

# 灰飞虱唾液腺三大解毒酶家族的转录组分析

刘长莉<sup>1, #</sup>, 卢利霞<sup>1, 2, #</sup>, 许艳丽<sup>1, 3</sup>, 杨鹏程<sup>4</sup>, 崔峰<sup>2, \*</sup>

(1. 东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040; 2. 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101; 3. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 哈尔滨 150081; 4. 中国科学院北京生命科学研究院, 北京 100101)

**摘要:** 灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallén) 是危害多种禾本科经济作物的重要刺吸式害虫。唾液腺对刺吸式口器昆虫取食植物尤其重要, 其分泌的唾液可以帮助刺吸式口器昆虫刺穿植物、消化食物、解毒植物的次生物质。细胞色素 P450 单加氧酶 (cytochrome P450 monooxygenase, P450)、谷胱甘肽 S-转移酶 (glutathione S-transferase, GST) 和羧酸酯酶 (carboxylesterase, CarE) 是昆虫主要的解毒酶系。为了分析解毒酶基因在灰飞虱唾液腺中的表达谱, 本研究对灰飞虱成虫唾液腺进行转录组测序、重头组装和注释, 并与豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 和西方蜜蜂 *Apis mellifera* 的同源蛋白进行系统发育分析。发现有 9 个谷胱甘肽 S-转移酶 (glutathione S-transferase, GST) 基因、22 个羧酸酯酶 (carboxylesterase, CarE) 基因和 39 个细胞色素 P450 单加氧酶 (cytochrome P450 monooxygenase, P450) 基因在灰飞虱唾液腺中表达。通过对同源蛋白进行系统发育分析, 发现灰飞虱唾液腺大部分的 CarE 是参与消化/解毒和激素/信息素的加工, 而参与神经/发育的 CarE 很少; 灰飞虱唾液腺表达的 P450 基因远远少于豌豆蚜和西方蜜蜂基因组的 P450 基因数, 且只有 CYP6 和 CYP4 家族的成员; GST 家族在 3 种昆虫的保守性最高。研究结果为灰飞虱对寄主植物和杀虫剂的适应性研究奠定了基础。

**关键词:** 灰飞虱; 唾液腺; 谷胱甘肽 S-转移酶; 羧酸酯酶; 细胞色素 P450; 系统发育

**中图分类号:** Q966 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2013)12-1509-07

## Transcriptomic analysis of three detoxification enzyme families in the salivary glands of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae)

LIU Chang-Li<sup>1, #</sup>, LU Li-Xia<sup>1, 2, #</sup>, XU Yan-Li<sup>1, 3</sup>, YANG Peng-Cheng<sup>4</sup>, CUI Feng<sup>2, \*</sup> (1. College of Life Science, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 3. Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Harbin 150081, China; 4. Beijing Institutes of Life Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

**Abstract:** The small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén), is an important piercing-sucking pest of many economic Poaceae plants. Salivary glands play a key role in plant feeding for piercing-sucking pests because the secreted saliva help them pierce and digest plants and detoxify secondary metabolites. The detoxification system of insects is mainly composed of cytochrome P450 monooxygenase (P450), glutathione S-transferase (GST), and carboxylesterase (CarE). In order to clarify the expression profiles of detoxification enzyme genes in salivary glands of *Laodelphax striatellus*, the transcriptome of adult salivary glands was sequenced, *de novo* assembled and annotated, and phylogenetic analysis of the three detoxification enzyme families among *L. striatellus*, *Acyrtosiphon pisum*, and *Apis mellifera* was conducted in this study. The results showed that 9 glutathione S-transferases (GST) genes, 22 carboxylesterases (CarE) genes, and 39 cytochrome P450 monooxygenases (P450) genes were found expressed in salivary glands. Phylogenetic analysis showed that most of CarEs take part in dietary/detoxification and hormone/semiochemical processing while few

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KSCX2-EW-N-06, KSCX2-EW-N-05)

作者简介: 刘长莉, 女, 1976 年生, 黑龙江建三江人, 博士, 副教授, 研究方向为环境微生物, E-mail: liuchangli08@126.com;

卢利霞, 女, 1987 年生, 甘肃西和人, 硕士研究生, 研究方向为植物病毒学, E-mail: lulixia0@126.com

# 共同第一作者 Authors with equal contribution

\* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: cui@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2013-10-09; 接受日期 Accepted: 2013-12-10

CarEs are related to neuro/development in *L. striatellus* salivary glands. The number of P450 genes expressed in *L. striatellus* salivary glands is fewer than that in the genomes of *A. pisum* and *A. mellifera*, and only CYP6 and CYP4 genes were expressed in *L. striatellus* salivary glands. GSTs were the most conserved in the three insects. These results underpin the researches of adaptation to host plants and insecticides of *L. striatellus*.

**Key words:** *Laodelphax striatellus*; salivary gland; glutathione S-transferase; carboxylesterase; cytochrome P450 monooxygenase; phylogeny

灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallén) 属同翅目、飞虱科, 主要分布于菲律宾至西伯利亚一带的亚洲稻区和欧洲的温带地区。灰飞虱食性比较广泛, 不仅取食水稻, 还为害高粱、麦类、稗草、三棱草等多种作物和杂草, 并随着季节变化而转换寄主植物(阮义理等, 1981; 施燕, 2007)。寄主植物中营养丰富与否对害虫的生理代谢功能有重要的影响, 能直接推动昆虫的进化。此外, 植物中的各种次生代谢产物亦能影响昆虫的取食和对食物的利用(高希武, 1992)。昆虫通常依靠其体内的解毒酶系来克服所取食植物中的潜在毒性(Brattsten *et al.*, 1986)。昆虫的代谢解毒系统中, 三大代谢酶系在细胞内的物质循环和代谢上扮演重要的角色: 细胞色素 P450 单加氧酶(P450)、谷胱甘肽 S-转移酶(GST)和羧酸酯酶(CarE)在昆虫取食不同植物后, 会发生质和量的变化, 将有毒的化学成分转化成弱毒或无毒的形式(谭维嘉和赵焕香, 1990)。这三大解毒酶解毒能力的增强也是昆虫对杀虫剂产生抗性的主要原因之一。

灰飞虱取食时会由唾液腺产生和分泌两种唾液: 一种是胶状唾液, 在取食早期分泌形成唾液鞘围绕并保护口针; 另一种是水状唾液, 在昆虫刺穿植物组织时分泌, 润滑口针和传导酶液, 如果胶酶、纤维素酶和酚氧化酶(Miles, 1985)、多酚氧化酶和超氧化物酶等, 来帮助刺吸式口器昆虫对植物穿刺、消化食物、解毒次生物质。研究表明, 刺吸式口器昆虫会根据不同的寄主植物和不同的生理需要, 通过唾液组分的改变, 来达到取食和发育的目的(严盈等, 2008)。

本研究通过对灰飞虱唾液腺进行转录组测序、重头组装和注释, 找到了在灰飞虱唾液腺表达的羧酸酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶和细胞色素 P450 基因, 通过与豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 和西方蜜蜂 *Apis mellifera* 的同源基因进行比较和进化分析, 解析了灰飞虱解毒酶基因家族的分类和进化特点, 为灰飞虱对寄主植物和杀虫剂的适应性研究奠定了基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 灰飞虱的饲养

灰飞虱由江苏省农业科学院植物保护研究所植物病害研究室赠送。于 2003 年采自江苏南京, 常年在遗传发育所温室内用武稻梗水稻饲养, 饲养条件为温度  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ , 光周期 16L:8D。

### 1.2 灰飞虱唾液腺的解剖及 RNA 的提取

取灰飞虱成虫在解剖镜下解剖唾液腺, 放入 Trizol Reagent 裂解液中(Invitrogen),  $-80^\circ\text{C}$  保存。用研磨棒研磨 800 头灰飞虱唾液腺, 用 Trizol 法提取总 RNA, 提取方法参照 Trizol Reagent 说明书。用 Ambion 公司的 DNA-free™ Kit 试剂盒对总 RNA 中的 DNA 进行消化处理, 然后用 NanoPhotometer 测定总 RNA 的浓度和质量, 并用琼脂糖凝胶电泳对 RNA 进行检测。

### 1.3 测序、组装及注释

将高质量的总 RNA 送到深圳华大基因公司进行转录组测序, 用 Illumina TruSeq RNA Sample Prep Kit 进行文库构建, 用 Illumina HiSeq 2000 进行 RNA-seq 测序, 测序长度为 100 bp, 测序深度为 8 G。下机后用 Trinity 和 Tgicl 软件进行重头(*de novo*)组装和去冗余得到 Unigene 序列。通过 blastx 将 Unigene 序列比对到蛋白数据库 NR, Swiss-Prot, KEGG 和 COG, 获取最佳注释(E-value  $\leq 1e-05$ )。根据注释结果, 在转录组中搜索羧酸酯酶、细胞色素 P450 和谷胱甘肽 S-转移酶基因。根据文献报道(Claudianos *et al.*, 2006; Oakeshott *et al.*, 2010), 豌豆蚜和西方蜜蜂的 3 种解毒酶基因的蛋白序列在 NCBI 网站(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)下载。

### 1.4 解毒酶基因的系统发育分析

灰飞虱唾液腺 P450 基因提交到 P450 网站(<http://drnelson.uthsc.edu/cytochromeP450.html>)进行比对, 初步确定类别。灰飞虱的 P450 基因、

CarE 基因和 GST 基因的蛋白序列与已报道的豌豆蚜或西方蜜蜂的同源蛋白序列构建进化树, 采用 MEGA5 分析软件中的 Clustal W 程序进行比对分析, P450 的 CYP6 亚家族和 GST 基因用 MEGA5 分析软件中的邻接法 (Neighbor-joining) 建树, 选择  $p$ -distance 模型及 Pairwise Deletion 估算进化距离, Bootstrap 值设为 1 000 次; CarE 和 P450 CYP4 亚家族用贝叶斯法 (MrBayes3.2.1) 建树, 运行 1 000 000 代, 树形显示策略设置为 Allcompat, 进化树运行结果由 FigTree1.3.1 显示。根据进化树结果对灰飞虱唾液腺表达的三大解毒酶进行亚家族划分。

## 2 结果

### 2.1 灰飞虱唾液腺转录组分析

用 RNA-seq 对灰飞虱成虫唾液腺转录组进行测序, 原始数据经过滤后获得 103 Mb Clean Reads, 通过 Trinity 和 Tgicl 软件拼接获得 44 292 条转录本, 转录本总长度 29.46 Mb, 平均长度 655 bp,

N50 长度 1 018 bp, 有 NR, Swiss-Prot, KEGG 和 Trembl 功能注释的转录本 16 190 个。转录组具体数据另文发表。

### 2.2 灰飞虱唾液腺的 GST 基因的分布及其与蜜蜂和豌豆蚜 GST 基因的进化关系

灰飞虱唾液腺转录组中搜索到谷胱甘肽 S-转移酶基因 9 条, 基因编码区 (CDS) 长度分布为 225 ~ 717 bp (图 1: A), 数目与西方蜜蜂 GST 的基因数量 (10 条) 接近, 是豌豆蚜 GST 基因数量 (20 条) 的一半 (表 1)。通过与豌豆蚜和西方蜜蜂的 GST 聚类, 灰飞虱唾液腺表达的 GST 分别属于微粒体 GST (microsomal GST) 3 个、Delta GST (2 个)、Sigma GST (2 个)、Omega 和 Theta GST 各 1 个 (表 1)。豌豆蚜的 GST 主要以 Delta 和 Sigma 亚家族为主, 西方蜜蜂的 GST 中 Sigma 亚家族的比例最高 (表 1)。由图 2 可知, Delta, Theta, Sigma 和微粒体 GST 在这 3 个物种中有直系同源基因。与羧酸酯酶和 P450 家族相比, GST 家族在 3 个物种的保守性最高。

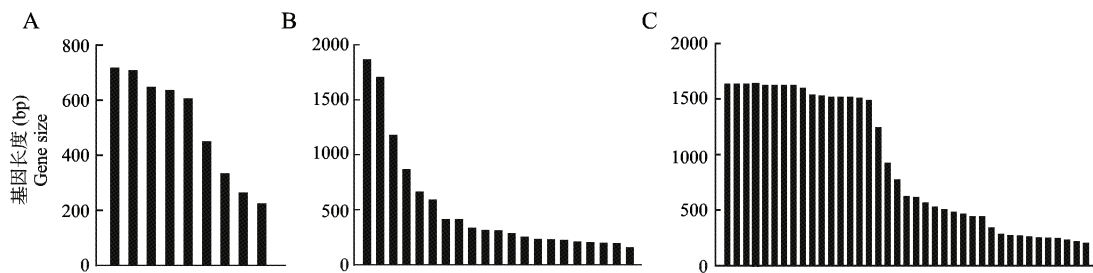


图 1 解毒酶基因长度分布

Fig. 1 Distribution of detoxification enzyme gene length

A: GST; B, CarE; C: P450.

表 1 3 种昆虫谷胱甘肽 S-转移酶 (GST) 基因分类

Table 1 Classification of glutathione S-transferase (GST) genes of three insects

类别	西方蜜蜂	豌豆蚜	灰飞虱
Class	<i>Apis mellifera</i>	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Laodelphax striatellus</i>
Delta	1	10	2
Epsilon	0	0	0
Omega	1	0	1
Sigma	4	6	2
Theta	1	2	1
Zeta	1	0	0
Microsomal	2	2	3
总计 Total	10	20	9

### 2.3 灰飞虱唾液腺的 CarE 基因的分布及其与蜜蜂和豌豆蚜 CarE 基因的进化关系

昆虫的羧酸酯酶按功能可分为消化/解毒、信息素/激素代谢和神经/发育三大类 (Ranson *et al.*, 2001)。在灰飞虱唾液腺转录组中有 22 条 CarE 基因的转录本, 其编码区 (CDS) 长度分布为 125 ~ 1 863 bp, 大部分序列长度在 1 500 bp 以内, 编码部分蛋白序列 (图 1: B)。通过与西方蜜蜂 24 个 CarE 基因和豌豆蚜 29 个 CarE 基因比对建进化树分析 (图 3), 灰飞虱唾液腺表达的 10 个 CarE 基因参与消化和解毒过程, 有 7 个基因属于膜翅目外源性代谢酶 (A) 类基因, 其中 5 个基因和豌豆蚜同源基因相似度较高, 2 个基因和西方蜜蜂的同源基因

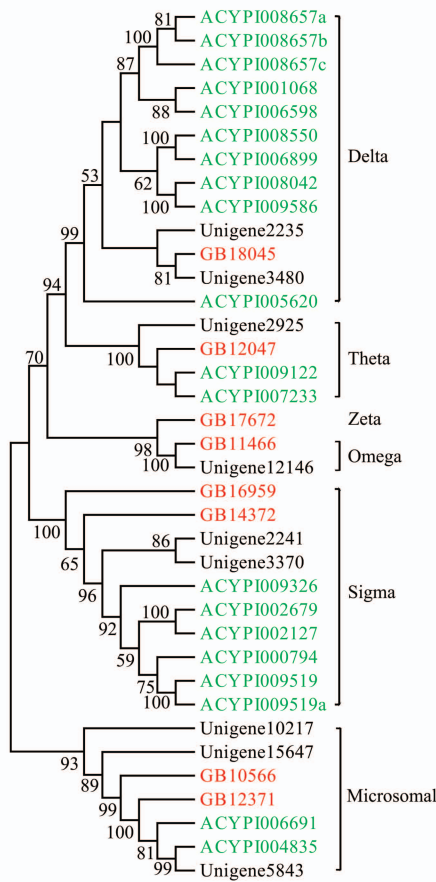


图2 基于氨基酸序列构建的灰飞虱、西方蜜蜂和豌豆蚜谷胱甘肽 S-转移酶基因的系统发育关系  
 Fig. 2 The phylogeny of glutathione S-transferase genes of *Laodelphax striatellus*, *Apis mellifera* and *Acyrthosiphon pisum* based on amino acid sequence

黑色代表灰飞虱 GST, 绿色代表豌豆蚜 GST, 红色代表西方蜜蜂的 GST。L. striatellus GSTs are in black, A. pisum GSTs are in green, while A. mellifera GSTs are in red.

相似度较高。3 个基因属于  $\alpha$ -酯酶(B)类基因, 与西方蜜蜂的  $\alpha$ -酯酶基因具有较高的同源性。有 8 个基因参与信息素和激素的加工, 都属于分泌的  $\beta$ -酯酶(E)类基因(表 2)。灰飞虱唾液腺中有 4 个 CarE 基因参与神经和发育过程, 包括 2 个 I (功能未知)、1 个 neurotactin (M) 和 1 个乙酰胆碱酯酶(表 2), 但灰飞虱的乙酰胆碱酯酶基因(Unigene21477)没有与豌豆蚜和西方蜜蜂的乙酰胆碱酯酶(J)基因聚在一起, 而是归在了 E 类基因。灰飞虱的 neurotactin 基因与西方蜜蜂的同源基因相似度较高(图 3), 而豌豆蚜和西方蜜蜂各有 6 个和 11 个 CarE 基因与神经和发育相关。灰飞虱唾液腺中没有检测到表皮酯酶(D)、双翅目保幼激素酯酶(F)和鳞翅目保幼激素酯酶(G)基因的表达, 因为 D, F 和 G 类 CarE 是双翅目特有的(Ramsey *et al.*,

表 2 3 种昆虫羧酸酯酶 (CarE) 基因分类  
 Table 2 Classification of carboxylesterase (CarE) genes of three insects

类别	西方蜜蜂	豌豆蚜	灰飞虱
Class	<i>Apis mellifera</i>	<i>Acyrthosiphon pisum</i>	<i>Laodelphax striatellus</i>
消化/解毒			
Dietary/detoxification			
A	5	5	7
B	3	0	3
C	0	0	0
激素/信息素			
Hormone/semiochemical processing			
D	1	0	0
E	2	17	8
F	2	0	0
G	0	0	0
神经/发育			
Neuro/development			
H	1	0	0
I	1	1	2
J	2	2	1
K	1	1	0
L	5	3	0
M	1	0	1
总计 Total	24	29	22

2010)。

### 2.4 灰飞虱唾液腺的 P450 基因分布及其与蜜蜂和豌豆蚜 P450 基因进化关系

灰飞虱唾液腺转录组中有 39 条 P450 基因, 基因 CDS 长度分布在 250 ~ 1 632 bp 之间(图 1: C), 远远少于豌豆蚜(83 个)和西方蜜蜂(46 个)的 P450 基因数。通过在 P450 网站上进行分类, 并与豌豆蚜 P450 基因比对做进化树分析(图 4), 灰飞虱唾液腺表达的 P450 有 23 个属于 CYP6 家族, 16 个属于 CYP4 家族(表 3)。在 CYP6 家族中有 13 个 CYP6CW, 3 个 CYP6CS, 这两类亚家族基因和豌豆蚜 CYP6 亚家族基因同源性很低。灰飞虱 CYP4 家族的主要成员是 CYP380(3 个)和 CYP4C(9 个)基因, 灰飞虱与豌豆蚜的 CYP380 基因的相似性较高, 而 CYP4C 基因的相似性较低。灰飞虱唾液腺中没有发现 CYP2 家族、Mitochondrial 家族和 CYP9 家族的基因表达。

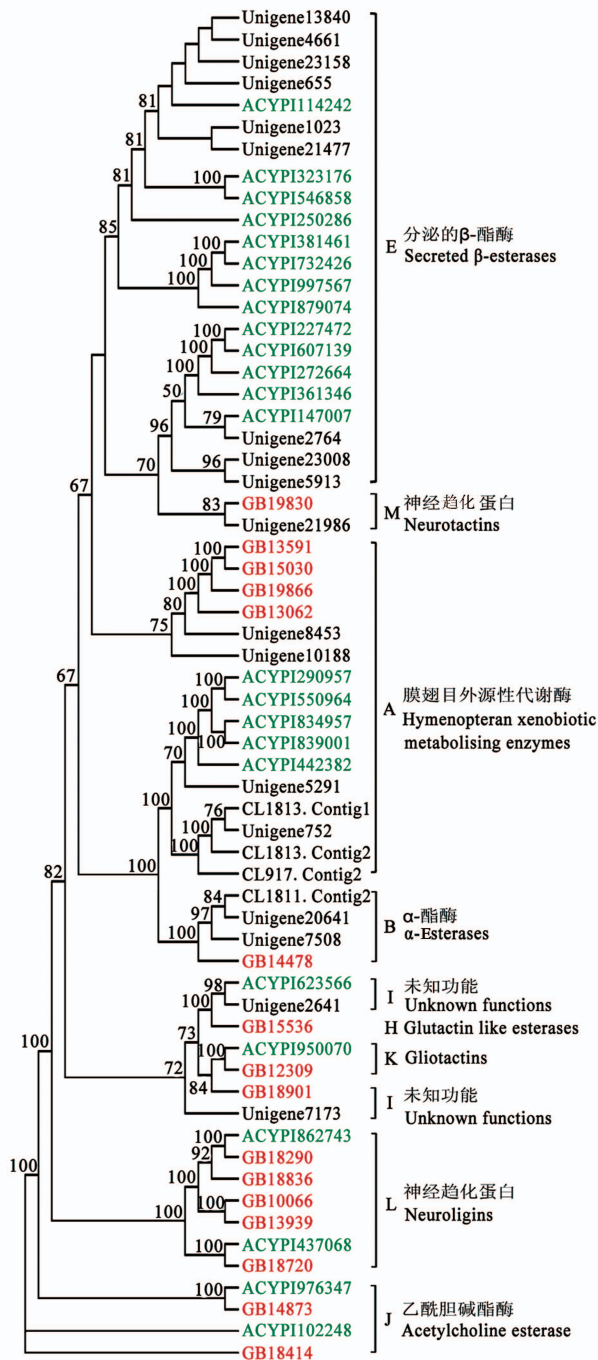


图 3 基于氨基酸序列构建的灰飞虱、西方蜜蜂和豌豆蚜羧酸酯酶基因的系统发育关系

Fig. 3 The phylogeny of carboxylesterase genes of *Laodelphax striatellus*, *Apis mellifera* and *Acyrthosiphon pisum* based on amino acid sequence

黑色代表灰飞虱 CarE, 绿色代表豌豆蚜 CarE, 红色代表西方蜜蜂的 CarE。L. striatellus CarEs are in black, A. pisum CarEs are in green, while A. mellifera CarEs are in red.

### 4 讨论

植食性昆虫对植物次生物质的反应能力对其寄

表 3 细胞色素 P450 基因分类

Table 3 Classification of cytochrome P450 genes

类别	西方蜜蜂	豌豆蚜	灰飞虱
Class	<i>Apis mellifera</i>	<i>Acyrthosiphon pisum</i>	<i>Laodelphax striatellus</i>
CYP2	8	10	0
CYP9	7	0	0
CYP6	21	33	23
CYP4	4	32	16
Mitochondrial	6	8	0
总计 Total	46	83	39

主的选择起着重要作用。由于寄主内次生物质的诱导性, 取食不同寄主植物的害虫其解毒酶系会发生质和量的变化。这些代谢酶的完整解析, 对解释昆虫适应外源物有重要的意义。本研究通过对灰飞虱成虫唾液腺转录组测序, 发现在灰飞虱唾液腺表达的三类解毒酶基因共 70 个, 分别为 9 个谷胱甘肽 S-转移酶基因、22 个羧酸酯酶基因和 39 个细胞色素 P450 基因。与豌豆蚜和西方蜜蜂相比, 灰飞虱唾液腺表达的 GST 和 P450 基因数目是豌豆蚜的一半, 而与西方蜜蜂的 GST 和 P450 基因数目相似。研究认为西方蜜蜂的解毒酶基因较其他物种少, 是因为在进化过程中, 其生态高度的专化性限制了和外源物质的接触 (Claudianos *et al.*, 2006)。而灰飞虱唾液腺转录组的解毒酶基因数目少, 可能是由于组织特化性造成的, 灰飞虱基因组上解毒酶基因的数目可能比唾液腺表达的解毒酶基因要多, 有待于将来灰飞虱基因组解析后对解毒酶基因家族进一步分析。

GST 是昆虫体内重要的代谢酶之一, 其作用是催化还原型谷胱甘肽 (reduced glutathione, GSH) 与亲电化合物的亲核加成反应。在害虫体内参与有机磷杀虫剂降解, 对外源化合物的解毒代谢起重要作用 (Terriere, 1984)。但 GSTs 在昆虫对次生物质代谢过程中的作用并不十分清楚。在灰飞虱唾液腺中只检测到 9 条 GST 基因表达, 其数目比目前报道的其他昆虫 GST 基因少很多。与羧酸酯酶和 P450 家族相比, GST 家族在 3 种昆虫的保守性最高。有研究认为灰飞虱的 GSTe1 与灰飞虱对多种杀虫剂的抗性有关 (Zhou *et al.*, 2012)。

CarE 是昆虫体内一类重要的解毒酶, 能催化裂解酯键。CarE 在对外源化合物的解毒代谢和对杀虫剂的抗药性形成中起着重要作用。昆虫 CarE 能被不同的寄主植物所诱导 (Bratsten *et al.*, 1977),

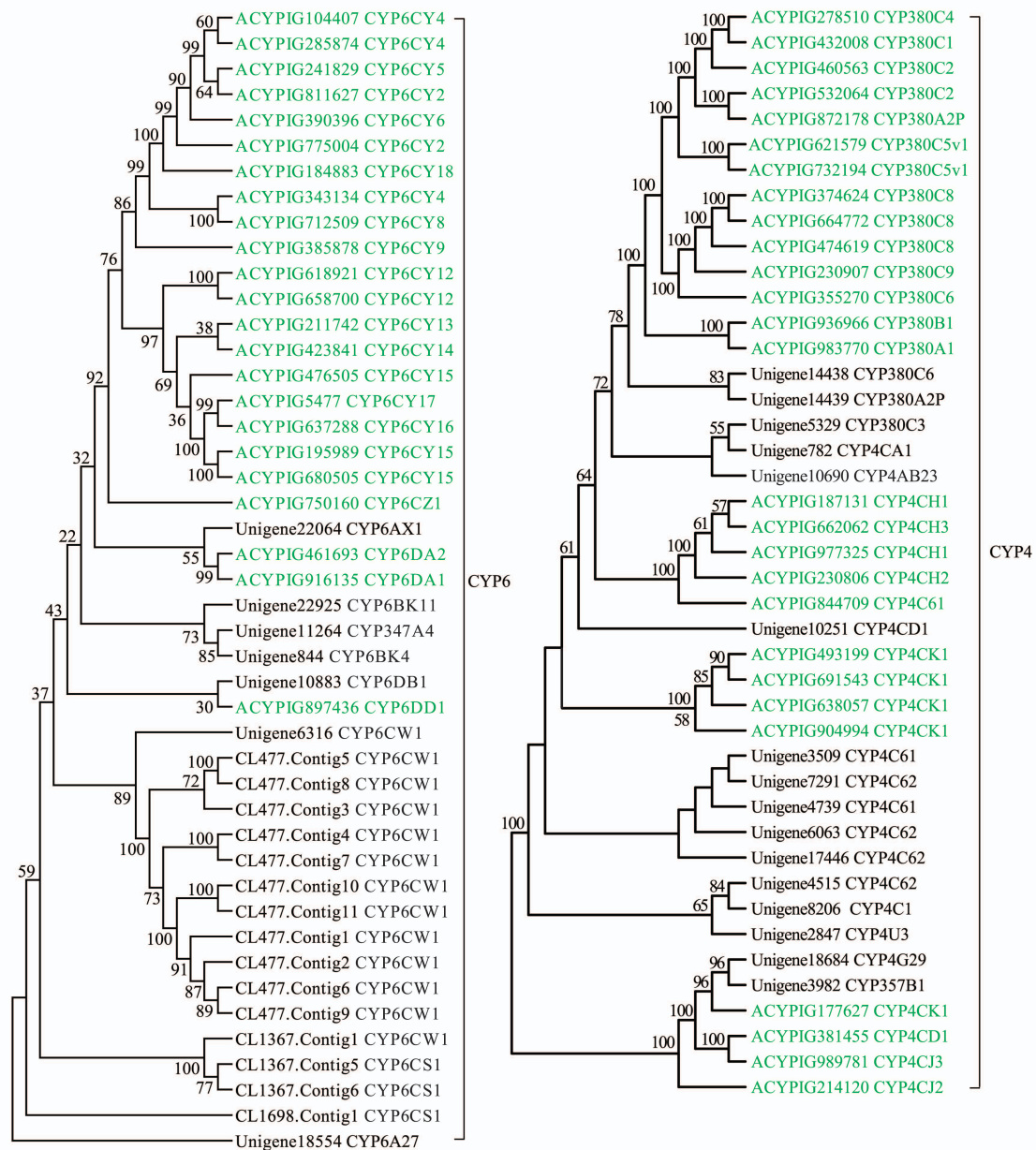


图 4 基于氨基酸序列构建的灰飞虱和豌豆蚜细胞色素 P450 基因的系统发育关系

Fig. 4 The phylogeny of cytochrome P450 genes of *Laodelphax striatellus* and *Acyrtosiphon pisum* based on amino acid sequence. 黑色代表灰飞虱 P450, 绿色代表豌豆蚜的 P450。 *L. striatellus* P450s are in black, while *A. pisum* P450s are in green.

而且不同寄主植物对不同酯酶的诱导程度是不同的。寄主植物对棉蚜 *Aphis gossypii* 的羧酸酯酶活性具有诱导作用, 这种诱导作用包括对棉蚜羧酸酯酶的量 and 质的影响 (高希武, 1992)。同种植物的不同品种对酯酶活性的影响不同, 可能是由于不同品种中所含次生物质的种类或含量不同造成的。取食中抗水稻品种后褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 4 龄若虫的羧酸酯酶活力受到抑制, 且抑制程度与水稻品种的抗性水平基本一致 (赵士熙等, 1993)。研究认为在毒死蜱抗性灰飞虱中, 羧酸酯酶-1 过量表达, 而且乙酰胆碱酯酶-1 的 Phe439His 突变和灰飞虱对毒死

蜱的敏感性降低有关 (Zhang *et al.*, 2013)。

P450 是昆虫体内参与各类杀虫剂以及其他外源性和内源性化合物代谢的主要解毒酶系。灰飞虱唾液腺内有 39 个 P450 基因在表达, 属于 CYP6 和 CYP4 家族, 未发现 CYP2, Mitochondrial 和 CYP9 家族基因的表达。与豌豆蚜的 P450 相比较, 其同源性很低 (图 4), 说明进化的过程中该类基因在功能上得到了分化。稻飞虱的 P450 与水稻抗虫次生化合物组分的互作, 对飞虱适应水稻品种具有重要功能 (周文武, 2013)。褐飞虱的 1 个 CYP6 和 1 个 CYP4 基因在飞虱取食抗性水稻后表达显著升高

(杨之帆和何光存, 2006)。有研究表明灰飞虱对噻嗪酮的抗性与 CYP6CW1 有关(Zhang *et al.*, 2012)。

本研究探索了三大解毒酶基因家族在灰飞虱唾液腺的表达情况, 并进行了基本注释和分类。这些唾液腺表达的解毒酶对灰飞虱适应寄主植物、抵抗杀虫剂的筛选等方面的作用还有待于进一步研究。

### 参考文献 (References)

- Brattsten LB, Holyoke CW, Leeper JR, Raffa KF, 1986. Insecticide resistance: challenge to pest management and basic research. *Science*, 231: 1255 – 1260.
- Brattsten LB, Wilkinson CF, Eisner T, 1977. Herbivore-plant interaction; mixed function oxidases and secondary plant substances. *Science*, 196: 1349 – 1352.
- Claudianos C, Ranson H, Johnson RM, Biswas S, Schuler MA, Berenbaum MR, Feyerisen R, Oakshott JG, 2006. A deficit of detoxification enzymes; pesticide sensitivity and environmental response in the honeybee. *Insect Molecular Biology*, 15(5): 615 – 636.
- Gao XW, 1992. Effects of host plant on carboxylesterase activity in cotton aphid *Aphis gossypii* Glover. *Acta Entomologica Sinica*, 35(3): 267 – 272. [高希武, 1992. 寄主植物对棉蚜羧酸酯酶活性的影响. 昆虫学报, 35(3): 267 – 272]
- Miles PW, 1985. Dynamic aspects of the chemical relation between the rose aphid and rose buds. *Entomol. Exp. Appl.*, 37: 129 – 135.
- Oakshott JG, Johnson MR, Berenbaum MR, Ranson H, Cristino AS, Claudianos C, 2010. Metabolic enzymes associated with xenobiotic and chemosensory responses in *Nasonia vitripennis*. *Insect Molecular Biology*, 19(Suppl. 1): 147 – 163.
- Ramsey JS, Rider DS, Walsh TK, De Vos M, Gordon KH, Ponnala L, Macmil SL, Roe BA, Jander G, 2010. Comparative analysis of detoxification enzymes in *Acyrtosiphon pisum* and *Myzus persicae*. *Insect Molecular Biology*, 19(Suppl. 2): 155 – 164.
- Ranson H, Rossiter L, Orтели F, Jensen B, Wang XL, Roth CW, Collins FH, Heminway J, 2001. Identification of a novel class of insect glutathione S-transferases involved in resistance to DDT in the malaria vector *Anopheles gambiae*. *Biochem. J.*, 359: 259 – 304.
- Ruan YL, Jiang WL, Lin RF, 1981. Studies on the rice virus vector small brown planthopper *Laodelphax striatellus* (Fallén). *Acta Entomologica Sinica*, 24(3): 283 – 290. [阮义理, 蒋文烈, 林瑞芬, 1981. 稻病毒病介体昆虫灰稻虱的研究. 昆虫学报, 24(3): 283 – 290]
- Shi Y, 2007. Study on the Fluctuation Regulation of *Laodelphax striatellus* and Its Characteristics of Transmission RSV. MSc Thesis, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu. [施燕, 2007. 灰飞虱种群消长规律及传毒特性研究. 江苏扬州: 扬州大学硕士学位论文]
- Tan WJ, Zhao HX, 1990. Changes of sensitivity of cotton bollworms feeding on different host plants to decamethrin. *Acta Entomologica Sinica*, 33(2): 155 – 160. [谭维嘉, 赵焕香, 1990. 取食不同寄主植物的棉铃虫对溴氰菊酯敏感性的变化. 昆虫学报, 33(2): 155 – 160]
- Terriere LC, 1984. Induction of detoxication enzymes in insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 29: 71 – 88.
- Yan Y, Liu WX, Wan FH, 2008. Roles of salivary components in piercing-sucking insect-plant interactions. *Acta Entomologica Sinica*, 51(1): 537 – 544. [严盈, 刘万学, 万方浩, 2008. 唾液成分在刺吸式昆虫与植物关系中的作用. 昆虫学报, 51(1): 537 – 544]
- Yang ZF, He GC, 2006. Cloning and expression of cytochrome P450 gene from brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Journal of Hubei University (Natural Science)*, 28(3): 302 – 305. [杨之帆, 何光存, 2006. 褐飞虱细胞色素 P450 基因 cDNA 片段的克隆、测序及表达分析. 湖北大学学报(自然科学版), 28(3): 302 – 305]
- Zhang YL, Guo HF, Yang Q, Li S, Wang LH, Zhang GF, Fang JC, 2012. Overexpression of a P450 gene (CYP6CW1) in buprofezin-resistant *Laodelphax striatellus* (Fallén). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 104: 277 – 282.
- Zhang YL, Li S, Xu L, Guo HF, Zi JY, Wang LH, He P, Fang JC, 2013. Overexpression of carboxylesterase-1 and mutation (F439H) of acetylcholinesterase-1 are associated with chlorpyrifos resistance in *Laodelphax striatellus*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 106: 8 – 13.
- Zhao SX, Wu ZF, Wu G, Xu CJ, 1993. The effects of antibiotic resistance of rice varieties on the esterase contents in brown planthopper. *Acta Phytophylacica Sinica*, 20(8): 193 – 198. [赵士熙, 吴中孚, 吴刚, 徐春金, 1993. 水稻品种抗性对虫体酯酶的影响. 植物保护学报, 20(8): 193 – 198]
- Zhou WW, 2013. Molecular Analysis of Chemosensory System and Metabolic Enzymes of Rice Planthoppers. PhD Dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. [周文武, 2013. 稻飞虱化合物感觉系统和代谢酶的分子解析. 杭州: 浙江大学博士学位论文]
- Zhou WW, Li XW, Quan YH, Cheng J, Zhang CX, Gurr G, Zhu ZR, 2012. Identification and expression profiles of nine glutathione S-transferase genes from the important rice phloem sap-sucker and virus vector *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Hemiptera: Delphacidae). *Pest Manag. Sci.*, 68(9): 1296 – 1305.

(责任编辑: 赵利辉)