

四种植物源化合物对亚洲小车蝗存活率、解毒酶和保护酶活性的影响

黄训兵^{1*} 李 辉¹ 涂雄兵² 张泽华^{2,3*}

(1. 临沂大学农林科学学院, 山东 临沂 276000; 2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193; 3. 农业部锡林郭勒草原有害生物科学观测实验站, 内蒙古 锡林浩特 026000)

摘要: 为开发防控亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 的生物农药, 本研究于室内测定芦丁、单宁酸、烟碱和苦参碱4种植物源化合物处理后亚洲小车蝗3龄蝗蛹的存活率以及体内活性氧簇(reactive oxygen species, ROS)浓度、3种解毒酶和3种保护酶的活性。结果显示: 芦丁、单宁酸、烟碱和苦参碱处理后, 亚洲小车蝗3龄蝗蛹的存活率分别为43.63%、62.65%、25.91%和16.62%, 亚洲小车蝗3龄蝗蛹体内ROS浓度分别为263.56、186.94、351.62和392.13 pg/g, 超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性分别为562.19、362.63、679.36、659.23 U/g, 过氧化氢酶(catalase, CAT)活性分别为236.27、189.25、295.36和315.66 U/g, 过氧化物酶(peroxidase, POD)活性分别为326.89、296.97、392.16和386.29 U/g, 细胞色素P450(cytochrome P450, CYP450)活性分别为359.23、367.16、382.79和435.65 U/g, 谷胱甘肽硫转移酶(glutathione S-transferases, GST)活性分别为196.63、136.68、278.37和327.16 U/g, 羧酸酯酶(carboxylesterases, CarE)活性分别为413.62、365.37、395.27和469.30 U/g; 4个处理的存活率、ROS浓度、CAT活性、POD活性、CYP450活性和CarE活性均与对照之间差异显著; 烟碱和苦参碱毒性表现最强, 芦丁和单宁酸次之。表明这4种植物源化合物在亚洲小车蝗绿色防控和生物农药开发方面均具有潜力。

关键词: 草地蝗虫; 植物源化合物; 存活率; 解毒酶; 生物农药

Effects of four plant-derived compounds on the survival rate and activities of detoxification enzymes and protective enzymes in the grasshopper *Oedaleus asiaticus*

Huang Xunbing^{1*} Li Hui¹ Tu Xiongbing² Zhang Zehua^{2,3*}

(1. College of Agriculture and Forestry Science, Linyi University, Linyi 276000, Shandong Province, China; 2. State Key Laboratory of Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 3. Scientific Observation and Experimental Station of Pests in Xilin Gol Rangeland, Xilinhot 026000, Inner Mongolia Autonomous Region, China)

Abstract: To develop biopesticides for controlling the grasshopper *Oedaleus asiaticus*, the effects of four plant-derived compounds on the survival rate, reactive oxygen species (ROS) concentration and the activities of three detoxification enzymes and three protective enzymes were explored in the 3rd instar nymphs of *O. asiaticus*. The results showed that the survival rates of *O. asiaticus* treated by rutin, tannin, nicotine and matrine were 43.63%, 62.65%, 25.91% and 16.62%, respectively; the concentrations of ROS were 263.56, 186.94, 351.62 and 392.13 pg/g, respectively; the enzyme activities of superoxide dismutase (SOD) were 562.19, 362.63, 679.36 and 659.23 U/g, respectively; the enzyme activities of

基金项目: 山东省农业科技(林业科技创新)项目(2019LY005), 山东省自然科学基金(ZR2019BC030), 现代农业产业技术体系(CARS-34-07)

* 通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: xunbingh@163.com, zhangzehua@caas.cn

收稿日期: 2020-10-30

catalase (CAT) were 236.27, 189.25, 295.36 and 315.66 U/g, respectively; the enzyme activities of peroxidase (POD) were 326.89, 296.97, 392.16 and 386.29 U/g, respectively; the enzyme activities of cytochrome P450 (CYP450) were 359.23, 367.16, 382.79 and 435.65 U/g, respectively; the enzyme activities of glutathione *S*-transferase (GST) were 196.63, 136.68, 278.37 and 327.16 U/g, respectively, and the enzyme activities of carboxylesterase (CarE) were 413.62, 365.37, 395.27 and 469.30 U/g, respectively. These four plant-derived compounds exhibited better effects on *O. asiaticus* than the control. Among these four plant-derived compounds, nicotine and matrine showed the strongest toxicity, followed by rutin and tannin. The detrimental effects of these four plant-derived compounds offer a new option for the development of biopesticides and potential application to biological control of grasshoppers.

Key words: grasshopper; plant-derived compound; survival rate; detoxification enzyme; biopesticide

亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 属直翅目斑翅蝗科, 是我国北方草地经常暴发为害的优势种蝗虫, 年为害面积可达 10 万 hm^2 , 大面积发生时严重破坏农牧业生产和草地生态环境(刘贵河等, 2013; 张未仲等, 2013; 黄训兵等, 2015)。目前, 针对亚洲小车蝗的防控仍以传统化学农药应急防控为主、以生物防治为辅。虽然传统的化学农药在农业生产和植物保护中发挥着重要作用, 但农药的不合理使用往往会带来农药残留、害虫抗药性和再猖獗的问题, 进而影响生态系统(Senthil-Nathan, 2013)。近几十年来人类一直不断寻找低毒、可降解、低残留的生物杀虫剂(Jallow et al., 2017)。植物源抗虫物质具有上述特点, 是开发为生物杀虫剂的天然资源(Després et al., 2007; 邓鸿飞等, 2011)。因此, 开发和利用植物源化合物来绿色可持续防控亚洲小车蝗具有重要意义。

为抵御昆虫取食或其他逆境胁迫, 自然界中的植物能够产生大量化合物来抵御昆虫为害(Nyman & Julkunen-Tiitto, 2000; Simmonds, 2003; Després et al., 2007)。有些植物产生的化合物可以对昆虫取食行为、生长发育或繁殖产生不利影响, 甚至对其产生直接毒杀作用(Senthil-Nathan, 2013; Roy et al., 2016), 如单宁酸、芦丁等酚类物质和烟碱、苦参碱等碱类物质直接阻碍棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、北美黑凤蝶 *Papilio polyxenes*、烟粉虱 *Bemisia tabaci*、南方灰翅夜蛾 *Spodoptera eridania* 和棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella* 等害虫的正常生长发育(Taggar & Gill, 2006; 陆振强等, 2015; Chen et al., 2017); 而有些植物产生的次生化合物可以通过引诱捕食性或寄生性天敌来间接控制害虫, 如部分萜类物质对玉米螟 *Pyrausta nubilalis*、甜菜夜蛾 *S. exigua* 等害虫的间接控制作用(Poreddy et al., 2015; Züst & Agrawal, 2017)。植物次生化合物对昆虫的直接毒

杀机理主要是作为酶抑制剂抑制乙酰胆碱酯酶、乙酰胆碱受体和蛋白酶活性或者破坏昆虫氨基丁酸门控氯通道, 阻断 Na^+/K^+ 交换和 Ca^{2+} 通道, 抑制呼吸作用和酪胺受体系列反应, 干扰蜕皮激素或保幼激素平衡(邓鸿飞等, 2011)。另外, 很多植物源化合物如印楝素还可以引发昆虫体内的活性氧簇(reactive oxygen species, ROS)暴发, 导致昆虫氧化损伤, 进而抑制昆虫的正常发育(Aucoin et al., 1991; Huang et al., 2013)。经过长期进化, 昆虫通过解毒代谢来分解植物源化合物以减轻其危害(Elzinga & Jander, 2013)或者通过昆虫肠道、脂肪体等合成和分泌细胞色素 P450(cytochrome P450, CYP450)、谷胱甘肽硫转移酶(glutathione *S*-transferase, GST)、羧酸酯酶(carboxylesterase, CarE)(Simon et al., 2015)等众多解毒酶来代谢有害化合物(Pauchet et al., 2008)。同时, 昆虫还可以分泌过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)(Roy et al., 2016)等许多保护酶来缓解 ROS 暴发引发的氧化损伤。昆虫体内 ROS 含量及解毒酶、保护酶变化可以指示植物源化合物的毒害作用以及昆虫对毒害的适应, 能够反映植物源化合物与昆虫的互作机理。

芦丁、单宁酸、烟碱和苦参碱作为最常见的植物源化合物, 具有开发为高效植物源杀虫剂的重要价值。目前, 烟碱和苦参碱生物相关农药已经用于草地蝗虫的防治(高书晶等, 2010; 孙学涛等, 2015), 而关于芦丁和单宁酸用于防控蝗虫的相关研究未见报道。本研究拟通过室内试验测定芦丁、单宁酸、烟碱和苦参碱 4 种植物源化合物处理后亚洲小车蝗 3 龄蝗蛹的存活率、体内 ROS 浓度、3 种解毒酶和 3 种保护酶活性, 明确这 4 种植物源化合物对亚洲小车蝗存活率、解毒酶和保护酶的影响, 以期对蝗虫生物防

控农药的进一步开发及利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试虫源和植物:2019年6月于内蒙古自治区锡林郭勒盟西乌旗(116°50'35.8" E, 44°29'38" N, 海拔1 036 m)野外用捕虫网采集健康的亚洲小车蝗3龄蝗蝻,放入袖笼内,并用野外采集的新鲜克氏针茅 *Stipa krylovii* 饲喂,以备后续试验。

试剂及仪器:纯度均 $\geq 98\%$ 的植物源化合物芦丁、单宁酸、烟碱、苦参碱,成都曼思特生物科技有限公司;1-氯-2,4-二硝基苯(1-chloro-2,4-dinitrobenzene, CDNB)、乙酸- α -萘酯(α -naphthyl acetate, α -NA)、对硝基苯甲醚(β -nitro anisole, β -NA)、7-乙氧基香豆素(7-ethoxycoumarin)及其他常用试剂,美国Sigma公司;昆虫活性氧簇酶联免疫吸附(enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA)检测试剂盒,天根生化科技有限公司。直径40 cm的捕虫网,自制;直径30 cm的铝合金袖笼,自制;LI280A光照培养箱,冠森生物科技有限公司;3K15高速冷冻离心机,德国Sigma公司; H_2O_2 -PRO 恒温金属浴,金银杏生物科技有限公司;VERSA max 型酶标仪,美国Molecular Devices公司;Thermo S1368超低温冰箱,赛默飞世尔(苏州)仪器有限公司。

1.2 方法

1.2.1 亚洲小车蝗3龄蝗蝻存活率的测定

用去离子水将纯度均 $\geq 98\%$ 的芦丁、单宁酸、烟碱、苦参碱植物源化合物分别配制成浓度为0.01%的芦丁、单宁酸、烟碱、苦参碱溶液。随机选取野外采集的亚洲小车蝗3龄蝗蝻500头,饥饿处理12 h后随机放入25个养虫盒中,养虫盒长30 cm、宽20 cm、高10 cm,每个养虫盒放20头;然后将养虫盒置于温度28℃、相对湿度70%、光周期为14 L:10 D的光照培养箱内饲养,试验共设置0.01%芦丁、0.01%单宁酸、0.01%烟碱、0.01%苦参碱和去离子水(对照组)5个处理。每个处理量取溶液100 mL,均匀喷洒于100 g新鲜克氏针茅上,将其分别放入1个养虫盒中供试虫取食,每个处理重复5次。每天08:00观察亚洲小车蝗存活情况并将死亡个体及时取出,并更换相同处理的克氏针茅,蝗蝻不再活动且用毛笔轻触不动则判定为死亡个体;持续观察7 d后,记录3龄蝗蝻的存活数量,取出养虫盒中所有存活的3龄蝗蝻放入冻样管中,液氮快速冷冻,置入-80℃超低温冰箱保存,用于后续酶活性的测定。计算存活率,存

活率=处理7 d后蝗蝻存活数量/起始蝗蝻数量 $\times 100\%$ 。

1.2.2 亚洲小车蝗3龄蝗蝻体内ROS浓度的测定

从超低温冰箱中取出各处理样本,分别放入1 mL磷酸盐缓冲溶液中于冰浴中匀浆,12 000 r/min离心10 min后分装上清液,用于ROS浓度和酶含量测定。亚洲小车蝗3龄蝗蝻体内ROS浓度测定采用ELISA试验双抗体一步夹心法,严格按照昆虫活性氧簇ELISA检测试剂盒说明书进行操作。向包被酶抗体的包被微孔中依次加入标准品、样品以及辣根过氧化物酶(horseradish peroxidase, HRP)标记的检测抗体,温育并洗涤;用底物四甲基联苯胺(tetramethyl benzidine, TMB)显色,TMB在过氧化物酶的催化下转化成蓝色,并在酸的作用下最终转化成黄色;用酶标仪在450 nm波长下测定样品吸光度值,根据标准曲线计算样品的ROS浓度,每个处理生物学重复5次,技术重复3次。

1.2.3 亚洲小车蝗3龄蝗蝻体内保护酶活性的测定

SOD活性测定:采用核黄素比色法,参照Beauchamp & Fridovich(1971)方法测定波长560 nm处的吸光度值,根据标准曲线计算SOD活性。

CAT活性测定:参照Chance & Maehly(1955)方法,以 $KMnO_4$ 滴定 H_2O_2 ,测定波长240 nm处的吸光度值,根据标准曲线计算CAT活性。

POD活性测定:参照Simon et al.(1974)方法,以邻甲氧基苯酚为底物,测定波长470 nm处的吸光度值,根据标准曲线计算POD活性。

1.2.4 亚洲小车蝗3龄蝗蝻体内解毒酶活性的测定

CYP450活性测定:按照Anderson & Zhu(2004)方法进行7-乙氧基香豆素脱乙基活性的测定,根据标准曲线计算CYP450活性。

GST活性测定:以CDNB为底物,参照Zhu et al.(2000)方法测定波长340 nm处的吸光度值,根据标准曲线计算GST活性。

CarE活性测定:以 α -NA和 β -NA为底物,参照Zhu & He(2000)方法分别在波长600 nm(α -NA)和560 nm(β -NA)处测定吸光度值,根据标准曲线计算CarE活性。

1.3 数据分析

采用SAS 8.0软件对试验数据进行统计分析,应用Turkey检验法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 4种植物源化合物对亚洲小车蝗存活率的影响

单宁酸、芦丁、烟碱和苦参碱处理后,亚洲小车

蝗3龄蝗蛹存活率分别为62.65%、43.63%、25.91%和16.62%,单宁酸和芦丁处理的3龄蝗蛹存活率较高,均显著高于烟碱和苦参碱处理的3龄蝗蛹存活率($P<0.05$),且4个处理的3龄蝗蛹存活率均显著低于对照($P<0.05$,图1-A)。

2.2 4种植物源化合物对ROS浓度的影响

苦参碱、烟碱、芦丁和单宁酸处理后,亚洲小车

蝗3龄蝗蛹体内ROS浓度分别为392.13、351.62、263.56和186.94 pg/g,烟碱和苦参碱处理的3龄蝗蛹体内ROS浓度较高,均显著高于芦丁和单宁酸处理的3龄蝗蛹体内ROS浓度($P<0.05$),且4个处理的3龄蝗蛹体内ROS浓度均显著高于对照($P<0.05$,图1-B)。

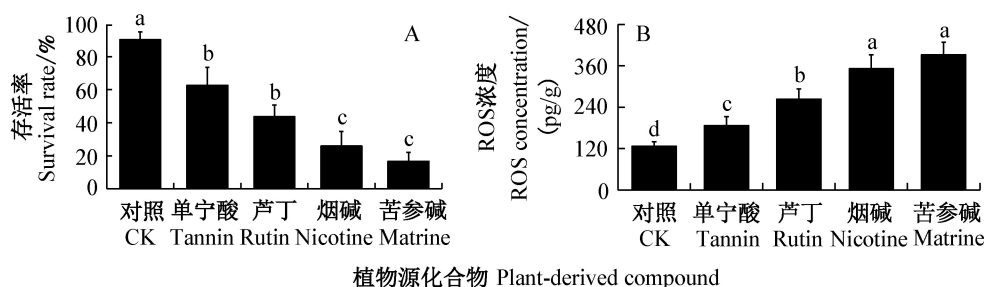


图1 不同植物源生化合物对亚洲小车蝗3龄蝗蛹存活率(A)和ROS浓度(B)的影响

Fig. 1 Effects of different plant-derived compounds on the survival rate (A) and ROS concentration (B) in the 3rd instar nymphs of *Oedaleus asiaticus*

图中数据为平均数±标准差。不同小写字母表示经Turkey检验法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SD. Different lowercase letters indicate significant difference at $P<0.05$ level by Turkey test.

2.3 4种植物源化合物对3种保护酶活性的影响

烟碱、苦参碱、芦丁和单宁酸处理后,亚洲小车蝗3龄蝗蛹体内SOD活性分别为679.36、659.23、562.19和362.63 U/g,芦丁、烟碱和苦参碱处理的3龄

蝗蛹体内SOD活性较高,三者之间差异不显著,但均显著高于单宁酸处理和对照的3龄蝗蛹体内SOD活性($P<0.05$),但单宁酸处理与对照的3龄蝗蛹体内SOD活性之间差异不显著(图2-A)。

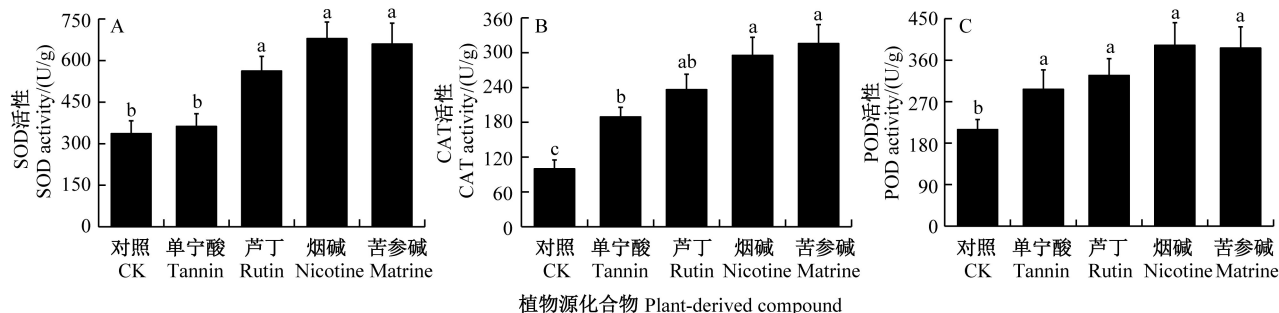


图2 不同植物源生化合物对亚洲小车蝗3龄蝗蛹SOD(A)、CAT(B)和POD(C)活性的影响

Fig. 2 Effects of different plant-derived compounds on the activities of SOD (A), CAT (B) and POD (C) in the 3rd instar nymphs of *Oedaleus asiaticus*

图中数据为平均数±标准差。不同小写字母表示经Turkey检验法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SD. Different lowercase letters indicate significant difference at $P<0.05$ level by Turkey test.

苦参碱、烟碱、芦丁和单宁酸处理后,亚洲小车蝗3龄蝗蛹体内CAT活性分别为315.66、295.36、236.27和189.25 U/g,烟碱、苦参碱和芦丁处理的3龄蝗蛹体内CAT活性较高,三者之间差异不显著,但均显著高于对照($P<0.05$),芦丁和单宁酸处理的3龄蝗蛹体内CAT活性之间差异不显著,但均显著高于对照($P<0.05$,图2-B)。

烟碱、苦参碱、芦丁和单宁酸处理后,亚洲小车

蝗3龄蝗蛹体内POD活性分别为392.16、386.29、326.89和296.97 U/g,4个处理的3龄蝗蛹体内POD活性之间差异不显著,但均显著高于对照($P<0.05$,图2-C)。

2.4 4种植物源化合物对3种解毒酶活性的影响

苦参碱、烟碱、单宁酸和芦丁处理后,亚洲小车蝗3龄蝗蛹体内CYP450活性分别为435.65、382.79、367.16和359.23 U/g,四者之间差异不显著,但均显

著高于对照($P<0.05$,图3-A)。

苦参碱、烟碱、芦丁和单宁酸处理后,亚洲小车蝗3龄蝗蝻体内GST活性分别为327.16、278.37、196.63和136.68 U/g,烟碱和苦参碱处理的3龄蝗蝻体内GST活性较高,显著高于单宁酸处理和对照的3龄蝗蝻体内GST活性($P<0.05$),芦丁与单宁酸处理的3龄蝗蝻体内GST活性之间差异不显著,但却

显著高于对照($P<0.05$),而单宁酸处理与对照之间差异不显著(图3-B)。

苦参碱、芦丁、烟碱和单宁酸处理后,亚洲小车蝗3龄蝗蝻体内CarE活性分别为469.30、413.62、395.27和365.37 U/g,四者之间差异不显著,但均显著高于对照($P<0.05$,图3-C)。

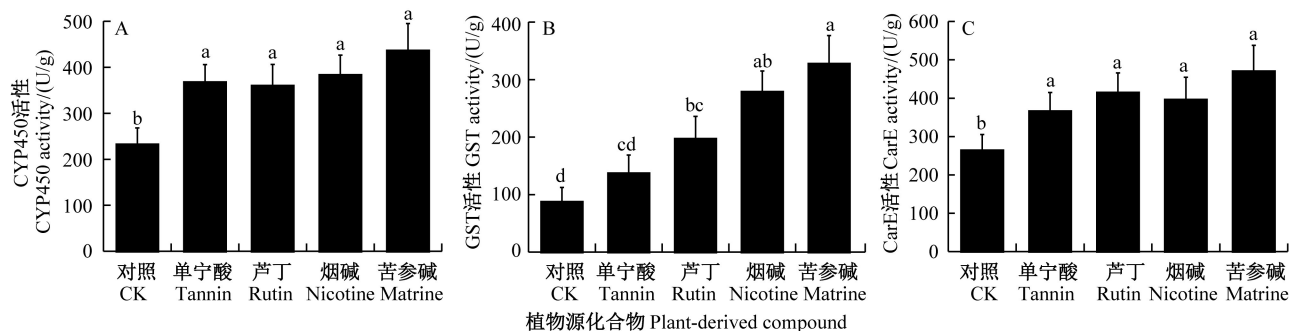


图3 不同植物源生化化合物对亚洲小车蝗3龄蝗蝻CYP450(A)、GST(B)和CarE(C)活性的影响

Fig. 3 Effects of different plant-derived compounds on the activities of CYP450 (A), GST (B) and CarE (C)

in the 3rd instar nymphs of *Oedaleus asiaticus*

图中数据为平均数±标准差。不同小写字母表示经Turkey检验法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SD. Different lowercase letters indicate significant difference at $P<0.05$ level by Turkey test.

3 讨论

近年来随着蝗灾的加重,发掘和利用植物源化合物来绿色可持续防控蝗虫备受关注(于红妍和石旺鹏,2020;赵紫华等,2020)。本研究发现,芦丁、单宁酸、烟碱和苦参碱均显著降低了亚洲小车蝗3龄蝗蝻的存活率,说明这4种植物源化合物对蝗蝻均具有毒害作用,均具有开发为生物农药的潜力,以烟碱和苦参碱毒性表现最强,芦丁和单宁酸次之。

有毒化合物等环境胁迫通常能够导致生物体内ROS浓度升高,引发氧化损伤,导致细胞程序性凋亡(Apel & Hirt, 2004; Matsumura et al., 2017)。因此ROS浓度高低能够反应机体所受的环境胁迫程度。本研究发现4种植物源化合物处理后亚洲小车蝗3龄蝗蝻体内ROS浓度均显著升高,且烟碱和苦参碱处理后的ROS浓度增加最多。昆虫细胞内活性氧的产生与清除主要靠SOD、POD和CAT三者协调调控。当环境胁迫导致生物体ROS浓度升高时,可以诱导昆虫体内这3种保护酶含量的升高,协同降低活性氧含量并使之处于一个低浓度的动态平衡状态,以维持昆虫正常生长发育(Krishnan & Kodrik, 2006; Després et al., 2007; Senthil-Nathan, 2013)。如溴氰菊酯处理的褐刺蛾 *Setora postornata* 和菜粉

蝶 *Pieris rapae*, 光活化杀虫剂 α -三嗪吩处理的淡色库蚊 *Culex pipiens pallens* 以及阿维菌素处理的广幕枯叶蛾黄褐亚种 *Malacosoma neustria testacea* 和舞毒蛾 *Lymantria dispar*, 其体内SOD、CAT和POD的活性均高于对照组(蒋志胜等, 2003; 唐维媛等, 2016)。同样,本研究也发现,芦丁、单宁酸、烟碱和苦参碱4种有毒植物源化合物处理后亚洲小车蝗3龄蝗蝻体内SOD、POD和CAT的活性均升高。可见,这3种保护酶在亚洲小车蝗抵抗有毒植物源化合物引起的氧化胁迫中发挥了重要作用。

通常情况下,昆虫摄入有毒化合物后其体内CYP450、GST和CarE的表达和催化活性会显著升高,以协助其度过毒物胁迫,维持个体发育和生存(Birnbaum et al., 2017)。如单宁酸处理的棉铃虫,槲皮素、黄酮和香豆素处理的斜纹夜蛾 *S. litura*, 花椒毒素处理的美洲棉铃虫 *H. zea* 以及烟碱处理的烟草天蛾 *Manduca sexta*, 其体内CYP450、GST和CarE的活性显著高于对照组(陈凤菊等, 2003; Li et al., 2004; 王瑞龙等, 2012)。本研究也发现芦丁、单宁酸、烟碱和苦参碱处理后亚洲小车蝗3龄蝗蝻体内这3种关键解毒酶活性均显著升高,表明这3种解毒酶在亚洲小车蝗抵抗植物源化合物毒害胁迫中发挥着重要作用。另外,解毒代谢是一个高耗能过程,亚

洲小车蝗通过解毒酶活性的升高来抵御这4种植物源化合物的过程中需要消耗大量能量,因此不利于其正常生长。

本研究结果表明芦丁、单宁酸、烟碱和苦参碱4种植物源化合物处理后亚洲小车蝗3龄蝗蛹存活率降低,体内ROS浓度、保护酶活性、解毒酶活性升高,这种现象所涉及的分子生物学机制还需要通过组学和分子生物学技术进一步研究。植物源化合物是否与其他有毒化合物一样能够显著影响昆虫的基因表达,改变昆虫信号转导及能量代谢通路(Roy et al., 2016; Birnbaum et al., 2017),有待进一步研究。另外,本研究仅初步分析了这4种植物源化合物在0.01%浓度条件下对亚洲小车蝗存活率、保护酶和解毒酶活性的影响,下一步应对其致死中浓度、致死中量和致死中时间进行深入研究。

参 考 文 献 (References)

- Anderson TD, Zhu KY. 2004. Synergistic and antagonistic effects of atrazine on the toxicity of organophosphorodithioate and organophosphorothioate insecticides to *Chironomus tentans* (Diptera: Chironomidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 80(1): 54–64
- Apel K, Hirt H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55(1): 373–399
- Aucoin RR, Phioigène BJR, Arnason JT. 1991. Antioxidant enzymes as biochemical defenses against phototoxin-induced oxidative stress in three species of herbivorous Lepidoptera. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 16(2): 139–152
- Beauchamp C, Fridovich I. 1971. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, 44(1): 276–287
- Birnbaum SSL, Rinker DC, Gerardo NM, Abbot P. 2017. Transcriptional profile and differential fitness in a specialist milkweed insect across host plants varying in toxicity. *Molecular Ecology*, 26(23): 6742–6761
- Chance B, Maehly AC. 1955. Assay of catalases and peroxidases.// Colowick SP, Kaplan NO. *Methods in enzymology*, Vol. 2. New York: Academic Press, pp. 764–775
- Chen C, Han P, Yan W, Wang S, Shi X, Zhou X, Desneux N, Gao X. 2017. Uptake of quercetin reduces larval sensitivity to lambda-cyhalothrin in *Helicoverpa armigera*. *Journal of Pest Science*, 92(2): 919–926
- Chen FJ, Gao XW, Lei MQ, Zheng BZ. 2003. Effects of tannic acid on glutathione S-transferases in *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Acta Entomologica Sinica*, 46(6): 684–690 (in Chinese) [陈凤菊, 高希, 雷明庆, 郑炳宗. 2003. 单宁酸对棉铃虫谷胱甘肽S-转移酶的影响. *昆虫学报*, 46(6): 684–690]
- Deng HF, Sang XQ, Zhou LJ. 2011. Insecticidal mechanisms of plant secondary metabolites. *World Pesticides*, 33(3): 17–21 (in Chinese) [邓鸿飞, 桑晓清, 周利娟. 2011. 植物源次生代谢物质的杀虫作用机制. *世界农药*, 33(3): 17–21]
- Després L, David JP, Gallet C. 2007. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(6): 298–307
- Elzinga DA, Jander G. 2013. The role of protein effectors in plant-aphid interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 16(4): 451–456
- Gao SJ, Liu AP, Xu LB, Cao YX, Chai YH, Te ME. 2010. Insecticidal effect of *Metarhizium anisopliae* mixed with the pesticide stemming from botany for control of *Oedaleus asiaticus*. *Agrochemicals*, 49(10): 61–63 (in Chinese) [高书晶, 刘爱萍, 徐林波, 曹艺潇, 柴岩红, 特木儿. 2010. 杀蝗绿僵菌与植物源农药混用对亚洲小车蝗的杀虫效果. *农药*, 49(10): 61–63]
- Huang J, Lü C, Hu M, Zhong G. 2013. The mitochondria-mediate apoptosis of lepidopteran cells induced by azadirachtin. *PLoS ONE*, 8(3): e58499
- Huang XB, Wu HH, Qin XH, Cao GC, Wang GJ, Nong XQ, Tu XB, Gexigeduren, He B, Eerdengbatu, et al. 2015. Comprehensive evaluation and risk assessment of grasshoppers' habitat based on a projection pursuit model. *Acta Prataculturae Sinica*, 24(5): 25–33 (in Chinese) [黄训兵, 吴惠惠, 秦兴虎, 曹广春, 王广君, 农向群, 涂雄兵, 格希格都仁, 贺兵, 额尔登巴图, 等. 2015. 基于投影寻踪模型的草原蝗虫栖境评价及风险评估. *草业学报*, 24(5): 25–33]
- Jallow MFA, Awadh DG, Albaho MS, Devi VY, Thomas BM. 2017. Pesticide knowledge and safety practices among farm workers in Kuwait: results of a survey. *International Journal of Environmental Research & Public Health*, 14(4): 340
- Jiang ZS, Shang ZZ, Wan SQ, Xu HH, Zhao SH. 2003. ESR analysis of a photo-activated insecticide and its effects on superoxide dismutase, peroxidase and catalase activity in *Culex pipiens pallens*. *Acta Entomologica Sinica*, 46(1): 22–26 (in Chinese) [蒋志胜, 尚雅珍, 万树青, 徐汉虹, 赵善欢. 2003. 光活化杀虫剂 α -三噻吩的电子自旋共振分析及其对库蚊保护酶系统活性的影响. *昆虫学报*, 46(1): 22–26]
- Krishnan N, Kodrik D. 2006. Antioxidant enzymes in *Spodoptera littoralis* (Boisduval): are they enhanced to protect gut tissues during oxidative stress? *Journal of Insect Physiology*, 52: 11–20
- Li XC, Baudry J, Berenbaum MR, Schuler MA. 2004. Structural and functional divergence of insect CYP6B proteins: from specialist to generalist cytochrome P450. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(9): 2939–2944
- Liu GH, Wang GJ, Wang SP, Zhang YJ, Wan XR, Hao SG. 2013. Study on the diet composition and trophic niche of main herbivores in the Inner Mongolia Typical steppe: taking *Leymus chinensis* community as example. *Acta Prataculturae Sinica*, 22(1): 103–111 (in Chinese) [刘贵河, 王国杰, 汪诗平, 张英俊, 宛新荣, 郝树广. 2013. 内蒙古典型草原主要草食动物食性及其营养生态

- 位研究:以羊草群落为例. 草业学报, 22(1): 103-111]
- Lu ZQ, Li Z, Yin CY, Guo WC, Zhang QW, Liu XX. 2015. Control effect of azadirachtin on the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata*. Journal of Plant Protection, 42(4): 651-657 (in Chinese) [陆振强, 李贞, 尹春燕, 郭文超, 张青文, 刘小侠. 2015. 印楝素对马铃薯甲虫的控制作用. 植物保护学报, 42(4): 651-657]
- Matsumura T, Matsumoto H, Hayakawa Y. 2017. Heat stress hardening of oriental armyworms is induced by a transient elevation of reactive oxygen species during sublethal stress. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, e21421
- Nyman T, Julkunen-Tiitto R. 2000. Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 97(24): 13184-13187
- Pauchet Y, Muck A, Sytaš A, Heckel DG, Preis S. 2008. Mapping the larval midgut lumen proteome of *Helicoverpa armigera*, a generalist herbivorous insect. Journal of Proteome Research, 7(4): 1629-1639
- Poreddy S, Mitra S, Schöttner M, Chandran J, Schneider B, Baldwin IT, Kumar P, Pandit SS. 2015. Detoxification of hostplant's chemical defence rather than its anti-predator co-option drives β -glucosidase-mediated lepidopteran counter adaptation. Nature Communications, 6: 8525
- Roy A, Walker III WB, Vogel H, Chattington S, Larsson MC, Anderson P, Heckel DG, Schlyter F. 2016. Diet dependent metabolic responses in three generalist insect herbivores *Spodoptera* spp. Insect Biochemistry & Molecular Biology, 71: 91-105
- Senthil-Nathan S. 2013. Physiological and biochemical effect of neem and other Meliaceae plants secondary metabolites against lepidopteran insects. Frontiers in Physiology, 4: 359
- Simmonds MSJ. 2003. Flavonoid-insect interactions: recent advances in our knowledge. Phytochemistry, 64: 21-30
- Simon JC, d'Alençon E, Guy E, Jacquin-Joly E, Jaquière J, Nouhaud P, Peccoud J, Sugio A, Streiff R. 2015. Genomics of adaptation to host-plants in herbivorous insects. Briefings in Functional Genomics, 14(6): 413-423
- Simon LM, Fatrai Z, Jonas DE, Matkovics B. 1974. Study of peroxide metabolism enzymes during the development of *Phaseolus vulgaris*. Biochemie und Physiologie der Pflanzen, 166(5/6): 387-392
- Sun XT, Hu YC, Ba BL. 2015. Study on effects of controlling grassland locusts by three kinds of biocide in Chifeng Area. Modern Agricultural Technology, (14): 116-121 (in Chinese) [孙学涛, 扈延成, 巴布拉. 2015. 3种生物农药对赤峰地区草原蝗虫的防治效果研究. 现代农业科技, (14): 116-121]
- Taggar GK, Gill RS. 2006. Host plant resistance in *Vigna* sp. towards whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius): a review. Entomologia Generalis, 36(1): 1-24
- Tang WY, Qiang FQ, Xing CC, Dong YG, Zhang YM. 2016. Research progress of adverse environmental stress on antioxidant enzymes in insect. Guizhou Agricultural Sciences, 44(1): 75-79 (in Chinese) [唐维媛, 强奉群, 邢丛丛, 董永刚, 张义明. 2016. 不利环境对昆虫抗氧化酶影响的研究进展. 贵州农业科学, 44(1): 75-79]
- 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 (in Chinese) [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]
- Yu HY, Shi WP. 2020. Outbreak, monitoring and control technology of desert locust *Schistocerca gregaria*. Journal of Plant Protection, <https://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2020.2020801> (in Chinese) [于红妍, 石旺鹏. 2020. 沙漠蝗灾发生、监测及防控技术进展. 植物保护学报, <https://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2020.2020801>]
- Zhang WZ, He B, Cao GC, Zhang ZH, Wu YH, Liu SC, Wang HR. 2013. Quantitative analysis of the effects of *Stipa krylovii* and *Leymus chinensis* on the factors of vitality of *Oedaleus decorus asiaticus*. Acta Prataculturae Sinica, 22(5): 302-309 (in Chinese) [张未仲, 贺兵, 曹广春, 张泽华, 乌亚汗, 刘世超, 王海荣. 2013. 针茅及羊草对亚洲小车蝗生活力影响的定量分析. 草业学报, 22(5): 302-309]
- Zhao ZH, Tu XB, Zhang ZH, Li ZH. 2020. The alert of population expansion of the desert locust *Schistocerca gregaria* and its risk to enter China. Journal of Plant Protection, <https://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2020.2020802> (in Chinese) [赵紫华, 涂雄兵, 张泽华, 李志红. 2020. 警惕沙漠蝗种群持续增加和入侵我国边境地区的风险. 植物保护学报, <https://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2020.2020802>]
- Zhu KY, Gao JR, Starkey SR. 2000. Organophosphate resistance mediated by alterations of acetylcholinesterase in a resistant clone of the greenbug, *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae). Pesticide Biochemistry & Physiology, 68(3): 138-147
- Zhu KY, He FQ. 2000. Elevated esterases exhibiting arylesterase-like characteristics in an organophosphate-resistant clone of the greenbug, *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae). Pesticide Biochemistry and Physiology, 67: 155-167
- Züst T, Agrawal AA. 2017. Trade-offs between plant growth and defense against insect herbivory: an emerging mechanistic synthesis. Annual Review of Plant Biology, 68(1): 513-534

(责任编辑:张俊芳)