DOI: 10. 11686/cyxb2025504
http://cyxb. magtech. com. cn
牛晓花, 胡雅铭, 李岩, 等. 6种豆科黄酮类化合物对豌豆蚜存活和解毒酶活性的影响. 草业学报, 2026, 35(12): 150－164.
NIU Xiao-hua, HU Ya-ming, LI Yan, *et al*. Effects of six leguminous flavonoids on the survival and detoxifing enzyme activity of the pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*). Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(12): 150－164.

6种豆科黄酮类化合物对豌豆蚜存活和解毒酶活性的影响

牛晓花[1,2], 胡雅铭[1,2], 李岩[1,2], 张玟[1,2], 孙勤哲[1,2], 刘磊[1,2], 宋丽雯[1,2], 向兴[1,2], 刘欢[1,2*], 王森山[1,2*]

(1. 甘肃农业大学植物保护学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省农作物病虫害生物防治工程实验室, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 在植物与植食性昆虫协同进化过程中, 次生代谢物是植物化学防御的核心。豆科植物富含黄酮类化合物, 这类物质具有重要的抗虫作用, 但其对豌豆蚜生物学特性及解毒酶活性的影响尚不明确。本研究采用离体叶片饲喂法, 评估6种黄酮类化合物在不同浓度下对豌豆蚜体重、死亡率和单雌产蚜量的影响, 并采用微量法和酶联免疫吸附法检测了谷胱甘肽S-转移酶(GST)、羧酸酯酶(CarE)、细胞色素P450酶(CYP450)和尿苷二磷酸葡萄糖醛酸转移酶(UGT)的活性变化。结果表明, 6种黄酮类化合物均显著抑制豌豆蚜的存活与繁殖。其中, 木犀草素、芹菜素和槲皮素处理显著降低豌豆蚜体重, 10 g·L^{-1}木犀草素处理后的单头体重(1. 26 mg)显著低于对照(2. 63 mg); 槲皮素和大豆苷元表现出强致死效应, 最高浓度(0. 10与10. 00 g·L^{-1})下死亡率分别达93. 33%和100. 00%, 且0. 05 g·L^{-1}槲皮素处理8 d后产蚜量较对照减少92. 54%。酶活性分析表明, 槲皮素显著抑制4种解毒酶活性, 在大豆苷元处理96 h后, 酶活性随浓度升高呈逐渐下降趋势。综上, 6种黄酮类化合物均可抑制豌豆蚜种群增长, 其中木犀草素、槲皮素和大豆苷元具有显著的生物活性和防控潜力。本研究为开发环境友好型植物源杀虫剂提供了理论依据。

关键词: 豌豆蚜; 豆科植物; 黄酮类化合物; 存活率; 解毒酶活性

Effects of six leguminous flavonoids on the survival and detoxifing enzyme activity of the pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*)

NIU Xiao-hua[1,2], HU Ya-ming[1,2], LI Yan[1,2], ZHANG Wen[1,2], SUN Qin-zhe[1,2], LIU Lei[1,2], SONG Li-wen[1,2], XIANG Xing[1,2], LIU Huan[1,2*], WANG Sen-shan[1,2*]

1. *College of Plant Protection, Gansu Agricultural University, Lanzhou* 730070, *China*; 2. *Biocontrol Engineering Laboratory of Crop Diseases and Pests of Gansu Province, Lanzhou* 730070, *China*

Abstract: During the coevolution of plants and herbivorous insects, secondary metabolites are central to plant chemical defense. Leguminous plants are rich in flavonoids, which possess important insect-resistant properties. However, their effects on the biological characteristics and detoxification enzyme activities of the pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*) remain unclear. In this study, the leaf disc feeding method was used to evaluate the effects of six flavonoids at different concentrations on the body weight, mortality rate, and fecundity (number of nymphs produced per female) of pea aphids. Additionally, the activities of glutathione S-transferase (GST),

收稿日期: 2025-12-10; 改回日期: 2026-03-23
基金项目: 甘肃省高校教师创新基金项目(2024A-057), 甘肃农业大学公招博士科研启动项目(GAU-KYQD-2023-19), 甘肃省种业攻关计划项目(GYGG-2024-7)和甘肃省现代寒旱特色农业羊产业技术体系建设专项资金(GSARS02)资助。
作者简介: 牛晓花(2001－), 女, 甘肃武威人, 在读硕士。E-mail: 1963488058@qq. com
*通信作者 Corresponding author. E-mail: 14059@gsau. edu. cn, wangsenshan@gsau. edu. cn

carboxylesterase (CarE), cytochrome P450 enzyme (CYP450), and uridine diphosphate-glucuronosyl transferase (UGT) were measured using enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) and micro-methods. The results showed that all six flavonoids significantly inhibited the survival and reproduction of pea aphids. Among them, treatment with luteolin, apigenin, and quercetin significantly reduced the body weight of pea aphids. After treated with 10 g·L^{-1} luteolin, the body weight per individual (1.26 mg) was significantly lower than that of the control (2.63 mg). Quercetin and daidzein exhibited strong lethal effects, with mortality rates reaching 93.33% and 100.00%, respectively, at their highest concentrations (0.10 g·L^{-1} and 10.00 g·L^{-1}, respectively). Moreover, after 8 days of treated with 0.05 g·L^{-1} quercetin, the number of nymphs produced per female decreased by 92.54% compared with the control. Enzyme activity analysis revealed that quercetin significantly inhibited the activities of all four detoxification enzymes. In the daidzein treatment, enzyme activities gradually decreased with increasing concentration after 96 hours of exposure. In conclusion, all six tested flavonoids suppressed the population growth of pea aphids. Among these, luteolin, quercetin, and daidzein exhibited significant biological activity and pest control potential. This study provides scientific data which should assist the development of environmentally friendly botanical insecticides.

Key words: *Acyrthosiphon pisum*; legume plants; flavonoids; survival rate; detoxifying enzyme activity

豌豆蚜(*Acyrthosiphon pisum*)是一种为害蚕豆(*Vicia faba*)、紫花苜蓿(*Medicago sativa*)和扁豆(*Lablab purpureus*)等重要牧草的害虫。该害虫繁殖能力强、分布范围广、危害程度高,已成为全球豆科作物生产中的关键害虫之一[1-2]。豌豆蚜通过刺吸式口器取食韧皮部汁液,导致植物营养流失、发育受阻甚至畸形[3]。此外,其还能传播苜蓿花叶病毒(alfalfa mosaic virus,AMV)和豌豆耳突花叶病毒(pea enation mosaic virus,PEMV)等20余种病毒,引发植株矮化、花叶和斑驳等症状[4]。据统计,豌豆蚜对我国西北地区苜蓿产业造成的经济损失约占年总收入的30%,在美国造成的损失高达约6000万美元[3]。目前,化学防治仍是控制豌豆蚜的主要手段[5],但长期大量使用化学杀虫剂易影响土壤微生物活性,并引发"3R"问题,严重制约农业可持续发展[6]。此外,农药残留可通过草料进入畜禽体内,经食物链传递最终对人类健康构成潜在威胁[7]。

在长期的进化过程中,植物为应对病虫害的侵袭,逐渐发展出通过次生代谢途径合成多种次生代谢物的能力[8-9]。其中部分代谢物可通过拒食、毒性或生理调节等方式,干扰植食性昆虫的生理功能,发挥抗虫作用[10-11]。例如,根皮苷和二氢槲皮素能显著降低棉蚜(*Aphis gossypii*)的成虫存活率和繁殖力[12];无患子(*Sapindus mukorossi*)皂苷可抑制甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)的生长发育与繁殖,表现为幼虫死亡率升高、发育历期延长、蛹重与化蛹率下降、卵孵化率降低及性别比例失调[13];落葵(*Basella alba*)中的芹菜素和牡荆素对斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)幼虫具有明显抑制作用[14];鱼藤酮和苦参碱对苜蓿斑蚜(*Therioaphis trifolii*)和牛角花齿蓟马(*Odontothrips loti*)具有高效杀虫活性[15]。黄酮类化合物是维管植物中含量最丰富的非含氮次生代谢物,广泛参与植物生长发育调控与环境胁迫防御[16]。分析发现,蚕豆植株中的总黄酮含量为1.58~5.08 mg·g^{-1}干重,其中结合态黄酮含量为3.92~5.08 mg·g^{-1},游离态为1.58~2.07 mg·g^{-1}。黄酮类物质通过影响害虫取食、生长、繁殖及解毒代谢,构成植物化学防御的重要基础。按结构可分为黄酮醇、黄酮、黄烷酮、黄烷-3-醇、异黄酮和花青素六大类[17]。据统计,已有超过280种黄酮类化合物被报道具有潜在杀虫活性[18]。例如,柚皮素、芹菜素和山柰酚能阻碍棉蚜在寄主上的定殖,抑制其取食行为,延缓种群扩张[19];麦黄酮能显著降低褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)幼虫存活率、延缓发育、降低成虫产卵量与卵孵化率,并干扰其在韧皮部的取食[20-21];木犀草素及其衍生物对草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)具有杀虫活性[22-23],其中乔松素能引发其拒食反应,槲皮素兼具拒食与毒性作用[24];马齿苋(*Purslane herb*)中的黄酮苷类也能有效抑制斜纹夜蛾幼虫的生长[14]。异黄酮作为豆科植物的特征性代谢物,在抗虫防御中发挥重要作用。如大豆染料木素可抑制点蜂缘蝽(*Riptortus pedestris*)的发育[25];含柚皮素和染料木黄素的凝胶能显著抑制黑豆蚜(*Aphis fabae*)的取食[26]。上述研究均证实了黄酮类化合物的抗虫作用,然而关于该类物质对豌豆蚜存活、繁殖及种群增长影响的研究仍较有限。

植物次生物质(plant secondary metabolites,PSMs)是影响植食性昆虫寄主适应的关键因素。为应对植物的化学防御,昆虫进化出多种反防御策略,包括解毒酶活性调节、转化有毒物质、隔离或储存毒素,以及借助肠道微生物等[27-28]。蚜虫还能通过选择适宜取食部位、调整取食行为或隔离次生代谢物以减轻其毒害,甚至可将部分物质转化为抵御天敌的工具[29-30]。此外,昆虫体内存在一套高效的解毒代谢系统,可代谢外源有毒物质,从而增强其对植物化学防御的适应能力[31]。参与昆虫解毒代谢的关键酶类主要包括细胞色素P450单加氧酶(cytochrome P450 monooxygenases,P450)、乙酰胆碱酯酶(acetylcholinesterase,AChE)、羧酸酯酶(carboxylesterase,CarE)、谷胱甘肽S-转移酶(glutathione S-transferases,GST)、尿苷二磷酸葡萄糖醛酸基转移酶(UDP-glucuronosyl transferases,UGT)和ATP结合转运蛋白(ATP-binding cassette transporters,ABC)等。香樟齿喙象(*Pagiophloeus tsushimanus*)通过上调CYP6和CYP9家族基因的表达,代谢寄主香樟(*Cinnamomum camphora*)中的萜类毒素[32];*CYP303A1*和*CYP6AE14*分别参与棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)对2-十三烷酮和花椒毒素的代谢[33-34];*CYP321A*和*CYP321B1*介导斜纹夜蛾对肉桂酸、嘌呤毒素、香豆素、单宁及拟除虫菊酯类农药等的解毒[35-37];*CYP6AB14*和*CYP9A98*则参与甜菜夜蛾对棉酚的适应[38]。在蚜虫中,麦长管蚜(*Sitobion avenae*)取食含酚酸的植物提取物后,体内GST活性显著上升,提示其参与酚酸类物质的解毒[39]。相反,儿茶素在亚致死剂量下会抑制斜纹夜蛾幼虫体内AChE、CarE和GST活性[40]。上述研究均表明,解毒酶系不仅参与昆虫对植物次生代谢物的适应,也与昆虫对杀虫剂的代谢及抗药性形成密切相关[41-43]。目前,关于外源黄酮类化合物对豌豆蚜解毒酶活性影响的研究仍较为缺乏。为此,本研究采用离体叶片饲喂法,以吸收不同浓度黄酮类化合物的蚕豆叶片饲喂豌豆蚜,系统观测其存活、体重及产蚜量,并测定其体内4种关键解毒酶活性的变化,以期为开发绿色新型植物源杀虫剂提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试植物与昆虫

试验于2025年在甘肃农业大学致知楼害虫综合治理实验室完成。供试蚕豆品种为临蚕9号。选取饱满种子,清水浸泡3~5 d,萌发后播种于底部带孔的塑料花盆(直径×高=130 cm×120 cm)中,每盆4粒,覆盖营养基质土,置于人工气候培养箱(RQX-250,上海跃进医疗器械有限公司,中国)中[温度:(20±1) ℃,相对湿度:(70±5)%,光周期:16 h光照/8 h黑暗]。

供试豌豆蚜由甘肃农业大学植物保护学院害虫综合防治实验室提供。将单头成蚜接于室内盆栽蚕豆植株上,于人工气候箱中饲养。待其发育为成蚜后,转移至经脱脂棉保湿的10 d龄离体蚕豆新叶上,产蚜8 h后移除所有成蚜,保留初产若蚜继续饲养。选取生长发育一致的3龄若蚜供试。

1.2 主要仪器与试剂

主要仪器包括:酶标仪(BioTek Instruments, Inc.,美国)、移液枪(Eppendorf,德国)、高速冷冻离心机(Eppendorf,德国)、水浴锅(上海尚光仪器制造有限公司,中国)、1/10000分析天平(梅特勒-托利多仪器有限公司,AL104,中国)、光照培养箱(RQX-250,上海跃进医疗器械有限公司,中国)、96孔板等。主要试剂信息详见表1。

1.3 试验方法

1.3.1 黄酮类化合物对豌豆蚜适应性影响的测定 采用离体叶片饲喂法评估黄酮类物质对豌豆蚜适应性的影响[44]。根据预试验结果,以10.00%DMSO为溶剂,配制不同浓度的木犀草素(1、5和10 g·L^{-1})、染料木素(0.002、0.02和0.2 g·L^{-1})、芹菜素(0.05、0.15和0.25 g·L^{-1})、芦丁(1、2和3 g·L^{-1})、槲皮素(0.01、0.05和0.10 g·L^{-1})和大豆苷元(1.00、5.00和10.00 g·L^{-1})溶液,以10%DMSO为对照。取新鲜蚕豆叶片,叶柄包裹脱脂棉后放入含化合物溶液的1.5 mL离心管中,平置于铺有滤纸的9 cm培养皿内。待溶液完全吸收后,每皿接入6头3龄若蚜,接入前称取体重(6头蚜虫一并称量后取平均值),之后每2 d称重一次,连续观察8 d。每日定时补充相应化合物溶液,并记录豌豆蚜存活及产蚜情况,统计死亡率和繁殖力。每个处理重复5次。

1.3.2 黄酮类化合物对豌豆蚜4种解毒酶活性影响的测定 叶片处理方法同1.3.1。处理后,将蚕豆叶片置

表 1　主要试剂及试剂盒

Table 1　Main reagents and kits

化合物及试剂名称 Names of compounds and reagents	CAS 号/试剂盒型号 CAS number/kit model number	生产厂家 Manufacturer
木犀草素 Luteolin	491-70-3	上海源叶生物科技有限公司 Shanghai Yuanye Bio-Technology Co., Ltd.
染料木素 Genistein	446-72-0	
芹菜素 Apigenin	520-36-5	
芦丁 Rutin	153-18-4	
槲皮素 Quercitrin	117-39-5	
大豆苷元 Daidzein	486-66-8	
二甲基亚砜 Dimethyl sulfoxide (DMSO)	67-68-5	
羧酸酯酶 Carboxylesterase (CarE)	BC0840	北京索莱宝科技有限公司 Beijing Solarbio Science & Technology Co., Ltd.
谷胱甘肽 S-转移酶 Glutathione S-transferases (GST)	BC0350	
细胞色素 P450 酶 Cytochrome P450 enzyme (CYP450)	YX-0325161	上海优选生物科技有限公司 Shanghai Sinobest Biotechnology Co., Ltd.
UDP-葡萄糖醛酸转移酶 UDP-glucuronosyl transferases (UGT)	YX-20136I	

于铺有双层滤纸的 12 cm 培养皿中(3 片·皿$^{-1}$),每皿接入 60 头 3 龄若蚜。分别于 48 和 96 h 后收集 5 头蚜虫,液氮速冻后−80 ℃保存,用于酶活性检测,每个处理 3 个生物学重复。细胞色素 P450 酶(CYP450)和尿苷二磷酸葡萄糖醛酸转移酶(UGT)活性采用酶联免疫吸附(enzyme linked immunosorbent assay,ELISA)法检测[45],羧酸酯酶(CarE)和谷胱甘肽 S-转移酶(GST)活性检测采用微量法进行[46]。具体操作按试剂盒说明书进行。

1.4　数据分析

采用 Excel 2021 对试验数据进行初步整理。使用 SPSS 23.0(IBM Crop.,美国)软件进行统计分析。采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)评估化合物浓度与处理时间对豌豆蚜体重、存活率、产卵量和解毒酶活性的交互作用;若交互作用显著,则进一步采用 Tukey's HSD 法进行多重比较,检验同一时间不同浓度以及同一浓度不同时间的差异显著性($P<0.05$)。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)比较各处理组与对照组在体重、死亡率和繁殖力上的差异,并采用 Duncan's 新复极差法进行多重比较($P<0.05$)。使用 GraphPad prism 10 (GraphPad Software, Inc.,美国)绘图。

2　结果与分析

2.1　6 种黄酮类化合物对豌豆蚜体重的影响

与对照组相比,各化合物处理均显著抑制了豌豆蚜的体重增长($P<0.05$)。随着木犀草素、芹菜素和槲皮素浓度的升高,豌豆蚜体重呈逐渐下降趋势(图 1)。经 10 g·L^{-1}木犀草素处理 8 d 后,豌豆蚜体重由 2.63 mg·头$^{-1}$降至 1.26 mg·头$^{-1}$,较对照减轻了约 52.09%;而经 0.10 g·L^{-1}槲皮素处理 8 d 后,体重较对照减轻了约 30.28%。1 g·L^{-1}的芦丁处理 8 d 后,豌豆蚜体重下降了约 50.57%;1 g·L^{-1}的大豆苷元处理 8 d 后,体重较对照减少了约 30.43%。染料木素处理 8 d 后,各浓度对应体重无显著差异。从时间动态上看,处理后第 6 天,各处理豌豆蚜体重与对照组的差异最为显著($P<0.05$,图 1)。方差分析表明,处理浓度与时间的交互作用对豌豆蚜体重的影响均达到极显著水平($P<0.0001$,表 2)。

2.2　6 种黄酮类化合物对豌豆蚜存活的影响

与对照组相比,各化合物处理后豌豆蚜的死亡率均有所升高(图 2)。其中,经槲皮素与大豆苷元处理后,豌豆死亡率随处理浓度升高而显著增加($P<0.05$),在最高浓度下处理 8 d 后,死亡率分别达到 93.33% 和 100.00%。相比之下,芹菜素处理组的死亡率随浓度升高呈下降趋势,最低浓度处理 8 d 后死亡率达 86.67%。其余 3 种化合物对豌豆蚜死亡率的影响亦与处理浓度密切相关,例如,经 5 g·L^{-1}木犀草素处理 8 d 后,豌豆蚜死

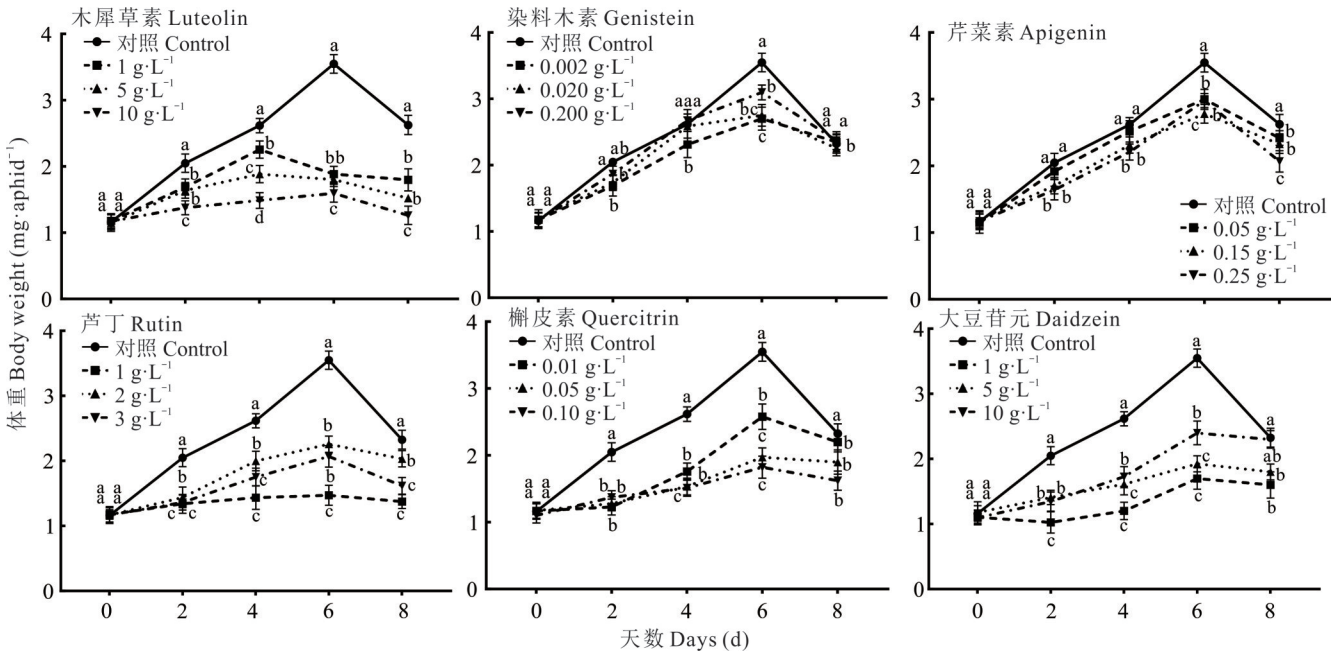

图1 取食不同浓度黄酮类化合物处理的蚕豆叶片后豌豆蚜体重的变化

Fig. 1 Body weight changes of *A. pisum* after feeding on *V. faba* leaves treated with different concentrations of flavonoids

图中数据均为平均值±标准误。不同小写字母表示同一时间各浓度处理间存在显著差异($P<0.05$),下同。Data in the Figure are presented as mean±standard error (SE). Different lowercase letters indicate significant differences among the different concentration treatments at the same time ($P<0.05$). The same below.

亡率高达93.33%。从时间动态来看,处理6和8 d后,各化合物处理组豌豆蚜的死亡率与对照组的差异较为显著($P<0.05$,图2)。双因素方差分析结果表明,化合物浓度与处理时间的交互作用对豌豆蚜死亡率的影响均达极显著水平($P<0.0001$,表2)。

2.3 6种黄酮类化合物对豌豆蚜繁殖的影响

与对照相比,6种化合物处理后豌豆蚜的产蚜量均显著降低($P<0.05$,图3)。其中,木犀草素、染料木素和大豆苷元处理组的产蚜量随浓度升高而显著下降($P<0.05$),10 g·L^{-1}的木犀草素和大豆苷元处理8 d后,产蚜量分别减少87.03%和95.63%;相比之下,芦丁和芹菜素在较低浓度下即表现出最强的产蚜抑制作用,经1 g·L^{-1}的芦丁处理8 d后,产蚜量下降了75.77%。经槲皮素处理后产蚜量均显著下降,但各浓度之间无显著差异。从时间动态上看,各处理组总产蚜量随时间延长呈逐渐上升趋势,但其增长幅度受化合物浓度的限制(图3)。

2.4 6种黄酮类化合物对豌豆蚜解毒酶活性的影响

2.4.1 GSTs活性变化 不同化合物处理下,豌豆蚜体内GST活性对浓度的响应趋势存在明显差异(图4)。染料木素和槲皮素处理后,GST活性随浓度升高而逐渐增强,在最高浓度处理96 h后,活性分别达到76.04和20.94 U·g^{-1};而经木犀草素和大豆苷元处理后,GST活性则随浓度升高而呈下降趋势,在最高浓度处理96 h后,活性分别降至22.80和15.73 U·g^{-1}。与对照组相比,木犀草素和染料木素处理组的GST活性均有所升高,而芦丁和槲皮素处理组的GST活性均降低。处理时间同样对GST活性产生影响。以木犀草素和芹菜素为例,处理48 h后可诱导GST活性上升,而处理96 h后其活性反而受到抑制。此外,浓度与时间的交互作用在不同化合物间表现不一(表2)。其中,在木犀草素、芦丁和槲皮素处理组中,二者的交互作用未达到显著水平($P>0.05$);而在染料木素、芹菜素和大豆苷元处理组中,浓度与时间对GSTs活性表现出极显著的交互效应($P<0.01$,表2)。

2.4.2 CarE活性变化 化合物浓度对CarE活性具有显著影响($P<0.05$,图5)。处理48 h后,各处理组CarE活性与对照组相比差异较小;但处理96 h后,CarE活性普遍受到显著抑制($P<0.05$)。在染料木素处理组中,CarE活性随浓度升高而持续增强,在最高浓度处理96 h后达到峰值390.06 U·g^{-1};而在槲皮素和大豆苷元处理

表 2　化合物浓度和处理时间对豌豆蚜生物学指标及解毒酶活性的交互效应

Table 2　Interactive effects of compound concentration and treatment time on the biological parameters and detoxification enzyme activity in *A. pisum*

参数 Parameters	来源 Source	木犀草素 Luteolin			染料木素 Genistein			芹菜素 Apigenin			芦丁 Rutin			槲皮素 Quercitrin			大豆苷元 Daidzein		
		d*f*	*F*	*P*	d*f*	*F*	*P*	d*f*	*F*	*P*	d*f*	*F*	*P*	d*f*	*F*	*P*	d*f*	*F*	*P*
体重 Body weight	C	4	50.34	<0.0001	4	615.20	<0.0001	4	684.50	<0.0001	4	254.40	<0.0001	4	337.30	<0.0001	4	274.20	<0.0001
	T	3	255.40	<0.0001	3	26.97	<0.0001	3	50.28	<0.0001	3	289.80	<0.0001	3	241.70	<0.0001	3	269.20	<0.0001
	C×T	12	380.60	<0.0001	12	9.26	<0.0001	12	7.05	<0.0001	12	35.83	<0.0001	12	32.07	<0.0001	12	30.77	<0.0001
	Error	100			100			100			100			100			100		
死亡率 Mortality	C	3	310.90	<0.0001	3	169.40	<0.0001	3	252.40	<0.0001	3	158.90	<0.0001	3	158.90	<0.0001	3	156.10	<0.0001
	T	3	68.82	<0.0001	3	24.02	<0.0001	3	84.64	<0.0001	3	109.30	<0.0001	3	109.30	<0.0001	3	136.10	<0.0001
	C×T	9	27.46	<0.0001	9	8.69	<0.0001	9	17.78	<0.0001	9	8.42	<0.0001	9	8.42	<0.0001	9	9.49	<0.0001
	Error	64			64			64			64			64			64		
单雌产蚜量 Average fecundity per aphid	C	3	378.80	<0.0001	3	362.30	<0.0001	3	289.20	<0.0001	3	239.50	<0.0001	3	166.90	<0.0001	3	247.00	<0.0001
	T	3	182.50	<0.0001	3	82.70	<0.0001	3	80.45	<0.0001	3	144.00	<0.0001	3	190.90	<0.0001	3	353.70	<0.0001
	C×T	9	58.28	<0.0001	9	25.61	<0.0001	9	27.15	<0.0001	9	44.63	<0.0001	9	60.31	<0.0001	9	113.60	<0.0001
	Error	64			64			64			64			64			64		
谷胱甘肽 S-转移酶活性 GSTs activity	C	1	0.11	0.7526	1	15.14	0.0013	1	5.30	0.0350	1	21.58	0.0003	1	15.70	0.0011	1	0.39	0.5422
	T	3	29.77	<0.0001	3	213.80	<0.0001	3	16.35	<0.0001	3	16.09	<0.0001	3	7.86	0.0019	3	11.36	0.0003
	C×T	3	2.53	0.0937	3	19.14	<0.0001	3	13.66	0.0001	3	1.01	0.4176	3	0.94	0.4449	3	8.79	0.0011
	Error	16			16			16			16			16			16		
羧酸酯酶活性 CarE activity	C	1	15.89	0.0011	1	35.44	<0.0001	1	6.45	0.0219	1	102.80	<0.0001	1	186.50	<0.0001	1	67.21	<0.0001
	T	3	21.75	<0.0001	3	39.04	<0.0001	3	20.92	<0.0001	3	39.71	<0.0001	3	13.96	<0.0001	3	36.16	<0.0001
	C×T	3	35.52	<0.0001	3	23.84	<0.0001	3	30.60	<0.0001	3	8.92	0.0011	3	3.96	0.0274	3	11.97	0.0002
	Error	16			16			16			16			16			16		
细胞色素 P450 酶活性 CYP450 activity	C	1	21.32	0.0275	1	46.31	<0.0001	1	64.18	<0.0001	1	36.32	<0.0001	1	109.50	<0.0001	1	5.61	0.0308
	T	3	47.63	<0.0001	3	25.96	<0.0001	3	10.33	0.0005	3	33.61	<0.0001	3	18.12	<0.0001	3	8.05	0.0017
	C×T	3	24.57	<0.0001	3	4.16	0.0234	3	53.13	<0.0001	3	4.64	0.0161	3	2.23	0.1241	3	22.15	<0.0001
	Error	16			16			16			16			16			16		
UDP-葡萄糖醛酸转移酶活性 UGTs activity	C	1	51.73	<0.0001	1	281.50	<0.0001	1	6.68	0.0200	1	118.20	<0.0001	1	290.80	<0.0001	1	159.90	<0.0001
	T	3	6.69	0.0039	3	6.88	0.0034	3	13.87	0.0001	3	46.07	<0.0001	3	16.43	<0.0001	3	27.86	<0.0001
	C×T	3	18.19	<0.0001	3	0.73	0.5464	3	25.06	<0.0001	3	12.90	0.0002	3	2.70	0.0806	3	5.43	0.0091
	Error	16			16			16			16			16			16		

C：浓度 Concentration；T：时间 Time；GSTs：谷胱甘肽 S-转移酶 Glutathione S-transferase；CarE：羧酸酯酶 Carboxylesterase；CYP450：细胞色素 P450 Cytochrome P450；UGT：UDP-葡萄糖醛酸转移酶 Uridine diphosphate glucuronosyl transferase；表中数据为采用双因素方差分析评估浓度和时间对各项指标的影响 The data in the Table were analyzed using two-way ANOVA to evaluate the effects of concentration and time on each indicator；d*f*：自由度 The degrees of freedom；*F*：*F* 值 *F*-value；*P*：显著性概率 Probability of significance；Error：误差项自由度 The degrees of freedom for the error term；$P<0.05$：差异显著 Significant difference.

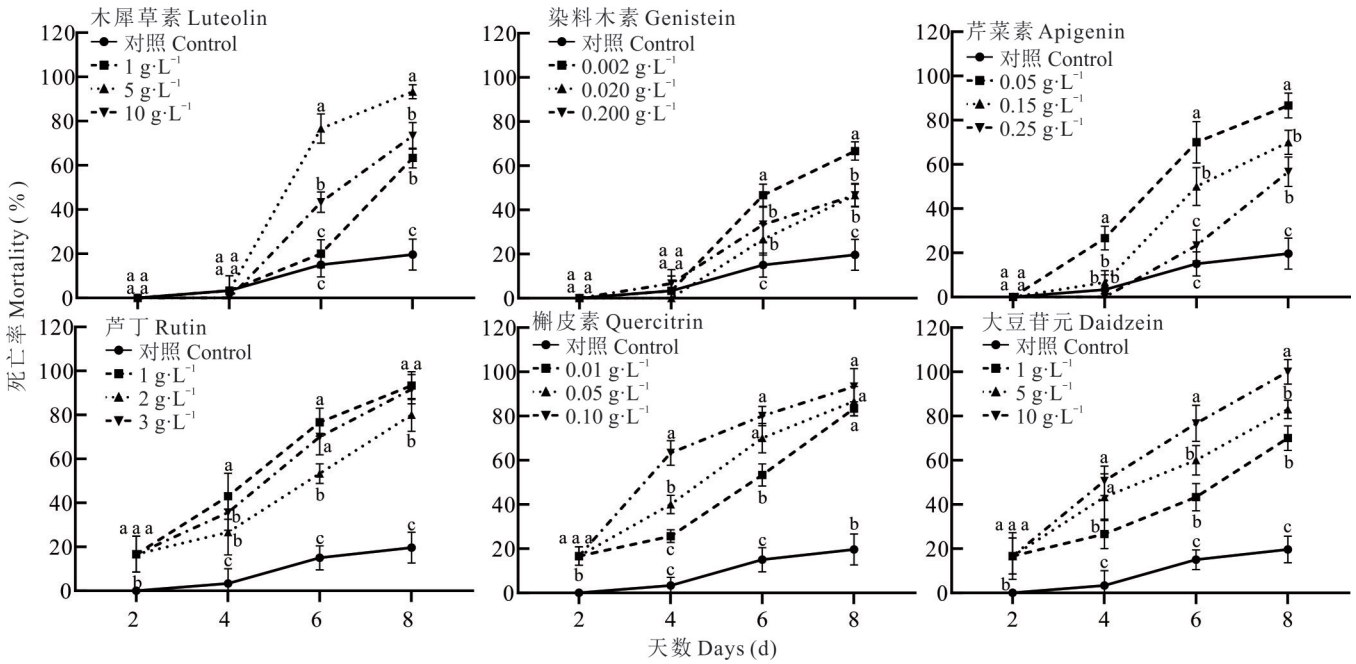

图2 豌豆蚜取食不同浓度黄酮类化合物处理的蚕豆叶片后的死亡率

Fig. 2 The mortality of *A. pisum* after feeding on *V. faba* leaves treated with different concentrations of flavonoids

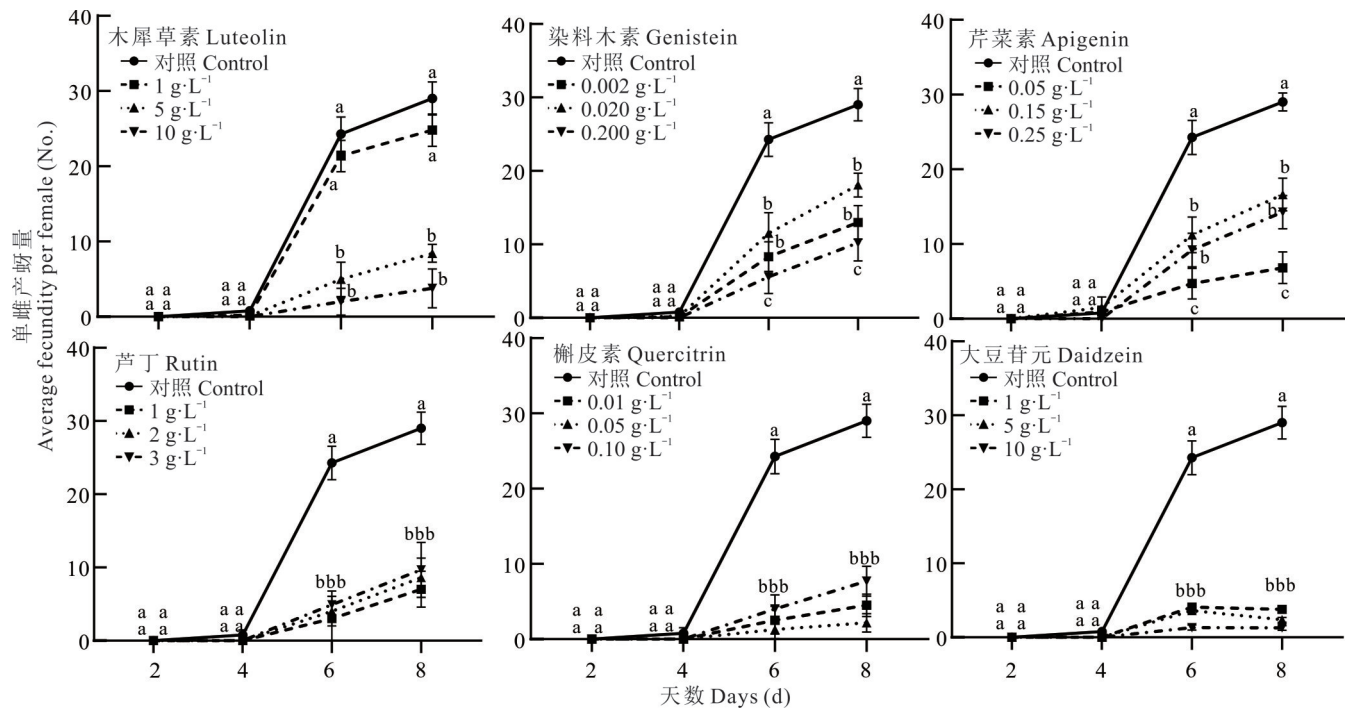

图3 豌豆蚜取食不同浓度黄酮类化合物处理的蚕豆叶片后的繁殖情况

Fig. 3 The average fecundity per female of *A. pisum* after feeding on *V. faba* leaves treated with different concentrations of flavonoids

组中，CarE活性则随浓度升高呈显著下降趋势（$P<0.05$），在最高浓度处理96 h后活性分别降至432.16和332.38 U·g^{-1}。木犀草素和芦丁处理组则表现出先诱导后抑制的变化模式，即在中间浓度（木犀草素：5 g·L^{-1}；芦丁：2 g·L^{-1}）处理96 h后，CarE活性达到最高，分别为391.37和416.93 U·g^{-1}，而在较低或较高浓度下活性均有所下降。芹菜素在中间浓度（0.15 g·L^{-1}）处理96 h后活性降至最低（图5）。此外，双因素方差分析结果表明，浓度与处理时间的交互作用对CarE活性的影响均达到显著水平（$P<0.05$，表2）。

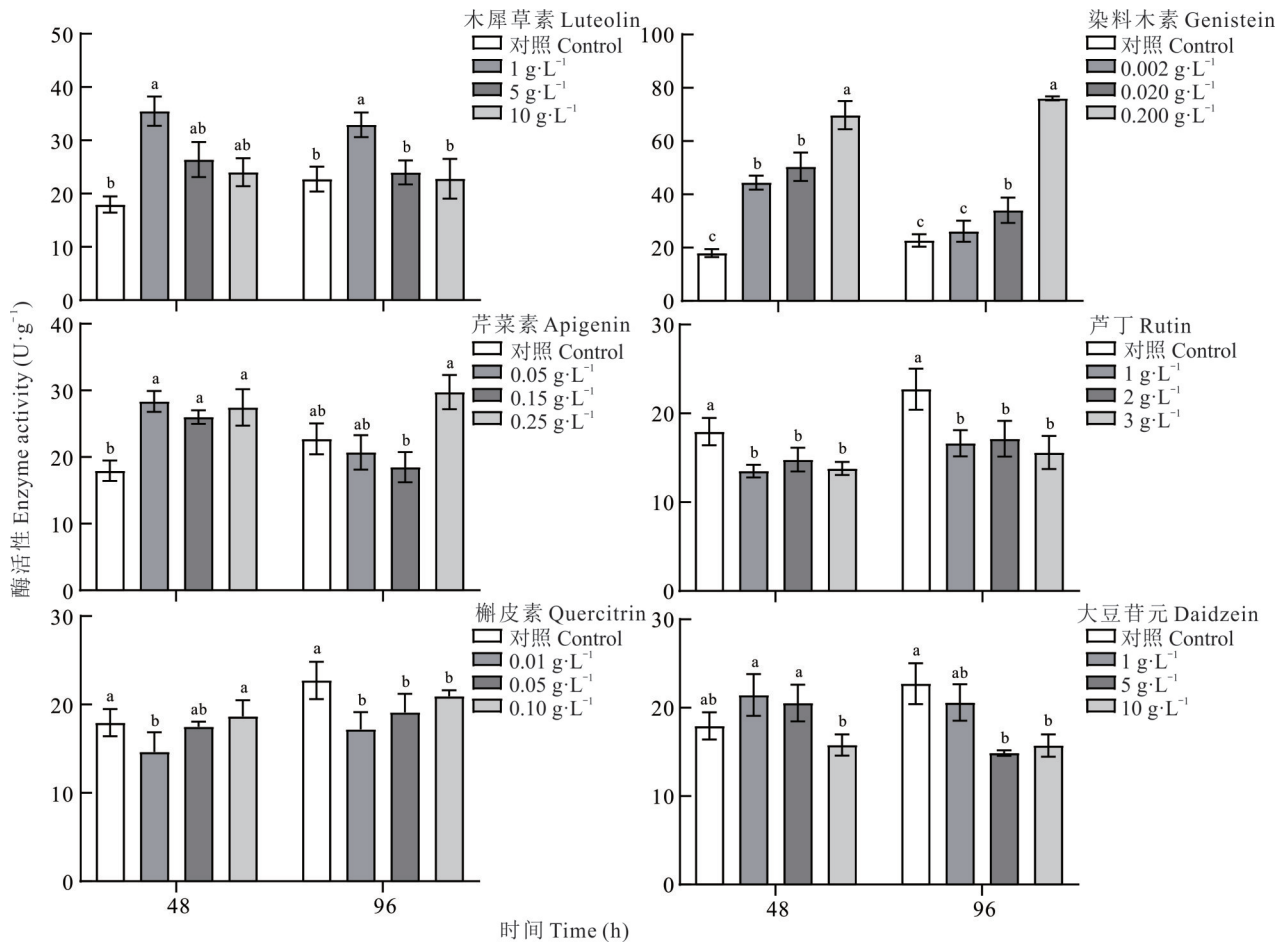

图 4　豌豆蚜取食不同浓度黄酮类化合物处理的蚕豆叶片后体内谷胱甘肽 S-转移酶活性的变化

Fig. 4　The changes in the activity of glutathione S-transferase (GST) of *A. pisum* after feeding on *V. faba* leaves treated with different concentrations of flavonoids

2.4.3　CYP450 活性变化　　化合物浓度对 CYP450 活性具有显著影响(图 6,$P<0.05$)。其中,经木犀草素、染料木素和槲皮素处理后,CYP450 活性均随浓度升高而显著增强($P<0.05$);在 10 g·L^{-1}木犀草素处理 48 h 后 CYP450 活性达到最高值,为 0.07 U·mL^{-1},而在 0.10 g·L^{-1}槲皮素处理 96 h 后,其活性达 0.06 U·mL^{-1}。相比之下,芹菜素和大豆苷元处理组的 CYP450 活性则呈先降后升的趋势,在中间浓度(芹菜素:0.15 g·L^{-1};大豆苷元:5 g·L^{-1})处理 96 h 后活性降至最低,分别为 0.04 和 0.05 U·mL^{-1}。芦丁在中间浓度(2 g·L^{-1})处理后,活性达到最高,但均显著低于对照($P<0.05$)。处理时间同样显著影响 CYP450 的活性($P<0.05$,表 2)。以 0.05 g·L^{-1}芹菜素处理为例,处理 48 h 后酶活性为 0.06 U·mL^{-1},而处理 96 h 后降至 0.03 U·mL^{-1}。此外,从时间动态上看,木犀草素、芹菜素和大豆苷元处理 48 h 后可诱导 CYP450 活性上升,但处理 96 h 后活性均受到抑制。进一步分析表明,除槲皮素处理组外,其余各处理组的 CYP450 酶活性均受到化合物浓度与处理时间的显著交互作用影响($P<0.05$,表 2)。

2.4.4　UGT 活性变化　　与对照相比,经不同浓度木犀草素和染料木素处理 48 h 后,豌豆蚜 UGT 活性随浓度升高而增强;而在处理 96 h 后,木犀草素各浓度处理下的 UGT 活性均低于对照,而染料木素处理组仍表现为活性增强,其中 0.200 g·L^{-1}染料木素处理 96 h 后 UGT 活性最高,达 0.07 U·mL^{-1}(图 7)。相比之下,槲皮素和大豆苷元处理组的 UGT 活性则随浓度升高呈显著下降趋势($P<0.05$),在最高浓度连续处理 96 h 后,其活性分别降至 0.05 和 0.04 U·mL^{-1}。从时间动态上看,木犀草素和芹菜素处理 48 h 后可诱导 UGT 活性上升,但处理 96 h 后其活性均受到抑制(图 7)。双因素方差分析表明,除染料木素和槲皮素外,其他化合物的处理浓度和处理时间的交互作用均对豌豆蚜 UGTs 活性存在显著影响($P<0.05$,表 2)。

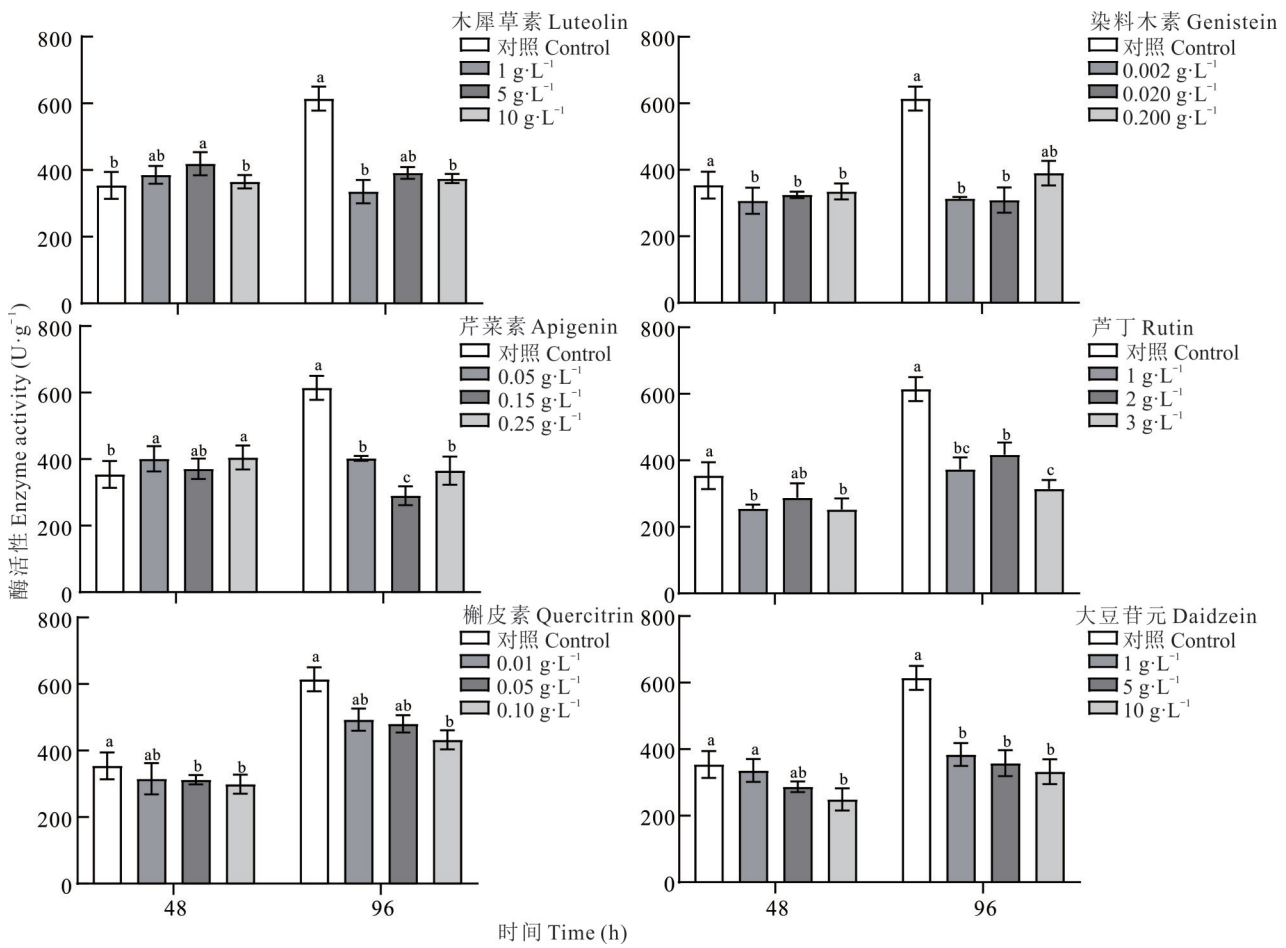

图5 豌豆蚜取食不同浓度黄酮类化合物处理的蚕豆叶片后体内羧酸酯酶活性的变化

Fig. 5 The changes in carboxylesterase (CarE) activity of *A. pisum* after feeding on *V. faba* leaves treated with different concentrations of flavonoids

3 讨论

在植物与植食性昆虫的长期协同进化过程中,植物演化出复杂的防御机制以响应昆虫取食[47-48],其中次生代谢物的合成与积累是关键策略之一。当遭受昆虫取食胁迫时,寄主植物体内次生代谢物含量发生显著变化,部分代谢物能对昆虫产生忌避或拒食作用,进而影响其寄主选择行为[49]。黄酮类化合物作为植物中广泛存在的一类次生代谢物,不仅具有清除自由基、抗氧化、抗菌和抗病毒等生理功能,还在植物抵御昆虫为害的过程中发挥重要作用[50]。为应对植物中潜在的有毒物质,昆虫在进化过程中形成了一套依赖于解毒酶系统的防御策略[51]。其唾液及体内组织中富含谷胱甘肽S-转移酶、细胞色素P450酶、UDP-糖基转移酶及β-葡萄糖苷酶等关键解毒酶,这些酶能够协助昆虫代谢植物毒素、促进其在取食过程中的解毒反应[52-53]。然而,植物为抵御昆虫持续取食,也进一步激活包括黄酮类化合物在内的多种次生代谢物的生物合成,从而抑制昆虫种群增长[54]。

本研究发现,供试的6种化合物均能抑制豌豆蚜的体重增长,但其抑制效果因化合物种类而异。这与王文倩等[55]的发现一致,他们研究表明烟碱可显著抑制马铃薯块茎蛾(*Phthorimaea operculella*)的幼虫体重,且对2龄幼虫的抑制作用强于3龄。Goławska[11]利用刺吸电位技术发现,高浓度染料木素会干扰豌豆蚜的唾液分泌与韧皮部取食行为,推测该化合物通过阻碍韧皮部持续取食或降低营养吸收效率,导致能量积累不足,从而抑制体重增长。本研究中黄酮类化合物对豌豆蚜的作用结果与其一致,推测黄酮类化合物可能通过抑制蛋白酪氨酸激酶活性,负向调控胰岛素信号通路,进而影响昆虫的生长速率与体重[50]。此外,该类化合物还可能通过结合游离氨基

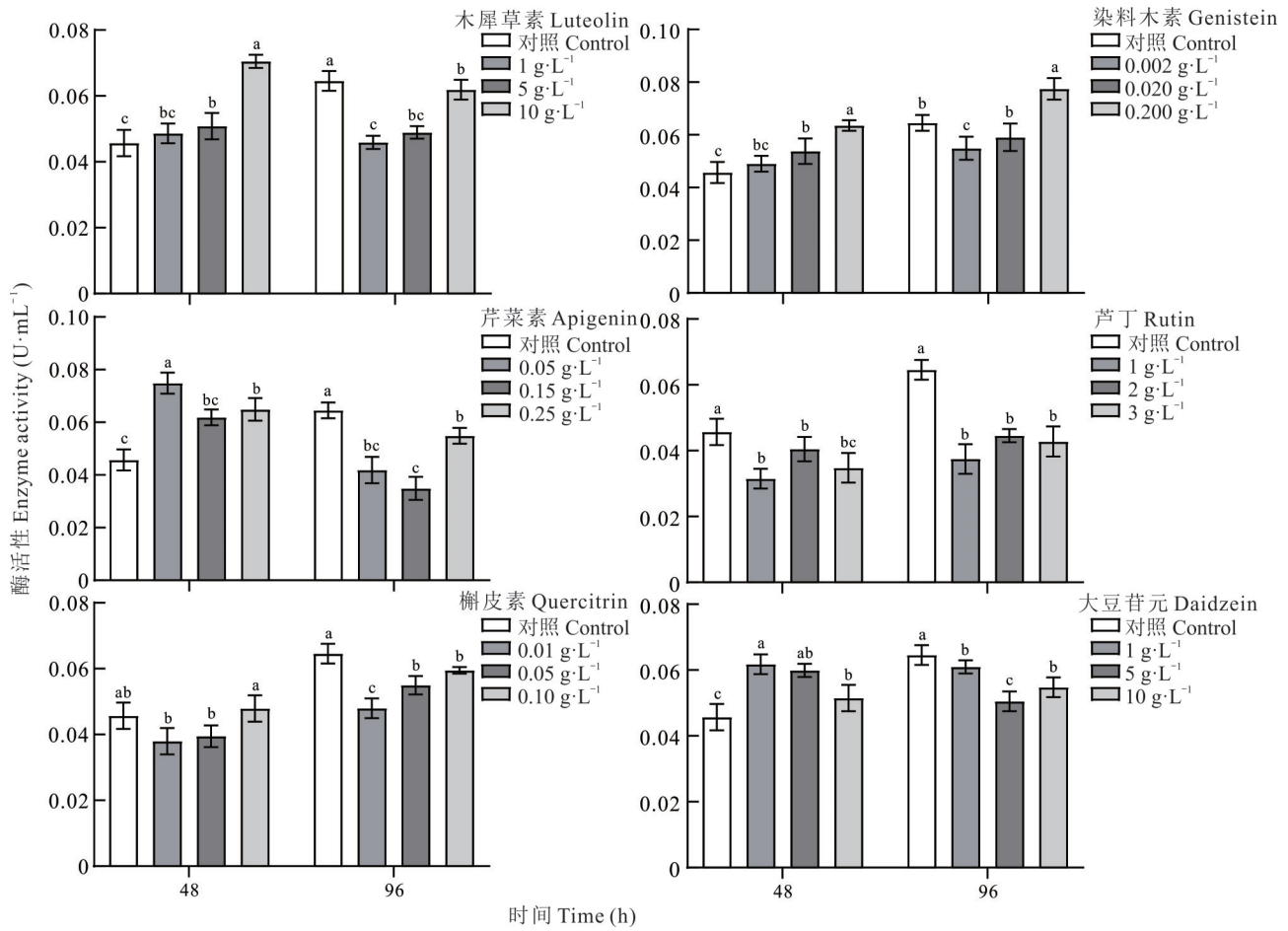

图 6　豌豆蚜取食不同浓度黄酮类化合物处理的蚕豆叶片后体内细胞色素 P450 酶活性的变化

Fig. 6　The changes in the activity of cytochrome P450 enzymes (CYP450) of *A. pisum* after feeding on *V. faba* leaves treated with different concentrations of flavonoids

酸或蛋白质，降低组织的消化率，干扰昆虫对营养物质的利用效率。同时，部分研究指出，此类化合物还能抑制昆虫体内丝氨酸蛋白酶和胰蛋白酶等消化酶活性，阻碍昆虫的生长发育，最终导致体重增长受限[56]。

在本研究中，6 种豆科黄酮类化合物均能降低豌豆蚜的存活率并抑制其繁殖，其中 10 g·L^{-1}大豆苷元处理下豌豆蚜的致死率最高，10 g·L^{-1}大豆苷元和 0.05 g·L^{-1}槲皮素处理下产蚜量较少。该现象可能与低浓度下黄酮类物质激活蚜虫应激反应并引发代谢紊乱，高浓度则可能促使蚜虫关闭部分代谢通路或减少取食以规避毒性有关[57]。研究显示，外源木犀草素和槲皮素处理可抑制蚜虫被动取食，尤以 0.1% 木犀草素对唾液分泌的抑制作用最为明显[58]。苦参碱和槐果碱处理 48 h 后对豌豆蚜的触杀 LD_{50} 分别为 68.88、83.44 ng·头$^{-1}$[59]；自铁线莲（*Clematis hexapetala*）中分离的新型烷基生物碱糖苷在体外对豌豆蚜也表现出显著的杀虫活性[60]。值得注意的是，本研究中大豆苷元处理对豌豆蚜的致死率最高且产蚜量最低，表明其在供试化合物中防治潜力最优。该结果与 Punia 等[61]的发现一致，即大豆苷元可提高斜纹夜蛾幼虫死亡率并延长其蛹发育历期，可能与大豆苷元能在植物叶肉细胞或表皮细胞积累，作为非韧皮部防御组分以减少蚜虫取食有关；还可能与其积累并伴随茉莉酸和水杨酸通路基因的上调诱导黄酮、酚类等次生代谢物生成相关[62]。

尽管次生代谢物常被视为植食性昆虫的毒素或威慑剂，但许多昆虫却能取食含此类物质的植物而不受显著影响，这主要归因于其行为回避、快速排泄、隔离、解毒和靶标位点不敏感等适应策略，其中以解毒机制研究最为深入[28,63]。谷胱甘肽 S-转移酶（GSTs）、羧酸酯酶（CarE）、细胞色素 P450 酶（CYP450）以及抗氧化酶协同作用，共同应对病原侵染与化学物质等外部胁迫[64]。研究表明，槲皮素在低浓度下可诱导棉铃虫 GST 活性升高以帮助其

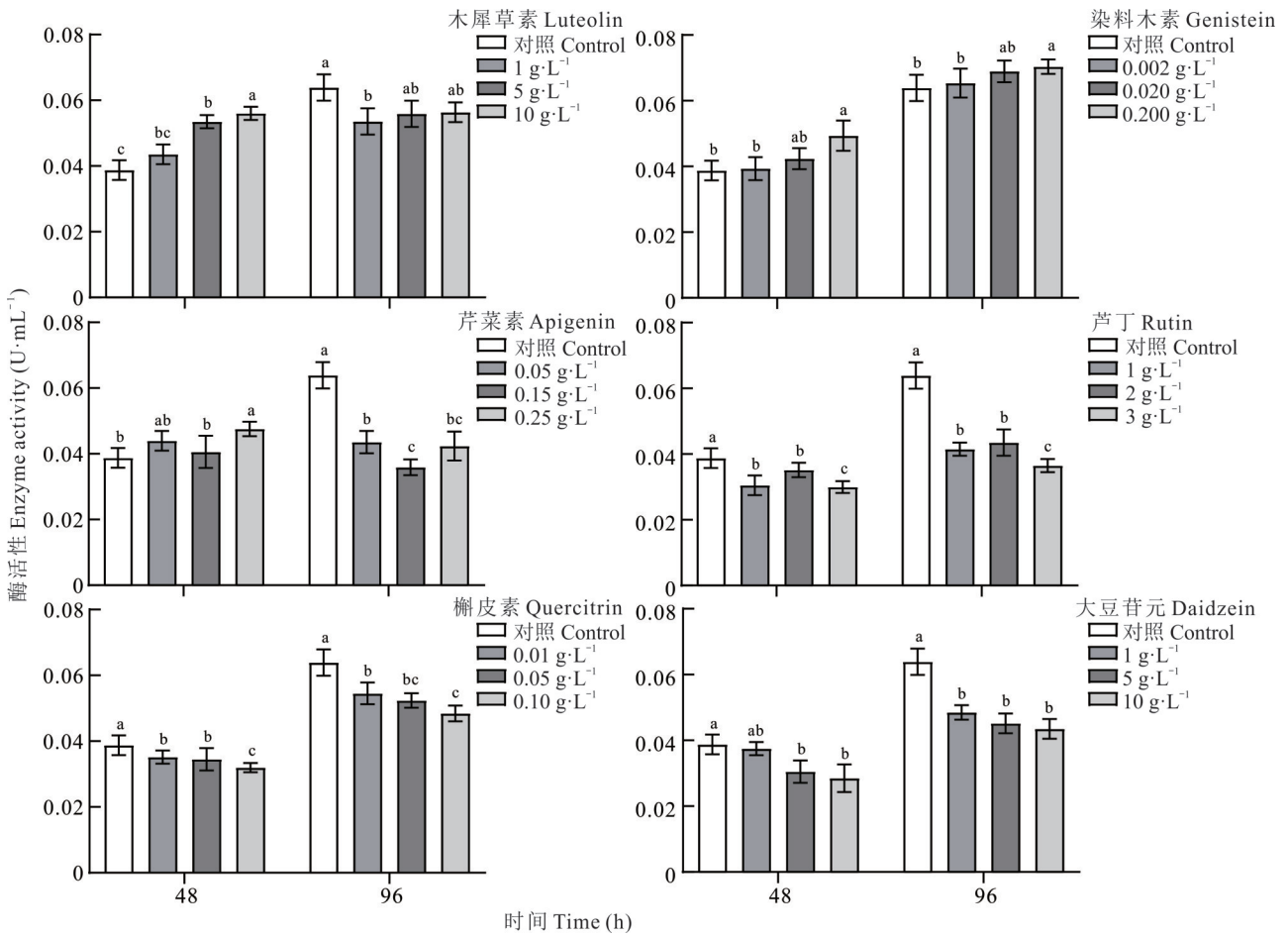

图7 豌豆蚜取食不同浓度黄酮类化合物处理的蚕豆叶片后体内UDP-葡萄糖醛酸转移酶活性的变化

Fig. 7 The changes in UDP-glucuronosyl transferase (UGT) activity of *A. pisum* after feeding on *V. faba* leaves treated with different concentrations of flavonoid

解毒,而在高浓度或长时间处理条件下则抑制该酶活性[56]。本研究中亦观察到类似现象,大豆苷元在低浓度时诱导豌豆蚜GST活性上升,高浓度时其活性则被抑制。此外,印楝素与苦皮藤素等次生代谢物可抑制亚洲玉米螟(*Ostrinia furnacalis*)体内GST、CarE和CYP450的活性[65];槲皮素处理会导致草地贪夜蛾*CYP6B39*基因表达下调[66];而本研究中芦丁与槲皮素处理也对豌豆蚜体内上述3种酶活性产生抑制作用。可见,为应对植物有毒次生代谢物,昆虫通常会通过上调解毒酶基因表达以增强解毒代谢能力。本研究还发现,不同黄酮类物质对解毒酶活性的诱导作用存在显著差异,甚至对同种酶可产生诱导或抑制等相反效果,反映出黄酮类物质对昆虫生理代谢的影响具有复杂性和化合物依赖性[67]。此外,解毒酶活性变化还受到化合物浓度和处理时间交互作用的影响,说明黄酮类物质对解毒酶系统的影响是一个动态调控过程[68]。因此,酶活性变化既取决于化合物浓度,也依赖于处理时间。这可能对应了昆虫对外源胁迫的适应性响应过程,即初期通过上调解毒酶基因以应对胁迫,长期或高强度胁迫则可能导致代谢失调或调控机制失效[69]。综上所述,本研究表明黄酮类物质能够显著干扰豌豆蚜的解毒代谢水平,这为将来特定黄酮类化合物开发为新型昆虫解毒酶抑制剂提供了理论依据。

4 结论

本研究证实,木犀草素、槲皮素和大豆苷元等多种黄酮类化合物对豌豆蚜具有显著的生物活性,能够有效抑制其生长发育,展现出作为植物源杀虫剂候选成分的开发潜力。该研究结果不仅为豆科作物的抗虫育种提供了潜在的分子靶点,也为建立豌豆蚜的绿色持续防控策略奠定了理论基础。

参考文献 References：

[1] Tesfaye A, Wale M, Azerefegne F. *Acyrthosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae) feeding preference and performance on cool-season food legumes in northwestern Ethiopia. International Journal of Pest Management, 2013, 59(4): 319－328.

[2] Bhandari K B, Rusch H L, Heuschele D J. Alfalfa stem cell wall digestibility: current knowledge and future research directions. Agronomy, 2023, 13(12): 2875.

[3] Brault V, Uzest M, Monsion B, *et al*. Aphids as transport devices for plant viruses. Comptes Rendus Biologies, 2010, 333(6/7): 524－538.

[4] Ma Y L, Liu C Z. Review on ecological characteristics and control of aphids. Pratacultural Science, 2014, 31(3): 519－525.
马亚玲, 刘长仲. 蚜虫的生态学特性及其防治. 草业科学, 2014, 31(3): 519－525.

[5] Sandhi R K, Reddy G V P. Biology, ecology, and management strategies for pea aphid (Hemiptera: Aphididae) in pulse crops. Journal of Integrated Pest Management, 2020, 11(1): 18.

[6] Pan F, Zhu K H, Tu X B, *et al*. Effects of plant secondary metabolite DIMBOA on *Therioaphis trifolii* Monel (Homptera: Aphididae). Chinese Journal of Biological Control, 2023, 39(5): 1143－1147.
潘凡, 朱凯辉, 涂雄兵, 等. 植物次生代谢物丁布对苜蓿斑蚜的控制作用. 中国生物防治学报, 2023, 39(5): 1143－1147.

[7] Shi B M, Liu Y, Bai G D, *et al*. Research progress on toxicity of pesticide residues in feed to animals and its elimination technology. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2020, 32(10): 4785－4792.
石宝明, 刘洋, 白广栋, 等. 饲料中农药残留对动物的毒性作用及其消除技术研究进展. 动物营养学报, 2020, 32(10): 4785－4792.

[8] Tamborindeguy C, Monsion B, Brault V, *et al*. A genomic analysis of transcytosis in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*, a mechanism involved in virus transmission. Insect Molecular Biology, 2010, 19(2): 259－272.

[9] Ollivier M, Legeai F, Rispe C. Comparative analysis of the *Acyrthosiphon pisum* genome and expressed sequence tag-based gene sets from other aphid species. Insect Molecular Biology, 2010, 19(2): 33－45.

[10] Woźniak A, Bednarski W, Dancewicz K, *et al*. Oxidative stress links response to lead and *Acyrthosiphon pisum* in *Pisum sativum* L. Journal of Plant Physiology, 2019, 240: 152996.

[11] Goławska S, Łukasik I. Antifeedant activity of luteolin and genistein against the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. Journal of Pest Science, 2012, 85(4): 443－450.

[12] Zhang Q, Wang Q Q, Wyckhuys K A G, *et al*. Flavonoids mediate systemic defenses induced by root feeding in cotton. Entomologia Generalis, 2024, 44(3): 591.

[13] Hu R, Ma Y Z, Liu S S, *et al*. Effects of *Sapindus* saponin on the growth, development and reproduction of *Spodoptera exigua* and analysis of its chemical composition. Plant Protection, 2023, 49(2): 201－205, 226.
胡榕, 马英姿, 刘思思, 等. 无患子皂苷对甜菜夜蛾的影响及其化学成分分析. 植物保护, 2023, 49(2): 201－205, 226.

[14] Aboshi T, Ishiguri S, Shiono Y, *et al*. Flavonoid glycosides in Malabar spinach *Basella alba* inhibit the growth of *Spodoptera litura* larvae. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2018, 82(1): 9－14.

[15] Peng B, Cui X N, Zhang B, *et al*. Toxicity of 10 insecticides to alfalfa aphid *Therioaphis trifolii* and thrip *Odontothrips loti* and assessment of their field efficacy. Acta Prataculturae Sinica, 2024, 33(12): 201－213.
彭斌, 崔晓宁, 张勃, 等. 10种杀虫剂对苜蓿斑蚜和牛角花齿蓟马的毒力测定及田间药效评价. 草业学报, 2024, 33(12): 201－213.

[16] Brown D E, Rashotte A M, Murphy A S, *et al*. Flavonoids act as negative regulators of auxin transport *in vivo* in *Arabidopsis*. Plant Physiology, 2001, 126(2): 524－535.

[17] Mithöfer A, Boland W. Plant defense against herbivores: chemical aspects. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63(1): 431－450.

[18] Gautam H, Sharma A, Trivedi P K. The role of flavonols in insect resistance and stress response. Current Opinion in Plant Biology, 2023, 73: 102353.

[19] Zhang Y, Wang X H, Bian Z P, *et al*. Application of flavonoid compounds suppresses the cotton aphid, *Aphis gossypii*. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1545499.

[20] Zhang Z, Cui B, Yan S, *et al*. Evaluation of tricin, a stylet probing stimulant of brown planthopper, in infested and non-infested rice plants. Journal of Applied Entomology, 2017, 141(5): 393－401.

[21] Zhang Z F, Cui B Y, Zhang Y. Electrical penetration graphs indicate that tricin is a key secondary metabolite of rice, inhibiting phloem feeding of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2015, 156(1): 14－27.

[22] Romanelli G P, Virla E G, Duchowicz P R, *et al*. Sustainable synthesis of flavonoid derivatives, QSAR study and insecticidal activity against the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lep.: Noctuidae). Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2010, 58(10): 6290-6295.

[23] Shi Y, Liu Q Q, Lu W J, *et al*. Divergent amplifications of *CYP9A* cytochrome P450 genes provide two noctuid pests with differential protection against xenobiotics. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2023, 120(37): e2308685120.

[24] Diaz N G N, Palacios S M. Bioinsecticidal effect of the flavonoids pinocembrin and quercetin against *Spodoptera frugiperda*. Journal of Pest Science, 2015, 88(3): 629-635.

[25] Bentivenha J P F, Canassa V F, Baldin E L L, *et al*. Role of the rutin and genistein flavonoids in soybean resistance to *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae). Arthropod-Plant Interactions, 2018, 12(2): 311-320.

[26] Goławska S, Łukasik I, Czerniewicz P. Genistein and naringenin as defense molecules. Molecules, 2024, 29(23): 5505.

[27] Fiteni E, Durand K, Gimenez S, *et al*. Host-plant adaptation as a driver of incipient speciation in the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*). BMC Ecology and Evolution, 2022, 22(1): 133.

[28] Després L, David J P, Gallet C. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. Trends in Ecology & Evolution, 2007, 22(6): 298-307.

[29] Kazana E, Pope T W, Tibbles L, *et al*. The cabbage aphid: a walking mustard oil bomb. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2007, 274(1623): 2271-2277.

[30] Kansman J, Nalam V, Nachappa P, *et al*. Plant water stress intensity mediates aphid host choice and feeding behaviour. Ecological Entomology, 2020, 45(6): 1437-1444.

[31] Kant M R, Jonckheere W, Knegt B, *et al*. Mechanisms and ecological consequences of plant defence induction and suppression in herbivore communities. Annals of Botany, 2015, 115(7): 1015-1051.

[32] Li S Y, Li H, Guo J Y, *et al*. Role of cytochrome P450 in the adaptation of *Pagiophloeus tsushimanus* (Coleoptera: Curculionidae) to the stress of terpenoids from its host. Acta Entomologica Sinica, 2025, 68(11): 1534-1546.
李寿银, 李慧, 郭金燕, 等. 细胞色素P450在香樟齿喙象适应寄主萜类化合物胁迫中的作用. 昆虫学报, 2025, 68(11): 1534-1546.

[33] Wang H D, Shi Y, Wang L, *et al*. *CYP6AE* gene cluster knockout in *Helicoverpa armigera* reveals role in detoxification of phytochemicals and insecticides. Nature Communications, 2018, 9(1): 4820.

[34] Shi Y, Qu Q, Wang C Y, *et al*. Involvement of CYP2 and mitochondrial clan *P450s* of *Helicoverpa armigera* in xenobiotic metabolism. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2022, 140: 103696.

[35] Wang R L, He Y N, Staehelin C, *et al*. Identification of two cytochrome monooxygenase P450 genes, *CYP321A7* and *CYP321A9*, from the tobacco cutworm moth (*Spodoptera litura*) and their expression in response to plant allelochemicals. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(11): 2278.

[36] Zhao P, Xue H, Zhu X Z, *et al*. Silencing of cytochrome P450 gene *CYP321A1* effects tannin detoxification and metabolism in *Spodoptera litura*. International Journal of Biological Macromolecules, 2022, 194: 895-902.

[37] Xiao T X, Wang W X, Deng M Q, *et al*. *CYP321A* subfamily P450s contribute to the detoxification of phytochemicals and pyrethroids in *Spodoptera litura*. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023, 71(41): 14989-15002.

[38] Hafeez M, Liu S S, Jan S, *et al*. Knock-down of gossypol-inducing cytochrome P450 genes reduced deltamethrin sensitivity in *Spodoptera exigua* (Hübner). International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(9): 2248.

[39] Chen J L, Ni H X, Sun J R, *et al*. Effects of major secondary chemicals of wheat plants on enzyme activity in *Sitobion avenae*. Acta Entomologica Sinica, 2003(2): 144-149.
陈巨莲, 倪汉祥, 孙京瑞, 等. 小麦几种主要次生物质对麦长管蚜几种酶活力的影响. 昆虫学报, 2003(2): 144-149.

[40] Ruttanaphan T, Songoen W, Pluempanupat W, *et al*. Potential insecticidal extracts from *Artocarpus lacucha* against *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. Journal of Economic Entomology, 2023, 116(4): 1205-1210.

[41] Heidel-Fischer H M, Vogel H. Molecular mechanisms of insect adaptation to plant secondary compounds. Current Opinion in Insect Science, 2015, 8: 8-14.

[42] Silva A X, Bacigalupe L D, Luna-Rudloff M, *et al*. Insecticide resistance mechanisms in the green peach aphid *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) Ⅱ: costs and benefits. PLoS One, 2012, 7(6): e36810.

[43] Bass C, Puinean A M, Zimmer C T, *et al*. The evolution of insecticide resistance in the peach potato aphid, *Myzus persicae*. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2014, 51: 41-51.

[44] Ye C, Jiang Y D, An X, *et al*. Effects of RNAi-based silencing of chitin synthase gene on moulting and fecundity in pea aphids

(*Acyrthosiphon pisum*). Scientific Reports, 2019, 9(1): 3694.

[**45**] Zhang K X. Response of *Myzus persicae* to salicylic acid-induced potato defense and its physiological mechanism. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2025.
张克信. 桃蚜对水杨酸诱导马铃薯防御的响应及生理机制. 兰州: 甘肃农业大学, 2025.

[**46**] Liu Q, Gao H H, Zhai Y F, *et al*. Toxicities of six pesticides and their effects on detoxification enzymes in the adults of two *Drosophila* species in the laboratory. Journal of Plant Protection, 2018, 45(6): 1342－1348.
刘倩, 高欢欢, 翟一凡, 等. 六种农药对两种果蝇成虫室内毒力和主要解毒酶活性的影响. 植物保护学报, 2018, 45(6): 1342－1348.

[**47**] Maag D, Erb M, Köllner T G, *et al*. Defensive weapons and defense signals in plants: Some metabolites serve both roles. BioEssays, 2015, 37(2): 167－174.

[**48**] Divekar P A, Narayana S, Divekar B A, *et al*. Plant secondary metabolites as defense tools against herbivores for sustainable crop protection. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(5): 2690.

[**49**] Lai C L, Zhang J, Shentu X P, *et al*. Review of how secondary metabolites defend plants against herbivorous insects. Chinese Journal of Applied Entomology, 2022, 59(5): 969－978.
赖城玲, 张珺, 申屠旭萍, 等. 植物次生代谢物对植食性昆虫防御作用的研究进展. 应用昆虫学报, 2022, 59(5): 969－978.

[**50**] Pereira V, Figueira O, Castilho P C. Flavonoids as insecticides in crop protection－A review of current research and future prospects. Plants, 2024, 13(6): 776.

[**51**] Brattsten L B, Holyoke C W, Leeper J R, *et al*. Insecticide resistance: challenge to pest management and basic research. Science, 1986, 231(4743): 1255－1260.

[**52**] Cui J R, Yao X J, Ni Z H, *et al*. Identification of salivary proteins in the rice leaf folder *Cnaphalocrocis medinalis* by transcriptome and LC-MS/MS analyses. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2024, 174: 104191.

[**53**] Huber M, Roder T, Irmisch S, *et al*. A beta-glucosidase of an insect herbivore determines both toxicity and deterrence of a dandelion defense metabolite. eLife, 2021, 10: e68642.

[**54**] Farhan M, Pan J L, Hussain H, *et al*. Aphid-resistant plant secondary metabolites: types, insecticidal mechanisms, and prospects for utilization. Plants, 2024, 13(16): 2332.

[**55**] Wang W Q, Zheng Y Q, Chen B, *et al*. Effects of different host plants on the growth, development and fecundity of potato tuber moth *Phthorimaea operculella* based on the age-stage two-sex life table. Journal of Plant Protection, 2020, 47(3): 488－496.
王文倩, 郑亚强, 陈斌, 等. 基于年龄－阶段两性生命表的不同寄主对马铃薯块茎蛾生长发育和繁殖力的影响. 植物保护学报, 2020, 47(3): 488－496.

[**56**] War A R, Paulraj M G, Hussain B, *et al*. Effect of plant secondary metabolites on legume pod borer, *Helicoverpa armigera*. Journal of Pest Science, 2013, 86(3): 399－408.

[**57**] Ayyanath M M. Effect of sublethal concentrations of imidacloprid and precocene on green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae): a study of hormesis at the gene, individual and population level. Ontario: The University of Guelph, 2013.

[**58**] Goławska S, Łukasik I, Chojnacki A A. Luteolin and quercetin affect aphid feeding behavior. The European Zoological Journal, 2024, 91(1): 318－331.

[**59**] Ma T, Yan H, Shi X L, *et al*. Comprehensive evaluation of effective constituents in total alkaloids from *Sophora alopecuroides* L. and their joint action against aphids by laboratory toxicity and field efficacy. Industrial Crops and Products, 2018, 111: 149－157.

[**60**] Hao N, Zhang S A, Wang Y Y, *et al*. Obscuroside E: A novel alkaloid glycoside from *Clematis obscura* as an insecticide lead candidate against *Acyrthosiphon pisum* and *Plutella xylostella*. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2025, 73(20): 12184－12194.

[**61**] Punia A, Chauhan N S. Effect of daidzein on growth, development and biochemical physiology of insect pest, *Spodoptera litura* (Fabricius). Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology, 2022, 262: 109465.

[**62**] Hohenstein J D, Studham M E, Klein A, *et al*. Transcriptional and chemical changes in soybean leaves in response to long-term aphid colonization. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 310.

[**63**] Kshatriya K, Gershenzon J. Disarming the defenses: Insect detoxification of plant defense-related specialized metabolites.

Current Opinion in Plant Biology, 2024, 81: 102577.

[64] Zhang Y D, Zhang X C, Tian Q H, *et al*. Toxicological and biochemical description of synergism of *Beauveria bassiana* and emamectin benzoate against *Megalurothrips usitatus* (Bagrall). Journal of Fungi, 2022, 8(9): 916.

[65] Wang X X, Wang Y, Wang K Q, *et al*. Effects of sublethal concentrations of azadirachtin and celangulin on the activities of detoxification enzymes in *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae). Acta Entomologica Sinica, 2025, 68(9): 2-10.
王晓曦, 王宇, 王克勤, 等. 亚致死浓度下印楝素和苦皮藤素对亚洲玉米螟解毒酶活性的影响. 昆虫学报, 2025, 68(9): 2-10.

[66] Giraudo M, Hilliou F, Fricaux T, *et al*. Cytochrome P450s from the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*): responses to plant allelochemicals and pesticides. Insect Molecular Biology, 2015, 24(1): 115-128.

[67] Boušová I, Skálová L. Inhibition and induction of glutathione S-transferases by flavonoids: possible pharmacological and toxicological consequences. Drug Metabolism Reviews, 2012, 44(4): 267-286.

[68] Lowry O, Rosebrough N J, Farr A L, *et al*. Protein measurement with the folin phenol reagent. Journal of Biological Chemistry, 1951, 193(1): 265-275.

[69] Zhou X L, Song L W, Yang S Y, *et al*. Analysis of detoxification enzyme genes in the multiple pesticide-resistant strain of *Tetranychus urticae*. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(9): 1696-1704.
周兴隆, 宋丽雯, 杨顺义, 等. 二斑叶螨多重抗性品系解毒酶基因表达模式解析. 中国农业科学, 2016, 49(9): 1696-1704.