

西花蓟马对非嗜食寄主蚕豆植株短期适应的生化机制

谢文 郅军锐* 侯晓琳 刘利

(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: 为明确西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 对非嗜食寄主蚕豆植株短期适应的生化机制, 将菜豆豆荚上长期饲养的西花蓟马转移至蚕豆植株上胁迫饲喂, 分别在 12、24、48、72 和 96 h 测定西花蓟马体内解毒酶、保护酶、消化酶的活性及营养物质的含量。结果表明, 取食蚕豆植株后西花蓟马体内羧酸酯酶(carboxylesterase, CarE)活性不断升高, 在 72 h 时达到最高值 0.65 U/mg prot, 然后下降; 谷胱甘肽-S-转移酶(glutathione-S-transferase, GST)活性也显著增加, 且随取食时间延长一直升高, 在 96 h 时达到最高值 18.85 U/mg prot; 细胞色素 P450(cytochrome P450, CYP450)活性在 12 h 受到显著抑制, 降至 0.02 U/mg prot, 仅为对照的 76.89%, 随时间推移, 在 72 h 时达到最高值并显著高于对照。过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性均先升高后降低, 在 48 h 时酶活性达到最高值, 分别为 1.50、4.82 和 41.31 U/mg prot。消化酶类胰蛋白酶活性在取食 12 h 被迅速激活升至最高水平, 为 0.03 U/mg prot, α -淀粉酶和胰蛋白酶活性变化则相反, 随取食时间先降低后升高。西花蓟马体内总蛋白含量先降低后升高, 总糖含量在前 24 h 内变化不显著, 之后便逐渐降低, 总脂含量则是一直降低。表明西花蓟马可快速调节体内酶活性及营养物质含量来适应非嗜食寄主蚕豆植株。

关键词: 西花蓟马; 嗜食性; 蚕豆植株; 酶活性; 营养物质; 适应性

The biochemical mechanism of the short-term adaptation of western flower thrips *Frankliniella occidentalis* to the broad bean, the non-favorite host plant

Xie Wen Zhi Junrui* Hou Xiaolin Liu Li

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

Abstract: In order to clarify the biochemical mechanism of the short-term adaptation of western flower thrips *Frankliniella occidentalis* to its non-favorite host plant, the broad bean *Vicia faba*, *F. occidentalis* was transferred from the kidney bean pod to the broad bean plant at 12, 24, 48, 72 and 96 h, respectively, and the activities of detoxifying enzymes, protective enzymes, digestive enzymes and nutrient contents in *F. occidentalis* were determined. It was found that the activity of carboxylesterase (CarE) increased significantly, reached the peak (0.65 U/mg prot), and then decreased. The activity of glutathione-S-transferase (GST) increased with the prolongation of feeding time, and reached 18.85 U/mg prot at 96 h. The activity of cytochrome P450 (CYP450) was significantly inhibited with the lowest value of 0.02 U/mg prot at 12 h, which was only 76.89% of the control, but then it rose and reached the highest at 72 h. The activities of catalase (CAT), peroxidase (POD) and superoxide dismutase (SOD) increased firstly and then decreased, reaching the peaks (1.50, 4.82, 41.31 U/mg prot, respectively) at 48 h. The

基金项目: 国家自然科学基金(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)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: zhijunrui@126.com

收稿日期: 2020-06-17

activity of trypsinase increased to the highest level (0.03 U/mg prot) at 12 h, while the activities of α -amylase and trypsin decreased firstly and then increased with the extension of feeding time. The contents of total protein decreased firstly and then increased. The contents of total sugar did not change significantly within 24 h, though then decreased gradually. The contents of total lipid decreased at all the time. The results indicated that *F. occidentalis* could adapt to the broad bean plant in a short time by regulating enzyme activities and nutrient contents.

Key words: *Frankliniella occidentalis*; preference; broad bean plant; enzyme activity; nutrient; adaptation

植食性昆虫与寄主植物相互影响、适应和进化,当寄主植物被取食时,能够利用其形态结构、次生代谢物质和防御蛋白等直接抵制昆虫种群的建立(陈明顺等,2009; War et al., 2012),或释放挥发物质引诱天敌间接抑制植食性昆虫对植物的损害(Aljbory & Chen, 2018),而昆虫可以通过变换取食策略、调整发育历期和调控生理生化机制等方法提高对该寄主的适应性(彭露等,2010; 刘蓬等,2016; Erb & Reymond, 2019)。其中昆虫体内的各种酶系在昆虫适应寄主植物过程中发挥着重要作用。羧酸酯酶(carboxylesterase, CarE)、谷胱甘肽-S-转移酶(glutathione-S-transferase, GST)以及细胞色素P450(cytochrome P450, CYP450)等解毒酶能对植物次生物质进行解毒代谢(陈澄宇等,2015; Heidel-Fischer & Vogel, 2015);过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)以及超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)等保护酶能有效抑制活性氧自由基对机体的伤害(黄伟等,2007); α -淀粉酶、胰蛋白酶以及类胰蛋白酶等消化酶具有分解植物淀粉和蛋白质、参与信息素合成等功能(姜丽娜等,2017)。

目前,关于昆虫对寄主植物的短期适应机制已有一些报道,如周福才等(2010)研究表明烟粉虱*Bemisia tabaci*在寄主转换过程中,多功能氧化酶(mixed function oxidase, MFO)具有快速响应的特性和较强的稳定性,而CarE和GST活性的变化与烟粉虱对寄主的适应度变化基本一致。小地老虎*Agrotis ypsilon*(张林林等,2013)、草地螟*Loxostege sticticalis*(王倩倩等,2015)、韭菜迟眼蕈蚊*Bradysia odoriphaga*(杨玉婷等,2017)和亚洲玉米螟*Ostrinia furnacalis*(魏鑫和陈日星,2020)等害虫取食不同寄主植物时,均可通过调节其体内多种酶活性以适应寄主。

西花蓟马*Frankliniella occidentalis*属缨翅目蓟马科,可通过取食、产卵和传播病毒对植物造成严重危害,是重要的入侵害虫(Reitz et al., 2020)。西花蓟马自2003年在我国北京市被首次报道之后,迅速扩散蔓延至宁夏回族自治区(张治科等,2016)和内

蒙古自治区(高振江等,2017)等多个省区。西花蓟马寄主范围广,可在田间多种植物上转移为害(Reitz, 2009)。刘建业等(2017)研究发现在同一CO₂浓度下,取食不同嗜食寄主的西花蓟马体内解毒酶和保护酶活性发生不同程度的变化。蚕豆作为我国重要的经济作物之一(刘世明等,2009),在贵州省各地种植面积广,虽是西花蓟马的非嗜食寄主,但西花蓟马仍可以为害并且能够适应蚕豆植株(李景柱等,2011; 袁成明等,2011)。刘利等(2019)和谢文等(2020)分别研究了西花蓟马从菜豆豆荚转换到菜豆和蚕豆植株继代饲养1、2、3代后,其体内抗氧化酶基因 FoCAT 及胰蛋白酶基因 CL4520.Contig1 可产生响应来适应新寄主。但西花蓟马取食蚕豆植株在短期内是否可以产生明显的应激反应尚未明确。因此,本研究将菜豆豆荚上长期饲养的西花蓟马转移至蚕豆植株上胁迫取食,分别在取食不同时间后测定西花蓟马体内解毒酶、保护酶、消化酶的活性及营养物质的含量,了解西花蓟马对蚕豆植株短期适应的生化机制,以期为进一步揭示西花蓟马与寄主的互作机制提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试昆虫及植物:西花蓟马饲养在贵州大学昆虫研究所,在光周期14 L:10 D、温度(25±1)℃、相对湿度(70±5)%的人工气候箱内用菜豆豆荚长期饲养繁殖多代,选取生长发育一致的雌成虫作为供试虫源。蚕豆品种为临蚕五号,购自康乐县进忠农产品实业开发有限责任公司,于光周期14 L:10 D、温度(25±1)℃、相对湿度(70±5)%的人工气候室内进行培养,每营养钵培育4株清洁苗,待蚕豆长至15 cm高、叶片8~10叶时,取长势一致的健康蚕豆植株作为供试寄主植株。生长期均不施用任何农药。

试剂及仪器:CarE、GST、CAT、POD、SOD、 α -淀粉酶、胰蛋白酶活性测定试剂盒及考马斯亮蓝法蛋白含量测试盒,苏州科铭生物技术有限公司;其他试

剂均为国产分析纯。RXZ人工气候箱,宁波江南仪器厂;JXFSTPRP-CL高通组织研磨仪,上海净信实业发展有限公司;3K30冷冻离心机,德国Sigma公司;ME104E电子天平,浙江省余姚市金诺天平仪器有限公司;1510多功能酶标仪,美国Thermo公司;Smart Spec Plus分光光度计,美国Bio-Rad公司。

1.2 方法

1.2.1 西花蓟马胁迫取食处理

将菜豆豆荚上饲养并羽化3 d后的西花蓟马雌成虫接到蚕豆植株叶片上,在其分别取食12、24、48、72、96 h,将西花蓟马挑入2 mL的离心管中,每个时间下每种酶和营养物质的测定分别随机吸取50头西花蓟马作为1个重复,共4次重复。以菜豆豆荚上饲养未取食蚕豆的西花蓟马作对照。

1.2.2 酶液制备

在装有西花蓟马的离心管中加入冰冷的0.1 mol/L、pH 7.6的磷酸缓冲液200 μL,用高通量组织研磨器在冰浴中匀浆,再用200 μL磷酸缓冲液清洗匀浆器;合并全部溶液于10 000 r/min、4℃条件下离心15 min,上清液即为P450粗提液。在装有西花蓟马的离心管中直接加入0.4%预冷的生理盐水200 μL,用高通量组织研磨器在冰浴中匀浆,再用200 μL生理盐水清洗匀浆器;合并全部溶液于3 000 r/min、4℃条件下离心10 min,上清液即为类胰蛋白酶粗提液。其他酶活性测定的酶液参照相应试剂盒操作步骤进行制备。

1.2.3 解毒酶活性测定

参考CarE和GST活性测定试剂盒操作步骤对2种解毒酶活性进行测定。在波长450 nm下测定吸光值并计算CarE活性,每毫克组织蛋白每分钟催化增加1个单位吸光值定义为1个酶活单位。在波长340 nm下测定吸光值并计算GST活性,每毫克组织蛋白每分钟催化1 nmol/L CDNB与GSH结合定义为1个酶活单位。参照张国福等(2015)方法在波长405 nm下测定吸光值并计算P450活性。

1.2.4 保护酶活性测定

参考CAT、SOD和POD活性测定试剂盒操作步骤对3种保护酶活性进行测定。在波长405 nm下测定吸光值并计算CAT活性,每毫克组织蛋白每分钟催化1 μmol H₂O₂降解定义为1个酶活力单位。在波长560 nm处测定吸光值并计算SOD活性,在黄嘌呤氧化酶耦联反应体系中抑制百分率为50%时,反应体系中的SOD酶活力定义为1个酶活单位。在波长470 nm处测定吸光值并计算POD活性,每毫克组织蛋白在每毫升反应体系中每分钟

A₄₇₀变化0.005为1个酶活单位。

1.2.5 消化酶活性测定

参考α-淀粉酶和胰蛋白酶活性测定试剂盒操作步骤对2种消化酶活性进行测定。在波长540 nm处测定吸光值并计算α-淀粉酶活性,每毫克组织蛋白每分钟催化产生1 mg还原糖定义为1个酶活单位。在波长555 nm处测定吸光值并计算胰蛋白酶活性,每毫克组织蛋白每分钟催化减少0.5个单位吸光值定义为1个酶活单位。参照王英丽等(2014)方法于波长405 nm处测定吸光值并计算类胰蛋白酶活性。

1.2.6 西花蓟马体内营养物质含量的测定

采用考马斯亮蓝(G-250)法测定蛋白质含量,使用牛血清白蛋白作为标准蛋白(Bradford, 1976)。参照周隆等(2011)方法对西花蓟马体内总糖进行分离提取,采用蒽酮法测定总糖含量,在分光光度计620 nm波长处测定吸光值。以葡萄糖建立标准曲线。参照周隆等(2011)方法对西花蓟马体内总脂进行分离提取,采用磷酸-香兰素法(Nakamatsu & Tanaka, 2004)测定总脂含量,在波长547 nm处测定吸光值。以胆固醇建立标准曲线。

1.3 数据分析

试验数据采用Microsoft Excel 2010和SPSS 19.0软件进行统计分析,采用Tukey检验法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 西花蓟马体内解毒酶活性的变化

西花蓟马体内解毒酶活性在不同时间下不同(图1)。CarE活性自12 h开始增加,到取食72 h后酶活性达到峰值0.65 U/mg prot,为对照的1.82倍,96 h酶活性开始下降(图1-A)。GST活性与时间呈正相关,处理时间越长酶活性越高,在96 h时达到最高,为18.85 U/mg prot,在取食12、24、48、72和96 h时分别为对照的1.47倍、1.61倍、1.79倍、1.95倍和2.21倍(图1-B)。而P450活性在取食12 h即受到显著的抑制,仅为0.02 U/mg prot,为对照的76.89%,随后逐渐上升,在72 h时达到对照的1.10倍,之后又下降至对照水平(图1-C)。

2.2 西花蓟马体内保护酶活性的变化

3种保护酶活性在不同时间下的变化也不同(图2)。西花蓟马取食12 h,其体内CAT活性略有下降但与对照差异不显著,随后显著上升,在取食48 h时达到最大值1.50 U/mg prot,为对照的1.76倍,而后又呈下降趋势,在取食96 h后显著低于对照水平,为对照的66.54%,活性为0.56 U/mg prot(图2-

A)。西花蓟马体内 POD 和 SOD 活性随取食时间的延长均呈先升高后降低的趋势(图 2-B~C),在取食 48 h 时均达到最高值 4.82 U/mg prot 和 41.31 U/mg

prot, 分别为对照的 2.19 倍和 1.62 倍, 继续取食 POD 和 SOD 活性虽有下降, 但仍显著高于对照, 在 96 h 时分别为对照的 1.83 倍和 1.45 倍。

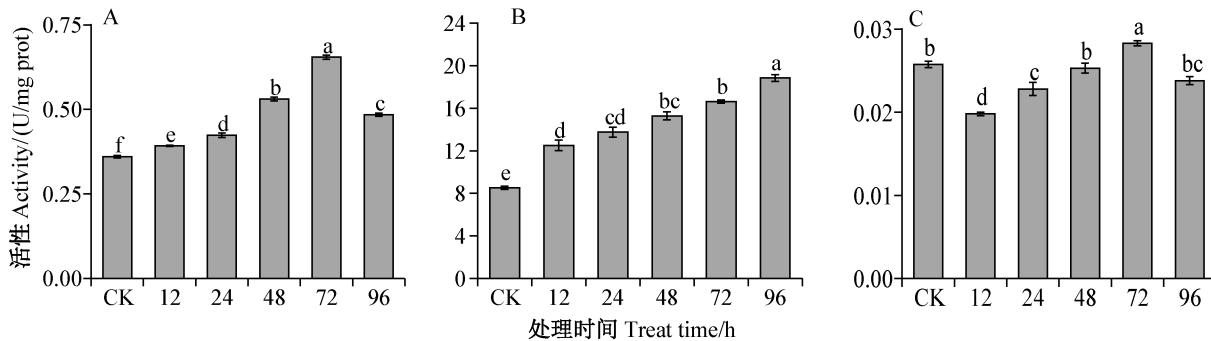


图 1 西花蓟马体内 CarE(A)、GST(B) 和 P450(C) 活性的变化

Fig. 1 Changes of CarE (A), GST (B) and P450 (C) activities in *Frankliniella occidentalis*

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

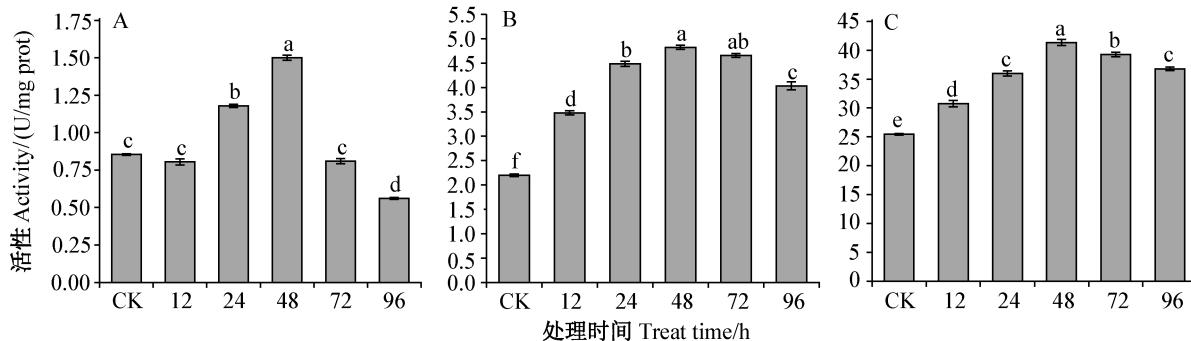


图 2 西花蓟马体内 CAT(A)、POD(B) 和 SOD(C) 活性的变化

Fig. 2 Changes of CAT (A), POD (B) and SOD (C) activities in *Frankliniella occidentalis*

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

2.3 西花蓟马体内消化酶活性的变化

α -淀粉酶、胰蛋白酶的活性均随取食时间延长先降低后升高(图 3-A~B), 在 48 h 后下降到最低值 0.06 U/mg prot 和 0.29 U/mg prot, 分别降低 6.50% 和 36.63%。随后 α -淀粉酶活性逐渐升高且显著高于对照, 在取食 96 h 时升至最高值 0.07 U/mg prot, 是最低值的 1.13 倍。胰蛋白酶活性在 48 h 后有所上升, 但仍显著低于对照。类胰蛋白酶活性在取食蚕豆植株 12 h 升至最高值 0.03 U/mg prot, 为对照的 1.95 倍, 之后随时间的延长有所下降但仍显著高于对照, 在 24、48、72 和 96 h 类胰蛋白酶活性分别为对照的 1.88 倍、1.61 倍、1.68 倍和 1.74 倍(图 3-C)。

2.4 西花蓟马体内主要营养物质含量的变化

西花蓟马取食 12 h 后体内总蛋白含量显著下降至对照的 93.30%, 随时间延长继续下降, 在 24 h 时总蛋白含量仅为对照的 82.75%, 取食 48 h 时总蛋

白含量与 24 h 相比下降不显著, 在 72 h 时总蛋白含量下降至最低, 仅为 4.28%, 只有对照的 72.26%, 取食 96 h 回升至对照的 88.85%, 差异仍显著(图 4-A)。总糖含量在取食前期 24 h 内略有上升, 但和对照差异不显著, 在取食 48 h 后随时间增加而下降, 在 96 h 时其含量最低, 只有对照的 72.19%(图 4-B); 总脂含量则与取食时间成反比, 取食时间越长, 总脂含量越低, 在 96 h 时仅为对照的 69.37%(图 4-C)。

3 讨论

本研究发现西花蓟马取食蚕豆植株 12 h 后, 西花蓟马体内解毒酶 GST、CarE 和 P450 活性均有明显变化, 说明解毒酶在西花蓟马取食不同寄主植物时能快速作出反应, 但不同解毒酶的活性变化不同, GST 和 CarE 活性在 12 h 显著上升, 而 P450 活性显著下降。当昆虫转移到非嗜食寄主时, 体内酶活性

明显升高,这是昆虫适应寄主的表现之一。如周福才等(2010)研究结果表明烟粉虱从嗜食性较强的番茄寄主转移到嗜食性较弱的GK22棉花、S3棉花和辣椒上进行取食后,体内CarE和GST活性均显著高于对照;田玉安等(2012)研究发现B型烟粉虱取食适应性相对较差的四季秋瓜寄主时,CarE活性始终处于被激活状态;宋国华等(2014)研究表明桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* 幼虫取食嗜食性较弱的向日葵、棉花、大豆、蓖麻、柿和无花果等寄主48 h后,其体内CarE和GST活性要显著高于取适宜寄主桃、高粱和玉米时的活性。徐伟等(2018)研究发现从大豆田采集的双斑萤叶甲 *Monolepta hieroglyphica* 转换到非嗜食寄主番茄和水蒿上时,其体内解毒酶CarE、GST和AchE活性在48 h内均显著上升,以

上研究报道均与本试验发现的GST和CarE活性升高的结果一致。然而也有CarE和GST活性变化不同的报道,如牟峰等(2017)研究发现西花蓟马从最嗜食菜豆豆荚转换到较嗜食寄主菜豆植株上取食36 h时体内CarE活性显著降低后回升,GST活性显著升高;而西花蓟马从菜豆豆荚转换到菜豆植株上取食5 d后,体内GST和CarE活性无明显变化(李顺欣等,2017)。蒲恒浒等(2018a)将西花蓟马从菜豆豆荚转换到非嗜食寄主番茄植株上取食36 h后,CarE活性并无明显变化,而GST活性在取食24 h时显著降低,取食36 h后又回升至原来水平。这些研究结果均与本研究结果差异较大,可能是不同昆虫对寄主植物存在自身特有的适应机制,也可能是寄主植物的营养物质和次生化合物差异所致(戴宇婷等,2013)。

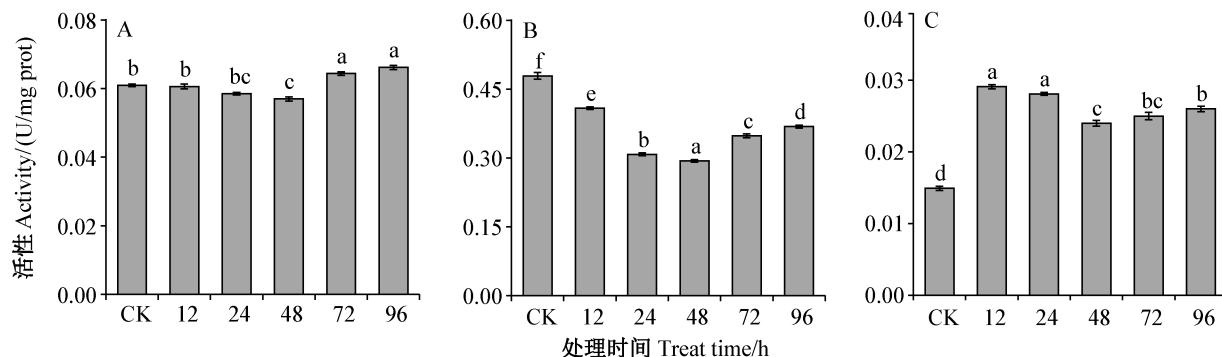


图3 西花蓟马体内 α -淀粉酶(A)、胰蛋白酶(B)和类胰蛋白酶(C)活性的变化

Fig. 3 Changes of α -amylase (A), trypsin (B) and tryptase (C) activities in *Frankliniella occidentalis*

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

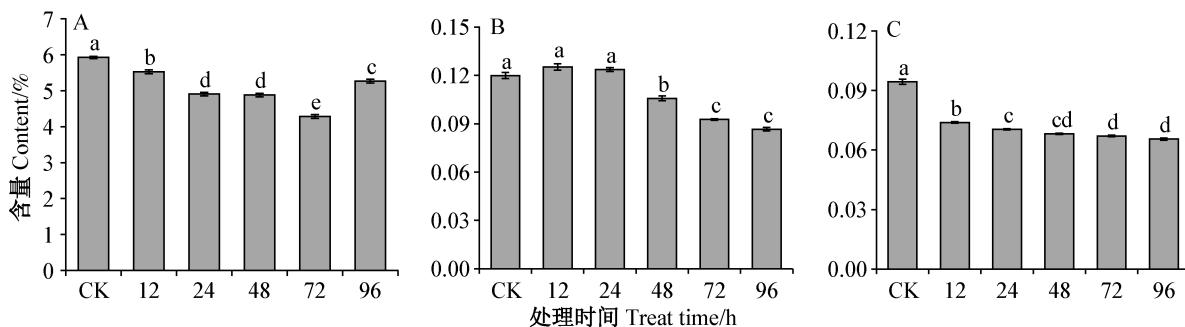


图4 西花蓟马体内总蛋白(A)、总糖(B)和总脂(C)含量的变化

Fig. 4 Changes of total protein (A), total sugar (B) and total lipid (C) contents in *Frankliniella occidentalis*

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

西花蓟马在蚕豆植株上短期适应过程中,体内保护酶SOD和POD活性在12 h时均迅速上升,而CAT活性变化不明显,在24 h时才显著上升。总体上3种酶活性呈先上升后下降的趋势,说明非嗜食

寄主蚕豆植株在诱导防御过程中,激发了西花蓟马的反防御反应,西花蓟马升高体内保护酶活性,提高自身的适应性,使西花蓟马减轻所受有害物质的伤害,后由于逐渐适应寄主酶活性降低。尹姣等

(2012)研究表明不同寄主植物对草地螟幼虫后体内CAT等保护酶均有一定影响,其中取食非嗜食寄主马铃薯时,体内保护酶活性上升明显,但随着时间延长,酶活性变化趋势与取食其他寄主逐渐一致,这可能是幼虫逐渐适应了寄主植物,从而酶活力也趋于平稳状态。牟峰(2015)研究结果表明西花蓟马从菜豆豆荚转换到菜豆植株取食36 h,体内POD活性变化趋势与本研究结果相同,而CAT和SOD活性变化则差异较大。蒲恒浒等(2016)研究报道西花蓟马从菜豆豆荚转换到番茄植株上,取食36 h期间西花蓟马体内POD活性呈先下降后上升的趋势,CAT和SOD活性则无明显变化。这些结果差异可能与酶的功能差异、寄主和昆虫种类不同有关(刘玉坤等,2011)。

本研究中西花蓟马体内消化酶 α -淀粉酶和胰蛋白酶活性先降低后升高。这可能是西花蓟马开始取食非喜食寄主时,不能很好地消化吸收,相关酶活性下降,逐渐适应一段时间后西花蓟马可通过调节自身体内酶活性来更好地分解寄主植物,导致相应的酶活性逐渐上升。徐伟等(2018)发现双斑萤叶甲被迫取食非嗜食寄主番茄和水蒿后,体内消化酶活性最初被抑制,但随着取食时间的延长,胰蛋白酶等3种消化酶活性均明显增加;王倩倩等(2015)研究报道草地螟取食非嗜食寄主玉米和马铃薯,其体内中肠胰蛋白酶活性初期呈下降趋势,到一定水平后开始回升,但淀粉酶活性在取食玉米和马铃薯96 h内一直呈下降趋势,下降趋势随时间延长而缓和,可能是草地螟在转换寄主后96 h内未能较好的适应寄主。而牟峰(2015)研究表明西花蓟马从菜豆豆荚转换到菜豆植株取食36 h后,淀粉酶活性变化不明显;蒲恒浒等(2018b)研究表明将西花蓟马从菜豆豆荚转换到非嗜食寄主番茄植株上取食36 h后,体内淀粉酶和胰蛋白酶活性明显上升,均与本研究结果相反,具体原因还需进一步研究。

西花蓟马在取食非嗜食寄主蚕豆植株时,除了总糖含量在48 h开始显著低于对照水平,总蛋白和总脂含量在12 h就显著下降。这可能是由于蚕豆为西花蓟马的非嗜食寄主,西花蓟马需要消耗体内的营养物质以满足其发育的需求。周隆等(2011)和刘玉坤等(2011)发现将长期用甘蓝饲养的B型烟粉虱转换到嗜食性更好的番茄寄主后,其体内总蛋白质和总糖含量上升,而总脂含量下降。研究结果的异同可能是不同昆虫面对不同嗜食寄主的适应策略不同。

综上所述,西花蓟马取食非嗜食寄主蚕豆植株

后,其体内解毒酶、保护酶和消化酶的活性及营养物质的含量等均发生较大变化,表明西花蓟马面对非嗜食寄主蚕豆植株时,可通过快速调节体内酶活性变化及营养物质含量等来适应寄主。本研究结果将为阐明西花蓟马对非嗜食寄主的适应机制提供一定的参考,为进一步对西花蓟马进行综合防治提供一定的理论依据。

参 考 文 献 (References)

- Aljbory Z, Chen MS. 2018. Indirect plant defense against insect herbivores: a review. *Insect Science*, 25(1): 2–23
- Bradford MM. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1): 248–254
- 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 (in Chinese) [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]
- Chen MS, Wu JX, Zhang GH. 2009. Inducible direct plant defense against insect herbivores. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(2): 175–186 (in Chinese) [陈明顺, 仵均祥, 张国辉. 2009. 植物诱导性直接防御. 昆虫知识, 46(2): 175–186]
- Dai YT, Zhang YJ, Wu QJ, Xie W, Wang SL. 2013. Short-term induction effects of different host plants on the insecticide susceptibilities and detoxification enzymes of *Tetranychus cinnabarinus*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(2): 382–387 (in Chinese) [戴宇婷, 张友军, 吴青君, 谢文, 王少丽. 2013. 寄主植物对朱砂叶螨药剂敏感性及解毒酶活性的短期诱导研究. 应用昆虫学报, 50(2): 382–387]
- Erb M, Reymond P. 2019. Molecular interactions between plants and insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 70: 527–557
- Gao ZJ, Zhang DM, Gao W, Zhang DX, Duan BS, Liang RP, Liu MX, Wu L. 2017. The occurrence and distribution of pest *Frankliniella occidentalis* in midwest region of Inner Mongolia. *Journal of Northern Agriculture*, 45(2): 82–85 (in Chinese) [高振江, 张冬梅, 高娃, 张东旭, 段半锁, 梁瑞萍, 刘明星, 乌兰. 2017. 害虫西花蓟马在内蒙古中西部地区的发生与分布. 北方农业学报, 45(2): 82–85]
- Heidel-Fischer HM, Vogel H. 2015. Molecular mechanisms of insect adaptation to plant secondary compounds. *Current Opinion in Insect Science*, 8: 8–14
- Huang W, Jia ZK, Han QF. 2007. Effects of herbivore stress by *Aphis medicaginis* Koch on the contents of MDA and activities of protective enzymes in different alfalfa varieties. *Acta Ecologica Sinica*, 27(6): 2177–2183 (in Chinese) [黄伟, 贾志宽, 韩清芳. 2007. 蚜虫(*Aphis medicaginis* Koch)危害胁迫对不同苜蓿品种体内丙二醛含量及防御性酶活性的影响. 生态学报, 27(6): 2177–2183]
- Jiang LN, Qian L, Xi C, Wang XL, Yang L, Gui FR. 2017. Effects of el-

- evated CO₂ on the digestive enzyme activities in the adults of *Frankliniella occidentalis* and *F. intonsa* (Thysanoptera: Thripidae) on different host plants. *Acta Entomologica Sinica*, 60(3): 237–246 (in Chinese) [姜丽娜, 钱蕾, 喜超, 王雪丽, 杨璐, 桂富荣. 2017. CO₂浓度升高对不同寄主植物上西花蓟马和花蓟马成虫体内消化酶活性的影响. 昆虫学报, 60(3): 237–246]
- Li JZ, Zhi JR, Gai HT. 2011. Effects of host plants and temperature on *Frankliniella occidentalis* growth and development. *Chinese Journal of Ecology*, 30(3): 558–563 (in Chinese) [李景柱, 郭军锐, 盖海涛. 2011. 寄主和温度对西花蓟马生长发育的影响. 生态学杂志, 30(3): 558–563]
- Li SX, Zhi JR, Yang GM, Yue WB, Ye M. 2017. 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 (in Chinese) [李顺欣, 郭军锐, 杨广明, 岳文波, 叶茂. 2017. 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 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. *Journal of Plant Protection*, 44(1): 45–53 (in Chinese) [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 L, Zhi JR, Yue WB, Xie W, Zhang T. 2019. The response of *FoCAT* gene in *Frankliniella occidentalis* to host shift. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 38(3): 22–26 (in Chinese) [刘利, 郭军锐, 岳文波, 谢文, 张涛. 2019. 西花蓟马抗氧化酶基因 *FoCAT* 对寄主转换的响应. 山地农业生物学报, 38(3): 22–26]
- Liu P, Ma H, Zhu QS, Chen BC, Gao J, Lin XQ. 2016. Research progress of insect adaptability to their host plants. *Biological Disaster Science*, 39(4): 250–254 (in Chinese) [刘蓬, 马惠, 朱其松, 陈博聪, 高洁, 林香青. 2016. 昆虫对寄主植物适应性研究进展. 生物灾害科学, 39(4): 250–254]
- Liu SM, Xi JZ, Bu CL. 2009. Cultivation technology of broad bean (*Vicia faba*). *Inner Mongolia Agricultural Science and Technology*, (4): 109 (in Chinese) [刘世明, 席继忠, 卜常林. 2009. 蚕豆栽培技术. 内蒙古农业科技, (4): 109]
- Liu YK, Wang WX, Fu Q, Lai FX, Luo J. 2011. Effects of host plants on activities of detoxification and protective enzymes in three rice planthoppers. *Chinese Journal of Rice Science*, 25(6): 659–666 (in Chinese) [刘玉坤, 王渭霞, 傅强, 赖凤香, 罗举. 2011. 寄主植物对3种稻飞虱解毒酶和保护酶活性的影响. 中国水稻科学, 25(6): 659–666]
- Mou F. 2015. Effect of different treatments of bean plants on development and enzyme activities of *Frankliniella occidentalis* (Pergande). Master thesis. Guiyang: Guizhou University (in Chinese) [牟峰. 2015. 不同处理菜豆植株对西花蓟马生长发育和酶活性的影响. 硕士学位论文. 贵阳: 贵州大学]
- Mou F, Zhi JR, Yue WB, Zeng G. 2017. Effect of different treatments of kidney bean on the activities of detoxification enzymes in *Frankliniella occidentalis*. *Journal of Environmental Entomology*, 39(4): 862–869 (in Chinese) [牟峰, 郭军锐, 岳文波, 曾广. 2017. 不同处理菜豆植株对西花蓟马体内解毒酶活性的影响. 环境昆虫学报, 39(4): 862–869]
- Nakamatsu Y, Tanaka T. 2004. Correlation between concentration of hemolymph nutrients and amount of fat body consumed in lightly and heavily parasitized hosts (*Pseudaletia separata*). *Journal of Insect Physiology*, 50(2/3): 135–141
- Peng L, Yan Y, Liu WX, Wan FH, Wang JJ. 2010. Counter-defense mechanisms of phytophagous insects towards plant defense. *Acta Entomologica Sinica*, 53(5): 572–580 (in Chinese) [彭露, 严盈, 刘万学, 万方浩, 王进军. 2010. 植食性昆虫对植物的反防御机制. 昆虫学报, 53(5): 572–580]
- Pu HH, Zhi JR, Yue WB, Zeng G. 2018a. Effects of thrips feeding, mechanical wounding and induction by exogenous substances on the secondary metabolites of tomato plants and the activities of detoxifying enzymes in *Frankliniella occidentalis*. *Journal of Plant Protection*, 45(5): 1035–1043 (in Chinese) [蒲恒浒, 郭军锐, 岳文波, 曾广. 2018a. 西花蓟马取食、机械损伤和外源物质诱导对番茄植株次生物质及西花蓟马解毒酶的影响. 植物保护学报, 45(5): 1035–1043]
- Pu HH, Zhi JR, Zeng G. 2016. Effects of different inducing treatments of tomato plants on protective enzymes activities of *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Journal of Environmental Entomology*, 38(5): 996–1002 (in Chinese) [蒲恒浒, 郭军锐, 曾广. 2016. 不同诱导处理番茄植株对西花蓟马保护酶活性的影响. 环境昆虫学报, 38(5): 996–1002]
- Pu HH, Zhi JR, Zeng G, Yue WB. 2018b. Effects of different induction treatments on protective enzyme activities of tomato plants and digestive enzyme activities in western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Journal of Plant Protection*, 45(4): 915–916 (in Chinese) [蒲恒浒, 郭军锐, 曾广, 岳文波. 2018b. 不同诱导处理对番茄植株保护酶及西花蓟马体内消化酶活性的影响. 植物保护学报, 45(4): 915–916]
- Reitz SR. 2009. Biology and ecology of the western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae): the making of a pest. *Florida Entomologist*, 92(1): 7–13
- Reitz SR, Gao YL, Kirk WD, Hodges MS, Funderburk JE. 2020. Invasion biology, ecology, and management of western flower thrips. *Annual Review of Entomology*, 65(1): 17–37
- Song GH, Liu LM, Duan AJ. 2014. Effects of different host plants on activity of detoxifying enzymes in beet armyworm of *Conogethes punctiferalis*. *Hubei Agricultural Sciences*, 53(1): 70–72 (in Chinese) [宋国华, 刘洛明, 段爱菊. 2014. 不同寄主植物对桃蛀螟解毒酶活性的影响. 湖北农业科学, 53(1): 70–72]
- Tian YA, Liang P, Gao XW. 2012. Effects of different cucumber varieties on carboxylesterase activity in *Bemisia tabaci* B-biotype. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(2): 390–395 (in Chinese) [田玉安, 梁沛, 高希武. 2012. 不同品种黄瓜对B型烟粉虱羧酸酯酶活性的影响. 应用昆虫学报, 49(2): 390–395]
- Wang QQ, Wang L, Li KB, Cao YZ, Yin J, Xiao C. 2015. Influences of different host plants on the nutrition and digestive enzymes of *Lox-*

- ostege sticticalis*. Plant Protection, 41(4): 46–51 (in Chinese) [王倩倩, 王蕾, 李克斌, 曹雅忠, 尹姣, 肖春. 2015. 不同寄主植物对草地螟的营养作用及消化酶的影响. 植物保护, 41(4): 46–51]
- Wang YL. 2014. The effect of Cry1Ac and Cry2Ab on *Chrysopa pallens*, *Coccinella septempunctata* and *Lygus lucorum*. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [王英丽. 2014. Cry1Ac 和 Cry2Ab 对大草蛉、七星瓢虫和绿盲蝽的影响. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- War AR, Paulraj MG, Ahmad T, Buhroo AA, Hussain B, Ignacimuthu S, Sharma HC. 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. Plant Signaling and Behavior, 7(10): 1306–1320
- Wei X, Chen RZ. 2020. Effects of host plants on the development and protective enzyme activity of *Ostrinia furnacalis*. Chinese Journal of Applied Entomology, 57(2): 355–362 (in Chinese) [魏鑫, 陈日墨. 2020. 寄主植物对亚洲玉米螟生长发育及雄蛾保护酶活性的影响. 应用昆虫学报, 57(2): 355–362]
- Xie W, Zhi JR, Liu L, Lü SS, Zhou ZZ. 2020. Effects of different preference hosts on the expression levels of trypsin gene *CL4520.contig1* in *Frankliniella occidentalis*. Jiangsu Agricultural Sciences, 48(7): 69–73 (in Chinese) [谢文, 郭军锐, 刘利, 吕莎莎, 周治成. 2020. 不同嗜食寄主对西花蓟马胰蛋白酶基因 *CL4520.Contig1* 表达量的影响. 江苏农业科学, 48(7): 69–73]
- Xu W, Zhang JH, Bi JR, Ma YX, Zhang YK, Shi SS. 2018. Effects of host plants on digestive enzymes and detoxification enzyme activities in the midgut of *Monolepta hieroglyphica* (Motschulsky). Journal of Jilin Agricultural University, 40(5): 551–556 (in Chinese) [徐伟, 张吉辉, 毕嘉瑞, 马延旭, 张益恺, 史树森. 2018. 寄主植物对双斑萤叶甲中肠消化酶和解毒酶活性的影响. 吉林农业大学学报, 40(5): 551–556]
- Yang YT, Shi CH, Cheng JX, Zhang YJ. 2017. Effects of feeding on different host plants on development, reproduction and protective enzymes of *Bradyia odoriphaga*. Plant Protection, 43(5): 119–123 (in Chinese) [杨玉婷, 史彩华, 程佳旭, 张友军. 2017. 不同寄主植物对韭菜迟眼蕈蚊生长发育、繁殖和保护酶活力的影响. 植物保护, 43(5): 119–123]
- Yin J, Feng HL, Li KB, Cao YH. 2012. Effects of host plants on the activities of some detoxification enzymes and protective enzymes in the meadow moth. Plant Protection, 38(1): 35–39 (in Chinese) [尹姣, 冯红林, 李克斌, 曹雅忠. 2012. 寄主植物对草地螟中肠解毒酶及保护性酶活性的影响. 植物保护, 38(1): 35–39]
- Yuan CM, Zhi JR, Cao Y, Ma H. 2011. Selectivity of *Frankliniella occidentalis* to vegetable hosts. Acta Ecologica Sinica, 31(6): 1720–1726 (in Chinese) [袁成明, 郭军锐, 曹宇, 马恒. 2011. 西花蓟马对蔬菜寄主的选择性. 生态学报, 31(6): 1720–1726]
- Zhang GF. 2015. Molecular mechanisms of metabolism for imidacloprid resistance in *Aphis gossypii*. Master thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University (in Chinese) [张国福. 2015. 棉蚜对吡虫啉的代谢抗性分子机制研究. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学]
- Zhang LL, Li YH, Wu JX. 2013. Effects of various host plants on the development and protective enzyme activity of the black cutworm, *Agrotis ypsilon*. Chinese Journal of Applied Entomology, 50(4): 1049–1054 (in Chinese) [张林林, 李艳红, 仵均祥. 2013. 不同寄主植物对小地老虎生长发育和保护酶活性的影响. 应用昆虫学报, 50(4): 1049–1054]
- Zhang ZK, Zhang Y, Wu SY. 2016. The occurrence and characteristics of invaded insect pest *Frankliniella occidentalis* in Ningxia. Plant Quarantine, 30(4): 75–77 (in Chinese) [张治科, 张烨, 吴圣勇. 2016. 西花蓟马在宁夏的发生及防控措施. 植物检疫, 30(4): 75–77]
- Zhou FC, Li CM, Zhou GS, Gu AX, Wang P. 2010. Responses of detoxification enzymes in *Bemisia tabaci* (Gennadius) to host shift. Acta Ecologica Sinica, 30(7): 1806–1811 (in Chinese) [周福才, 李传明, 周桂生, 顾爱祥, 王萍. 2010. 烟粉虱体内几种抗性酶对寄主转换的响应. 生态学报, 30(7): 1806–1811]
- Zhou L, Wen LZ, Wang SL, Wu QJ, Jiao XG, Xu BY, Xie W, Pan HP, Liu BM, Yang X, et al. 2011. Comparison of nutrition and body sizes among B-biotype *Bemisia tabaci* populations on different host plants. Plant Protection, 37(4): 87–90 (in Chinese) [周隆, 文礼章, 王少丽, 吴青君, 焦晓国, 徐宝云, 谢文, 潘慧鹏, 刘百明, 杨鑫, 等. 2011. 不同寄主种群B型烟粉虱体内营养和成虫体长差异比较. 植物保护, 37(4): 87–90]

(责任编辑:王璇)