

文章编号: 1674-7054(2017)04-0482-07

亚致死剂量杀虫剂与昆虫免疫反应的研究进展

林珠凤^{1,2}, 吉训聪¹, 梁延坡¹, 赵海燕¹, 陈海燕¹

(1. 海南省农业科学院 植物保护研究所/海南省植物病虫害防控重点实验室, 海口 571100;

2. 华中农业大学 植物科技学院 武汉 430070)

摘要: 昆虫免疫反应是昆虫在受到外源刺激时产生的一系列的防卫反应,分为体液免疫和细胞免疫两种,二者共同作用抵御细菌、线虫、病毒、寄生蜂卵等外源病原物的侵染。亚致死剂量杀虫剂可显著影响昆虫对病原菌免疫反应能力。笔者主要根据文献,综述亚致死剂量杀虫剂对昆虫免疫反应方面的影响,旨在进一步了解杀虫剂的亚致死效应,了解亚致死剂量杀虫剂与病原微生物对害虫的联合作用,为害虫综合治理中化学防治与生物农药的协调应用提供参考。

关键词: 亚致死剂量; 杀虫剂; 免疫反应

中图分类号: **文献标志码:** A DOI: 10.15886/j.cnki.rdsxb.2017.04.017

化学防治是现代农业病虫害防治使用范围最广、最有效的措施,杀虫剂在农业有害生物应急防控中具有不可替代的地位和作用。随时间推移和环境条件变化,田间杀虫剂逐渐被分解或稀释,其浓度逐渐降低,虽不能直接杀死靶标害虫,却产生亚致死效应^[1-3]。亚致死剂量是一个剂量区间,指的是该浓度范围内杀虫剂处理昆虫个体后,不致死,昆虫仍有行为活动能力,但能引起行为、生理、生化和组织等方面的某种效应的剂量,亚致死剂量一般在 $LC_{10} \sim LC_{50}$ 之间,不同试验目的、方案选择不同的剂量范围^[4]。研究表明,亚致死剂量杀虫剂对昆虫生长发育、翅型分化、生殖力以及解毒酶系等具有不同程度的影响^[5-8]。但从昆虫免疫角度探索农药对昆虫亚致死效应的报道相对较少。昆虫的免疫系统是适应外界生存环境,抵御外源侵害的重要保障。从生理免疫的角度研究杀虫剂的亚致死效应,有助于了解亚致死剂量杀虫剂对昆虫生理免疫反应、生存适合度,同时对指导合理使用杀虫剂,减缓害虫抗药性发展、协调生物防治和化学防治,具有重要的指导意义。

1 昆虫免疫体系

昆虫免疫体系是昆虫在长期进化过程中演化出抵御病原微生物和寄生物侵染的应对策略。主要依靠增加血细胞的吞噬、成瘤和包裹作用,或者提高血浆中某些物质的浓度发挥免疫能力^[9]。前者属细胞免疫,后者属体液免疫。细胞免疫主要是血细胞对微小入侵物体的吞噬、成瘤和包裹作用。体液免疫则是对入侵微小物体的识别、黑化和凝结作用,如抗菌肽、多酚氧化酶系等^[10-12]。

1.1 体液免疫 体液免疫可分为先天性免疫和后天性免疫。先天性免疫主要为溶菌酶、凝集素、抑血细胞凝集素、酚氧化酶等。后天性免疫是各种抗菌肽(蛋白)和抗真菌肽,需要人工或自然诱导。主要作用方式为水解微生物的细胞膜或细胞壁,破坏其通行;抑制微生物的物质代谢;阻止细胞增殖;代谢产生细

收稿日期: 2017-02-27

修回日期: 2017-07-26

基金项目: 海南省自然科学基金(2015326); 海南省重点研发计划项目(ZDYF2016037)

作者简介: 林珠凤(1980-)女,副研究员。研究方向: 农业昆虫与害虫防治。Tel: 0898-65358051, E-mail: linzh-hf123@126.com

通信作者: 吉训聪(1974-)男,研究员。研究方向: 农业昆虫与害虫防治。Tel: 0898-65358051, E-mail: 757557113@qq.com

胞毒性物质以杀死或钝化外源物^[8]。抗菌肽在昆虫免疫杀菌过程中起着重要的作用。目前分离到的抗菌免疫分子多为肽或多肽,具广谱的抗菌活性。主要为昔古比抗菌肽、昆虫防卫素、富脯抗菌肽和富甘抗菌肽,其中昔古比抗菌肽、昆虫防卫素研究较多^[13]。

1.2 细胞免疫 昆虫细胞免疫防御主要包括吞噬、成瘤和包囊作用,主要由血细胞的应激反应调节起作用。大部分昆虫血细胞可分为粒血细胞、浆血细胞、珠血细胞和类绛色细胞^[14-15]。也有将其分为原血细胞、浆血细胞、粒血细胞、珠血细胞、类绛色细胞、凝血细胞和脂血细胞7类^[8]。浆血细胞和粒血细胞为免疫反应的重要因子,可参与吞噬作用、成瘤作用和包囊作用^[14]。

1.2.1 吞噬作用 其机制为血细胞将病原物吞噬,并进行消化清除。在附着、识别靶标物后,引发基于肌动蛋白聚合反应的吞噬体形成、吞噬靶标物。通过一系列内涵体和溶酶体的裂变反应和聚合反应,吞噬体逐渐形成吞噬溶酶体,将溶酶体与吞噬体融合,释放水解酶,分解吞噬物^[17-18]。

1.2.2 包囊作用 将外侵物围困与多层血细胞构成或黑化形成的外套包囊内^[8],是针对较大型入侵物(如线虫等)的一种有效免疫机制。包囊作用分为细胞包囊和体液包囊两种。细胞包囊作用多见于鳞翅目昆虫种。粒血细胞或浆血细胞识别异物后,释放出信号分子,吸引其他浆血细胞围聚包被,通过细胞附着后坏死或自溶,释放酚氧化物逐步黑化,被包被的异物随黑化被杀死。体液包囊仅发生在双翅目某些种类中,先由血细胞识别异物,释放信号分子,在酚氧化酶的作用下氧化血浆中的酚类化合物,并于蛋白一起形成黑色素蛋白复合物,沉积在靶标异物表面。研究表明,昆虫血细胞表面的附着因子属整联蛋白家族,具有 Arg-Gly-Asp(RGD) 氨基酸序列结构,在昆虫包囊作用中起着关键作用^[19-21]。

1.2.3 成瘤作用 小型微生物侵入昆虫体内后,由于血细胞无法完成吞噬,致血细胞发生破裂,释放凝集素,诱导异物周围血液凝集,将异物固定在凝血块内。脂多糖、酵母聚糖、昆布多糖及糖蛋白均有刺激后动血液凝集的功能。同时,受刺激产生的抗菌蛋白或凝集素具有粘着细菌和血细胞及凝集物的作用。对大蜡螟 *Galleria mellonella* 和大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 的研究表明,粒血细胞和浆血细胞在成瘤作用中起着重要的作用,粒血细胞和浆血细胞在5分钟内即可聚集包被异物,几个小时内可黑化成瘤^[21]。

2 亚致死剂量杀虫剂对昆虫免疫反应的影响

2.1 亚致死剂量杀虫剂影响昆虫免疫反应 杀虫剂、温度等环境压力对昆虫血细胞的形态和功能产生显著的影响^[22-23]。研究表明常规急性高毒的化学农药,如拟除虫菊酯、有机磷类、氨基甲酸酯类农药等药物处理粘虫24 h 使得其浆血细胞、粒血细胞比例急剧上升,但原血细胞比例低于30%;而激素类生长调节剂处理24 h 后,浆血细胞、粒血细胞和原血细胞比例无显著影响^[24]。常规化学农药能迅速抑制原血细胞增殖或促使原血细胞迅速转化成其他血细胞,表现为昆虫对外界压力的本能反应。但激素类生长调节剂,与昆虫自身生理物质相近,其防卫反应相对不灵敏。王丹丹^[25]近期研究表明,亚致死剂量杀虫剂处理导致拟水狼蛛 *Pirata subpiraticus* 血细胞总数及装血细胞、粒血细胞数显著升高,吡虫啉处理后4 h,血细胞总数、浆血细胞、粒血细胞数分别比对照增加67.4%,56.8%和59.7%;氯虫苯甲酰胺、三唑磷和吡蚜酮也均有不同程度的显著升高。其后血细胞数逐渐减少,直至与对照没有显著差异,48 h 后转为一定程度的抑制作用,三唑磷处理的三类细胞数显著低于对照。吡虫啉处理下的粒血细胞数也显著低于对照。表明亚致死处理时间内能显著提高拟水狼蛛的免疫能力,但长期则降低拟水狼蛛的免疫能力。

杀虫剂对昆虫的应激免疫反应同样产生影响^[23]。多种杀虫剂均能对昆虫免疫反应中其重要作用的多酚氧化酶产生影响。Hiromori 和 Nishigaki^[26] 研究报道,杀螟松和伏虫隆2种药剂通过影响古铜丽金龟 *Anomala cuprea* 血细胞的种类、数量和多酚氧化酶的活性,降低其免疫能力,使其对病原菌 *Metarhizium anisopliae* 的抗性减弱,实现协同增效作用,但单独作用对二者均无显著影响。

亚致死剂量(LC_{10})和半致死剂量(LC_{50})有机磷类杀虫剂使得马铃薯象甲 *Leptinotarsa decemlineata* 和大蜡螟体内多酚氧化酶的活性、包囊反应、血细胞数量显著增加^[27]。药剂处理后,马铃薯象甲和大蜡螟血细胞总数均增加1.4~1.6倍。包囊率与药剂处理浓度呈正相关的线性关系。药剂处理后马铃薯象甲包

囊率提高 1.5 ~ 1.7 倍,而大蜡螟增加 1.2 ~ 1.3 倍。 LC_{10} 处理后的大蜡螟多酚氧化酶活性显著提高,PO 活性提高 3 倍以上, LC_{50} 处理时 PO 活性提高 1.5 倍;但药剂浓度为 LC_{10} 时马铃薯象甲不存在显著差异, LC_{50} 时具有极显著差异,提高 2.8 倍。

激素类杀虫剂对多酚氧化酶显著影响^[24],但研究表明保幼激素和保幼激素类似物能增加家蝇 *Musca domestica* 幼虫表皮多酚氧化酶的活性^[25]。酚氧化酶系参与昆虫体内氧化还原、水解等生化过程,更易受到杀虫剂的影响。杀虫剂参与的多种压力胁迫可引起昆虫多酚氧化酶活性变化^[29-31]。由于表皮中的多酚氧化酶与血淋巴中的多酚氧化酶来源不同,前者来自上皮细胞,后者来自脂肪体和血细胞。研究表明将保幼激素能抑制谷粉虫 *Tenebrio molitor* 体内多酚氧化酶的活性^[32]。Nasr 等^[33] 研究报道,2 种昆虫生长调节剂噻嗪酮和吡丙醚降低夜蛾科幼虫 *Spodoptera littoralis* 的多酚氧化酶活性。同样植物源杀虫剂也具有降低昆虫体内多酚氧化酶的活性。例如:4-萜烯醇可抑制东方粘虫 *Mythimna separate* 5 龄幼虫多酚氧化酶活性^[33]。青蒿提取物降低麦扁盾蝽对球孢白僵菌 *B. bassiana* 孢子的免疫反应^[34]。槲皮素能抑制单酚氧化酶和二酚氧化酶^[29] 活性。

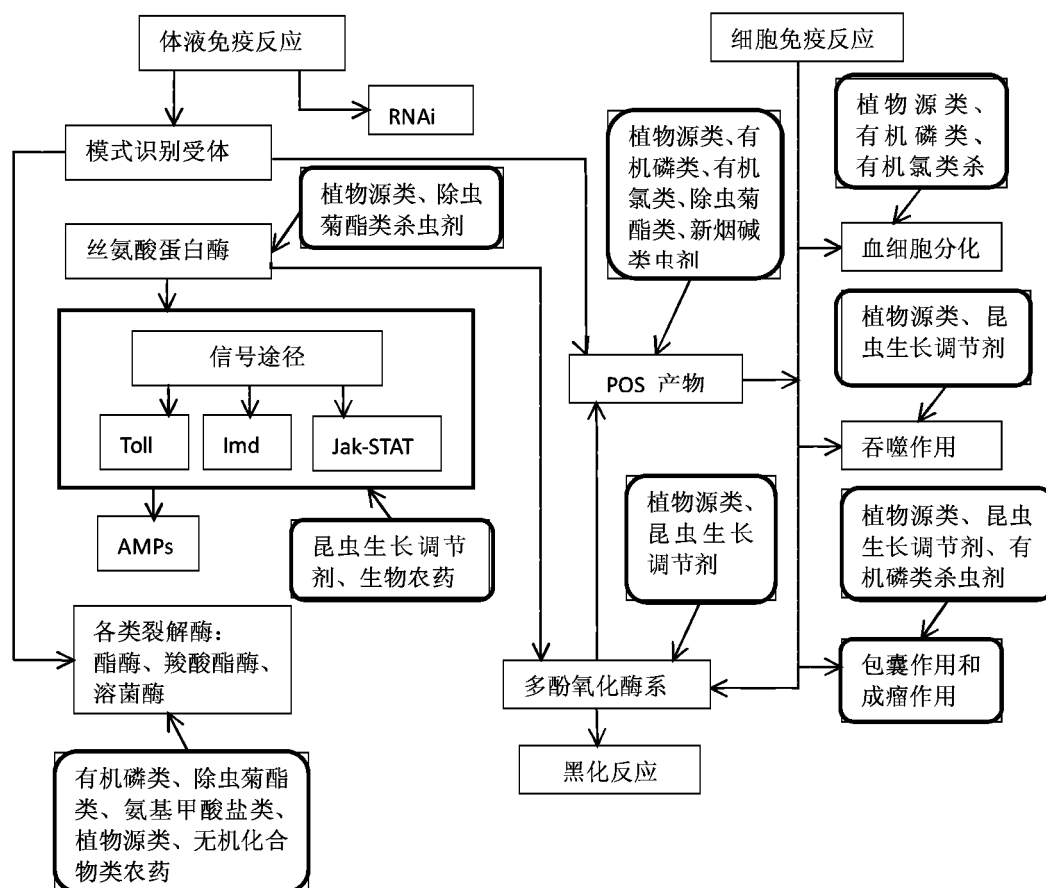
氯虫苯甲酰胺、三唑磷和吡蚜酮处理后,拟水狼蛛多酚氧化酶活性出现先刺激后抑制的效应。处理后 4 ~ 8 h 多酚氧化酶活性均显著升高,12 h 无显著影响,三唑磷表现出抑制作用,48 h 后吡虫啉、氯虫苯甲酰胺、三唑磷和吡蚜酮 4 种农药均显著抑制了多酚氧化酶活性^[25]。

亚致死剂量杀虫剂通过影响寄主对寄生天敌免疫反应产生影响。Delpuech 等^[35] 研究 6 种农药对具有不同包裹能力的 2 种黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 品系免疫能力,结果表明对于包裹能力较强的品系, LD_{30} 的狄氏剂处理后免疫反应降为 25%, LD_{30} 硫丹处理后免疫反应和包裹反应降为 23% 和 26%;被包裹的寄生蜂卵数量显著降低,但对包裹能力弱的黑腹果蝇品系免疫反应不存在显著影响。

2.2 杀虫剂影响昆虫免疫反应的可能机制 杀虫剂可通过血细胞数量和种类变化影响吞噬作用,或利用多酚氧化酶系的活性影响血淋巴黑化反应,从而影响其免疫能力。有机磷类杀虫剂主要作用于乙酰胆碱酯酶,抑制乙酰胆碱在神经突触的降解。导致神经递质的累积,引起神经系统失调,使其表现为抽搐和昏迷状态^[36]。昆虫神经系统的正常运行对免疫系统极为重要,神经系统能激发并调节细胞免疫和体液免疫相互联系^[23]。George 和 Ambrose^[37] 研究报道,有机磷类药剂处理会显著提高猎蝽 *Rhynocoris kumarii* 血细胞的总数量,但表现为粒血细胞增加,原血细胞和浆血细胞数量降低。Zibae 和 Bandani^[38] 研究表明青蒿提取物 *Atemisia annua* 处理麦扁蝽 *Eurygaster terintegriceps* 后,影响血淋巴中血细胞的总数,减少附着在真菌孢子表面的血细胞数量,从而降低对外源物的识别,使其免疫反应减弱。

新烟碱类杀虫剂噻虫胺对昆虫 NF- κ B 免疫信号调控为负向,使得蜜蜂的抗病毒能力下降^[39]。研究发现用噻虫胺 LD_{50} 剂量处理过的蜜蜂被酵母菌感染后,其体内的抗菌肽转录水平显著下降,结果表明,NF- κ B 免疫信号传导受抑制,但有机磷类杀虫剂毒死蜱处理后,NF- κ B 免疫信号传导却未受影响。

杀虫剂对昆虫免疫反应影响方式和途径存在差异,不同类型杀虫剂对昆虫免疫反应作用方式、作用机理不同^[23]。如图 1 表示:有机磷类杀虫剂主要对昆虫细胞免疫反应起作用,可影响血细胞类型的分化、POS 产物、包裹作用和成瘤作用过程;在昆虫体液免疫反应中则影响溶菌酶、酯酶等各类裂解酶的活性。有机氯类杀虫剂影响昆虫细胞免疫反应,作用于血细胞类型的分化、POS 产物。植物源类杀虫剂对细胞免疫反应和体液免疫反应均能产生影响,作用于体液免疫丝氨酸蛋白酶、各类裂解酶活性;在细胞免疫反应则影响昆虫血细胞类型分化、POS 产物合成、细胞吞噬作用、包裹作用和成瘤作用以及多酚氧化酶系的活性。昆虫生长调节剂类杀虫剂影响昆虫体液免疫反应中信号传导途径;影响细胞免疫反应的多酚氧化酶系活性、吞噬作用、包裹作用和成瘤作用。除虫菊酯类杀虫剂影响昆虫体液免疫反应中丝氨酸蛋白酶、各类裂解酶活性;影响昆虫细胞免疫反应中 POS 产物合成;新烟碱类杀虫剂影响昆虫细胞免疫反应中 POS 产物合成;生物农药类则作用于昆虫体液免疫反应中信号传导途径。无机化合物类杀虫剂则作用于昆虫体液免疫反应中各类裂解酶。

图1 杀虫剂对昆虫免疫反应的影响^[23]

方框和箭头表示昆虫免疫系统,圆角矩形和箭头表示杀虫剂影响昆虫免疫反应的作用位点

Fig. 1 Effect of insecticide on the immune response of insects^[23]

Rectangular box and arrow indicates insect immune system; rounded rectangular box and arrow indicate action points of insecticides on insect immune response

2.3 杀虫剂与昆虫病原微生物的协同作用 目前害虫防治均以综合防控为基础,除使用各种类型的杀虫剂之外,病原微生物等天敌越来越广泛的被应用。杀虫剂和病原菌的相互作用可直接影响害虫的防治效果,协同增效或相互拮抗。杀虫剂虽不能杀死所有个体,但通过降低昆虫免疫力使得昆虫感染病原菌的概率得到提高。白僵菌和绿僵菌对硫丹、吡虫啉、虱螨脲等几种杀虫剂均起到明显增效,增效 1.26 ~ 35.8 倍^[34]。研究表明,有机磷类杀虫剂可提高马铃薯象甲的包裹反应率,但杀虫剂和病原菌共同处理后,其包裹率急剧下降,且二者均影响其死亡率,即亚致死剂量杀虫剂在提高昆虫基础免疫能力的同时,降低对病原菌的抗性^[40]。Delpuech 等^[35] 分析包裹能力弱的黑腹果蝇品系被亚致死剂量药剂处理后的免疫反应不产生显著变化的原因,结果表明,杀虫剂阻断黑化免疫反应途径,如杀虫脒能抑制单胺氧化酶的活性,多巴胺浓度不足以改变黑化效率;而包裹能力强的黑腹果蝇品系被处理后免疫反应显著降低。亚致死剂量杀虫剂对不同包裹能力的黑腹果蝇品系的不同表现,对了解寄生物—寄主之间的相互适应和协同进化具有重要意义。

3 结 语

一方面,农业害虫为害给生产带来了巨大的经济损失;另一方面由于人们不合理的使用农药导致环境受到严重破坏,进而影响人类的生存环境。因此,从食品安全、环境保护和农业生产的可持续发展出发,寻找有效的物理防治、农业防治、生物防治等措施,减少农药的使用是未来 IPM 的发展方向。田间施

用杀虫剂除直接杀死大部分害虫个体外,存活个体则造成亚致死效应;此外,随着时间的推移,药效逐渐降低,一些抗性或耐受性较弱的个体也处于药剂亚致死效应胁迫下,亚致死胁迫问题日益凸显。亚致死剂量的杀虫剂可影响昆虫生物学特性,甚至诱导抗药性产生^[41-42]。很多研究表明,许多杀虫剂对害虫具有明显的亚致死作用^[43],包括抑制害虫的生长发育、生殖^[44],各种酶系活性等生理生化指标^[45],种群密度增长^[46]等方面。因此,研究杀虫剂与昆虫免疫反应的相互作用是长期的重要课题。研究杀虫剂亚致死剂量对昆虫的胁迫效应及昆虫对亚致死效应的应激反应,有利于指导害虫防治中化学农药与微生物农药的有机结合使用,优化农业害虫防治中化学药剂与微生物药剂的共同使用方法,协调化学防治与生物防治,为害虫综合治理提供新的思路,对于害虫抗药性治理、降低农药用量具有重要的借鉴意义。

参考文献:

- [1] Shi X, Jiang L, Wang H, et al. Toxicities and sublethal effects of seven neonicotinoid insecticides on survival, growth and reproduction of imidacloprid-resistant cotton aphid, *Aphis gossypii* [J]. Pest Management Science, 2011, 67: 1528 - 1533.
- [2] He Y, Zhao J, Zheng Y, et al. Lethal effect of imidacloprid on the coccinellid predator *Serangium japonicum* and sublethal effects on predator voracity and on functional response to the whitefly *Bemisia tabaci* [J]. Ecotoxicology, 2012, 21: 1291 - 1300.
- [3] Miao J, Du Z B, Wu Y Q, et al. Sub-lethal effects of four neonicotinoid seed treatments on the demography and feeding behavior of the wheat aphid *Sitobion avenae* [J]. Pest Management Science, 2014, 70: 55 - 59.
- [4] Haynes K F. Sublethal effects of neurotoxic insecticides on insect behavior [J]. Annu Rev Entomol, 1988, 33(33): 149 - 168.
- [5] 李国平,封洪强,梁双双,等. 四种杀虫剂亚致死剂量对黑盲蝽发育和繁殖的影响 [J]. 昆虫学报, 2008(12): 1260 - 1264.
- [6] 谢桂英,孙淑君,赵艳芹,等. 亚致死浓度毒死蜱对小麦禾谷缢管蚜生长和繁殖的影响 [J]. 农药学报, 2014(6): 681 - 686.
- [7] 郭圆,刘勇,王小平,等. 攻击和逃跑: 亚致死剂量杀虫剂影响昆虫翅型分化的研究进展 [J]. 华中昆虫研究, 2015, 11: 83 - 90.
- [8] 申君,鲁艳辉,张淑真,等. 亚致死浓度氟氯虫腈对小菜蛾三种解毒酶及 P450 mRNA 表达量的影响 [J]. 应用昆虫学报, 2016, 53(2): 256 - 263.
- [9] 王荫长. 昆虫生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2004.
- [10] Boman H G. Antibacterial peptides: Basic facts and emerging concepts [J]. Journal of Internal Medicine, 2003, 254: 197 - 215.
- [11] Stanley D W. Prostaglandins and other eicosanoids in insects: Biological significance [J]. Annual Review of Entomology, 2006, 51: 25 - 44.
- [12] Strand M R. Insect hemocytes and their role in immunity [M] // Nancy E. Beckage. Insect Immunology. San Diego: Academic Press. 2008.
- [13] 吕鸿声. 昆虫免疫学原理 [M]. 上海: 上海科学技术出版, 2008.
- [14] Lavine M D, Strand M R. Insect hemocytes and their role in immunity [J] // Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2002, 32(10): 1295 - 1309.
- [15] Ribeiro C, Brehélin M. Insect haemocytes: What type of cell is that? [J]. Journal of Insect Physiology, 2006, 52(5): 417 - 429.
- [16] Strand M. The insect cellular immune response [J]. Insect Science, 2008, 15: 1 - 14.
- [17] Stuart L M, Ezekowitz R A. Phagocytosis: elegant complexity [J]. Immunity, 2005, 22: 539 - 550.
- [18] Strochein-Stevenson S L, Foey E, O'Farrell P H, et al. Identification of drosophila gene products required for phagocytosis of *Candida albicans* [J]. PLoS Biology, 2006, 4: 87 - 89.
- [19] Pech L L, Strand M R. Encapsulation of foreign targets by hemocytes of the moth *Pseudoplusia includens* (Lepidoptera: Noctuidae) involves an RGD-dependent cell adhesion mechanism [J]. Journal of Insect Physiology, 1995, 41(6): 481 - 488.
- [20] Levin D M, Breuer L N, S Zhuang, et al. A hemocyte-specific integrin required for hemocytic encapsulation in the tobacco hornworm, *Manduca sexta* [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2005, 35(5): 369 - 380.
- [21] Ratcliffe N A, Gagen S J. Cellular defense reactions of insect hemocytes in vivo: Nodule formation and development in *Galleria mellonella* and *Pieris brassicae* larvae [J], Journal of Invertebrate Pathology, 1976, 28(3): 373 - 382.
- [22] Zibae A, Bandani A R, Talaie-Hassanloue R, et al. Temperature and Ca^{2+} ion as modulators in cellular immunity of the Sunn pest *Eurygaster integriceps* Puton (Heteroptera: Scutelleridae) [J]. Entomological Research, 2009, 39: 364 - 371.
- [23] James R R, Xu J. Mechanisms by which pesticides affect insect immunity [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2012,

- 109: 175 – 182.
- [4] 龚国玢, 陈东. 粘虫血淋巴对两类杀虫剂的生理反应 [J]. 江苏农业学报, 1995(2): 40 – 43.
- [5] 王丹丹. 稻田几种常用杀虫剂对拟水狼蛛的亚致死效应 [D]. 扬州: 扬州大学, 2012.
- [6] Hiromori H, J Nishigaki. Factor analysis of synergistic effect between the entomopathogenic fungus *Metarhiziumanisopliae* and synthetic insecticides [J]. Applied Entomology and Zoology, 2001, 36(2): 231 – 236.
- [7] Dubovskiy I M, Yaroslavl'tseva O N, Kryukov V Yu, et al. An increase in the immune system activity of the wax moth *Galleria mellonella* and of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* under effect of organophosphorus insecticide [J]. Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology, 2013, 49(6): 592 – 596.
- [8] Ishaaya I, Casida J. Dietary T H. 6040 alters composition and enzyme activity of housefly larval cuticle [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 1974, 4: 484 – 490.
- [9] Luo W C, Gao X X, Yu T C, et al. Inhibiting effect of quercetin on the activity of phenoloxidase in *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Acta Entomologica Sinica, 2005, 48: 36 – 41.
- [10] Nasr H M, Badway M E I, Rabea E I. Toxicity and biochemical study of two insect growth regulators, buprofezin and pyriproxyfen, on cotton leafworm *Spodoptera littoralis* [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2010, 98: 198 – 205.
- [11] Dubovskiy I M, Rantala M J, Glupov V V. The Effects of Dietary Nickel on the Detoxification Enzymes, Innate Immunity and Resistance to the Fungus *Beauveria bassiana* in the Larvae of the Greater Wax Moth *Galleria mellonella* [J]. Chemosphere, 2011, 85: 92 – 96.
- [12] Rantala M J, Vainikka A, Kortet R. The role of juvenile hormone in immune function and pheromone production trade-offs: a test of the immunocompetence handicap principle [J]. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 2003, 270: 2257 – 2261.
- [13] Ma Z, Han X, Feng J, et al. Effects of terpinen-4-ol on four metabolic enzymes and polyphenol oxidase (PPO) in *Mythimna separata* Walker [J]. Agricultural Sciences China, 2008(7): 726 – 730.
- [14] Zibae A, Bandani A R, Effects of *Artemisia annua* L. (Asteraceae) on the digestive enzymatic profiles and the cellular immune reactions of the Sunn pest, *Eurygaster integriceps* (Heteroptera: Scutellaridae), against *Beauveria bassiana* [J]. Bulletin of Entomological Research, 2010, 100: 185 – 196.
- [15] Delpuech J M, Frey F, Carton Y. Action of insecticides on the cellular immune reaction of *Drosophila melanogaster* against the parasitoid *Leptopilina boulardi* [J]. Environmental Toxicology & Chemistry, 1996, 15(12): 2267 – 2271.
- [16] Simon J Yu, The toxicology and biochemistry of insecticides [M]. Florida: CRC Press, 2008.
- [17] George P J E, Ambrose D P. Impact of Insecticides on the Hemogram of *Rhynocoris kumarii* Ambrose and Livingstone (Hem., Reduviidae) [J]. Journal of Applied Entomology, 2004, 128: 600 – 604.
- [18] Di Prisco G, Cavaliere V, Annoscia D, et al. Neonicotinoid clothianidin adversely affects insect immunity and promotes replication of a viral pathogen in honey bees. [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(46): 18466 – 18471.
- [19] Purwar J P, Sachan G C. Synergistic effect of entomogenous fungi on some insecticides against Bihar hairy caterpillar *Spilarctia obliqua*, (Lepidoptera: Arctiidae) [J]. Microbiological Research, 2006, 161(1): 38 – 42.
- [20] Dubovskiy I M, Kryukov V Y, Benkovskaya G V, et al. Activity of the detoxificative enzyme system and encapsulation rate in the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Say) larvae under organophosphorus insecticide treatment and entomopathogenic fungus *Metarhiziumanisopliae* (Metsch.) [J]. Euroasian Entomological Journal, 2010, 9(4): 577 – 582.
- [21] 任龙. 棉铃虫对甲氧虫酰肼抗性机理及亚致死效应研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2013.
- [22] 简霜泉. 毒死蜱亚致死剂量对四种昆虫抗性相关酶活性影响的研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2009.
- [23] 马凤娟, 李永丹, 高希武. 氟氯虫脲亚致死剂量对甜菜夜蛾生长发育和繁殖力的影响 [J]. 应用昆虫学报, 2012, 49(2): 428 – 433.
- [24] 韩文素, 任承才, 闫海燕, 等. 氟氯虫脲对小菜蛾阿维菌素抗性和敏感种群的亚致死效应 [J]. 昆虫学报, 2012, 55(6): 694 – 702.
- [25] 高君晓, 梁沛, 宋敦伦, 等. 高效氯氟菊酯亚致死剂量对大豆蚜实验种群的影响 [J]. 植物保护学报, 2008, 35(4): 379 – 380.

- [65] 张万国,胡晋红,蔡溱,等. 桑黄抗大鼠肝纤维化与抗脂质过氧化 [J]. 中成药,2002,24(4):281-283.
- [66] 张万国,胡晋红,蔡溱,等. 桑黄抗大鼠肝纤维化作用实验研究 [J]. 中医药学刊,2001,19(5):518-519.
- [67] Ajith T A, Janrdhanan K K. Antioxidant and antihepatotoxic activities of *Phellinus rimosus*(Berk) Pilat [J]. J. Ethnopharm, 2002, 81 (3): 387-391.
- [68] 朱欣婷,侯玉群,念秘密,等. 裂蹄木层孔菌多糖的提取工艺及抗氧化活性研究 [J]. 天然产物研究与开发,2016,28(5):761-765.

Research Advances in Chemical Constituents and Bioactivity of *Phellinus* spp.

LI Ran^{1,2}, MA Qingyun¹, KONG Fandong¹, XIE Qingyi¹, DIN Qiong², ZHAO Youxing¹

(1. Key Laboratory of Biology and Genetic Resources of Tropical Crops, Ministry of Agriculture, Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China;

2. Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China)

Abstract: Chemical constituents isolated from *Phellinus* spp. mainly included terpenes, steroids, flavonoids, phenols, oxole and polysaccharides, and these constituents possessed comprehensive biological activity such as anti-tumor, immune regulation, blood sugar-lowering, anti-inflammatory effect, hepatoprotective effect and antioxidant. The chemical constituents and biological activity of *Phellinus* spp. were reviewed to provide a reference for the development of high-value products and innovative use of *Phellinus* resources.

Keywords: *Phellinus*; chemical constituents; biological activity; research advances

(上接第 487 页)

Research Advances on Sub-lethal Dose of Insecticides and Insect Immune Response

LIN Zhufeng, JI Xuncong, LIANGYanpo, ZHAO Haiyan, CHEN Haiyan

(1. Plant Protection Institute, Hainan Academy of Agricultural Sciences, Hainan Key Laboratory for Control of Plant Diseases and Insect Pests, Haikou, Hainan 571100, China 2. College of Plant Science & Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, china)

Abstract: Insect immunity is a defense response against attack of exogenous pathogens or other adverse stimulation. The insect immune system is comprised of humoral immunity and cellular immunity. Both of the immunities act co-operatively in response to attack of exogenous pathogens such as bacteria, nematodes, virus, parasitic wasp eggs, etc. These immunity responses can be influenced obviously by sublethal exposure to insecticides. The effect of sub-lethal dosage of insecticides on insect immune response was reviewed to have a good understanding of sublethal effect of insecticides, and the synergistic effects of combined application of sublethal dose of insecticides and mycopathogenes on pest insects. This review may provide a reference for combined application of chemical insecticides and bio-insecticides in integrated pest management.

Keywords: Sub-lethal dosage; insecticide; immunity response