

害虫的化学防治与作物抗虫性^①

高希武^② 马 军

(昆虫学系)

摘 要 从作物-昆虫-杀虫药剂三者之间的有机关系讨论了害虫的化学防治与作物抗虫性的相互关系。植物体内的某些次生性物质常是抗虫性利用的重要机制之一,这些次生性物质可以诱导昆虫体内的解毒酶系,而该酶系又能降解化学防治施用的杀虫药剂,从而加强害虫的抗药性。具有抗药性的昆虫由于含有大量的解毒酶系,会使某些抗虫品种对该昆虫种群的抗性降低甚至丧失。此外,杀虫药剂还可通过改变作物本身的生理生化代谢过程、营养质量以及次生性物质的产生,进而影响昆虫与寄主植物以及与杀虫药剂之间的关系。

关键词 化学防治; 作物抗虫性; 植物次生物质; 杀虫剂抗性

中图分类号 S481.4; S433.1

Interactions Between Chemical Control and Crop Resistance to Insects

Gao Xiwu Ma Jun

(Dept. of Entomology)

Abstract Interactions between chemical control and crop resistance to insects were reviewed based on the relationship among crops-insects-insecticides. Plant allelochemicals is one of the most important mechanisms in crop resistance to insects. These plant allelochemicals can induce the compound-metabolizing enzymes of insects, which can metabolize the insecticides used in insect pest control and increase the insect resistance to insecticides. Resistant insects containing a lot of compound-metabolizing enzymes can well adapt to the crop varieties resistant to them. In addition, insecticides can affect the relationship between crops and insects through altering the progresses of crop physiology and biochemistry, quality of nutrition for insects and production of plant allelochemicals.

Key words chemical control; crop resistance to insects; plant allelochemicals; insecticide resistance

化学防治和作物抗虫品种的应用在害虫综合治理中占有重要的地位。近年来由于多从单一角度考虑化学防治或作物抗虫品种的作用,而忽视化学防治、作物抗虫品种与害虫之间

收稿日期: 1996-04-08

①本研究得到国家自然科学基金资助 39370475

②高希武,北京海淀区圆明园西路2号中国农业大学(西校区),100094

的相互制约的关系,致使某些害虫猖獗为害。利用植物体内的某些次生物质作为作物品种的抗虫因子虽是重要手段之一,但这些物质常又是杀虫药剂解毒酶系的诱导剂,从而影响了化学防治的有效性。反之,杀虫药剂的选择作用可使昆虫产生抗药性,而造成害虫抗药性的解毒酶系又能代谢植物次生性物质,导致作物品种抗虫性降低甚至丧失。同时,杀虫药剂又可以影响植物次生物质的产生。因此,研究抗虫品种、昆虫与杀虫药剂间的相互关系具有重要的理论意义和实践价值。

1 通过抗虫育种破坏植食性害虫对寄主植物的适应性

动物在一生当中,取食对自身安全的食物是其最基本的本能,对于每一个物种,在形态学、生理学、生态学以及行为学等方面都已进化出了许多适合于获取食物和利用食物的特征。动物界中,昆虫显示出了最多多样性的取食习性,植物次生性物质是决定昆虫能否取食某种植物的主要因子之一。如果昆虫在进化过程中,能够克服植物次生性物质的不良影响,则该种植物就有可能成为其寄主,这时植物所含的这种次生性物质又有可能成为引诱昆虫取食的标记物。例如:十字花科植物所含的芥子苷具有杀虫活性,但是菜粉蝶、小菜蛾等不但受芥子苷的影响,反而受这种物质的引诱,促进取食或诱导产卵。

实际上,对于任意一种植物,不能取食它的昆虫种群要比能取食的多得多,同样,任意一种昆虫不能取食的植物要比能取食的多得多^[1]。说明一种昆虫只能克服少数植物的防御,使之作为食物。这种昆虫与植物间的特殊的组合也正是农作物与害虫间的关系,抗虫育种的目的就是打破这种关系。例如:可以通过育种使野生品种中的能够控制产生影响昆虫行为、感觉生理、代谢或内分泌的植物次生性物质的基因转移到栽培品种上,使之对昆虫具有抵抗能力。表1列出了一些植物次生性物质及其有关的昆虫。

2 植物次生性物质和杀虫药剂受到相同酶系的降解

2.1 植物次生性物质对昆虫体内解毒酶系的诱导作用

昆虫体内的解毒酶水平与其取食习性密切相关。一般多食性昆虫体内的解毒酶水平高于寡食性和单食性昆虫,同一种昆虫取食期高于其它时期。例如:鳞翅目昆虫中幼虫期明显高于成虫期。造成这种现象的主要原因就是昆虫在取食的同时,也要动用大量的酶系来消除随同取食摄入的植物次生性物质以及其他附着于植物表面的有毒物质的危害。许多事实证明,植物次生性物质对昆虫体内的解毒酶系水平有明显的诱导作用。昆虫对植物次生性物质和其他外源性化合物代谢的重要酶系有氧化酶、水解酶、转移酶和还原酶等(表2)^[2]。

多功能氧化酶(MFO)是昆虫体内最重要的解毒代谢酶系,它的酶水平可以通过许多化合物诱导增加,该酶的诱导合成不是对已存在酶的活化,也不是阻止该酶的失活,而是酶蛋白的全程合成过程^[3]。一种化合物可以诱导该酶不同类型的同工酶,这些同工酶可以降解不同于诱导化合物(即诱导剂)类型的化合物,也就是说,植物次生性物质诱导的MFO的同工酶可以降解杀虫药剂,杀虫药剂诱导的MFO的同工酶也可以降解植物次生性物质。前者加强了害虫的抗药性,后者使品种的抗性降低或丧失。

表 1 一些植物次生物质及其有关的昆虫

植物名称	活性物质	昆虫种类
山核桃	胡桃醌	欧洲榆小蠹
桑属	β -谷留醇、异槲皮苷、柠檬醛、芳樟醇、乙酸、萜烯酯、3-己烯醇	家蚕
蓼属	草酸	酸模叶甲
木防己属	木防己叶碱(异波尔定)	斜纹夜蛾
三桠乌药	单醋酸三桠乌药二醇酯、双醋酸三桠乌药二醇酯	卫茅尺蠖
乌头属	乌头碱	斜纹叶蛾、马铃薯甲虫
木樨草科	芥子苷	甘兰蚜
萝卜属	芥子油(芥子苷)	桃蚜、北美黑凤蝶
芸薹属	己烯醇、烷基硫氰酸酯、芳基硫氰酸酯、葡萄糖	萝卜蝇、小菜蛾、蔬菜象甲、菜粉蝶、菜大粉蝶、甘兰蚜、辣根猿叶
草木犀	芥子苷	豌豆蚜
百草香木犀	香豆素	豆蚜
金雀花	无叶豆碱	草木犀根瘤象甲
棉豆	棉豆素	蔬菜象甲
紫苜蓿	腺嘌呤、腺嘌呤核苷、茴香苯甲酸类、乙酸苯酯、磷酸类	墨西哥豆瓢甲、苜蓿叶象甲
野百合属	双稠吡啶类	新斑蝶亚科、斑蝶亚科、灯蛾科
扁桃	苦杏仁苷、丙酸苯酯、2-金合欢烯	稠李叶蜂、脐橙螟
苹果	根皮苷	桃蚜
楝	印苦楝素	沙漠蝗
苦楝	甘楝三醇、异茴芹内酯、花椒毒内酯	沙漠蝗、斜纹夜蛾
百鲜属	甲基壬基甲酮、爱草脑、大茴香脑	金凤蝶、北美黑凤
无患子科 百坚木属		<i>Serrododes partita</i>
棉属	三甲胺、2-蒎烯、柠檬烯、 β -没药醇、 β -丁香酮、棉酚、槲皮黄素、山奈黄素、芸香苷、棉黄苷、棉紫素等	野棉象甲
猕猴桃属	马塔他二醇、5-氧代二氧马塔他二醇、金丝桃素	丽草蛉、叶甲
茴香属	爱草脑、大茴香脑、大茴香醛、大茴香基丙酮	凤蝶类
芹和兰芹、胡萝卜属	柏木内酯、甲基壬基甲酮	金凤蝶
芹属	对伞花醇	蔬菜象甲
胡萝卜属	L-香芹酮	
天胡荽属	葑酮(小茴香酮)	
水芹属	d-柠檬烯	
珊瑚菜属	1-芳樟醇	
欧防风属	大茴香醛	
当归属	异茴芹内酯、花椒毒内酯	斜纹夜蛾
森林匙羹藤	匙羹藤酸	南方粘虫
夹竹桃科(同心结属)	双稠吡咯啶类	新斑蝶亚科、斑蝶亚科、灯蛾科

续表 1

植物名称	活性物质	昆虫种类
葫芦科	葫芦素类	黄瓜十一星叶甲
蒿属	爱草脑、大茴香脑	北美黑凤蝶
泽兰属(山兰千里光)	双稠吡咯啉类	新斑蝶亚科、斑蝶亚科、灯蛾科
紫草科	双稠吡咯啉类	新斑蝶亚科、斑蝶亚科、灯蛾科
马鞭草科	海棠山苷类、2-甲基-2-甲氧基甲酰蒽醌	斜纹夜蛾、玉米螟、毒蛾
紫葳科(梓属)	梓苷	梓天蛾
马铃薯类	葡萄糖苷类、磷脂类、正酰乙醛、绿原酸、己醛、己烯醇类	马铃薯甲虫、斑瓢虫
烟草属	葡萄糖苷类	<i>Protoparoe sexta</i>
烟草属	烟碱	马铃薯甲虫
假酸酱属	假酸酱酮茄碱类	家蝇、马铃薯甲虫
六月禾	茴香酰胺类、苯甲酰胺、酸戊酯、磷脂类	双带蝗、赤足蝗类
玉蜀黍	2,4-二羟基-7-甲氧基-1,4-苯并恶嗪-3-酮葡萄糖苷	玉米螟
稻属	米谷酮、水扬酸	二化螟、稻褐飞虱
葱属	烯丙硫醇、烯丙基-硫及二硫	洋葱蝇
兰科	倍半萜类及醇类	地蜂属、曲土蜂顶蜂属
松科	乙烷、苯甲酸、 α 及 β -蒎烯、油酸甲酯、亚油酸甲酯、D-柠檬烯、D,L-蒎烯、甲基黑胡椒酚	<i>Monochanus alternalis</i> 、松纵抗切梢小蠹、黄色梢小蠹、松象甲、巨颈小蠹、沟小蠹、黄衫小蠹

* 据柴田承二^[3]改编。

表 2 昆虫体内参与植物次生性物质及其他外源性化合物代谢的主要酶系

氧化酶:	多功能氧化酶(MFO), E. C. 1. 14. 14. 1, 又称非专一性单氧加氧酶、多底物单氧加氧酶(PSMO)等
水解酶:	羧酸酯酶, E. C. 3. 1. 1. 1, 又称脂族酯酶、B-酯酶、羧酸酯水解酶; 芳基酯酶, E. C. 3. 1. 1. 2, 又称 A-酯酶; 环氧化物水解酶, E. C. 3. 3. 2. 3, 又称环氧化物水化酶、芳烃氧化物水解酶
转移酶:	谷胱甘肽转移酶, E. C. 2. 5. 1. 18; UDP 葡萄糖转移酶, E. C. 2. 4. 1. 35, 又称酚 β -葡萄糖转移酶。
还原酶:	羰基还原酶, E. C. 1. 1. 1. 184, 又称 AK 还原酶

Brattsten 等^[4]首先发现了当饲料中含有(+)- α -蒎烯、黑芥子硫苷酸钾、反-2-己醛时, 可以诱导亚热带粘虫(*Spodoptera eridania*)中肠 MFO 的活性增加。杂色地老虎(*Peridroma saucia*)幼虫中肠的 MFO 活性可以因单萜类化合物的存在使 MFO 的艾氏剂环氧化活性增加 24 倍, 细胞色素 P-450 含量增加 6 倍。薄荷叶片中含有高浓度的单萜类化合物, 取食薄荷叶片的幼虫 MFO 活性比取食其他饲料的高 45 倍^[5]。不同寄主植物或不同品种由于含有的植物次生性物质的种类和数量不同, 对昆虫的影响也有所不同。据报道, 草地粘虫(*Spodoptera frugiperda*)幼虫取食玉米和棉花后, 其中肠中 MFO 的环氧化、羟基化、脱甲基化、脱硫氧化以及亚砷化的活性明显高于取食大豆、花生和人工饲料的幼虫^[3]。寄主植物

对昆虫体内的解毒酶系的影响,主要是由于寄主植物体内含有的次生性物质造成的^[6],表 3 列出了一些研究的实例。

表 3 寄主植物及其次生性物质诱导昆虫 MFO 增加的实例

虫种	植物次生性物质	参考文献
亚热带粘虫 <i>Spodoptera eridania</i>	(+)- α -蒎烯、黑芥子硫苷酸钾、反-2-己醇	[4]
杂色地老虎 <i>Peridroma saucia</i>	薄荷叶(含单萜、(-)-薄荷醇、1-薄荷酮、(+)- α -蒎烯、(-)- β -蒎烯)	[5]
苜蓿丫纹夜蛾 <i>Autographa californica</i>	(同上)	[11]
粉纹粘虫 <i>Trichoplusia ni</i>	(同上)	[11]
亚热带粘虫 <i>Spodoptera eridania</i>	α -蒎烯、 β -蒎烯、1,8-萜 1,8-二烯(萱烯)、萜二醇(萜品)	[12, 13]
草地粘虫 <i>Spodoptera frugiperda</i>	各种单萜、(+)- α -蒎烯、(-)- α -蒎烯、(+)-1,8-萜二烯、(-)-薄荷醇、吡啶-3-甲醇、吡啶-3-乙腈、黄酮	[10, 14]
黎豆夜蛾 <i>Anticarsia gemmatalis</i>	寄主植物、吡啶-3-甲醇、(-)-薄荷醇、吡啶-3-乙腈	[15]
日本丽金龟 <i>Popillia japonica</i>	寄主植物	[16]
棉红蜘蛛 <i>Tetranychus urticae</i>	寄主植物	[17]
美洲棉铃虫 <i>Heliothis zea</i>	十三烷酮	[18]
苹淡褐卷叶蛾 <i>Epiphyas postvittana</i>	寄主植物	[19]
烟芽夜蛾 <i>Heliothis virescens</i>	寄主植物	[20]

寄主植物及其次生性物质对谷胱甘肽(GSH)转移酶(GST)也具有明显的诱导作用。Yu^[7,8]用草地夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)试验表明,对 GST 的诱导能力是:欧洲防风>香芹菜>芥菜>芜菁>萝卜>豇豆>甘兰>大白菜>花生>棉花。和取食人工饲料的幼虫相比,欧洲防风可以使 GST 活性增加 39 倍。但是大豆、高粱、粟、玉米、马铃薯、黄瓜、胡萝卜和花椰菜对 GST 却无影响。杂食性的草地粘虫和美洲棉铃虫(*Heliothis zea*)的 GST 分别有 6 个和 4 个同工酶,而非杂食性的烟芽夜蛾(*Heliothis virescens*)、粉纹夜蛾(*Trichoplusia ni*)和黎豆夜蛾(*Anticarsia gemmatalis*)仅有一个单一的 GST^[9]。吡啶-3-甲醇、吡啶-3-乙腈、黄酮和黑芥子硫苷酸钾对亚热带粘虫幼虫 GST 有明显的诱导作用^[10],但是,单萜类化合物对 GST 却无诱导作用,尽管这类化合物是 MFO 的诱导剂^[8]。寄主植物及其次生性物质对 GST 的诱导作用与 MFO 不同,不同诱导剂诱导产生的 GST 对模式底物的专一性没有明显的改变^[7]。

羧酸酯酶是杀虫药剂代谢的主要酶系之一,对它的诱导和 MFO 一样,也是酶蛋白的全程合成过程。Dowd 等^[21]报道了大豆抗性品种叶片的抽提液可以使大豆尺夜蛾(*Pseudoplusia includens*)幼虫体内羧酸酯酶活性降低,诱导粉纹夜蛾(*Trichoplusia ni*)幼虫体内的羧酸酯酶活性提高。寄主植物的不同,可以使二点叶螨体内的羧酸酯酶活性相差 2.4 倍^[17]。一般

来讲,单萜类化合物以及倍半萜烯山道年内酯可以使酯酶活性增加 35%~65%;吡啶-3-甲醇、吡啶-3-乙腈、类黄酮、 β -萘黄酮和金鸡纳碱使酯酶增加 35%~114%^[3]。不同寄主植物对棉蚜体内羧酸酯酶的活性也有明显的影响,取食茄子和马铃薯的棉蚜具有比较低的酯酶活性,而取食西瓜的种群酯酶活性则比较高^[22,23]。不同棉花品种对棉蚜羧酸酯酶也具有明显的影响,在试验的 7 个棉花品种中,取食中棉 12 的种群酯酶活性是取食泾阳鸡脚棉的 6 倍,不同寄主植物对棉蚜羧酸酯酶的底物专一性也具有明显的影响^[24]。

2.2 寄主植物对昆虫抗药性的影响

寄主植物及其次生物质诱导的解毒酶系与杀虫药剂的代谢酶系相同或相近,使得取食含有高浓度次生生物物质的植物的昆虫对杀虫药剂的解毒代谢增加,从而耐药性或抗药性增加。抗虫育种往往是使一些对昆虫有影响的植物次生生物物质的基因集中,从而导致对昆虫的抗性增加,因此,抗虫品种对害虫耐药性或抗药性也会由此产生影响。

Kennedy 等^[18]将美洲棉铃虫卵放在含有 2-十三烷酮的植物叶片上培养,新孵化的幼虫对西维因的耐药性水平提高,同时证明 2-十三烷酮的蒸汽可以作为卵期的诱导因子,耐药性提高的原因是由于 2-十三烷酮诱导 MFO 增加所致。用红绿豆、孟加拉绿豆、野豆和番茄饲养棉铃虫连续 2 代,发现取食红绿豆的幼虫对硫丹、久效磷、毒死蜱、溴氰菊酯的耐药性最强,取食番茄的最敏感,而寄主植物对灭多威的毒性则没有明显的影响^[25]。Robertson 等^[19]证明,苹淡褐卷叶蛾(*Epiphyas postvittana*)的抗性品系和敏感品系的幼虫对谷硫磷的反应明显依赖于幼虫取食的饲料。取食黑莓的抗性幼虫和取食人工饲料的敏感幼虫对药剂的反应是类似的,取食人工饲料的敏感品系的幼虫比取食其他天然饲料的耐药性更高,而取食黑莓的抗性幼虫的抗药性明显低于取食其他饲料的抗性幼虫。其原因主要是由于食料影响了酯酶活性而不是 MFO。苹果树叶片中的根皮苷可以降低 *Platynota idaeusalis* (Walker) 三龄幼虫对谷硫磷的耐药性,与 GST、酯酶和 MFO 的受抑制有关,而取食含有根皮苷饲料的抗性品系的初孵幼虫对高浓度的谷硫磷具有更高的耐药性,根皮苷抑制抗性品系幼虫体内 GST 活性,使酯酶活性增加,说明抗性品系的初孵幼虫对谷硫磷耐药性的提高是由于根皮苷诱导酯酶活性增加所致^[26]。Sparks^[27]报道,和感虫的大豆制品系(Bragg)相比,抗虫的品系(PI227687)可以改变大豆尺夜蛾(*Pseudoplusia includens*)和美洲菸夜蛾对甲胺磷的敏感度,同时使酯酶、GST、和 MFO 活性提高。拟雌内酯是使 PI227687 具有抗虫性的主要化学物质,它可以加强氰戊菊酯的毒性而降低灭多威的毒性。

3 杀虫药剂对寄主植物的影响

化学防治在一般情况下能够使作物免受害虫危害,减少产量损失。但是,由于过多的施药破坏了作物的正常生理,反而使作物的抗虫能力降低,甚至使作物减产。

用 33 种农药对一年生的苹果树苗试验表明,其中 8 种药剂使光合作用降低 6%~73%。另一个试验用了 37 种药剂,其中 25 种对苹果树的光合作用有影响,二嗪啉、三氯杀螨醇、克螨特等使光合作用降低 13%~27%。对核桃、柑桔、花卉、蔬菜等的试验也均得到了类似的结果^[28]。使用农药防治害虫的同时,农药本身对作物的产量也会产生影响,最典型的例子就是施药过多的莴苣,产量反而下降。有试验表明,在甘蓝上也得到了类似的结果,施药 4

~9 次的甘蓝产量比施药 3 次或 3 次以下的地块降低约 18%^[28]。

有机氯杀虫剂可以降低细胞的分裂,有时可以通过抑制有丝分裂产生多倍体。两种氨基甲酸酯类农药—呋喃丹和涕灭威施用后,使甘蔗根细胞有丝分裂指数增加^[29]。由于杀虫剂的施用使植物产生多倍体,有可能改变包括抗虫性在内的一些遗传性状。

植物的营养价值可以通过施用杀虫剂加以改变,从而影响到作物的抗虫性。植物幼期的防御性次生物质是以碳为基础,后期是以氮为基础,而甲拌磷可以使棉花的碳水化合物含量增加,含氮量下降^[1]。因此,有可能影响到棉花防御性次生物质的产生。寄主植物营养价值和生长状况的改变,对于控制害虫种群的发展起着重要的作用。用溴氰菊酯和甲基对硫磷处理水稻后,由于改变了植株的生长状况,对褐稻虱的诱集作用加大,呋喃丹使水稻植株中钙和碳水化合物含量降低,氮增加,导致细胞壁变薄,使水稻对刺吸式口器的昆虫抗性降低。

总之,作物—昆虫—杀虫药剂之间的相互关系是比较复杂的,不同组合,其影响的方式及程度会有不同。而这种关系又是害虫综合治理中的关键一环,因此,应加强作物—昆虫—杀虫药剂相互关系的基础性研究,为作物抗虫育种、害虫化学防治及两者的协调提供依据,这对组建综合治理的技术体系,提高综合治理的技术水平有重要意义。在棉花、水稻等用药较多的作物系统,有些试验已经证明农药对其次生性物质的代谢具有明显的影响,不同作物品种对害虫的抗药性也具有显著的影响。但是,这些问题在国内尚乏系统的研究。

参 考 文 献

- 1 杨本文译. 柴田承二等编文. 生物活性天然物质. 北京: 人民卫生出版社, 1978. 552
- 2 Ahmad S, Brattsten L B, Mullin C A, Yu S J. Enzymes involved in the metabolism of plant allelochemicals. In: Brattsten L B, Ahmad S, eds. *Molecular Aspects of Insect-Plant Associations*. New York, London: Plenum Press, 1986. 73~51
- 3 Yu S J. Host plant induction of microsomal monooxygenases to organophosphate activation in fall armyworm larvae. *Florida Entomol*, 1986, 69:579~587
- 4 Brattsten L B, Wilkinson C F, Eisner T. Herbivore-plant interactions: mixed-function oxidases and secondary plant substances. *Science*, 1977, 196:1 349~1 352
- 5 Yu S J, Berry R E, Terriere L C. Host plant stimulation of detoxifying enzymes in a phytophagous insect. *Pestic Biochem Physiol*, 1979, 12:280~284
- 6 Yu S J. Consequences of induction of foreign compound-metabolizing enzymes in insects. In: (Brattsten, L B Ahmad S), *Molecular Aspects Of Insect-Plant Associations*. New York, London: Plenum Press, 1986. 153~174
- 7 Yu S J. Interactions of allelochemicals with detoxication enzymes of insecticide-susceptible and resistant fall armyworms. *Pestic Biochem Physiol*, 1984, 22:60~68
- 8 Yu S J. Host plant induction of glutathione s-transferase in the fall armyworm. *Pestic Biochem Physiol*, 1982b, 18:101~106
- 9 Yu S J. *Toxicology of Agricultural important insect pests of Florida*. Cris CD-Rom, 1992
- 10 Yu S J. Induction of detoxifying enzymes by allelochemicals and host-plants in the fall armyworm. *Pestic Biochem Physiol*, 1983, 19:330~336
- 11 Farnsworth D E, Berry R E, Yu S J, Terriere L C. Aldrin epoxidase activity and cytochrome P-450

- content of microsomes prepared from alfalfa and cabbage looper larvae fed various plant diets. *Pestic Biochem Physiol*, 1981, 15:158~165
- 12 Brattsten L B, Evans C K, Bonetti S, Zalkow L H. Induction by carrot allelic chemicals of insecticide-metabolizing enzymes in the southern armyworm (*Spodoptera eridania*). *Comp Biochem Physiol*, 1984, 77C:29~37
- 13 Brattsten L B. Ecological significance of mixed-function oxidations. *Drug Metab Rev* 1979, 10:35~58
- 14 Yu S J. Induction of microsomal oxidases by host plants in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith). *Pestic Biochem Physiol*, 1982a, 17:59~67
- 15 Christian M F, Yu S J. Cytochrome P-540-dependent monooxygenase in velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatilis* Hubner. *Comp Biochem Physiol*, 1986, 83C:23~27
- 16 Ahmad S. Mixed function oxidase activity in a generalist herbivore in relation to its biology, food plants, and feeding history. *Ecology*, 1983, 64:235~243
- 17 Mullin C A, Croft B A. Host-related alteration of detoxication enzymes in *Tetranychus urticae* (Acar-i;Tetranychidae). *Environ Entomol*, 1983, 12:1 278~1 281
- 18 Kennedy G G, Farrar R R, Riskallah M R. Induced tolerance of neonate *Heliothis zea* to host plant allelochemicals and carbaryl following incubation of eggs on foliage of *Lycopersicon hirsutum f. glabratum*. *Oecologia*, 1987, 73:615~620
- 19 Robertson J L, Armstrong K F, Suckling D M, Preisler H K. Effects of host plants on the toxicity of azinphosmetlyl to susceptible and resistant light brown apple moth (*Lepidoptera: Tortricidae*). *J Econ Entomol*, 1990, 83:2 124~2 129
- 20 Riskallah M R, Dauterman W C, Hodgson E. Host plant induction of microsomal monooxygenase activity in relation to disunion metabolism and toxicity in larvae of the tobacco budworm *Heliothis virescens* (F.). *Pestic Biochem Physiol*, 1986, 25:233~247
- 21 Dowd P F, Smith C M, Sparks T C. Influence of soybean leaf extract cleavage in cabbage and soybean loopers (*Lepidoptera: Noctuidae*). *J Econ Entomol*, 1983a, 76:700~703
- 22 Hama H, Hosoda A. Individual variation of aliesterase activity in field populations of *Aphis gossypii* Glover (*Homoptera: Aphididae*). *Appl Ent Zool*, 1988, 23:109~112
- 23 Saito T. Insecticide resistance of the cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover (*Homoptera: Aphididae*) VI. Qualitative variations of aliesterase activity. *Appl Entomol Zool*, 1993, 28:263~265
- 24 高希武. 寄主植物对棉蚜羧酸酯酶活性的影响. *昆虫学报*, 1992, 35:267~272
- 25 Loganathan M, Gopalan M. Effect of host plants on the susceptibility of *Heliothis armigera* Hubner to insecticides. *Indian J of Plant Protection*, 1985, 13:1~4
- 26 Hunter M D, Biddinger D J, Carlini E J, Mcpherson B A, Hull L A. Effects of apple leaf allelochemistry on tufted apple bud moth (*Lepidoptera: Tortricidae*) resistance to azinphosmethyl. *J Econ Entomol* 1994, 87:1 423~1 429
- 27 Sparks T C. The Biochemistry, physiology and toxicology of insect control agents. Criss CD-Rom, 1992.
- 28 高希武. 植物矿质营养胁迫对昆虫和螨类的影响. 见:张福锁主编. 植物营养——生态生理学和遗传学. 北京:中国科学技术出版社, 1993, 179~205
- 29 Maih M A H, Akhtar A. Effect of carbofuran on mitotic index of sugarcane roots. *Ind J Agric Sci*, 1985, 55:55~56