

乙基多杀菌素抗性小菜蛾 代谢解毒酶活性研究*

尹 飞** 陈焕瑜 冯 夏 胡珍娣 林庆胜 李振宇 包华理***

(广东省农业科学院植物保护研究所, 广东省植物保护新技术重点实验室, 广州 510640)

摘 要 【目的】阐明小菜蛾 *Plutella xylostella* (L.)对乙基多杀菌素的代谢抗性机理,为延缓小菜蛾对乙基多杀菌素抗药性发展及抗性治理技术提供支持。【方法】通过酶动力学方法测定了小菜蛾对乙基多杀菌素高抗、中抗和敏感种群的谷胱甘肽-S-转移酶、羧酸酯酶、乙酰胆碱酯酶和多功能氧化酶 4 种代谢解毒酶的比活力。【结果】乙基多杀菌素高抗小菜蛾种群的谷胱甘肽-S-转移酶、羧酸酯酶、乙酰胆碱酯酶的比活力分别为 15.38、3.15 和 7.30 OD·min⁻¹·mg⁻¹pro,显著高于敏感种群;但乙酰胆碱酯酶在中抗种群和敏感种群中比活力差异不显著;多功能氧化酶在高抗、中抗和敏感种群中的比活力分别为 4.97、4.08 和 4.23 OD·min⁻¹·mg⁻¹pro,差异不显著。【结论】谷胱甘肽-S-转移酶、羧酸酯酶和乙酰胆碱酯酶的酶活随着小菜蛾对乙基多杀菌素抗性的增强而增强,而多功能氧化酶的酶活在抗性种群与敏感种群间差异不显著,因此小菜蛾对乙基多杀菌素的代谢抗性机理研究应重点关注这 3 种酶。

关键词 小菜蛾,酶活性,乙基多杀菌素,抗药性

The role of detoxifying enzymes in the resistance of *Plutella xylostella* to spinetoram

YIN Fei** CHEN Huan-Yu FENG Xia HU Zhen-Di LIN Qing-Sheng LI Zhen-Yu BAO Hua-Li***

(Institute of Plant Protection, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangdong Provincial Key Laboratory of High Technology for Plant Protection, Guangzhou 510640, China)

Abstract 【Objectives】To clarify the metabolic mechanisms underlying the resistance of *Plutella xylostella* (L.) to spinetoram. 【Methods】The activity of glutathione-S-transferase, carboxylesterase and acetylcholinesterase and multifunctional oxidase were measured using the enzyme kinetic method in a highly resistant, moderately resistant and a susceptible strain of *P. xylostella*. 【Results】The specific enzyme activities of glutathione-S-transfer enzyme, acetylcholinesterase and carboxylesterase were significantly higher in the highly resistant strain than in the susceptible strain. Specific activity to these insecticides were, respectively, 15.38, 3.15 and 7.30 OD·min⁻¹·mg⁻¹pro in the highly resistant strain. There was, however, no significant difference in acetylcholinesterase activity between the moderately resistant and susceptible strains, or in multifunctional oxidase activity among all three strains. The specific enzyme activity of multifunctional oxidase activity was 4.97 in the highly resistant strain, 4.08 in the middle resistant strain, and 4.23 OD·min⁻¹·mg⁻¹pro in the susceptible strain, respectively. 【Conclusion】The glutathione-S-transferase, carboxylesterase, and acetylcholinesterase, activity increased with the level of resistance. There was no significant difference in multifunctional oxidase activity among the three strains. Further investigation of the metabolic mechanism underlying spinetoram resistance in *P. xylostella* should therefore focus on glutathione-S-transferase, carboxylesterase, and acetylcholinesterase.

Key words *Plutella xylostella*, enzyme activity, spinetoram, resistance

* 资助项目 Supported projects: 国家公益性行业(农业)科研专项(201103021和201203038);国家支撑项目(2012BAD19B0);国家自然科学基金(31501664);广东省农业科学院院长基金(201514);广东省科技计划项目(2013B050800019和2015A020209112)植物病虫害生物学国家重点实验室开放基金项目(SKLOF201510)

**第一作者 First author, E-mail: feier0808@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: baohl@gdppri.com

收稿日期 Received: 2016-01-19, 接受日期 Accepted: 2016-02-27

小菜蛾 *Plutella xylostella* (L.) 属鳞翅目菜蛾科, 是十字花科作物重要害虫, 严重威胁十字花科蔬菜生产。据统计, 一般年份小菜蛾危害可使蔬菜损失达 30%~50%, 严重时减产 90% 以上, 甚至绝收, 每年给世界造成经济损失 4~5 亿美元 (Furlong *et al.*, 2013)。由于其自身的生理生化特性, 小菜蛾几乎对现有杀虫剂均产生了抗性 (Zhao *et al.*, 2006)。乙基多杀菌素 Spinetoram 是一个新型高效的广谱性农用抗生素, 作用于昆虫的烟碱型乙酰胆碱受体 (nAChR) 和 γ -氨基丁酸 (GABA), 受体具有杀虫速度快、持效期长、对有益生物如蜜蜂等影响极小等优点, 属新型环境友好型生物农药, 成为目前防控小菜蛾的首选药剂 (华乃震, 2015)。随着乙基多杀菌素的大面积推广应用, 小菜蛾对该药剂抗药性的发展成为关注焦点。

昆虫的生理/生化抗性在昆虫对杀虫剂抗药性的产生与发展过程中起着主要作用。生理/生化抗性主要包括靶标抗性和代谢抗性两种机制。在靶标抗性和代谢抗性等多种昆虫的抗药性机制中, 昆虫体内酶代谢能力增强所导致的是昆虫对杀虫药剂产生抗性的重要机制之一 (邢剑飞等, 2010)。昆虫体内的羧酸酯酶 (CarE)、乙酰胆碱酯酶 (AChE)、谷胱甘肽-S-转移酶 (GST) 以及多功能氧化酶 (MFO) 等代谢解毒酶活性的提高及变化是导致昆虫抗药性产生的主要原因之一。

本文通过对乙基多杀菌素高抗、中抗和敏感小菜蛾种群 3 龄幼虫体内乙酰胆碱酯酶、羧酸酯酶、谷胱甘肽-S-转移酶和多功能氧化酶 4 种酶进行活性测定, 比较小菜蛾乙基多杀菌素不同抗性种群代谢解毒酶活性的变化, 为研究小菜蛾对乙基多杀菌素抗药性机理提供依据, 对小菜蛾抗性治理技术的研究和应用具有积极作用。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

小菜蛾敏感品系: 2002 年 7 月采集于广东广州, 在室内不接触任何药剂的条件下连续饲养

至今。

小菜蛾抗性品系: 中抗种群 2014 年 3 月采集于广东广州石井菜田; 高抗种群由中抗种群通过乙基多杀菌素汰选获得。

1.2 供试药剂

乙基多杀菌素 (60 克/升悬浮剂): 陶氏益农, α -乙酸萘酯 (广州齐云生物技术有限公司, 化学纯), 固蓝 RR (上海华蓝科技有限分司), 碘化硫代乙酰胆碱 (Sigma Aldrich), 对硝基苯甲醚 (p-NA) (瑞士 Adamas-beta 公司, 分析纯), 2, 3-二氯硝基苯 (DCNB) (扬中市天力化工有限公司) 还原型辅酶 (NADPH) (Roche, 进口分装), 牛血清白蛋白和考马斯亮蓝 G250 (上海蓝季科技发展公司), 其它试剂均为国产分析纯。

1.3 生物测定方法

采用叶片药膜法 (Zhao *et al.*, 2002)。用洁净甘蓝 *Brassica oleracea*, 剪成直径 6.5 cm 圆片 (避免主叶脉)。将叶片在药液中浸泡 10 s 后取出晾干 (25℃, 2 h), 置于直径 6.5 cm 培养皿中, 接入 10 头 3 龄初幼虫, 覆盖双层吸水卷纸, 盖上培养皿上盖。将其正面向上置于温度 (25±1)℃, 相对湿度 65%~70%, 光照比 (16L 8D) 的培养箱中。每处理 4 次重复。48 h 后检查死亡率, 计算毒力回归方程、LC₅₀ 值及其置信区间。小毛笔或尖锐镊子轻触虫体, 虫体没有反应或不能协调运动视为死亡。

1.4 酶源制备

将 5 头 3 龄幼虫末小菜蛾幼虫置于玻璃匀浆器底部, 加入 1 mL 0.2 mol/L pH6.0 磷酸缓冲液 (羧酸酯酶、谷胱甘肽-S-转移酶)、0.1 mol pH 7.5 磷酸缓冲液 (含 0.1% Triton-100) (乙酰胆碱酯酶)、0.1 mol/L pH7.5 磷酸缓冲液 (含 1 mmol/L EDTA、0.1 mmol/L DTT、1 mmol/L PTU, 1 mmol/L PMSF) (多功能氧化酶), 置于冰上研磨匀浆, 完成后吸取 200 μ L 匀浆液转入至 1.5 mL 离心管内, 加入 200 μ L PBS 缓冲液, 在 4℃ 下, 12 000 r/min 离心 5 min, 收集上清液即为酶源。

1.5 解毒酶活性测定

多功能氧化酶活性参照 Qian 等 (2008) 方法。取 2 $\mu\text{mol/L}$ PNA 125 μL , 9.6 mmol/L NADPH 12.5 μL , 酶源 112.5 μL , 共 250 μL 为反应体系, 34 $^{\circ}\text{C}$, 水浴 30 min, 取 200 μL 加入酶标孔, 405 nm 读数, 结果为生成的对硝基苯酚量计算。

谷胱甘肽-S-转移酶活性测定参照 Zhu 等 (2000)。取 100 μL 酶源, 100 μL 1.2 mmol/L CDNB, 100 μL 12 mmol/L GSH 分别加入酶标板孔中轻轻混匀, 避免气泡产生。保证终浓度为 0.4 mmol/L, GSH 终浓度为 4 mmol/L, 对照则以 100 μL 0.2 mol/L pH6.0 磷酸缓冲液代替酶源参加反应。在 340 nm 下反应 5 min, 每隔 10 s 记录一次光密度值。

羧酸酯酶活性测定参照 Han 等 (1998)。取酶源 50 μL , 置于 96 孔酶标板, 迅速加入 200 μL 0.5 g/L 的固蓝 RR 盐和 1 mmol/L α -乙酸萘酯, 450 nm 下反应 10 min, 每隔 12 s 记录一次光密度值。

乙酰胆碱酯酶活性测定参照 Byrne 和 Devonshire (1993) 的研究方法。取 50 μL 酶源、50 μL 0.1 mol/L PBS (pH7.5)、100 μL 0.75 mmol/L 碘化硫代乙酰胆碱和 100 μL 0.05 mmol/L 的硫代双硝基苯甲酸 (DTNB) 加入 96 孔酶标板, 反应总体积为 300 μL 。在 405 nm 下每隔 30 s 记录一次光密度值, 共记录 30 次。

1.6 蛋白含量测定

参照 Bradford (1976) 考马斯亮蓝 G-250 方法。

1.7 数据统计分析

数据统计分析采用 DPS v8.01 数据处理软件的 Duncan 氏新复极差测验法进行差异显著性分析 (唐启义和冯明光, 2007)。

2 结果与分析

2.1 不同品系小菜蛾室内毒力测定结果

以 10 $\mu\text{g/mL}$ 筛选获得小菜蛾对乙基多杀菌素高抗种群, 并对该种群进行了室内毒力测定, 测定结果表明, 该种群对乙基多杀菌素的致死中浓度达 11.12 mg/L, 是敏感种群的 556 倍, 根据中华人民共和国农业行业标准 NY/T 2360-2013, 其抗性达高水平抗性, 如表 1 所示。

2.2 谷胱甘肽-S-转移酶活性

谷胱甘肽-S-转移酶的活性随着小菜蛾对乙基多杀菌素抗性水平的提高而增强。其中, 中抗种群的酶活为 13.67 $\text{OD}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}\text{pro}$, 与敏感种群的比值为 1.8; 高抗种群的酶活为 15.38, 是敏感种群的 2.02 倍, 如表 2 所示。

2.3 羧酸酯酶活性

如表 3 所示, 对乙基多杀菌素高抗的小菜蛾体内羧酸酯酶活性略高于对乙基多杀菌素中抗的小菜蛾体内羧酸酯酶活性。两者差异不显著。但与敏感种群相比, 中抗和高抗品系小菜蛾体内羧酸酯酶活性显著高于敏感品系小菜蛾体内羧酸酯酶活性。

2.4 乙酰胆碱酯酶活性

当小菜蛾对乙基多杀菌素的抗性达到 556

表 1 小菜蛾对乙基多杀菌素的室内毒力测定结果
Table 1 The indoor virulence of *Plutella xylostella* to spinetoram

小菜蛾品系 Strain	回归方程 Regression equation	LC ₅₀ (mg/L)	相关系数 Relevant coefficient	95%置信区间 (mg/L) 95% confidence interval	抗性倍数 (RR) Resistace ratio
高抗 High resistance	$y=3.5053+1.4291x$	11.12	0.9958	8.21-16.13	556
中抗 Moderate resistance	$y=5.6268+1.4777x$	0.38	0.9650	0.25-0.71	19
敏感 Susceptible	$y=7.5302+1.5730x$	0.02	0.9879	0.01-0.04	1

抗药性水平分级标准: 低水平抗性: $RR \leq 10.0$; 中等水平抗性: $10.0 < RR < 100$; 高水平抗性: $RR \geq 100$ 。

The standard of resistance level, low resistance is $RR \leq 10.0$, moderate resistance is $10.0 < RR < 100$, high resistance is $RR \geq 100$.

倍的高抗水平时, 其乙酰胆碱酯酶的活性提高, 达到敏感种群的 1.65 倍, 如表 4 所示。但在中等抗性小菜蛾种群中, 乙酰胆碱酯酶活性与敏感种群的并没有显著差异。

表 2 乙基多杀菌素对小菜蛾体内谷胱甘肽-S-转移酶活性的影响

Table 2 The effects of spinetoram on GSTs of *Plutella xylostella*

品系 Strain	酶活性 (OD·min ⁻¹ ·mg ⁻¹ pro) Enzymatic activity	比值 Ratio
高抗 High resistance	15.38 ± 1.19a	2.02
中抗 Moderate resistance	13.67 ± 0.58a	1.80
敏感 Susceptible	7.61 ± 0.26b	1.00

表中数据是 4 次重复的平均值; 同一列数据后标有不同小写字母表示同组数据彼此间在 0.05 水平上差异显著 (P<0.05)。下表同。

Date in the table are mean of 4 reduplications, and followed by different letters in the same column indicate significantly different at 0.05 level. The same bwlow.

表 3 乙基多杀菌素对小菜蛾体内羧酸酯酶活性的影响

Table 3 The effects of spinetoram on CarE of *Plutella xylostella*

品系 Strain	酶活性 (OD·min ⁻¹ ·mg ⁻¹ pro) Enzymatic activity	比值 Ratio
高抗 High resistance	3.15 ± 0.14a	1.68
中抗 Moderate resistance	2.55 ± 0.54ab	1.36
敏感 Susceptible	1.87 ± 0.02b	1.00

表 4 乙基多杀菌素对小菜蛾体内乙酰胆碱酯酶活性的影响

Table 4 The effects of spinetoram on AchE of *Plutella xylostella*

品系 Strain	酶活性 (OD·min ⁻¹ ·mg ⁻¹ pro) Enzymatic activity	比值 Ratio
高抗 High resistance	7.30 ± 0.74a	1.65
中抗 Moderate resistance	3.91 ± 0.32b	0.88
敏感 Susceptible	4.43 ± 0.93b	1.00

2.5 多功能氧化酶活性

小菜蛾多功能氧化酶的活性并不随着对乙

基多杀菌素抗性水平的变化而变化。如表 5 所示, 高抗种群小菜蛾的多功能氧化酶活性虽然略高于敏感种群和中抗种群的, 但三者之间并没有显著差异。

表 5 乙基多杀菌素对小菜蛾体内多功能氧化酶活性的影响

Table 5 The effects of spinetoram on MFOs of *Plutella xylostella*

品系 Strain	酶活性 (OD·min ⁻¹ ·mg ⁻¹ pro) Enzymatic activity	比值 Ratio
高抗 High resistance	4.97 ± 0.50a	1.18
中抗 Moderate resistance	4.08 ± 0.06a	0.97
敏感 Susceptible	4.23 ± 0.22a	1.00

3 讨论

当昆虫受到外界刺激时, 其体内活性酶会迅速做出反应, 从而存活下来 (唐振华和毕强, 2003)。昆虫抗药性与其体内靶标酶 (如乙酰胆碱酯酶) 的敏感性下降以及多功能氧化酶 (MFO)、谷胱甘-S-转移酶和特异性酯酶的活性增强有关 (陈之浩等, 1992; 吴刚等, 2002; 罗雁婕等, 2008)。

羧酸酯酶和乙酰胆碱酯酶是昆虫体内的一种水解酶系, 二者含量的升高均会导致昆虫抗性的升高 (邢剑飞等, 2010)。羧酸酯酶主要通过代谢、分解体内某些内源或外源的有毒物质, 将其排出体外来保护机体的正常机能。其在昆虫降解杀虫剂方面扮演着重要的角色 (郭丽和沈孝兵, 2004; Holmes *et al.*, 2008)。羧酸酯酶活力增加是棉蚜 *Aphis gossypii* Glover, 桃蚜 *Myzus persicae*, 东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* (Meyen) 对有机磷杀虫剂产生抗性的原因 (Cao *et al.*, 2008; Pan *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2011); 棉蚜对溴氰菊酯的抗性是由于羧酸酯酶的不敏感性降低而引起的 (赵善欢, 2001); 阿维菌素类杀虫剂的抗性产生与羧酸酯酶的活性增强有

关(吴青君等, 2001)。王光峰等(2003)研究表明多杀菌素在活体条件下能够诱导甜菜夜蛾体内羧酸酯酶活性的增强。本研究结果表明抗乙基多杀菌素小菜蛾的羧酸酯酶活性明显高于敏感种群小菜蛾, 这说明小菜蛾对乙基多杀菌素的抗药性与羧酸酯酶活性的增加有关。

乙酰胆碱酯酶通过快速水解神经递质乙酰胆碱而中止神经冲动的传递, 其对杀虫剂敏感性降低是昆虫产生抗性的一个重要原因(孟琳琳等, 2010)。本研究表明, 在高抗小菜蛾体内乙酰胆碱酯酶比活力显著高于敏感品系, 而中抗小菜蛾体内乙酰胆碱酯酶较高抗品系略低, 说明乙基多杀菌素对小菜蛾体内乙酰胆碱酯酶活性的影响随着抗性的变化而变化, 其具体变化机制有待进一步研究。

谷胱甘肽-S-转移酶是一种昆虫体内与抗性有关的初级代谢及次级代谢酶系, 其解毒作用是催化谷胱甘肽的轭合, 形成一个能够被排泄出的产物; 与底物形成一个非共价键, 由此作为一个携带蛋白质, 把底物带到一个可以代谢或排泄的部位; 即形成一个共价键, 使底物与酶都失去活性(陈秀华等, 2013)。尹显慧等(2008)年研究表明, 多杀菌素对小菜蛾谷胱甘肽-S-转移酶具有诱导作用。小菜蛾体内谷胱甘肽-S-转移酶的高活力是小菜蛾对有机磷类杀虫剂产生抗药性的重要机制之一(吴刚等, 2000; 吕敏等, 2003)。以上研究与本研究结果一致, 乙基多杀菌素诱导小菜蛾体内谷胱甘肽-S-转移酶的活性, 抗性小菜蛾种群中谷胱甘肽-S-转移酶活性显著高于敏感种群。

多功能氧化酶在小菜蛾对阿维菌素的抗性中起着重要的作用(梁沛等, 2001; 黄剑, 2005)。但本研究表明, 抗性品系小菜蛾与敏感品系小菜蛾相比, 其体内多功能氧化酶活性差异不显著, 说明小菜蛾对乙基多杀菌素的抗药性与些酶无关。

小菜蛾对乙基多杀菌素的抗药性是一个复杂的过程, 本研究结果为乙基多杀菌素对小菜蛾的作用机理研究提供一定的理论基础, 但其具体的作用方式需要进一步从基因水平加以验证。

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.*, 71: 248-254.
- Byrne FJ, Devonshire AL, 1993. Insensitive acetylcholinesterase and esterase polymorphism in susceptible and resistant population of the tobacco whitefly *Bemisia tabaci* (Genn.). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 45(1): 34-42.
- Cao C, Zhang J, Gao XW, Liang P, Guo HL, Gao XW, 2008. Overexpression of carboxylesterase gene associated with organophosphorous insecticide resistance in cotton aphids, *Aphis gossypii* (Glover). *Pesticide Biochemistry Physiology*, 90 (3): 175-180.
- Chen XH, Wang ZY, Li XP, Zhu YM, Liu L, Chen W, Chen Q, 2013. Research progress on glutathione S-transferases. *Journal of Northeast Agricultural University*, 44 (1): 149-153. [陈秀华, 王臻昱, 李先平, 朱延明, 刘丽, 陈威, 陈勤, 2013. 谷胱甘肽-S-转移酶的研究进展. 东北农业大学学报, 44 (1): 149-153.]
- Chen ZH, Liu CX, Li FL, Han ZJ, 1992. Study on the relationship between the activity of acetylcholinesterase and esterase in the larvae of the larvae of *Plutella xylostella* L. *Journal of Guizhou Agricultural Sciences*, 1(3): 1-3. [陈之浩, 刘传秀, 李凤良, 韩招久, 1992. 小菜蛾幼虫乙酰胆碱酯酶和羧酸酯酶的活性与抗药性的关系研究. 贵州农业科学, 1(3): 1-3.]
- Furlong MJ, Wright DJ, Dosdall LM, 2013. Diamondback moth ecology and management: problems, progress, and prospects. *Annual Review of Entomology*, 58: 517-541.
- Guo L, Shen XB, 2004. Effects of DDVP at different concentrations on acetylcholinesterase and glutathione S-transferase activity of German cockroaches (*Blattella germanica*). *Journal of Medical Pest Control*, 20(10): 600-602. [郭丽, 沈孝兵, 2004. DDVP对德国小蠊乙酰胆碱酯酶和谷胱甘肽-S-转移酶活性的影响. 医学动物防制, 20(10): 600-602.]
- Han ZJ, Moores GD, Devonshire AL, Denholm I, 1998. Association between biochemical markers and insecticide resistance in the cotton aphid, *Aphis gossypii*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 62: 164-171.
- Holmes RS, Cox LA, Vandeberg JL, 2008. Mammalian carboxylesterase 5: Comparative Biochemistry and Genomics. *Comparative Biochemistry Physiology Part D Genomics & Proteomics*, 3(3): 195-204.
- Hua NZ, 2015. A review of green biological insecticide spinosad and spinetoram. *Agrochemicals*, 54(1): 1-5. [华乃震, 2015. 绿色环保生物杀虫剂多杀霉素和乙基多杀菌素的述评. 农药, 54(1): 1-5.]

- Huang J, Lv M, Wang QL, Wu WJ, 2005. Cytochrome P450 monooxygenases in *Plutella xylostella* resistance to Abamectin. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 7(4): 316–322. [黄剑, 吕敏, 王群利, 吴文君, 2005. 抗阿维菌素小菜蛾的细胞色素 P450 酶系研究. *农药学报*, 7(4): 316–322.]
- Liang P, Gao XW, Zheng BZ, Dai HB, 2001. Study on resistance mechanisms and cross-resistance of Abamectin in diamondback moth *Plutella xylostella* (L.). *Chinese Journal of Pesticide Science*, 3(1): 41–45. [梁沛, 高希武, 郑炳宗, 戴洪波, 2001. 小菜蛾对阿维菌素的抗性机制及交互抗性研究. *农药学报*, 3(1): 41–45.]
- Luo YJ, Wu WW, Yang ZB, Pu ET, Guo ZX, Yin KS, He CX, 2008. Advances in insecticide resistance of diamondback moth (*Plutella xylostella* L.) in Yunnan. *Journal of Yunnan University*, 30(S1): 178–182. [罗雁婕, 高希武, 吴文伟, 浦恩堂, 尹可锁, 何成兴, 药剂对小菜蛾抗性及其敏感品系乙酰胆碱酯酶抑制作用比较. *农药学报*, 30(S1): 178–182.]
- Lv M, Liu HX, Wu WJ, 2003. The relationship between of glutathione S-transferases and insect resistance. *Entomological Knowledge*, 40(3): 204–207. [吕敏, 刘惠霞, 吴文君, 2003. 谷胱甘肽-S-转移酶与昆虫抗药性的关系. *昆虫知识*, 40(3): 204–207.]
- Meng LL, Wang JZ, Sun SL, Zhang ZY, Zhang MZ, Zhang PF, Ding J, Pu YY, 2010. Bioassay of matrine and its effect on two enzyme activities of *Plutella xylostella* larvae. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 25(2): 29–32. [孟琳琳, 王进忠, 孙淑玲, 张志勇, 张民照, 张鹏飞, 蒲媛媛, 2010. 苦参碱对小菜蛾幼虫毒力测定及其对害虫体内 2 种酶活性的影响. *北京农学院学报*, 25(2): 29–32.]
- Pan Y, Guo H, Gao XW, 2009. Comparative study on carboxylesterase activity, cDNA sequence, and gene expression between malathion susceptible and resistant strains of the cotton aphid, *Aphis gossypii*. *Comparative Biochemistry Physiology Part B Biochemistry Molecular Biology*, 152(3): 266–270.
- Qian Y, Cao GC, Song JX, Yin Q, Han ZJ, 2008. Biochemical mechanisms conferring cross-resistance between tebufenozide and abamectin in *Plutella xylostella*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 91(3): 175–179.
- Tang QY, Feng MG, 2007. The DPS Data Processing System, Experimental Design and Statistical Analysis and Data Mining. Beijing: Science Press. 49. [唐启义, 冯明光, 2007. DPS 数据处理系统: 试验设计、统计分析及数据挖掘. 北京: 科学出版社. 49.]
- Tang ZH, Bi Q, 2003. The Molecules of Pesticides. Shanghai: Shanghai Far East Publishers. 58–110. [唐振华, 毕强, 2003. 杀虫剂作用的分子行为. 上海: 上海远东出版社. 58–110.]
- Wang GF, Zhang YJ, Bai LY, Wu QJ, Xu BY, Zhu GR, 2003. Effect of spinosad on the polyphenol oxidase and carboxyl esterase in beet armyworm, *Spodopetera exigua* (Hübner). *Chinese Journal of Pesticide Science*, 5(2): 40–46. [王光峰, 张友军, 柏连阳, 吴青君, 徐宝云, 朱国仁, 2003. 多杀菌素对甜菜夜蛾多酚氧化酶和羧酸酯酶的影响. *农药学报*, 5(2): 40–46.]
- Wu G, You MS, Zhao SX, 2000. Comparison of glutathione-S-transferase and glutathione in resistant and susceptible diamondback moth. *Journal of Fujian Agricultural University*, 29(4): 478–481. [吴刚, 尤民生, 赵士熙, 2000. 抗性和敏感小菜蛾谷胱甘肽-S-转移酶和谷胱甘肽的比较. *福建农业大学学报*, 29(4): 478–481.]
- Wu QJ, Zhang WJ, Zhang YJ, Xu BY, Zhu GR, 2001. The role of detoxification in Abamectin resistant *Plutella xylostella* (L.). *Chinese Journal of Pesticide Science*, 3(3): 23–28. [吴青君, 张文吉, 张友军, 徐宝云, 朱国仁, 2001. 解毒酶在小菜蛾对阿维菌素抗性中的作用. *农药学报*, 3(3): 23–28.]
- Xing J F, Liu Y, Yang DY, 2010. Progress on insect resistance to pyrethroid insecticides. *Environmental Science & Technology*, 33(10): 68–72. [邢剑飞, 刘艳, 颜冬云, 2010. 昆虫对拟除虫菊酯农药的抗性研究进展. *环境科学与技术*, 33(10): 68–72.]
- Zhang JZ, Zhang JQ, Yang ML, Jia QD, Guo YP, Ma EB, Zhu KY, Ma EB, 2011. Genomics-based approaches to screening carboxylesterase-like genes potentially involved in malathion resistance in oriental migratory locust (*Locusta migratoria manilensis*). *Pest Management Science*, 67(2): 183–190.
- Zhao JZ, Collins HL, Li YX, Mau RFL, Thompson GD, Hertlein M, Andalora JT, Boykin R, Shelton AM, 2006. Monitoring of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) resistance to spinosad, indoxacarb, and emamectin benzoate. *Journal of Economic Entomology*, 99(1): 176–181.
- Zhao JZ, Li YX, Collins HL, Gusukuma-Minuto L, Mau RF, Thompson GD, Shelton AM, 2002. Monitoring and characterization of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) resistance to spinosad. *Journal of Economic Entomology*, 95(2): 430–436.
- Zhao SH, 2001. Chemical Protection of Plant. Beijing: Agriculture Press. 1241–1245. [赵善欢, 2001. 植物化学保护. 北京: 中国农业出版社. 1241–1245.]
- Zhu KY, Gao JR, Starkey SK, 2000. Organophosphate resistance mediated by alterations of acetylcholinesterase in resistance clone of the greenbug, *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 68(3): 138–147.