

牛蒡 L1-2组分对桔全爪螨的毒性和几种代谢酶的作用

胡军华^{1,*}, 马丽娜^{1,2}, 冉春¹, 李鸿筠¹, 姚廷山¹, 刘浩强¹, 雷慧德¹

(1. 中国农业科学院柑桔研究所柑橘学国家重点实验室, 重庆 400712; 2. 西南大学植物保护学院, 重庆 400716)

摘要:【目的】探讨杀螨植物牛蒡 *Arctium lappa* L. 提取物中主要杀螨成分 L1-2的杀螨作用机理。【方法】采用叶片浸渍法处理桔全爪螨 *Panonychus citri* 雌成螨后, 测定了静止期、兴奋期、痉挛期、麻痹期、复苏和死亡期 5个中毒阶段试虫体内几种代谢酶的活性。【结果】L1-2组分在静止期和复苏期对羧酸酯酶 (carboxylesterase, CarE) 具有一定的抑制作用, 在其他时期均激活 CarE 活性。除了静止期外, 在其他时期均能激活乙酰胆碱酯酶 (acetylcholinesterase, AChE) 和谷胱甘肽转移酶 (glutathione S-transferases, GSTs) 的活性, 在痉挛期和麻痹期活性增强, 随后在麻痹期和复苏期降低。【结论】L1-2组分对 CarE 的抑制与其毒杀活性有关, 而中毒试虫的复苏可能与 AChE 和 GSTs 有关。该组分可在较长时期内影响桔全爪螨的神经传导及消化和生殖系统, 具有潜在的应用研究价值。

关键词: 桔全爪螨; 牛蒡; 杀螨机理; 代谢酶; 杀螨活性

中图分类号: Q965.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2010)04-0405-06

Toxicity of L1-2 fraction of *Arctium lappa* against *Panonychus citri* (McGregor) (Acaridae Tetranychidae) and its effects on several metabolic enzymes

HU JunHua^{1,*}, MA LiNa^{1,2}, RAN Chun¹, LI HongJun¹, YAO Ting-Shan¹, LIU Hao-Qiang¹, LEI HuiDe¹ (1. Citrus Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences National Engineering Research Center for Citrus, Chongqing 400712, China; 2. College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400716, China)

Abstract 【Objective】To study the acaricidal mechanism of the fraction L1-2, the main acaricidal component in the extracts of *Arctium lappa* L. 【Methods】The female *Panonychus citri* (McGregor) adults were treated by the fraction L1-2 with contact application. The activities of carboxylesterase (CarE), acetylcholinesterase (AChE) and glutathione S-transferases (GSTs) in mites were determined at all poisoning stages. 【Results】The CarE activity was inhibited at the stillness stage and the recovery stage, but was induced at the other stages. The activities of AChE and GSTs were induced at all poisoning stages but the stillness stage, and strongly enhanced at the convulsion stage and the paralysis stage, then gradually recovered at the paralysis stage and the recovery stage. 【Conclusions】The CarE activity is related with toxicity of the fraction L1-2 against the female *P. citri* adults, but the recovery of poisoned mites is probably due to the GSTs and AChE activities induced. L1-2 fraction can affect not only the nerve transition but also the digestive and reproductive system of mites in a long time, so it has potential value in acaricidal research and development.

Key words *Panonychus citri*; *Arctium lappa*; acaricidal mechanism; metabolic enzymes; acaricidal activity

L1-2组分是从牛蒡 *Arctium lappa* L. 提取物中分离得到的一个组分。气相色谱-质谱法 (gas chromatography-mass spectrography, GC-MS) 分析表明, L1-2组分中含有十六碳烷酸甲酯、十八碳烷

基金项目: 公益基金项目 (nyhyzx07-057); 国家科技支撑计划项目 (2008BAD92B08-5-5)

作者简介: 胡军华, 女, 1971年生, 新疆石河子人, 博士, 副研究员, 主要从事植物源农药的研究和开发

* 通讯作者 Corresponding author: E-mail: dhjh@yahoo.com.cn

收稿日期 Received 2009-09-18 接受日期 Accepted 2010-02-18

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

酸甲酯、三十碳烷酸甲酯、三十一碳烷酸甲酯、十八碳二烯酸甲酯等 9 种主要成分, 总含量达到 85.32%, 还有少量醛类、烯醇、烯烃类物质(数据另文发表)。已有研究表明, 牛蒡中的十六碳烷酸甲酯等脂肪酸的营养价值可与大豆油和核桃油媲美, 是良好的保健食用油, 作为植物源杀螨剂的来源较安全(刘军海等, 2000)。脂肪酸成分结构相对简单, 比较容易进行人工合成, 且植物挥发油在作为单体物质杀螨的同时, 可以与化学农药混用提高防效(朱彩云, 2006), 对其进行深入研究有望开发出新型的植物源杀螨剂。

目前, 关于脂肪酸杀螨活性的研究较少, 其杀螨机理尚不明确。羧酸酯酶、谷胱甘肽转移酶、乙酰胆碱酯酶是昆虫体内重要的代谢解毒酶。这些酶参与了各种外源毒物的代谢, 如水解、氧化、还原、轭合等, 其酶活力的高低可作为桔全爪螨对杀螨成分敏感性的指标。为了进一步探讨以脂肪酸为主要成分的 L1-2 组分的杀螨机理, 本研究以桔全爪螨雌成螨为试虫, 就 L1-2 组分对桔全爪螨的毒杀症状及对几种酶的活性进行研究, 为明确该组分的杀螨机理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试药剂

L1-2 组分: 中药材牛蒡, 烘干粉碎。取中草药植物加入 5 倍量的无水乙醇, 60℃超声提取 3 次, 每次 30 min, 滤液合并, 减压浓缩得乙醇提取物, 用石油醚脱脂, 氯仿、乙酸乙酯依次萃取, 减压浓缩得萃取物。用氯仿: 甲醇 = 1: 1~9: 1(v:v) 为洗脱剂, 硅胶柱层析得到 L1-2 组分。

15% 哒螨灵乳油(山东淄博新华化工股份有限公司)。

1.2 供试昆虫

桔全爪螨由中国农业科学院柑桔研究所植物保护课题组养虫室($25 \pm 1^\circ\text{C}$, RH 85%, 光周期 12L: 12D) 提供。选择个体大小和龄期一致、健康、活泼的雌成螨作为供试螨。

1.3 触杀活性测定方法

叶片残毒法参照孟和生(2002)的方法进行。取直径为 9 cm 的培养皿铺上 0.7 cm 厚的海绵、海绵上铺直径略小于海绵的滤纸, 直径逐渐减小, 加水至滤纸, 制成梯级水隔离台。摘取完整、生长旺

盛的柑桔叶片, 浸水洗净, 垂直于叶脉剪成宽约 1 cm 的平整片段, 叶面向下置于滤纸隔离台上, 用零号毛笔挑取体色鲜艳、健康活泼的雌成螨, 转移到柑桔叶片上, 每片叶 30 头, 待螨体稳定后, 剔除死亡和受伤个体, 将带螨叶片在稀释成系列浓度的药液中浸渍 5 s 后取出, 吸去多余药液。每一浓度重复 3 次, 清水作对照。24 h 后镜检死亡及存活个体。用毛笔轻触螨体, 以螨足不动者为死亡。试虫死亡率用 Abbott 公式校正, 邓肯氏方差分析检验, 最小二乘法计算毒力回归方程、致死中浓度(LC_{50})、 LC_{50} 值的 95% 置信限等。

1.4 致毒症状观察

结合触杀毒力测定, 观察记录试虫在不同药剂剂量处理下的中毒症状, 并对试虫 LC_{50} 剂量处理下的中毒症状进行描述。

1.5 代谢酶活性测定方法

1.5.1 试虫处理方法: 以 0.002 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ (丙酮稀释) 剂量的 L1-2 组分触杀处理试虫, 分别取对照、兴奋期(5~7 h)、痉挛期(7~14 h)、麻痹期(14~18 h)、复苏期(18~24 h) 和死亡期(18~24 h) 等各时期的试虫于低温冷冻冰箱中冷冻保存。对照试虫以等量的丙酮触杀处理。

1.5.2 羧酸酯酶活性测定: 每次取试虫 100 头, 以 PBS 缓冲液(0.04 mol/L, pH 7.0) 冰浴匀浆, 4℃, 10 000 g 冷冻离心 10 min, 上清液即为酶原。酶活性测定参照 Han(1998) 的方法进行。以 α-乙酸萘酚溶液作为底物, 底物溶液中加入毒扁豆碱, 蛋白质含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 法(Bradford, 1976)。以每毫克蛋白每 30 min 催化水解底物的量表示酶的比活力。每处理重复 3 次。

1.5.3 GSTs 活性测定: 每次取试虫 25 头, 加入 Tris-HCl 冰浴匀浆(0.05 mol/L, pH 7.5)。所得匀浆液于 10 000 g 冷冻离心 5 min, 上清液为待测酶液。酶活力测定参照罗万春和张强(2003) 的方法进行。以每毫克蛋白每分钟催化水解底物的量表示酶的比活力。活性计算方法参见杨秀清等(2001)。每处理重复 3 次。

1.5.4 乙酰胆碱酯酶活性测定: 分别取试虫 30 头, 加入 PBS 缓冲液(0.1 mol/L, pH 7.0) 冰浴匀浆。所得匀浆液于 10 000 g 下冷冻离心 15 min, 上清液即为待测酶液。酶活力测定参照何玉仙(2003) 的方法进行。以每毫克蛋白每分钟催化水解底物的量表示酶的比活力。每处理重复 3 次。

2 结果与分析

2.1 牛蒡 L1-2组分对桔全爪螨的触杀毒力

触杀毒力测定结果(表 1)表明, L1-2组分对试虫表现出较强的触杀活性, LC₅₀值为 0.0025 g/L, 明显好于 1% 哒螨灵乳油。

表 1 牛蒡 L1-2组分对桔全爪螨雌成螨的触杀毒力(24 h)

Table 1 Contact activity of the fraction L1-2 from *Arctium lappa* against female *Panonychus citri* adults (24 h)

供试药剂	毒力回归方程	LC ₅₀ (95% CL)
Pharmacy	Toxicity regression line	(g/L)
L1-2 组分 Fraction L1-2	y = 3.5481 + 1.7817x	0.0025 (0.0014–0.0025)
1% 哒螨灵乳油 1% Pyridaben EC	y = 8.5267 + 1.3972x	0.0299 (0.0266–0.0332)

2.2 L1-2组分对桔全爪螨的致毒症状

结合叶片浸渍法, 观察了试虫在 LC₅₀剂量处理下的中毒症状。结果表明, 在各剂量处理下, 试虫中毒症状有快慢差异, 但中毒过程及症状基本一致。试虫在 LC₅₀剂量处理下的中毒症状大致可分为以下几个阶段:

静止期(0~5 h): 螨体静止, 无明显反应;

兴奋期(5~7 h): 运动不停, 步态失调, 站立不稳; 螨体膨胀, 大部分从暗红色变为鲜红色。

痉挛期(7~14 h): 过度兴奋, 螨体翻倒, 八足交错摆动; 螨体向一侧倾斜, 足痉挛; 停止颤抖, 全足抽搐; 少数扩散逃逸; 排泄物极少, 呈黑色; 产卵量急剧下降; 螨体颜色鲜亮。

麻痹期(14~18 h): 螨体静止不动, 身体开始萎缩;

复苏期(18~24 h): 虫体逐渐趋向静止, 轻微触动虫足略微摆动;

死亡期(18~24 h): 螨体逐渐收缩至死亡。

从上述的症状, 可初步推测牛蒡 L1-2组分具有胃毒、忌避、抑制生长发育、抑制繁殖等作用。其作用机制可能有两种:(1)影响神经传导;(2)影响消化、生殖系统。

2.3 L1-2组分对桔全爪螨羧酸酯酶(CarE)活性的影响

L1-2组分对桔全爪螨的羧酸酯酶的影响见表 2。结果表明, CarE 的活性表现为先增强而后又减弱的趋势。在兴奋期内, CarE 活性开始增强, 比

活力为对照的 1.09。在痉挛期、麻痹期 CarE 处理组的比活力显著高于对照组, 分别为对照的 1.32 和 1.64, 表明 L1-2组分对螨体具有某种作用, 促进了 CarE 酶活力的持续增加, 导致解毒作用的增强。在复苏期, 处理组酶活力与对照组的比值为 0.66, 呈下降趋势, 酶活性受到抑制, 可能是造成试虫死亡的原因之一。

表 2 L1-2组分处理后桔全爪螨雌成螨羧酸酯酶活性的变化

Table 2 Changes of CarE activities in female *Panonychus citri* adults after treatment with the fraction L1-2 from *Arctium lappa*

中毒期 Poisoning stage	处理组酶比活力 Specific activity [mmol/(μg protein·30 min)]	比值 Ratio
对照 CK	0.7008 ± 0.0011 b	1
静止期 Stillness stage	0.5362 ± 0.0318 c	0.76
兴奋期 Excitation stage	0.5677 ± 0.0233 c	1.09
痉挛期 Convulsion stage	0.6184 ± 0.0432 b	1.32
麻痹期 Paralysis stage	1.0010 ± 0.0223 a	1.64
复苏期 Recovery stage	0.3664 ± 0.0467 d	0.66

表中数据为 3 次重复的平均值 ± 标准误差; 表中同一列数据后标有不同小写字母者表示经 Duncan 氏新复极差测验, 其在 0.05 水平上差异显著; 比值 = 处理酶活力 / 对照酶活力; 下同。Data are given as mean ± SE from 3 replications and data in a column with different small letters are significantly different at the 0.05 level by Duncan's multiple range test. Ratio = Enzyme activity of treatment/Enzyme activity of CK. The same below.

2.4 L1-2组分对桔全爪螨 GSTs 活性的影响

L1-2组分对桔全爪螨谷胱甘肽 S-转移酶的影响见表 3。结果表明, 在痉挛期(8~14 h)内, 处理组的酶活性有一个先抑制后激活的过程, 与对照组的比值最高达到 3.28。在麻痹期、复苏期酶活又一次受到抑制, 下降至兴奋期水平。L1-2组分处理桔全爪螨后的 24 h 中, 处理组的谷胱甘肽-S-转移酶的活性明显高于对照组, 这表明 L1-2组分对螨体具有较强的毒杀作用, 促使 GSTs 活性不断被激活, 供试螨的中毒、复苏与 GSTs 的活性变化有密切关系。

2.5 L1-2组分对桔全爪螨 AChE 活性的影响

L1-2组分对桔全爪螨的乙酰胆碱酯酶的影响见表 4。结果表明, L1-2组分处理 24 h 中, 处理组 AChE 活力变化趋势与对照组大致相同, 酶的活性明显高于对照组, 与对照的比值最高为 5.02, 这表明 L1-2组分对螨体神经系统具有很强的毒性, 作用方式类似于神经毒剂。痉挛期酶活逐渐下降,

麻痹期、复苏期趋于一致，但始终高于对照，说明解毒过程仍在持续，推测 L1-2 组分对螨体 AChE 酶亲和力较强，与乙酰胆碱争夺底物，从而引起持续神经冲动。L1-2组分对桔全爪螨 AChE 有强烈的激活作用，作用时间较长。

表 3 桔全爪螨雌成螨经 L1-2组分处理后 GSTs活性的变化

Table 3 Changes of GSTs activities in female *Panonychus citri* adults after treatment with the fraction L1-2 from *Arctium lappa*

中毒期 Poisoning stage	处理组酶比活力 Specific activity	比值 Ratio
	[mmol/(μg protein·min)]	
对照 CK	0.5561±0.0024 b	1
静止期 Stillness stage	0.5561±0.0674 b	1
兴奋期 Excitation stage	0.6453±0.0457 a	1.49
痉挛期 Convulsion stage	0.4713±0.3545 c	1.27
麻痹期 Paralysis stage	0.6268±0.0224 a	3.28
复苏期 Recovery stage	0.4824±0.0216 c	1.57

表 4 桔全爪螨雌成螨经 L1-2组分处理后 AChE活性的变化

Table 4 Changes of AChE activities in female *Panonychus citri* adults after treatment with the fraction L1-2 from *Arctium lappa*

中毒期 Poisoning stage	处理组酶比活力 Specific activity	比值 Ratio
	[mmol/(μg protein·min)]	
对照 CK	0.1409±0.0012 f	1
静止期 Stillness stage	0.2954±0.0344 e	2.11
兴奋期 Excitation stage	0.4458±0.0227 b	1.03
痉挛期 Convulsion stage	0.6235±0.3545 a	5.02
麻痹期 Paralysis stage	0.3600±0.0134 c	2.47
复苏期 Recovery stage	0.3231±0.0226 d	2.63

3 讨论

3.1 L1-2组分的致毒症状及致毒机理探讨

桔全爪螨被 L1-2组分处理后，其兴奋期在处理后的 5 h 即出现，反应较快。一般迅速的中毒症状大都为药剂对神经中枢作用的结果，神经一旦被阻断或干扰，机体就会迅速作出反应，因而以极快的速度表现出中毒症状（陈根强等， 2004）。Kin 等（2003a）用 *Eugenia caryophyllata* 花挥发油中主要成分 acetyl eugenol、β-caryophyllene、eugenol、α-humulene 及其同系物（isoeugenol、methyl eugenol）处理腐食酪螨 *Typhagush putrescentiae* 后观察其中毒症状，发现虫体的中毒死亡症状都表现为前足向前

伸展，虫体不翻转，与报道过的螨类中毒死亡症状类似（Kwon and Ahn, 2002; Kin et al., 2003b），并推测可能为神经系统中毒引起的运动不协调所致。本试验中橘全爪螨也表现出相似的症状，初步推断 L1-2组分对螨体的影响与神经活动有关。在麻痹期内，有些供试螨身体开始萎缩，最终缓慢死亡；而螨体未萎缩的最终恢复正常。表明 L1-2 组分还可导致供试螨代谢失调，体表失水，是否为供试螨致死的原因，还需进行深入研究。

3.2 L1-2组分对 3种代谢酶的作用机理探讨

羧酸酯酶是许多昆虫（螨）的水解酶之一，可通过水解酯键和与杀虫剂活性部位结合，减少与 AChE 的结合量来解除有机磷杀虫剂中毒（曹挥等，2007a）。很多外源物质可对此酶的活性产生影响，唐培安等报道甲酸乙酯对米象的羧酸酯酶的活性表现为先抑制后激活（唐培安等，2007）。L1-2组分主要成分也为酯类物质，对 CaE 的作用规律却表现为先激活再抑制，可能含有的有毒单体成分引发螨体的 CaE 解毒应激反应，CaE 的表达加快和分泌量增加。但其解毒作用是否源于组分所含的酯键与羧酸酯酶结合，改变了酯酶的结构，引起酯酶与底物亲和力下降，导致试虫最终中毒死亡仍有待进一步论证。

乙酰胆碱酯酶是大多数神经毒剂农药的作用靶标。主要作用是催化昆虫中枢神经系统传导物乙酰胆碱（Ach）的水解，其活性受到抑制，势必会引起昆虫神经传导的异常反应，直至最终阻断突触传递，使昆虫死亡（曹挥等，2007b）。已有研究表明，某些植物提取成分可降低其对昆虫的解毒能力，如拟除虫菊酯有机磷及烟碱类神经毒剂处理粘虫后，几分钟内试虫出现中毒症状，并很快进入麻痹期（马志卿等，2004）。L1-2组分作用于桔全爪螨后，AChE 的活性随时间的变化在痉挛期增至最高，随即逐渐降低，可能是由于 L1-2组分是一个多单体混合组分，某些单体刺激了桔全爪螨体内的 Ach 量增加，神经冲动不断加剧，加速 AChE 的分解，比活力急剧升高；同时还有某些单体成分作用于 AChE 本身，引起 AChE 与 Ach 的亲和力的下降。ACh 作为神经传递介质含量显著升高（张静等，2007），影响甚至最终阻断神经冲动的传导，表现出过度兴奋、全足痉挛等兴奋性神经毒剂的症状，进而麻痹死亡。

谷胱甘肽 S转移酶是昆虫对杀虫剂重要的代谢酶之一，GSTs 并不直接代谢杀虫物质，而是通

过代谢杀虫物质诱导的脂类代谢产物而起作用, 进而保护组织免受氧化损伤, 或者通过螯合机制与杀虫物质分子结合而起主动保护作用 (Ranson *et al.*, 1997; Sun *et al.*, 2001)。GSTs在杀虫剂的代谢作用中, 既能被抑制, 也可被另一些物质所诱导(吕敏等, 2003)。植物次生物质对昆虫的毒杀作用或昆虫对植物的抗生性即与 GSTs的抑制和诱导有关, 如芸香甙可激活谷胱甘肽-S转移酶的活性(董向丽等, 1998), 松油烯-4醇可抑制 GSTs的活性(马志卿等, 2008)。研究表明, L1-2组分对该酶系具有较强的激活作用, 麻痹期的比活力是对照的3.28倍, 可能是由于L1-2组分中含有大量的不饱和脂肪酸类物质, 与底物CDNB竞争GSH的结合活性, 或者与GSTs直接进行螯合作用, 激发了桔全爪螨体内的GSTs的解毒作用。但GSTs的解毒机制较为复杂, 害螨中毒复苏期GSTs的比活力与静止期相比无明显差异, 该酶系是否与解毒过程有关还有必要进一步研究。

3.3 L1-2组分有望开发为新型的植物源杀螨剂

与大多数杀螨植物一样, 对活性组分的开发有3条路径: (1)用植物提取物的粗制品直接防治害虫; (2)明确单一活性成分的化学结构, 通过化学模拟合成, 最终应用工业合成品防治害虫; (3)将已确定活性成分的化学结构作为先导化合物进行开发。本研究发现, L1-2组分可明显抑制羧酸酯酶的活性。如果对L1-2组分进行进一步的分离、纯化, 鉴定有效成分的化学结构, 可通过化学合成途径或作为先导化合物开发新型高效的植物源杀螨剂。

参考文献 (References)

- Bradford MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein binding. *Anal Biochem*, 72: 248–254.
- Cao H, Wang YN, Lin SQ, Zhao LI, Lu P, Yu TQ, Shi GL, 2007a. Effects of the chloroform extracts of *Kodzia scoparia* to several enzymes in *Tetranychus viennensis*. *Scientia Silvae Sinicae*, 43(2): 68–72. [曹挥, 王有年, 刘素琪, 赵莉蘭, 路萍, 于同泉, 师光禄, 2007a 地肤提取物对山楂叶螨体内几种酶活性的影响. 林业科学, 43(2): 68–72]
- Cao H, Wang YN, Zhang TQ, Zhao LI, Lin SQ, Shi GL, 2007b. A carcidal actions of *Wikstroemia chamedaphne* against *Tetranychus viennensis*. *Scientia Silvae Sinicae*, 43(8): 65–70. [曹挥, 王有年, 张铁强, 赵莉蘭, 刘素琪, 师光禄, 2007b. 河朔荛花对山楂叶螨作用机制的初步研究. 林业科学, 43(8): 65–70]
- Chen GQ, Feng JT, Ma ZQ, Zhang X, 2004. Fumigation effect and symptom of terpinen-4-ol against several insects. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry (Natural Science Edition)*, 32(7): 50–53. [陈根强, 冯俊涛, 马志卿, 张兴, 2004. 松油烯-4醇对几种昆虫的熏蒸毒力及其致毒症状. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 32(7): 50–53]
- Dong XL, Gao XW, Zheng BZ, 1998. Effect of plant allelochemicals on the glutathione S-transferase and acetylcholinesterase in *H. elicoverpa armigera*. *Acta Phytophylactica Sinica*, 25(1): 72–78. [董向丽, 高希武, 郑炳宗, 1998. 植物次生物质对棉铃虫谷胱甘肽-S转移酶和乙酰胆碱酯酶的影响. 植物保护学报, 25(1): 72–78]
- Han ZJ, Moores GD, Denholm I, 1998. Association between biochemical markers and insecticide in the cotton aphid *Aphis gossypii* Glover. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 62: 164–171.
- He YX, Wang CF, Chen F, Yang XJ, Wang QY, 2003. Effect of insecticides on esterase activity in beet armyworm (*Spodoptera exigua*). *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 25(6): 896–899. [何玉仙, 王长方, 陈锋, 杨秀娟, 翁启勇, 2003. 杀虫剂处理对甜菜夜蛾幼虫体内酶活性的影响. 江西农业大学学报, 25(6): 896–899]
- Kim EH, Kim HK, Choi DH, Ahn YJ, 2003a. A carcidal activity of clove bud oil against *Tyrophagus putrescentiae* (Acaridae). *Appl Entomol Zool*, 38(2): 261–266.
- Kim HK, Kim JR, Ahn YJ, 2003b. A carcidal activity of cinnamaldehyde and its congeners against *Tyrophagus putrescentiae* (Acaridae). *Journal of Stored Products Research*, 40(1): 55–63.
- Kwon JH, Ahn YJ, 2002. A carcidal activity of butylidenephthalide identified in *Cnidium officinale* rhizome against *Dermatophagoides farinae* and *Dermatophagoides pteronyssinus* (Acaridae Pyroglyphidae). *J. Agric Food Chem*, 50(16): 4479–4483.
- Liu J, Cui QX, Cheng S, 2000. Studies on the physical-chemical properties and fatty acid composition of kappa seed oil. *China Oils and Fats*, 25(2): 51–52. [刘军海, 崔庆新, 程霜, 2000. 牛蒡籽油理化特性及脂肪酸组成的研究. 中国油脂, 25(2): 51–52]
- Lu M, Liu HX, Wu WJ, 2003. The relationship between glutathione S-transferases and insect resistance. *Entomological Knowledge*, 40(3): 204–207. [吕敏, 刘惠霞, 吴文君, 2003. 谷胱甘肽-S转移酶与昆虫抗药性的关系. 昆虫知识, 40(3): 204–207]
- Luo WC, Zhang Q, 2003. The effects of *Sophora alopecuroides* alkaloids on metabolic esterases of the diamond-back moth. *Acta Entomologica Sinica*, 46(1): 122–125. [罗万春, 张强, 2003. 苦豆子生物碱对小菜蛾体内部部分杀虫剂代谢酶活性的影响. 昆虫学报, 46(1): 122–125]
- Ma ZQ, Han XI, Feng JT, Li GZ, Zhang X, 2008. Effects of terpinen-4-ol on 4 kinds of metabolizing enzymes and PPO in *Mythimna separata* Walker. *Scientia Agricultura Sinica*, 41(2): 437–442. [马志卿, 韩秀玲, 冯俊涛, 李广泽, 张兴, 2008. 松油烯-4醇对粘虫几种代谢酶及酚氧化酶的影响. 中国农业科学, 41(2): 437–442]
- Ma ZQ, Yan RL, Chen GQ, Li XM, Zhang X, 2004. Effect of terpinen-4-ol on the activities of endogenous enzymes of protective system in armyworm (*Mythimna separata* Walker). *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry*, 32(7): 50–53. [马志卿, 严锐, 陈根强, 李晓明, 张兴, 2004. 松油烯-4-醇对粘虫体内保护酶系活性的影响. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 32(7): 50–53]

- Tech University of Agriculture and Forestry (Natural Science Edition), 32(10): 85–88. [马志卿, 颜瑞莉, 陈根强, 李喜梅, 张兴, 2004. 松油烯-4醇对粘虫体内保护酶活力的影响. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 32(10): 85–88]
- Meng HS, 2002. Effects of two bioassay methods on toxicity of acaricides. *Plant Protection*, 28(3): 49–51. [孟和生, 2002. 两种生物方法对杀螨剂毒力测定结果的影响比较. 植物保护, 28(3): 49–51]
- Ranson H, Prapanthadara L, Hemingway J, 1997. Cloning and characterization of two glutathione S-transferases from a DDT-resistant strain of *Anopheles gambiae*. *Biochemical Journal*, 324(1): 97–98.
- Sun Y, Savanenin A, Reddy PH, Liu YF, 2001. Polyglutamine-expanded huntingtin promotes sensitization of N-methyl-D-aspartate receptors via post-synaptic density 95. *Journal of Biological Chemistry*, 276(27): 24713–24718.
- Tang PA, Deng YX, Wang JJ, 2007. Effects of ethyl formate on acetylcholinesterase and carboxylesterase in *Sitophilus oryzae*. *Plant Protection*, 33(1): 44–47. [唐培安, 邓永学, 王进军, 2007. 甲酸乙酯对米象乙酰胆碱酯酶和羧酸酯酶的影响. 植物保护, 33(1): 44–47]
- Yang XQ, Gao XW, Zheng BZ, 2001. Comparison of the activity of the enzymes related to insecticide resistance in *Trialeurodes vaporariorum* and *Bemisia tabaci*. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 12(3): 38–43. [杨秀清, 高希武, 郑炳宗, 2001. 烟粉虱与温室白粉虱羧酸酯酶、谷胱甘肽转移酶和乙酰胆碱酯酶性质的比较研究. 农药学学报, 12(3): 38–43]
- Zhang J, Feng G, Ma ZQ, Feng JT, Zhang X, 2007. Toxicity of sarisan against *Mythimna separata* Walker and its effects on AChE and ATPases. *Acta Entomologica Sinica*, 50(6): 574–577. [张静, 冯岗, 马志卿, 冯俊涛, 张兴, 2007. 细辛醚对粘虫幼虫的毒力及几种重要酶系的影响. 昆虫学报, 50(6): 574–577]
- Zhu CY, 2006. Studies on the Preparation of Plant Oil Based Acaricide MSc Thesis, South China Agricultural University, Guangzhou. 5. [朱彩云, 2006. 植物油基杀螨剂的研究. 广州: 华南农业大学硕士学位论文. 5]

(责任编辑: 赵利辉)