

5-氨基乙酰丙酸对中华稻蝗 (*Oxya chinensis*) 的杀虫活性及对 3 种酶活性的影响

阴 琨, 马恩波, 薛春荣, 吴海花, 郭亚平, 张建珍

(山西大学生命科学与技术学院, 太原 030006)

摘要: 【目的】研究 5-氨基乙酰丙酸 (5-aminolevulinic acid, ALA) 对中华稻蝗 (*Oxya chinensis*) 的杀虫活性及对 3 种酶活性的影响。【方法】以中华稻蝗 4 龄若虫为试验材料, 用不同剂量的 ALA (A1: 250 mmol·L⁻¹; A2: 450 mmol·L⁻¹; A3: 750 mmol·L⁻¹; A4: 1 000 mmol·L⁻¹) 处理中华稻蝗, 观察其对中华稻蝗的毒性效应和对其体内乙酰胆碱酯酶 (AChE)、谷胱甘肽 *S*-转移酶 (GSTs) 和谷胱甘肽过氧化物酶 (GPx) 活性的影响。【结果】不同剂量 ALA 处理组中华稻蝗死亡率依处理剂量呈现上升趋势, 高浓度处理组 A3、A4 的死亡率分别达到 66.19% 和 80.21%; LD₅₀ 值为 3.61 (3.29~3.93) mg·g⁻¹ 虫重 (95% 置信范围)。生化研究结果显示, 最高浓度 A4 处理组雌、雄虫体内 AChE 活性分别较对照组下降了 51.53% 和 42.65%, 差异显著 ($P < 0.05$); GPx 活性分别较对照组下降了 42.82% 和 43.85%, 差异显著 ($P < 0.05$)。同时, 中华稻蝗 GSTs 活性随 ALA 处理剂量升高而增高, A4 处理组雌、雄虫体内 GSTs 活性分别较对照组升高了 171.05% 及 97.42%, 差异显著 ($P < 0.05$)。【结论】ALA 对雌、雄中华稻蝗均有明显的毒性效应; ALA 可引起 AChE 和 GPx 失活, 从而导致中华稻蝗神经传导受阻同时抵御氧化损伤的能力下降; 高剂量 ALA 激活 GSTs, 可引发昆虫对光毒性物质的自身反馈抵御反应。

关键词: 中华稻蝗; 5-氨基乙酰丙酸; 乙酰胆碱酯酶; 谷胱甘肽 *S*-转移酶; 谷胱甘肽过氧化物酶

Insecticidal Activities of 5-Aminolevulinic Acid on *Oxya chinensis* and Effect on Three Kinds of Enzymes

YIN Kun, MA En-bo, XUE Chun-rong, WU Hai-hua, GUO Ya-ping, ZHANG Jian-zhen

(School of Life Sciences and Technology, Shanxi University, Taiyuan 030006)

Abstract: 【Objective】Insecticidal activities of 5-aminolevulinic acid (ALA) on *Oxya chinensis* and the effect on activities of three enzymes were studied. 【Method】Fourth-instar nymphs of *O. chinensis* were treated with different doses of ALA (A1: 250 mmol·L⁻¹; A2: 450 mmol·L⁻¹; A3: 750 mmol·L⁻¹; A4: 1 000 mmol·L⁻¹). Mortality and the activities of acetylcholinesterase (AChE), glutathione *S*-transferase (GSTs) and glutathione peroxidase (GPx) were determined. 【Result】The mortality of *O. chinensis* increased with increasing dose of ALA. The mortality of high-dose treatments A3 and A4 reached 66.19% and 80.21%, respectively. The value of LD₅₀ was 3.61 (3.29-3.93) mg·g⁻¹ body weight (95% confidence interval). Biochemical studies showed that the activities of AChE and GPx in A4 treatment declined by 51.53% and 42.82% in female and 42.65% and 43.85% in male compared to control, respectively, and the degree of decline reached significant level at $P < 0.05$. Meanwhile, GSTs activities of *O. chinensis* enhanced with increasing dose of ALA, the GSTs activities of female and male *O. chinensis* in A4 treatment remarkably increased by 171.05% and 97.42% compared to control ($P < 0.05$). 【Conclusion】ALA had obviously toxic effect on *O. chinensis*. Moreover, ALA caused the photoinactivation of AChE and GPx, which induced nerve transmission blocking and the capabilities to defend oxidation damage declining. Meanwhile, high-dose ALA could activate GSTs, which caused a feedback inhibition of insect to the phototoxic substance.

Key words: *Oxya chinensis*; 5-Aminolevulinic acid (ALA); Acetylcholinesterase (AChE); Glutathione *S*-transferase (GSTs); Glutathione peroxidase (GPx)

收稿日期: 2007-07-11; 接受日期: 2007-09-17

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30570247), 山西省留学基金项目, 山西省自然科学基金项目 (2006011075) 和山西省青年基金项目 (2007021030)

作者简介: 阴 琨 (1982-), 女, 河北乐亭人, 硕士, 研究方向为昆虫农药毒理学。Tel: 0351-7016102; E-mail: cityhunter25@126.com。通信作者 张建珍 (1971-), 山西五台人, 副教授, 研究方向为分子毒理学。Tel: 0351-7018871; E-mail: zjz@sxu.edu.cn

0 引言

【研究意义】中华稻蝗 (*Oxya chinensis* Thunberg) 主要分布在非洲、大洋州和亚洲, 在中国除西藏和青海等少数省份外其余各省均有分布^[1]。中华稻蝗对水稻及其它禾本科植物为害严重, 目前人们使用有机氯、有机磷、氨基甲酸酯类等多种杀虫剂进行防治。虽然这些传统杀虫剂防治蝗虫效果显著, 但有报道表明部分中华稻蝗种群对有机磷农药产生了一定程度的耐受性^[2,3]。光敏剂是一种通过自身的光敏性诱发生物体氧化损伤的化合物。卟啉杀虫剂是其中毒杀效果最强的一种, 其作用机理是通过产生具高氧化活性的 $^1\text{O}_2$ 诱发机体氧化损伤从而使细胞明显失活、钝化, 最终导致生物体死亡。与传统的有机磷农药相比, 卟啉杀虫剂显示出以下优点: 在可见光下迅速降解, 降解产物无毒; 其产生的活性氧在细胞上的生化作用位点较多, 多数昆虫不易对其产生抗性^[4]。因此, 光敏杀虫剂具有成为以绿色安全方式控制蝗虫种群数量的新型环保杀虫剂的开发潜力。【前人研究进展】Rebeiz 等^[5]首次提出了卟啉杀虫剂 (porphyrin insecticides) 这一概念, 并报导了卟啉杀虫剂 5-氨基乙酰丙酸 (ALA) 对粉纹夜蛾 (*Trichoplusia ni* Hubner) 幼虫的毒杀作用。Ben Amor 等^[6]研究报导了卟啉对 *Ceratitis capitata* Wiedemann、*Stomoxys calcitrans* 和 *Bactrocera oleae* Gmelin 的毒性影响。【本研究切入点】目前对 ALA 及其它卟啉物质作为杀虫剂的研究, 大部分集中于鳞翅目和双翅目等类群, 对直翅目昆虫的毒杀作用和生化水平的影响还未见相关研究报道。【拟解决的关键问题】本文以农业害虫中华稻蝗为研究对象, 探讨卟啉杀虫剂 ALA 的杀虫活性及对试虫体内与 ALA 光毒性 (phototoxicity) 密切相关的 3 种酶 (乙酰胆碱酯酶 (AChE)、谷胱甘肽 S-转移酶 (GSTs)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GPx)) 的活性影响。确定 ALA 对中华稻蝗的杀虫活性和对神经传导、抗氧化及代谢解毒系统部分酶活性的影响, 为进一步深入研究 ALA 的光毒性机理、蝗虫的农业防治和开发新型绿色环保型杀虫剂提供理论依据。

1 材料与amp;方法

1.1 材料

1.1.1 供试昆虫 中华稻蝗 4 龄若虫 (采自山西太原市晋源区), 室温下在小型纱笼中用野外采集的新鲜稗草喂养。

1.1.2 主要试剂 5-氨基乙酰丙酸 (5-aminolevulinic acid, ALA)、乙酰硫代胆碱 (acetylthiocholine iodide, ATC)、5,5'-二硫代双-(2-硝基苯甲酸)(5,5'-dithio-bis-(2-nitrobenzoic acid), DTNB) 和双金鸡纳酸 (bicinchoninic acid solution, BCA) 购于美国 Sigma 化学试剂公司。1-氯-2,4-二硝基苯 (1-chloro-2,4-dinitrobenzene, CDNB) 和还原型谷胱甘肽 (reduced glutathione, GSH) 购于上海生工生物工程技术有限公司。谷胱甘肽过氧化物酶试剂盒购于南京建成生物工程研究所。

1.2 试验方法

1.2.1 试虫处理 用三蒸水溶解 ALA 配成如下浓度 (A1 组: $250 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$; A2 组: $450 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$; A3 组: $750 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$; A4 组: $1\ 000 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$), 用 $20 \mu\text{l}$ 微量进样器吸取 $4 \mu\text{l}$ 注射于试虫腹部第二腹节侧面, 对照组注射同样剂量的蒸馏水。每 30 头蝗虫为一个处理, 雌、雄虫各 15 头, 每个浓度设 3 个重复。试虫饲养在 $30 \text{ cm}\times 15 \text{ cm}\times 15 \text{ cm}$ 的玻璃缸内, 喂食新鲜的稗草。用药后试虫先经 14 h 的黑暗饲养, 然后用两盏 60 W (光照强度 $2\ 000 \text{ lx}$) 的白炽灯在玻璃缸两侧相对进行照射, 照射 4 h 后停止光照。此过程中记录死亡虫数, 48 h 后收集存活蝗虫并冻存于 -20°C 冰箱中, 用于后续酶活性的测定。

1.2.2 酶液制备及酶活性测定

1.2.2.1 乙酰胆碱酯酶酶液的制备及酶活性测定 参照 Wu 等^[3]的方法, 取 -20°C 冻存的蝗虫 (每个浓度取 6~8 头, 雌、雄虫各半, 共 3 个重复), 置于冰盒上的干净培养皿中, 用解剖刀切取头部, 加入 $0.1 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ pH 7.5 含 0.3% Triton X-100 经冰水冷却的磷酸缓冲液 (组织: 缓冲液=1 g: 10 ml); 用玻璃电动匀浆机 (DY892 II, 宁波新芝生物科技股份有限公司) 690 r/min 匀浆 1.5 min; 匀浆液于 4°C , $15\ 000 \text{ g}$ 离心 30 min; 将上清液转移到一个新的 1.5 ml 离心管中, 将离心管置于碎冰中, 作为酶源备用。乙酰胆碱酯酶活性的测定参照 Ellman^[7]和杨美玲等^[8]的方法。取 $20 \mu\text{l}$ 酶液置于酶标板孔中, 用缓冲液作对照, 取 $180 \mu\text{l}$ ATC-DTNB 混合液 (9.56 ml 的 $0.1 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、pH 7.5 磷酸缓冲液、 $74 \mu\text{l}$ 的 $37.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ATC 溶液及 $370 \mu\text{l}$ 的 $12 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ DTNB 溶液混合) 加入含酶液的酶标板孔中, 立即在酶标仪上 405 nm 处读数, 每个样品测定 3 次, 记录原始数据。

1.2.2.2 谷胱甘肽 S-转移酶酶液的制备及酶活性测定 取 -20°C 冻存的蝗虫, 置于冰冻的干净培养皿中,

用解剖刀切取胸部, 其后匀浆、离心等方法同 1.2.2.1。谷胱甘肽 *S*-转移酶的活性测定参照 Yang 等^[9]的测定方法。取 10 μl 酶液置于酶标板孔中, 用缓冲液作对照, 取 190 μl GSH-CDNB 混合液 (各成分在反应液中的终体积为: GSH, 9.73 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$; CDNB, 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$; 丙酮含量为 1%) 加入含酶液的酶标板孔中, 立即在酶标仪上 340 nm 处读数, 每个样品测定 3 次, 记录原始数据。

1.2.2.3 谷胱甘肽过氧化物酶酶液的制备及酶活性测定 取 -20°C 冻存的蝗虫, 置于冰冻的干净培养皿中, 用解剖刀切取腹部, 加入匀浆缓冲液 (pH 7.45, 0.01 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 蔗糖, 0.01 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Tris-HCl, 0.0001 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ EDTA2Na 溶液)。其后匀浆、离心过程同 1.2.2.1。谷胱甘肽过氧化物酶活性测定按照南京建成生物工程研究所定购的谷胱甘肽过氧化物酶试剂盒操作方法说明进行。GPx 活力单位 U: 规定为每毫克蛋白质, 每分钟扣除非酶反应的作用, 使反应体系中 GSH 浓度降低 1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 为一个活力单位。

2 结果与分析

2.1 ALA 不同处理浓度对中华稻蝗的毒性效应

由表 1 可见, 经不同浓度 ALA 处理 48 h 后, 中

华稻蝗死亡率依 ALA 处理浓度的增高而逐渐上升。中、高浓度处理组 A2 (450 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)、A3 (750 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)、A4 (1 000 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) 雌、雄中华稻蝗的死亡率较对照组均有显著差异, 最高浓度 A4 处理组死亡率达到最大, 雌、雄中华稻蝗死亡率分别为 80.76%、79.17%。ALA 的毒力测定结果显示 (表 2), 对雌、雄中华稻蝗 48 h 的 LD_{50} 值分别为 3.23 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 虫重、3.99 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 虫重 (95%置信范围), 结果表明, ALA 对中华稻蝗有明显的毒杀活性且雌、雄中华稻蝗

表 1 ALA 处理 48 h 后中华稻蝗的死亡率

Table 1 Mortality of *O. chinensis* after treatment with ALA for 48 h

处理浓度 Concentrations of ALA ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	雌性死亡率 Mortality of female (%)	雄性死亡率 Mortality of male (%)	总死亡率 Total mortality (%)
CK (0)	2.56 \pm 4.43 c	8.33 \pm 8.34 d	5.33 \pm 6.11 c
A1 (250)	10.25 \pm 4.44 bc	5.55 \pm 4.81 d	7.67 \pm 3.69 c
A2 (450)	25.73 \pm 15.51 b	29.17 \pm 5.89 c	27.64 \pm 4.14 b
A3 (750)	68.89 \pm 13.87 a	64.96 \pm 2.96 b	66.19 \pm 7.87 a
A4 (1000)	80.76 \pm 5.43 a	79.17 \pm 5.89 a	80.21 \pm 5.65 a

数值以 3 个重复的平均值 \pm 标准误表示, 每纵列中标记相同字母的平均值间没有显著差异 ($P>0.05$, Duncan 多重比较)

Results are the mean \pm SE of three replicates, same letter in each column indicates no significant difference ($P>0.05$, Duncan One-Way ANOVA)

表 2 ALA 对中华稻蝗的毒力

Table 2 Toxicity of ALA on *O. chinensis*

试虫 Insect	处理时间 Treatment time (h)	毒力回归方程 Toxicity regression equation	卡方值 χ^2	LD_{50} (95%置信范围) ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 虫重) LD_{50} (95% confidence interval) ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ body weight)
雌性 Female	48	$y = -10.96 + (3.94 \pm 0.59)x$	1.24	3.23 (2.82~3.69)
雄性 Male	48	$y = -13.91 + (4.92 \pm 0.79)x$	1.82	3.99 (3.50~4.49)
总 Total	48	$y = -12.69 + (4.52 \pm 0.53)x$	0.53	3.61 (3.29~3.93)

对 ALA 的敏感性相似。

2.2 不同浓度 ALA 对中华稻蝗体内酶活性的影响

2.2.1 ALA 对 AChE 活性的影响 由图 1 可知, 雌、雄中华稻蝗的 AChE 活性均依 ALA 处理浓度的增高呈下降趋势。对于雌性中华稻蝗, 所有处理组 AChE 活性均比对照组低, A3、A4 2 个高浓度组 AChE 活性分别下降了 47.17%、51.53%, 差异显著 ($P<0.05$); 对于雄性中华稻蝗, 除最低浓度处理组与对照组 AChE 活性无显著差异外, 其余处理组均与对照组有显著差异 ($P<0.05$), A2、A3、A4 的 AChE 活性分别较对照组下降了 23.19%、29.07%和 42.65%。

2.2.2 ALA 对 GPx 活性的影响 由图 2 可见, 经不同浓度 ALA 处理后, 雌、雄中华稻蝗 GPx 活性均呈下

降趋势。对于雌性中华稻蝗, 除最低浓度处理组外, 其余处理组 A2、A3 和 A4 的 GPx 活性较对照组分别下降了 32.85%、44.28%和 42.82%, 差异显著 ($P<0.05$); 对于雄性中华稻蝗, 高浓度处理组 A3、A4 的 GPx 活性较对照组分别下降了 56.98%、43.85%, 差异显著 ($P<0.05$)。

2.2.3 ALA 对 GSTs 活性的影响 由图 3 可见, 不同浓度 ALA 处理后, 雌、雄中华稻蝗的 GSTs 活性均依 ALA 处理浓度的增高呈现上升趋势。对于雌性中华稻蝗, 处理组 A2、A3 和 A4 的 GSTs 活性分别较对照组增高了 100.66%、104.87%和 171.05%, 差异显著 ($P<0.05$); 对于雄性中华稻蝗, 最高浓度处理组 A4 的 GSTs 活性较对照组增高了 94.72%, 差异显著 ($P<0.05$)。

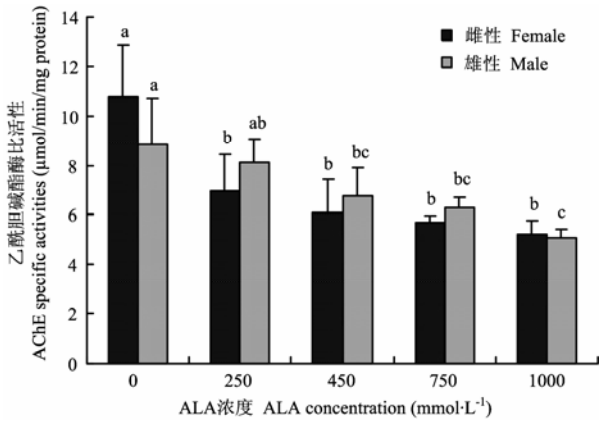


图 1 ALA 对中华稻蝗乙酰胆碱酯酶活性的影响
Fig. 1 Effect of ALA on AChE activities of *O. chinensis*

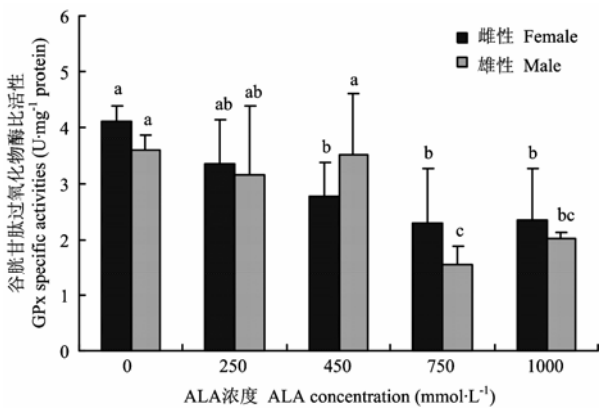


图 2 ALA 对中华稻蝗谷胱甘肽过氧化物酶活性的影响
Fig. 2 Effect of ALA on GPx activities of *O. chinensis*

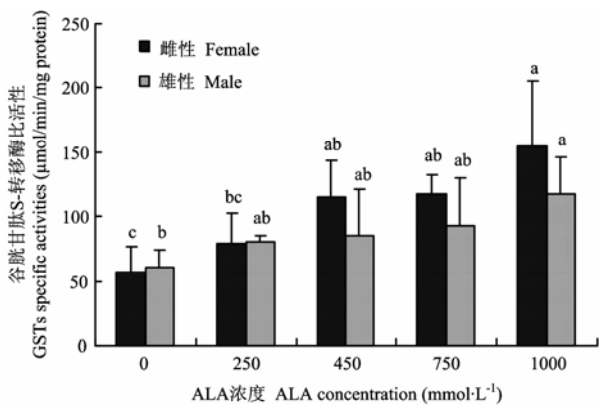


图 3 ALA 对中华稻蝗谷胱甘肽 S-转移酶活性的影响
Fig. 3 Effect of ALA on GSTs activities of *O. chinensis*

3 讨论

ALA 是原卟啉 IX (protoporphyrin IX, PpIX) 合

成的前体物质, 过量的 ALA 会通过反馈机制抑制动物亚铁血红素合成路径的最后一步, 引起细胞内大量 PpIX 的积累, 富集 PpIX 的细胞在光照下会表现出光敏性^[5,10], 并最终导致细胞内产生大量的 ¹O₂。¹O₂ 具有极高的细胞毒性, 会造成细胞严重的氧化损伤, 其攻击的靶标为生物膜, 引起膜上不饱和脂肪酸、甾醇以及蛋白质上氨基酸残基的氧化, 破坏膜的结构和功能; 而且 PpIX 会产生亲电子的化合物, 这些物质会攻击富含电子的生物分子^[4]。

AChE 是昆虫神经传递系统中非常重要的酶, 主要集中在分布在脑及中枢神经中^[11]。位于神经细胞表面的 AChE 会分解神经末梢释放的神经递质乙酰胆碱, 保证神经传导的正常进行。如果其活性受到抑制, 释放在突触间隙的乙酰胆碱不能被分解, 昆虫就会出现中毒症状, 甚至死亡^[12]。本文研究结果显示, 中华稻蝗的 AChE 活性依 ALA 处理浓度的增高呈现显著下降, 表明 ALA 可引起 AChE 光失活 (photoinactivation)。光敏剂引起 AChE 光失活已在 Ben Amor^[6]对 *C. capitata* 和 *B. oleae* 的研究中证实, 结果显示经喂食含卟啉的食物并给予光照后, 2 种昆虫出现显著死亡同时其乙酰胆碱酯酶残留活性仅为对照组的 15%~20%; 基于试验结果, 笔者认为神经系统的损伤是卟啉光毒性反应 (phototoxic action) 的主要因素。Callaham^[13]对棉铃象甲 (*Anthonomus grandis* Boheman) 的研究也表明光敏杀虫剂会引起 AChE 的失活。已有研究表明光敏剂会产生生物膜广泛的氧化反应, 类脂膜尤其是神经鞘等脂质含量高的部位是光敏剂光损伤 (photodamage) 的位点^[4], 而此位点正是膜结合酶 AChE 的存在部位。基于已有的研究报道和本文的研究结果综合分析, 笔者认为中华稻蝗 AChE 活性的下降间接表明虫体神经细胞膜很可能受到了损伤, 从而引起 AChE 光失活, 导致试虫正常神经传导受阻引起中毒死亡。

GPx 主要存在于真核生物的胞浆中, 该酶主要集中在新陈代谢旺盛的器官中^[14]。GPx 是由 4 个蛋白质亚基构成的 4 聚体, 其活性中心由每个亚基所含的 1 个硒代半胱氨酸残基构成^[15]。本文研究结果表明, ALA 导致中华稻蝗的 GPx 活性下降, 这与 Afonso 等^[16]的研究结果相似。GPx 的主要生物学作用是清除各种脂类过氧化物, 保护细胞膜结构和功能的完整。GPx 失活会引起试虫体内抗脂质氧化能力下降, 使虫体受到光毒性氧化损伤的影响。

GSTs 是一类广泛存在于昆虫体内, 催化还原型谷

胱甘肽 (GSH) 与各种亲电化合物的亲核反应的酶。此类酶在外源化合物生物转化、药物代谢以及保护机体免受过氧化损伤中起重要作用^[17]。本文研究结果表明, 用 ALA 处理中华稻蝗, 可刺激中华稻蝗 GSTs 活性增高, 表明 ALA 在虫体内产生了毒性作用, 激活了虫体内自身防御系统, 使 GSTs 的活性应急性的提高, 从而抵御光动力学反应造成的虫体内的氧化损伤、缓解体内的氧化压力, 并加速对毒物的代谢。

由于 ALA 对昆虫毒理机制比较复杂, 有待进一步对 ALA 的施药方式、主要影响的代谢酶系以及光氧化损伤的组织分布开展进一步的系统研究。

4 结论

毒力测定和生化酶活性分析结果表明, ALA 对雌、雄中华稻蝗均有明显的毒性效应且雌、雄中华稻蝗对 ALA 的敏感性相似; 同时 ALA 可引起中华稻蝗体内 AChE 和 GPx 光失活并对 GSTs 有激活作用。

References

- [1] 郑哲民. 蝗虫分类学. 西安: 陕西师范大学出版社, 1993.
Zheng Z M. *Taxonomy of Acridoidea*. Xi'an: Shaanxi Normal University Press, 1993. (in Chinese)
- [2] Wu H H, Yang M L, Guo Y P, Ma E B. Comparative study of malathion toxicity and general esterases in larvae and adults from a field population of *Oxya chinensis* (Tunberg) (Orthoptera: Acridoidea). *Agricultural Sciences in China*, 2004, 3(11): 812-821.
- [3] Wu H H, Yang M L, Guo Y P, Ma E B. Comparisons of properties of acetylcholinesterase from two field-collected populations of *Oxya chinensis* (Tunberg) (Orthoptera: Acridoidea) and the role of acetylcholinesterase in the susceptibility to malathion. *Agricultural Sciences in China*, 2005, 4(1): 47-53.
- [4] Ben Amor T, Jori G. Sunlight-activated insecticides: historical background and mechanisms of phototoxic activity. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2000, 30(10): 915-925.
- [5] Rebeiz C A, Juvick J A, Rebeiz C C. Porphyrin insecticides 1. Concept and phenomenology. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 1988, 30(1): 11-27.
- [6] Ben Amor T, Bortolotto L, Jori G. Porphyrins and related compounds as photoactivatable insecticides. 3. Laboratory and field studies. *Photochemistry and Photobiology*, 2000, 71(2): 124-128.
- [7] Ellman G L, Courtney K D, Andes V, Featherstone R M. A new and rapid colorimetric determination of acetylcholinesterase activity. *Biochemical Pharmacology*, 1961, 7: 88-95.
- [8] 杨美玲, 吴海花, 郭亚平, 马恩波. 中华稻蝗两地理种群乙酰胆碱酯酶生化特性研究. *农业环境科学学报*, 2005, 24(3): 572-575.
Yang M L, Wu H H, Guo Y P, Ma E B. Biochemical characterizations of acetylcholinesterases of *Oxya chinensis* in two field populations. *Journal of Agro-Environment Science*, 2005, 24(3): 572-575. (in Chinese)
- [9] Yang X M, Buschman L L, Zhu K Y, Margolies D C. Susceptibility and detoxifying enzyme activity in two spider mite species (Acari: Tetranychidae) after selection with three insecticides. *Journal of Economic Entomology*, 2002, 95(2): 399-406.
- [10] Rebeiz C A, Reddy K N, Nandihalli U B, Velu J. Tetrapyrrole-dependent photodynamic herbicides. *Photochemistry and Photobiology*, 1990, 52(6): 1099-1117.
- [11] Kim J L, Jung C S, Koh Y H, Lee S H. Molecular, biochemical and histochemical characterization of two acetylcholinesterase cDNAs from the German cockroach *Blattella germanica*. *Insect Molecular Biology*, 2006, 15(4): 513-522.
- [12] 唐振华. 我国昆虫抗药性研究的现状及展望. *昆虫知识*, 2000, 37(2): 97-103.
Tang Z H. Research status and perspectives of insect resistance to insecticides in China. *Entomological Knowledge*, 2000, 37(2): 97-103. (in Chinese)
- [13] Callahan M F, Palmertree C O, Broome J R, Heitz J R. Dye-sensitized photoinactivation of the lactic dehydrogenase and acetylcholinesterase from the boll weevil, *Anthonomus grandis*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 1977, 7(1): 21-27.
- [14] 李毅平, 龚 和. 昆虫体内抗氧化系统研究进展. *生命科学*, 1998, 10(5): 240-243.
Li Y P, Gong H. Development of research on the antioxidant system of insects. *Life Science*, 1998, 10(5): 240-243. (in Chinese)
- [15] 苗雨晨, 白 玲, 苗 琛, 陈 珈, 宋纯鹏. 植物谷胱甘肽过氧化物酶研究进展. *植物学通报*, 2005, 22(3): 350-356.
Miao Y C, Bai L, Miao C, Chen J, Song C P. Progress in plant glutathione peroxidase. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(3): 350-356. (in Chinese)
- [16] Afonso S, Salamanca R E, Battlle A. Porphyrin-induced protein structural alterations of heme enzymes II: protection of 5-aminolevulinic acid dehydratase and porphobilinogen deaminase from the photodynamic and non-photodynamic effects of URO and PROTO. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, 1998, 30(4): 535-543.
- [17] 蒋志胜, 颜增光, 杜育哲, 尚稚珍. 典型光活化毒素 α -三嗪吩对棉铃虫和亚洲玉米螟谷胱甘肽 S-转移酶的影响. *农药学报*, 2003, 15(3): 76-79.
Jiang Z S, Yan Z G, Du Y Z, Shang Z Z. Effect of α -terthienyl on glutathione S-transferases in *Helicoverpa armigera* and *Ostrinia furnacalis* larvae. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2003, 15(3): 76-79. (in Chinese)

(责任编辑 赵利辉, 毕京翠)