

· 研究论文 ·

三种植物次生物质对 B 型烟粉虱羧酸酯酶活性及其对药剂敏感度的影响

张爱萍, 宋敦伦, 史雪岩, 梁沛*, 高希武*

(中国农业大学 昆虫学系, 北京 100193)

摘要: 采用人工饲料添加法, 研究了不同浓度的槲皮素、2-十三烷酮和葫芦素 B 三种植物次生物质对 B 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* 羧酸酯酶 (CaE) 活性的影响, 同时比较研究了用三种植物次生物质处理后敌敌畏、脱叶磷、灭多威、乐果和氧乐果 5 种药剂对 CaE 的抑制中浓度 (I_{50}) 的变化。结果表明: 0.01~1.0 mg/mL 的槲皮素对 B 型烟粉虱成虫 CaE 活性均具有明显的诱导增加作用, 最高为对照的 4.32 倍; 0.1 和 0.5 mg/mL 的 2-十三烷酮处理使 CaE 活性比对照分别下降了 22% 和 58%; 0.75~30.0 mg/L 的葫芦素 B 对烟粉虱 CaE 活性均表现为抑制作用; 用 1.0 mg/mL 的槲皮素处理 24 h 后, 敌敌畏和脱叶磷对烟粉虱 CaE 的 I_{50} 值分别增加为对照的 20.05 和 3.16 倍; 3.75 mg/L 的葫芦素 B 处理后, 敌敌畏和灭多威对 CaE 的 I_{50} 值分别增加为对照的 25.94 和 2.45 倍; 1.0 mg/mL 的 2-十三烷酮处理后敌敌畏、脱叶磷和乐果对 CaE 的 I_{50} 值分别降低了 89%、83% 和 90%。

关键词: 烟粉虱; 槲皮素; 2-十三烷酮; 葫芦素 B; 羧酸酯酶; 杀虫剂

中图分类号: S482.39, S481.1

文献标志码: A

文章编号: 1008-7303(2008)03-0292-05

Effects of Three Allelochemicals on the Carboxylesterase Activity and its Susceptibility to Insecticides in *Bemisia tabaci* Biotype B

ZHANG Ai-ping, SONG Dun-lun, SHI Xue-yan, LIANG Pei*, GAO Xi-wu*

(Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract The effects of quercetin, 2-tridecanone and cucurbitacin B on the specific activity of carboxylesterase (CaE) in the tobacco whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius) type B were investigated by feeding on artificial diet. The sensitivities of CaE to dichlorvos, methomyl, dimethoate, omethoate and S, S, S-tributyl phosphotriphosphate (DEF), an inhibitor of CaE, were also determined. After treated with quercetin ranged from 0.01 mg/mL to 1.0 mg/mL for 24 h, the specific activity of CaE increased obviously and the highest was 4.32-fold higher than the control. The specific activity of CaE was partially inhibited by 22% and 58%, respectively in the 0.1 and 0.5 mg/mL 2-tridecanone treatments. The cucurbitacin B ranged from 0.75 to 30.0 mg/L inhibited activity of CaE obviously. The I_{50} values of dichlorvos and DEF to the CaE from *B. tabaci* treated with 1.0 mg/L quercetin were respectively 20.05- and 3.16-fold higher than the control. When treated with 3.75 mg/L of cucurbitacin B for 24 h, the I_{50} values of dichlorvos and methomyl to the CaE were 25.94- and 2.45-fold higher than the control.

收稿日期: 2008-03-13; 修回日期: 2008-04-20.

作者简介: 张爱萍 (1980-), 女, 河北保定人, 在读硕士, E-mail zhangai pingdexing@ sina.com; * 通讯作者 (Author for correspondence): 梁沛 (1970-), 男, 陕西凤翔人, 副教授, 主要从事昆虫毒理学研究, 联系电话: 010-62731306, E-mail liangcau@ sohu.com; 高希武 (1958-), 男, 河北唐山人, 教授, 主要从事昆虫毒理学研究, 联系电话: 010-62732974, E-mail gaowu@ 263.net.cn

基金项目: 国家重点基础研究发展规划 (973 计划) 项目 (2002CB111407).

respectively. While when treated with 1.0 mg/mL 2-tridecanone for 24 h the I_{50} values of dichloros, DEF and dimethoate to the CaE were decreased by 89%, 83% and 90%, respectively.

Key words *Bemisia tabaci*; quercetin; 2-tridecanone; cucurbitacin B; carboxylesterase; insecticide

对烟粉虱的防治一直主要依靠化学农药, 导致其对多种杀虫药剂产生了中等甚至是高水平的抗性^[1-4]。除了杀虫药剂的直接作用, 寄主植物中各种防御性次生物质的诱导作用也是影响烟粉虱对杀虫药剂抗性发展的一个不容忽视的因素^[5-7]。寄主植物及其防御性次生物质诱导与害虫抗药性发展的关系在其他昆虫中也已有很多报道, 这些研究发现, 不同寄主植物或植物中的防御性次生物质通过抑制或诱导害虫多功能氧化酶、谷胱甘肽 S-转移酶及羧酸酯酶等主要解毒酶的活性而影响其对杀虫药剂的敏感性^[7-12]。

羧酸酯酶 (Carboxylesterase, CaE) 是烟粉虱体内参与代谢外源化合物的一种重要解毒酶, 在昆虫对有机磷和拟除虫菊酯类等杀虫剂的抗性中起着重要作用^[13,14]。有关槲皮素、2-十三烷酮和葫芦素等植物次生物质对棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、杂豆角夜蛾 *Peridroma saucia* 及烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 等害虫解毒酶影响的研究已有很多报道^[15], 但关于植物次生物质对重要外来入侵有害生物 B 型烟粉虱羧酸酯酶活性及其对药剂敏感度变化影响的研究尚不多见, 仅牟少飞^[5]等用酶标仪初步研究了槲皮素诱导后 B 型烟粉虱种群中羧酸酯酶比活力分布频率的变化。本文主要报道用槲皮素、2-十三烷酮和葫芦素 B 3 种植物次生物质处理后对 B 型烟粉虱种群 CaE 活性的影响, 同时比较研究了用上述物质处理后 B 型烟粉虱 CaE 对 4 种杀虫剂和一种增效剂敏感度的变化, 以期为进一步阐明影响 B 型烟粉虱抗药性发展的因素及其扩张机理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试昆虫

B 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* 由中国农业科学院蔬菜与花卉研究所提供, 以棉花为寄主, 在温室内容养 5 代以上, 未接触任何药剂。

1.2 化学试剂及杀虫药剂

98% 槲皮素 (上海试剂二厂); 96% 2-十三烷酮 (A Hrich 公司); 60% 葫芦素 B (北京三九药业有限公司); 99% 毒扁豆碱、 α -乙酸萘酯、十二烷基硫酸钠和固蓝 B 盐 (美国 Sigma 公司); 考马斯亮

蓝 G-250 (英国进口分装, 中国医药公司北京采购供应站经销); 其他试剂均购自北京市化学试剂公司。

99% 敌敌畏原药 (dichloros DDVP, 天津农药厂); 98% 脱叶磷 (DEF: S, S, S-tri-butyl phosphorotrihydrate, 美国 Sigma 公司); 80% 灭多威原药 (methomyl, 江苏常隆化工有限公司); 97% 乐果原药 (dimethoate, 江苏大丰农药厂); 71% 氧乐果原药 (omethoate, 北京农药二厂)。

1.3 烟粉虱的人工饲养及药剂处理方法

参照 Davidson 等^[16] 和牟少飞等^[5] 的方法并稍有修改。将 50 mL 离心管去掉底部, 经灭菌处理后, 一端用充分伸展的石蜡膜封口, 将灭菌后的液体饲料滴在薄膜表面上, 再用另一层石蜡膜密封, 形成液体小囊, 供烟粉虱从下面刺吸取食。将烟粉虱成虫装入离心管, 每管约 100 头, 另一端罩以纱布, 于室温、RH 50%~70% 的条件下饲养 24 h。用植物次生物质处理时, 先配成一定浓度的乙醇溶液, 再取一定体积加入液体饲料, 配成实验浓度, 并使液体饲料中乙醇体积分数小于 1%。每个处理设 3 次重复, 每个重复处理 500~600 头烟粉虱成虫。以不含次生物质的饲料为对照。

1.4 羧酸酯酶活性测定

1.4.1 酶液的制取 取上述处理的烟粉虱成虫 100 头, 加 0.1 mL 0.04 mol/L pH 7.0 的磷酸缓冲液匀浆, 4℃, 10 000 g 下离心 15 min, 上清液抽滤后作为粗酶液, -80℃ 冻存备用。

1.4.2 CaE 活性测定 参照 Van A spem^[17] 的方法并略加修改。在试管中依次加入 1.8 mL 含有 3×10^{-4} mol/L 的底物和毒扁豆碱的磷酸缓冲液 (0.04 mol/L, pH 7.0), 0.5 mL 粗酶液, 30℃ 反应 15 min 后, 加入显色剂 (1% 固蓝 B 盐 : 5% SDS = 2:5 体积比) 1.8 mL 终止反应并显色, 静置 5~10 min 后用 Bio-40 紫外-可见分光光度仪 (Perkin Elmer USA) 测定其在波长 600 nm 处的吸光值。对照管中在加入显色剂后补加酶液。实验重复 3 次。以 α -萘酚建立标准曲线, CaE 活性单位为 $\text{nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot (\text{mg protein})^{-1}$ 。

1.5 CaE 活性抑制分析

参照高希武等^[18] 方法。将不同浓度的抑制剂与烟粉虱 CaE 分别在 30℃ 水浴中保温 15 min, 加

入底物使其反应 15 min 后用显色剂终止抑制反应,测定其残留活性。每个药剂 5 个浓度,每个浓度重复测定 3 次。

1.6 蛋白质含量测定

参照 Bradford^[19]的考马斯亮蓝 G-250 法。

1.7 数据分析

数据均采用 GraphPad InStat 3.00 软件进行统计分析^[20]。

2 结果与分析

2.1 三种植物次生物质对 B 型烟粉虱 CarE 比活力的影响

以含有不同浓度的槲皮素、2-十三烷酮、葫芦素 B 的人工饲料饲喂烟粉虱成虫,诱导 24 h 后以 α -乙酸萘酯为底物测定其 CarE 活性,结果(表 1)

表明,0.01 mg/mL 的槲皮素诱导烟粉虱 CarE 活性增加了 65%;0.05 和 0.1 mg/mL 处理组活性虽有所增加,但在 $\alpha = 0.05$ 水平上与对照组差异不显著。随着槲皮素浓度进一步升高,其对烟粉虱 CarE 活性的诱导作用明显增强,1.0 mg/mL 的诱导作用最强,为对照的 4.32 倍。与对照相比,0.1 和 0.5 mg/mL 2-十三烷酮处理组 CarE 比活力分别下降了 22% 和 58%,1.0 mg/mL 处理组 CarE 比活力稍有升高,但与对照组无显著差异 ($P > 0.05$)。5 个浓度的葫芦素 B 分别处理 B 型烟粉虱后,对其 CarE 活性均有一定抑制作用,其中 30 mg/L 葫芦素 B 的抑制率最高,为 38%,3.75 和 7.5 mg/L 的葫芦素 B 抑制能力较弱,与对照组无显著差异。

表 1 不同浓度的 3 种植物次生物质处理 24 h 后 B 型烟粉虱 CarE 的比活力

Table 1 Specific activity of CarE from the B. tabaci bio type B treated with three kind of plant allelochemical at different concentration

植物次生物质 Plant allelochemical	浓度 Concentration (mg/mL)	CarE 比活力 Specific Activity of CarE ($\mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot (\text{mg protein})^{-1}$)	相对比值 Relative ratio (Treatment / CK)
CK	0	31.47 ± 5.55 c	1.00
槲皮素 quercetin	0.01	51.84 ± 5.73 bc	1.65
	0.05	43.18 ± 3.24 bc	1.37
	0.1	36.78 ± 0.32 c	1.17
	0.5	59.44 ± 3.29 b	1.89
	1.0	136.07 ± 10.97 a	4.32
2-十三烷酮 2-tridecanone	0.1	24.39 ± 1.08 b	0.78
	0.5	13.37 ± 1.08 c	0.42
	1.0	37.28 ± 2.30 a	1.18
葫芦素 B cucurbitacin B	0.75	22.35 ± 1.31 b	0.70
	3.75	27.48 ± 4.87 ab	0.86
	7.5	26.00 ± 1.75 ab	0.82
	15.0	19.92 ± 1.79 b	0.63
	30.0	19.57 ± 1.15 b	0.62

注:同一列中不同小写字母表示在 $\alpha = 0.05$ 水平上差异显著。

Note: Values of CarE specific activity followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$).

2.2 三种植物次生物质处理后 5 种药剂对 B 型烟粉虱 CarE 的抑制中浓度

用 1.0 mg/mL 的槲皮素、1.0 mg/mL 的 2-十三烷酮和 3.75 mg/L 葫芦素 B 分别处理 B 型烟粉虱 24 h 后,再分别测定敌敌畏等 5 种药剂对其 CarE 的抑制中浓度 (I_{50})。由表 2 可知,用 1.0 mg/mL 的槲皮素处理后,敌敌畏对烟粉虱 CarE 的 I_{50} 值增加为对照的 20.05 倍,叶脱磷的 I_{50}

也增加为对照的 3.16 倍;但灭多威和氧乐果对 CarE 的 I_{50} 变化不大;经 1.0 mg/mL 的 2-十三烷酮处理后,敌敌畏、叶脱磷和乐果对 B 型烟粉虱 CarE 的 I_{50} 值分别比对照降低了 89%、83% 和 90%,但灭多威和氧乐果的 I_{50} 值则分别增加了 78% 和 63%;3.75 mg/L 的葫芦素 B 处理 24 h 后,敌敌畏对 B 型烟粉虱 CarE 的 I_{50} 值增加为对照的 25.94 倍,灭多威和氧乐果的 I_{50} 也分别增加为

表 2 三种植物次生物质处理 24 h 后 5 种药剂对 B 型烟粉虱 CarE 的抑制中浓度
Table 2 I_{50} value of five insecticides on the CarE from the *B. tabaci* treated with three kind of plant allelochemical for 24 h

杀虫剂 Insecticide	I_{50CK} /($\mu\text{mol/L}$)	1. 0 mg/mL 槲皮素 Quercetin		1. 0 mg/mL 2-十三烷酮 Tridecanone		3. 75 mg/mL 葫芦素 B Cucurbitacin B	
		处理组		处理组		处理组	
		Treatment I_{50} /($\mu\text{mol/L}$)	I_{50T}/I_{50CK}	Treatment I_{50} /($\mu\text{mol/L}$)	I_{50T}/I_{50CK}	Treatment I_{50} /($\mu\text{mol/L}$)	I_{50T}/I_{50CK}
敌敌畏 dichlorvos	8.48 ± 1.01 ^b	0.17 ± 0.01	20.05 ^c	0.90 ± 0.12 ^b	0.11 ^f	0.22 ± 0.02	25.94 ^e
脱叶磷 ^a DEF	1.31 ± 0.23	4.14 ± 0.46	3.16 ^c	0.22 ± 0.02	0.17 ^f	1.16 ± 0.32	0.89
灭多威 methomyl	17.82 ± 7.82	18.80 ± 2.18	1.05	31.77 ± 0.29	1.78 ^g	43.5 ± 10.22	2.45 ^e
乐果 dimethoate	12.96 ± 1.41	9.86 ± 1.32	0.76 ^c	1.30 ± 0.40	0.10 ^f	1.36 ± 0.06	0.10 ^f
氧乐果 omethoate	3.86 ± 0.98	2.41 ± 0.84	0.62	6.28 ± 0.61	1.63 ^g	7.24 ± 0.84	1.88 ^e

注: ^a 羧酸酯酶抑制剂; ^b 单位为 $\mu\text{mol/L}$; ^c 处理组与对照组的 I_{50} 值在 $\alpha = 0.05$ 水平上差异显著 (t -检验, $P < 0.05$)。

Note: ^a Inhibitor of carboxylesterase; ^b The unit is $\mu\text{mol/L}$; ^c I_{50} values of treatment and control are significantly different at $\alpha = 0.05$ (t -test $P < 0.05$).

对照的 2.45 和 1.88 倍, 但乐果的 I_{50} 值则降低了 90%, 叶脱磷的 I_{50} 值变化不大。

3 讨论

CarE 是昆虫体内一类重要的解毒酶系, 在烟粉虱对杀虫药剂抗性的发生发展中起着重要作用^[13, 14, 21]。它不仅具有广泛的底物特异性, 可以水解羧酸酯键、酰胺键和硫酯键, 在对含酯键杀虫剂的水解方面起着重要作用, 而且还可以作为结合蛋白与杀虫剂分子不可逆结合, 使其不能到达靶标, 从而起到对杀虫剂的隔离作用^[22]。

在长期的协同进化过程中, 植物通过产生防御性次生物质引诱、驱避或毒杀昆虫, 使植物在进化过程中处于有利地位。但植物次生代谢物质在抵御昆虫侵害的同时, 对昆虫体内的解毒酶系同时也具有一定的诱导作用, 从而增强了昆虫对植物次生物质的解毒作用, 使昆虫免受次生物质的影响。由于昆虫对杀虫药剂的解毒与其对植物次生物质的解毒系统相似, 因此植物次生物质对昆虫解毒酶系的诱导作用同时也改变了昆虫对杀虫药剂等外来化合物的敏感性。如 Riley 等^[6]研究发现, 将以棉花为寄主筛选的对联苯菊酯产生高度抗性 (915 倍) 的烟粉虱种群转移到南瓜上饲养一段时间后, 虽然未用药处理, 但其抗性又上升了 7.5 倍。这说明寄主植物体内的次生物质对昆虫相关酶系的诱导可能在一定程度上增强了昆虫对杀虫药剂的抗性。

本研究测定了槲皮素、2-十三烷酮和葫芦素 B 3 种植物防御性次生物质诱导对 B 型烟粉虱 CarE 的比活力及其对 5 种药剂敏感度的影响, 发现在本实验条件下, 不同浓度的槲皮素对 B 型烟粉虱成虫 CarE 均有诱导作用, 且有明显的剂量效应, 以 1.0 mg/mL 诱导活性最高, 比对照增加 3.32 倍。这与牟少飞等^[5]的研究结果类似, 他们用 0.05% 和 0.01% 的槲皮素处理后有相当一部分 B 型烟粉虱个体比活力值达 55 m OD (min⁻¹·头) 以上, 导致其平均活性明显高于对照组, 而浓度再增大时, 其活性则开始下降; 高希武等也发现, 1.0 mg/mL 的槲皮素连续处理两代后对棉铃虫 CarE 比活力具有明显的诱导增强作用。与槲皮素相反, 2-十三烷酮和葫芦素 B 对 B 型烟粉虱 CarE 基本均表现为抑制作用, 最高抑制率比对照分别降低了 58% 和 38%。高希武等^[23] 还曾报道用 1.0 mg/mL 的 2-十三烷酮连续处理两代可使棉铃虫 CarE 比活力增加为对照的 3.0 倍。这可能与昆虫种类及处理时间不同有关。

通过测定 3 种植物次生物质处理 B 型烟粉虱后 5 种药剂对烟粉虱 CarE 的 I_{50} 值发现, 经 1.0 mg/mL 槲皮素和 3.75 mg/L 葫芦素 B 处理后敌敌畏对 CarE 的 I_{50} 值均显著增加, 但 2-十三烷酮处理后敌敌畏对 CarE 的 I_{50} 值则降低了近 90%。槲皮素、2-十三烷酮和葫芦素 B 处理后乐果对烟粉虱 CarE 的 I_{50} 值与对照相比也有不同程度下降。 I_{50} 值的大小反映了酶对药剂敏感度的高低。上述结果表明, 同一植物次生物质诱导后 B 型烟粉虱

CaE对不同药剂的敏感度变化明显不同,而不同植物次生物质诱导后烟粉虱CaE对同一种药剂的敏感度变化也有差异。这可能是由于不同植物次生物质对B型烟粉虱CaE诱导的机制不同,导致诱导后CaE的同工酶组成发生变化,从而对同一药剂的敏感度不同。董向丽等^[9]的研究也发现槲皮素诱导可使棉铃虫对灭多威的敏感性增加,但对溴氰菊酯的敏感性无明显变化;2-十三烷酮诱导则使棉铃虫对溴氰菊酯的耐药性增强,对灭多威的耐药性降低,而对甲基对硫磷的耐药性无明显变化。

可见,植物次生物质诱导对昆虫耐药性的影响十分复杂。目前国内外在这方面的研究大多集中在蛋白质水平,尚未从分子水平展开,只有少数报道从基因水平初步研究了植物次生物质对棉铃虫解毒酶mRNA表达量的影响^[24-25]。而次生物质诱导对昆虫解毒酶基因表达影响的分子机制以及诱导后昆虫对杀虫药剂敏感性变异的分子机制等均有待进一步深入研究。

参考文献:

[1] PRABHAKER A W, COUDRIET D L, MEGERDICK D E. Insecticide Resistance in the Sweetpotato Whitefly, *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. *Appl Entomol*, 1985, 10(3): 447-451.

[2] PRABHAKER A W, COUDRIET D L, TOSCANO N C. Effect of Synergists on Organophosphate and Pyrethrin Resistance in Sweetpotato Whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. *Econ Entomol*, 1988, 81: 34-39.

[3] CAHILL M, JARVIS W, GOMAN K, et al. Resolution of Baseline Response and Documentation of Resistance to Buprofezin in *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. *Bull Entomol Res*, 1996, 86: 117-122.

[4] ELBERT A, NAUEN R. Resistance of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) to Insecticides in Southern Spain. *White Special Reference to Neonicotinoids* [J]. *Pest Manag Sci*, 2000, 56: 60-64.

[5] MOU Shao-fei(牟少飞), LIANG Pei(梁沛), GAO Xi-wu(高希武). 槲皮素对B型烟粉虱羧酸酯酶和谷胱甘肽S-转移酶活性的影响 [J]. *Chinese Bull Entomol* (昆虫知识), 2006, 43(4): 491-495.

[6] RILEY D G, TAN W. Host Plant Effects on Resistance to Bifenthrin in Silverleaf Whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. *Econ Entomol*, 2003, 96: 1315-1321.

[7] YU S J, BERRY R E, TERRIERE L C. Host Plant Stimulation of Detoxifying Enzymes in a Phytophagous Insect [J]. *Pestic Biochem Physiol*, 1979, 12: 280-284.

[8] BRATTSTEN L B. Potential role of Plant Allelochemicals in the Development of Insecticide Resistance [M] // BARBO SA P, LETOURNEAU D K. *Novel Aspects of Insect-plant Interactions* New York: Wiley, 1988: 313-348.

[9] DONG Xiang-li(董向丽), GAO Xi-wu(高希武), ZHENG Bing-zong(郑炳宗). 植物次生物质诱导作用对杀虫药剂毒

力影响研究 [J]. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 1998, 41(增): 111-116.

[10] GAO Xi-wu(高希武), DONG Xiang-li(董向丽). 槲皮素对棉铃虫体内一些解毒酶系和靶标酶的诱导作用 [J]. *Chin J Pestic Sci* (农药学报), 1999, 1(3): 56-60.

[11] CHEN F J, CHANG C Z, GAO X W. In vitro Inhibition of Glutathione S-transferases by Several Insecticides and Allelochemicals in Cotton Bollworm, *Helicoverpa armigera* Hbner [J]. *Entomol Sci*, 2007, 42: 296-305.

[12] LIANG P, CU I J Z, GAO X W, et al. Effects of Host Plants on Insecticide Susceptibility and Carboxylesterase Activity in *Bemisia tabaci* Biotype B and Greenhouse Whitefly, *Trialleurodes vaporariorum* [J]. *Pest Management Science*, 2007, 4: 365-371.

[13] BYRNE F J, GORMAN K J, CAHILL M, et al. The Role of B-type Esterases in Confering Insecticide Resistance in the Tobacco Whitefly, *Bemisia tabaci* (Genn) [J]. *Pest Manag Sci*, 2000, 56(10): 867-874.

[14] BYRNE F J, DEVONSHIRE A L. Sensitive Acetylcholinesterase and Esterase Polymorphism in Susceptible and Resistant Populations of the Tobacco Whitefly, *Bemisia tabaci* (Genn) [J]. *Pestic Biochem Physiol*, 1993, 45: 34-42.

[15] YAO Hong-wei(姚洪渭), YE Gou-yin(叶恭银), CHENG Jia-an(程家安). 寄主植物影响害虫药剂敏感性的研究进展 [J]. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 2002, 45(2): 253-264.

[16] DAVIDSON E W, FAY M L, BLACKMER J et al. Improved Artificial Feeding System for Rearing the Whitefly *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) [J]. *Florida Entomologist*, 2000, 83(4): 459-468.

[17] VAN ASPERN A. Study of Housefly Esterase by Means of a Sensitive Colorimetric Method [J]. *Insect Physiol*, 1962, 8: 401-406.

[18] GAO Xi-wu(高希武), ZHENG Bing-zong(郑炳宗). 几种农药对蚜虫羧酸酯酶的抑制和拟除虫菊酯的增效 [J]. *J Beijing Agric Univ* (北京农业大学学报), 1991, 17(4): 89-94.

[19] BRADFORD M M. A Rapid and Sensitive Method for the Quantification of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-dye Binding [J]. *Anal Biochem*, 1976, 72: 248-254.

[20] GraphPad InStat Version 3.00 for Windows 95 [CP/DK]. GraphPad Software, San Diego California USA, GraphPad Software Inc. <http://www.graphpad.com>

[21] GAO Xi-wu(高希武). 寄主植物对棉蚜羧酸酯酶活性的影响 [J]. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 1992, 35: 267-272.

[22] HEMINGWAY J. The Molecular Basis of Two Contrasting Metabolic Mechanisms of Insecticide Resistance [J]. *Insect Biochem Mol Biol*, 2000, 30: 1009-1015.

[23] GAO Xi-wu(高希武), ZHAO Ying(赵颖), WANG Xu(王旭), et al. 杀虫药剂和植物次生物质对棉铃虫羧酸酯酶的诱导作用 [J]. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 1998, 41(Sup): 5-11.

[24] TANG Fang(汤方), LIANG Pei(梁沛), GAO Xi-wu(高希武). 2-十三烷酮和槲皮素诱导棉铃虫谷胱甘肽S-转移酶组织特异性表达 [J]. *Progress in Natural Science* (自然科学进展), 2005(7): 33-38.

[25] LIU X N, LIANG P, GAO X W, et al. Induction of the Cytochrome P450 Activity by Plant Allelochemicals in the Cotton Bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hbner) [J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2006, 84: 127-134.

(Ed JIN SH)