椒素可以诱导西花蓟马雌成虫体内解毒酶 CarE、GSTs、MFO 及 AChE 的活性发生变化。不论在哪一种辣椒素浓度下,均对西花蓟马体内 CarE 有抑制作用,但辣椒素对 GSTs、MFO 及 AChE 的影响不同,和辣椒素浓度和处理时间有关。高浓度辣椒素长时间处理西花蓟马

表 5 辣椒素浓度和处理时间对西花蓟马体内解毒酶活性的影响 (U/mg prot)
Table 5 The interactions between capsaicin concentration and treatment time on the enzyme activity in *Frankliniella occidentalis*

解毒酶 Enzymes	源 Source	df	F	Sig.
CarE	时间 Time	2	6.383	0.004
	浓度 Concentration	4	152.130	0.000
	时间 × 浓度 Time×Concentration	8	4.856	0.000
	误差 Error	45		
	总和 Total	60		
GSTs	时间 Time	2	11.262	0.000
	浓度 Concentration	4	150.501	0.000
	时间 × 浓度 Time×Concentration	8	1.565	0.162
	误差 Error	45		
	总和 Total	60		
AChE	时间 Time	2	0.789	0.461
	浓度 Concentration	4	17.460	0.000
	时间 × 浓度 Time×Concentration	8	2.121	0.053
	误差 Error	45		
	总和 Total	60		
MFO	时间 Time	2	77.657	0.000
	浓度 Concentration	4	112.099	0.000
	时间 × 浓度 Time×Concentration	8	12.343	0.000
	误差 Error	45		
	总和 Time	60		

雌成虫,可以抑制虫体内解毒酶 GSTs、MFO 和 AChE 的活性。低浓度辣椒素短时间处理西花蓟马雌成虫,可以激活虫体 GSTs、MFO 和 AChE 活性。

前人发现次生物质烟碱和芸香苷对斜纹夜蛾体内 CarE 的活性有显著的抑制效应(周郑等, 2007),而辣椒碱对小菜蛾 *Plutella xylostella* 体内 CarE 的活性影响表现为先抑制后激活(刘少武和纪明山, 2008)。本研究发现,西花蓟马雌成虫在辣椒素处理下, CarE 活性均低于对照,并且辣椒素浓度越高,处理时间越长, CarE 活性越低。说明辣椒素这种次生物质对西花蓟马体内 CarE 有抑制作用,并且其抑制效应与辣椒素浓度和处理时间成正相关。

吕敏等(2012)研究中发现,用含 2-十三烷酮及槲皮素饲料喂养棉蚜 *Aphis gossypii*,棉蚜短时间内取食较低含量的次生物质时 GSTs 活性最高;长时间取食含高浓度次生物质的饲料时, GSTs 的活性显著低于对照。吴咚咚等(2012)也发现低剂量的辣椒碱可诱导烟粉虱 *Bemisia tabaci* GSTs 活性增强,高剂量辣椒碱对烟粉虱有较强的毒害作用并抑制了 GSTs 活性,与本研究结果有相似之处。本研究发现用 0.005%辣椒素处理西花蓟马 48 h 时,体内 GSTs 活性最高,取食 1%辣椒素 96 h 时 GSTs 活性最低。这可能是西花蓟马通过提高 GSTs 活性,增强对辣椒素的代谢作用,这也符合昆虫的急性适应性。高浓度辣椒素可能造成西花蓟马取食利用障碍。

马志卿等(2007)研究表明,无论时间长短,脱氧鬼臼毒素均可显著抑制粘虫 *Mythimna separata* 体内的 MFO 活性。王小艺和黄炳球(1999)研究也发现,取食茶皂素后的菜青 *Pieris rapae* 中肠 MFO 活性也有一定的抑制作用。在本研究中,辣椒素对西花蓟马体内 MFO 活性的诱导存在剂量和时间效应,低剂量 0.005%辣椒素处理西花蓟马 72 h 时,体内 MFO 活性最高;高剂量 1%辣椒素处理 96 h 时, MFO 活性最低。说明低浓度辣椒素可诱导西花蓟马 MFO 活性增强,使西花蓟马对低剂量的辣椒素进行解毒代谢,但高浓度的辣椒素超出了西花蓟马自身的防

御能力。

植物次生物质对昆虫靶标酶 AChE 的影响不同学者的结果不同。周琳等(2011)认为次生物质雷公藤总生物碱对粘虫 AChE 无影响。但吴咚咚等(2012)却发现辣椒碱对烟粉虱 AChE 活性有抑制作用,并存在明显的时间效应。本研究发现,辣椒素对西花蓟马体内 AChE 无明显的时间效应,但有明显的剂量效应。低剂量 0.005%辣椒素处理下,西花蓟马虫体 AChE 活性高于对照;高剂量 1%辣椒素处理西花蓟马 AChE 活性明显比对照低,说明高剂量的辣椒素抑制了 AChE 活性。

本实验只是研究了辣椒素对西花蓟马解毒酶活性的影响,昆虫体内还存在许多其他酶系,如保护酶系、消化酶系等。各种酶功能错综复杂,其活性变化与酶的种类、次生物质的种类及含量、外界环境因素等密切相关。以后应进一步加大研究的深度和广度,揭示西花蓟马对不同寄主植物及次生物质的适应机制。

参考文献 (References)

- Bradford MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72(1): 248-254.
- Cao Y, Zhi JR, Cong CL, Song QZ, 2012. Relationships between host plant selection of *Frankliniella occidentalis* and physical characteristics and secondary plant compounds of host filiiag. *Plant Protection*, 38(4): 27-32. [曹宇, 邹军锐, 从春蕾, 宋琼章, 2012. 西花蓟马寄主选择性与寄主物理性状及次生物质的关系. *植物保护*, 38(4): 27-32.]
- Chen RF, 2011. Studies on Host-adaptation of *Frankliniella occidentalis*. Master's thesis. Fujian: Fujian Agriculture and Forestry University. [陈锐芬, 2011. 西花蓟马对寄主植物的适应特性研究. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Chen CY, Kang ZJ, Shi XY, Gao XW, 2015. Metabolic adaptation mechanisms of insects to plant secondary metabolites and their implications for insecticide resistance of insects. *Acta Entomologica Sinica*, 58(10): 1126-1139. [陈澄宇, 康志娇, 史雪岩, 高希武, 2015. 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. *昆虫学报*, 58(10): 1126-1139.]
- Dong JF, Zhang JH, Wang CZ, 2002. Effects of plant allelochemicals on nutritional utilization and detoxication enzyme activities in two *Helicoverpa* species. *Acta Entomologica Sinica*, 45(3): 296-300. [董钧锋, 张继红, 王琛柱, 2002. 植物次生物质对烟青虫和棉铃虫食物利用及中肠解毒酶活性的影响. *昆虫学报*, 45(3): 296-300.]
- Hama H, Hosoda A, 1983. High aliesterase activity and low acetylcholinesterase sensitivity involved in organophosphorus

- and carbamate resistance of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stal (Homoptera: Delphacidae). *Applied Entomology and Zoology*, 18(4): 475–485.
- Li SX, Zhi JR, Yang GM, Yue WB, Ye M, 2016. Resistance of bean leaves induced by exogenous jasmonic acid and its effects on activities of protective and detoxification enzymes in *Frankliniella occidentalis*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28(9): 2975–2983. [李顺欣, 邹军锐, 杨广明, 岳文波, 叶茂, 2016. 外源茉莉酸诱导的菜豆叶片生化抗性及其对西花蓟马体内保护酶和解毒酶活性的影响. *应用生态学报*, 28(9): 2975–2983.]
- Liu JN, Huang HP, Hua JZ, Zhang YY, Yao LY, 2015. Effects of nicotine on protective and detoxifying enzymes of *Phthorimaea operculella* larvae. *Chinese Journal of Guizhou Agricultural Sciences*, 43(3): 78–81. [刘佳妮, 黄鹤平, 华金珠, 张瑜瑜, 姚丽媛, 2015. 烟碱对马铃薯块茎蛾幼虫保护酶和解毒酶的影响. *贵州农业科学*, 43(3): 78–81.]
- Liu RS, Liu Y, Wang J, Lv YF, Bian Y, Zhang LJ, 2015. First record of invasive pest *Frankliniella occidentalis* in Jilin Province. *Chinese Journal of Beijing University of Agriculture*, 30(2): 24–26. [刘若思, 刘燕, 王军, 吕玉峰, 边勇, 张丽杰, 2015. 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. *北京农学院学报*, 30(2): 24–26.]
- Liu JY, Qian L, Ke R, Chen XY, Li ZY, Gui FR, 2017. Effects of elevated carbon dioxide on the activities of physiological enzymes in thrips *Frankliniella occidentalis* and *F. intonsa* fed on different host plants. *Chinese Journal of Plant Protection*, 44(1): 45–53. [刘建业, 钱蕾, 可芮, 陈晓燕, 李正跃, 桂富荣, 2017. 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. *植物保护学报*, 44(1): 45–53.]
- Liu SW, Ji MS, 2008. Effects of capsaicin on the activities of acetylcholinesterase and carboxylesterase in *Plutella xylostella*. *China Plant Protection*, 28(4): 8–9. [刘少武, 纪明山, 2008. 辣椒碱对小菜蛾体内乙酰胆碱酯酶和羧酸酯酶的影响. *中国植保导刊*, 28(4): 8–9.]
- Liu X, Lin Y, 2003. Biological activity of capsaicin and its joint action with other pesticides. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 5(2): 94–96. [刘新, 林永, 2003. 辣椒碱对桃蚜的生物活性及其与几种杀虫剂的联合作用. *农药学报*, 5(2): 94–96.]
- Lv M, Sun HH, Wang LH, Gao XW, 2012. Effects of secondary metabolites on activities of glutathione s-transferases, carboxylesterase in aphid. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 28(3): 253–256. [吕敏, 孙姗姗, 王丽红, 高希武, 2012. 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. *中国农学通报*, 28(3): 253–256.]
- Ma ZQ, Li GZ, Feng JT, Zhang X, 2007. Effects of deoxypodophyllotoxin on metabolizing enzymes in *Mythimna separata* Walker. *Acta Entomologica Sinica*, 50(2): 186–190. [马志卿, 李广泽, 冯俊涛, 张兴, 2007. 脱氧鬼臼毒素对粘虫几种代谢酶系的影响. *昆虫学报*, 50(2): 186–190.]
- Mittler TE, Dadd RH, 1964. An improved method for feeding aphids on artificial diets. *Annals of the Entomological Society of America*, 57: 139–140.
- Pei CY, Zheng CY, 2011. Selectivity of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) on different host vegetables. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 19(2): 383–387. [裴昌莹, 郑长英, 2011. 西花蓟马对不同蔬菜寄主的选择性研究. *中国农业生态学报*, 19(2): 383–387.]
- Pan YF, Meng JY, Zhang XY, Zhou XM, Lei CL, 2006. Effects of host plants on insecticide susceptibility of bean pod borer, *Maruca testulalis*, and activity of its detoxification enzyme. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 43(4): 496–500. [潘亚飞, 孟建玉, 张小亚, 周兴苗, 雷朝亮, 2006. 寄主对豆野螟的药剂敏感性和体内解毒酶活性的影响. *应用昆虫学报*, 43(4): 496–500.]
- Qian Y, Cao GC, Song JX, Yin Q, Han ZJ, 2008. Biochemical mechanisms conferring cross-resistance between tebufeno-zide and abamectin in *Plutella xylostella*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 91(3): 175–179.
- Wang RL, Sun YL, Liang XT, Song YY, Su YJ, Zhu KY, Zeng RS, 2012. Effects of six plant secondary metabolites on activities of detoxification enzymes in *Spodoptera litura*. *Acta Ecologica Sinica*, 32(16): 5191–5198. [王瑞龙, 孙玉林, 梁笑婷, 宋圆圆, 苏贻娟, 朱克岩, 曾任森, 2012. 6 种植物次生物质对斜纹夜蛾解毒酶活性的影响. *生态学报*, 32(16): 5191–5198.]
- Wang XY, Huang BQ, 1999. Effects of tea saponin on several enzymes of the imported cabbage worm *piers rapae* L.. *Chinese Journal of Tea*, 25(4): 193–196. [王小艺, 黄炳球, 1999. 茶皂素对菜青虫体内几种酶活性的影响. *茶叶*, 25(4): 193–196.]
- Wu DD, Zhao JW, Chen Y, Zheng Y, He YX, 2012. Effects of capsaicin on the activities of carboxylesterase, glutathione S-transferase and acetylcholinesterase in *Bemisia tabaci*. *Chinese Journal of Biosafety*, 21(2): 109–113. [吴咚咚, 赵建伟, 陈颖, 郑宇, 何玉仙, 2012. 辣椒碱对烟粉虱体内羧酸酯酶、谷胱甘肽-S-转移酶和乙酰胆碱酯酶活性的影响. *生物安全学报*, 21(2): 109–113.]
- Wu G, 2009. Effects of plant insect-resistant compounds on the nutritional utilization and enzyme activities of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). Doctoral dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [吴刚, 2009. 植物抗虫物质对甜菜夜蛾营养效应和酶活性的影响. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院.]
- Zhang ZK, Wu SY, Lei ZR, Kang PZ, Du YI, Zhang LR, 2017. Development and reproduction of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) in greenhouse pepper in Ningxia. *Chinese Journal of China Plant Protection*, 37(7): 35–38. [张治科, 吴圣勇, 雷仲仁, 康萍芝, 杜玉宁, 张丽荣, 2017. 宁夏设施辣椒上西花蓟马的生长发育和繁殖研究. *中国植保导刊*, 37(7): 35–38.]
- Zhi JR, Tian T, Wen J, Liu Y, 2016. 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. *Acta Entomologica Sinica*, 59(7): 707–715. [邹军锐, 田甜, 温娟, 刘勇, 2016. 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. *昆虫学报*, 59(7): 707–715.]
- Zhou L, 2011. Toxicity of total alkaloid from *Tripterygium wilfordii* Hook against *Mythimna separata* (Walker) and its effects of on AChE and Ach. *Acta Agriculture Boreali-Sinica*, 26(1): 215–218. [周琳, 2011. 雷公藤总生物碱对粘虫幼虫的毒力及对乙酰胆碱酯酶和乙酰胆碱的影响. *华北农学报*, 26(1): 215–218.]
- Zhou Z, Cheng XS, Wang FX, Chen SR, 2007. Effects of nicotine and rutin on the susceptibility of *Spodoptera litura* to insecticides and the activities of some enzymes. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 9(3): 305–308. [周郑, 程新胜, 王方晓, 陈树仁, 2007. 烟碱和芸香苷对斜纹夜蛾药剂敏感性及相关酶活性的影响. *农药学报*, 9(3): 305–308.]