

重金属铅对椭圆食粉螨形态及 SOD、GST 活性的影响*

朱佩佩** 汪 丁 莫维芬 夏 斌 邹志文***

(南昌大学生命科学学院, 南昌 330031)

摘 要 【目的】 Pb 污染严重影响生物生长发育和繁殖, 本文研究 12.5、25、50、100 mg/kg 4 种 Pb^{2+} 浓度下椭圆食粉螨形态特征及 SOD、GST 活性的变化规律, 探究粉螨对重金属胁迫的响应机制。【方法】 以不加 Pb 为对照, 测量不同浓度 Pb^{2+} 胁迫下, 不同螨态椭圆食粉螨形态特征长度及 SOD、GST 酶活。【结果】 Pb 胁迫对椭圆食粉螨体型大小整体表现为抑制作用, 但随 Pb^{2+} 浓度升高呈现先增大后减小的趋势。抗氧化酶 SOD、GST 酶活性呈现先升高后下降, 整体仍对椭圆食粉螨 SOD、GST 酶活性产生促进作用。

【结论】 Pb^{2+} 胁迫对椭圆食粉螨体型大小整体表现为抑制作用, SOD、GST 活性产生促进作用。椭圆食粉螨 SOD、GST 活性可用于监测储藏作物重金属污染。

关键词 椭圆食粉螨; 铅; 形态特征; 酶活; 发育阶段

Effects of heavy metal lead on the morphology and SOD and GST activity of *Aleuroglyphus ovatus*

ZHU Pei-Pei** WANG Ding MO Wei-Fen XIA Bin ZOU Zhi-Wen***

(College of Life Science, Nanchang University, Nanchang 330031, China)

Abstract [Objectives] To investigate the effects of exposure to lead on the morphological length and SOD, GST activity of *Aleuroglyphus ovatus*. [Methods] The morphological length, SOD and GST activity of different stages of *A. ovatus* were measured after exposure to different concentrations (0, 12.5, 25, 50 and 100 mg/kg) of Pb^{2+} . [Results] In general, Pb inhibited the size of *A. ovatus*, but this first increased, then decreased, with increasing Pb^{2+} concentration. SOD and GST enzyme activity also first increased, then decreased, with increasing Pb^{2+} concentration, but overall the activities of these enzymes increased. [Conclusion] Pb^{2+} stress inhibited the size of *A. ovatus* and promoted SOD and GST activity. SOD and GST of activity in *A. ovatus* can be used to monitor heavy metal pollution in storage crops.

Key words *Aleuroglyphus ovatus*; lead (Pb); morphology characteristics; enzyme activity; development stages

随着经济、工业的快速发展、人类的活动, 重金属污染逐渐进入生态系统中, 造成了日益严重的大气污染和水土污染(张征田等, 2010; 舒迎花等, 2012)。由于重金属能沿食物链和食物网传递、富集, 从而对动物乃至人体健康造成危害。铅是一种有害重金属, 能影响昆虫生长发育;

改变昆虫形态特征, 如重量、体长、体宽、蛹重等(舒迎花等, 2012; Jiang *et al.*, 2017); 铅会导致抗氧化酶或解毒酶活性及指示氧化应激参数水平改变(Li *et al.*, 2017)。

在环境因子胁迫(如高温, 低温, 重金属, 农药)下, 生物体内活性氧(ROS)平衡被破坏,

*资助项目 Supported projects :国家自然科学基金(NSFC-31860601 ,31760621);江西省自然科学基金(20161BBF60066 ,20181BAB204005);江西省主要学科学术带头人项目 (20172BCB22004);江西食品药品监督管理局项目(2017YX19);南昌大学研究生创新基金(CX2018100)

**第一作者 First author , E-mail : 1370869803@qq.com

***通讯作者 Corresponding author , E-mail : zouzhiwen@ncu.edu.cn

收稿日期 Received : 2019-04-13 ; 接受日期 Accepted : 2019-06-12

对细胞造成损伤、凋亡甚至坏死 (Xie *et al.*, 2018)。超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD) 是生物体内重要的抗氧化酶, 能清除生物体内过多的细胞代谢产生的活性氧, 催化超氧自由基转化为 H_2O_2 和 O^{2-} (Xie *et al.*, 2018)。谷胱甘肽-S-转移酶 (Glutathione S-transferase, GST) 能催化还原性谷胱甘肽 (GSH) 与各种有害的亲电性底物相结合, 增加后者的可溶性从而有利于其从细胞内排出, 进而保护生物体内的核酸和蛋白质免受亲电基团攻击 (杨海灵等, 2006)。这两种抗氧化酶是机体抵御环境胁迫的重要酶系。

椭圆食粉螨 *Aleuroglyphus ovatus* 隶属蜱螨亚纲 Acari 无气门目 Astigmata 粉螨科 Acaridae, 是一种分布广泛的贮藏物害螨。能够侵染多种贮存谷物, 如小麦、面粉、中药材等 (杨洁等, 2013), 造成严重经济损失。此外, 椭圆食粉螨还危害人类身体健康, 包括感染过敏性鼻炎, 哮喘, 肺螨病和尿螨病等疾病 (Valdivieso *et al.*, 2006)。另一方面, 粉螨易于繁殖, 繁殖速度快, 生命周期短, 是研究重金属毒性效应的理想材料。故本研究致力于不同 Pb^{2+} 浓度对椭圆食粉螨形态长度及 SOD、GST 活性的影响。探讨重金属 Pb 胁迫下, 其形态特征长度及 SOD、GST 活性变化规律, 以期了解椭圆食粉螨对于 Pb 胁迫的致毒机理, 为进一步研究重金属毒性效应奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

椭圆食粉螨采自于江西省南昌市新建县南昌大学附近的饲料厂, 以添加不同 $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ 的人工饲料, 使 Pb^{2+} 终浓度为 12.5、25、50 和 100 mg/kg, 并以不添加 $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ 的人工饲料饲养作为对照组。于 28℃, 相对湿度 85%, 无光照的恒温气候培养箱 (BIC-250, 宁波东南仪器有限公司) 中饲养 1 年以上。

1.2 椭圆食粉螨形态特征长度测定

从不同铅浓度胁迫椭圆食粉螨种群中挑选

出日龄相近的卵、幼螨、第一若螨、第三若螨、雌、雄成螨各 50 个制作成玻片, 置于 Leica 倒置生物显微镜 (型号 DMI8) 下依次测量体长, 体宽, 颚长, 第 I 对足, 第 II 对足, 第 III 对足, 第 IV 对足 (简称足 I, 足 II, 足 III, 足 IV) 的长度。

1.3 酶活测定

1.3.1 酶液的制备 取不同螨态的椭圆食粉螨转移至预冷的玻璃匀浆器中 (其中卵, 幼螨, 第一若螨, 第三若螨, 成螨分别取 3 000、1 600、1 200、1 000、800 头), 加入 200 μL 0.05 mol/L pH7.0 的磷酸缓冲液, 于冰浴中匀浆, 后将匀浆液转移至预冷的 1.5 mL 离心管中, 用磷酸缓冲液冲洗匀浆器, 使最终磷酸缓冲液的体积与螨虫质量的比为 99 : 1。将匀浆液于 4℃ 14 000 r/min 离心 15 min, 所得上清液即为浓度为 1% 的待测酶液。

1.3.2 蛋白质含量测定 参照 Bradford (1976) 考马斯亮蓝 G-250 法, 对蛋白质质量进行提取和测定。重复测定 3 次。在 525 nm 波长下测定其 OD 值, 并绘制蛋白质含量标准曲线。

1.3.3 SOD 与 GST 活性测定 采用超氧化物歧化酶 (SOD) 和谷胱甘肽-S-转移酶 (GST) 活性测定试剂盒 (南京建成生物工程研究所) 进行测定, 按照试剂盒说明书进行操作。

1.4 数据处理

使用 SPSS 17.0 进行单因素方差 (ANOVA) 分析, 采用 Tukey 检验法比较不同处理间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 铅胁迫下椭圆食粉螨形态特征变化

铅胁迫下椭圆食粉螨卵长和卵宽变化如图 1, 结果表明, 仅在 50 mg/kg Pb^{2+} 胁迫下, 卵长、卵宽显著大于对照组, 而在 12.5 mg/kg 浓度下, 两者均显著小于对照组, 另外两个浓度下, 两者数据均小于对照组, 但差异不显著。

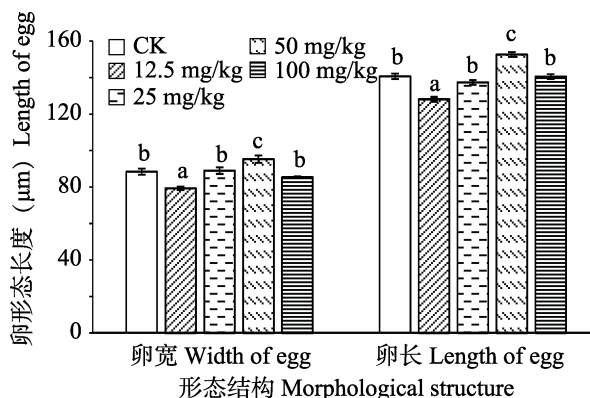


图 1 不同铅浓度胁迫下椭圆食粉螨卵长、宽度

Fig. 1 Morphological characteristics of egg *Aleuroglyphus ovatus* under different lead concentration

图中数据为平均值±标准误；柱上标有不同的小写字母表示处理间经 Duncan's 法检验差异显著($P < 0.05$)。下同。
Data are mean $\pm$ SE. Histograms with different letters indicate significant difference by Duncan's multiple range test ($P < 0.05$). The same below.

铅胁迫下椭圆食粉螨幼螨的各形态参数(颚

长、体长、体宽、足长)如图 2 所示,可以看出,处理组各参数均大于对照组,但普遍差异不显著,在 50 mg/kg 浓度胁迫时,各参数均显著高于其他处理组与对照组。处理组中,100 mg/kg 浓度下各参数值最小,但与对照组无显著差异。

铅胁迫下第一若螨形态数据如图 3 所示,对照组和各处理组间差异不显著,但在 25 mg/kg、100 mg/kg 表现为各参数均大于对照组,另外两个浓度表现出抑制作用;100 mg/kg 浓度胁迫下四对足均长于其他组,且显著长于对照组,表明高浓度铅对第一若螨足的生长有显著促进作用;在 12.5 mg/kg 和 25 mg/kg 处理下颚长显著缩短。

铅胁迫下第三若螨形态数据如图 4 所示,结果表明,铅对第三若螨各形态参数均表现出显著的抑制作用,但各处理组间差异不显著。

12.5 mg/kg 浓度下各形态参数均最小。

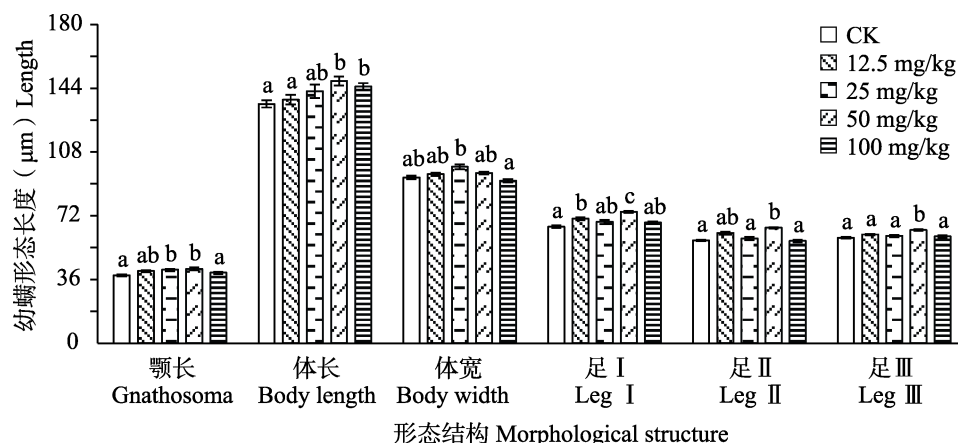


图 2 不同铅浓度胁迫下椭圆食粉螨幼螨形态特征变化

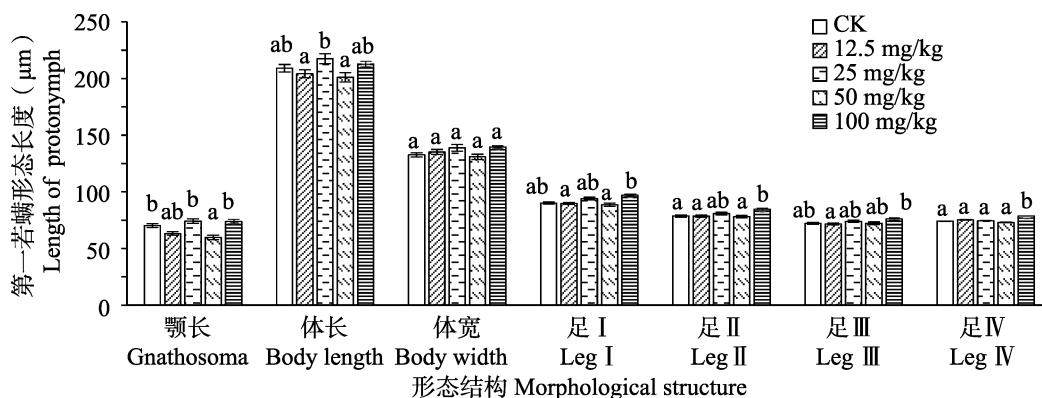
Fig. 2 Morphological characteristics of larva *Aleuroglyphus ovatus* under different lead concentration

图 3 不同铅浓度胁迫下椭圆食粉螨第一若螨形态特征变化

Fig. 3 Morphological characteristics of protonymph *Aleuroglyphus ovatus* under different lead concentration

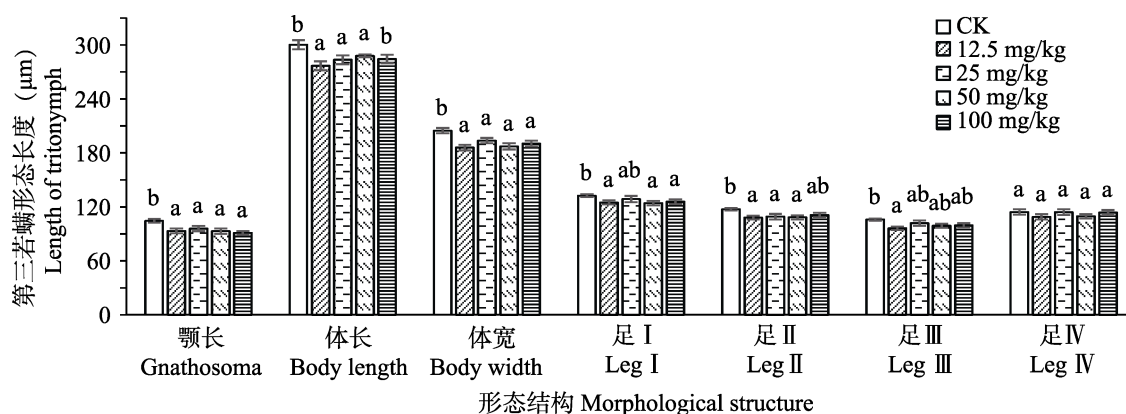


图 4 不同铅浓度胁迫下椭圆食粉螨第三若螨形态特征变化

Fig. 4 Morphological characteristics of tritonymph *Aleuroglyphus ovatus* under different lead concentration

铅胁迫下雌成螨各形态参数如图 5 所示, 12.5 mg/kg 胁迫下表现明显的促进作用, 雌成螨体型显著增大。其他浓度均表现出体型减小, 差异不显著, 但在 50 mg/kg 下生长发育呈现极显著的抑制作用。12.5 mg/kg 和 100 mg/kg 浓度处

理下各参数规律相一致。

铅胁迫下雄成螨各形态参数如图 6 所示, Pb^{2+} 处理对其形态参数表现出抑制作用。在处理组中, 50 mg/kg 高于其他组, 而 100 mg/kg 低于其他组, 尤其是在四对足的足长方面。

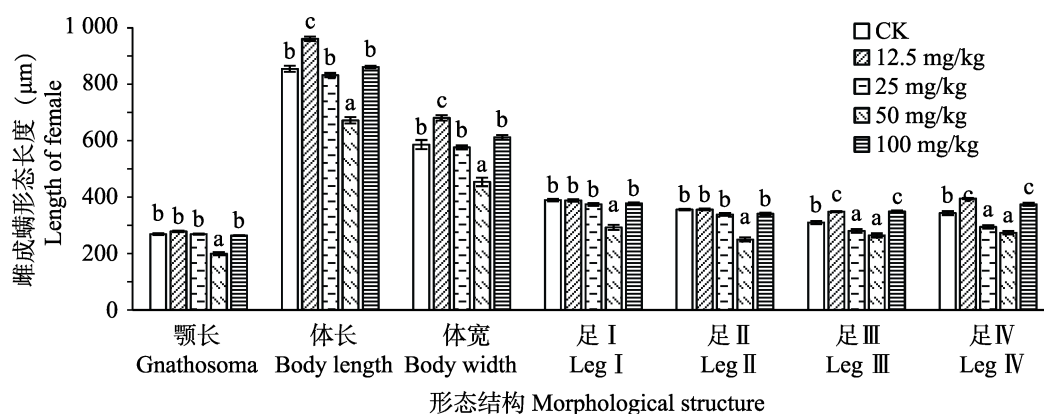


图 5 不同铅浓度胁迫下椭圆食粉螨雌成螨形态特征变化

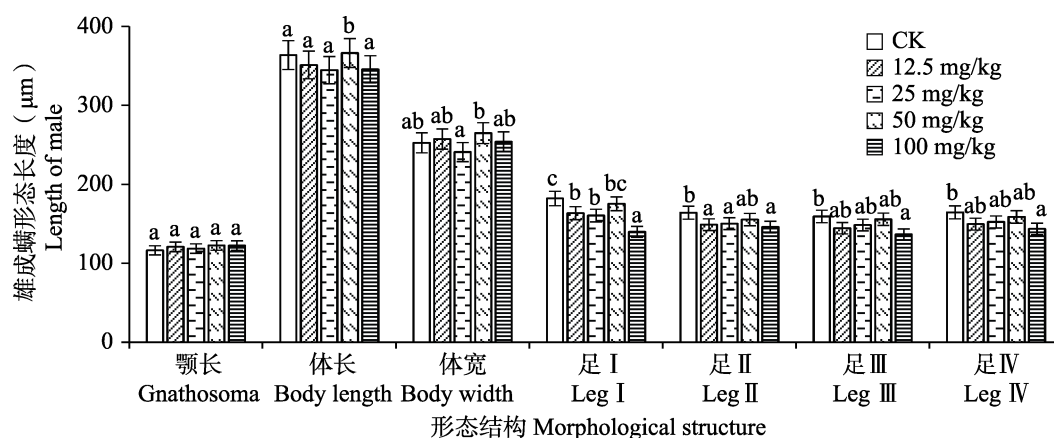
Fig. 5 Morphological characteristics of female *Aleuroglyphus ovatus* under different lead concentration

图 6 不同铅浓度胁迫下椭圆食粉螨雄成螨形态特征变化

Fig. 6 Morphological characteristics of male *Aleuroglyphus ovatus* under different lead concentration

随着 Pb^{2+} 浓度升高,各螨态形态参数数值呈现先增加后减小的趋势,整体而言, Pb^{2+} 胁迫抑制了椭圆食粉螨的体型大小。 Pb^{2+} 胁迫对幼螨、第一若螨、第三若螨、雄成螨各处理组之间各形态参数没有显著差异,卵、雌成螨各处理组之间差异显著。 Pb^{2+} 胁迫对雌成螨影响较大,对其体长、体宽影响较显著。

Pb^{2+} 胁迫对不同螨态颚长影响较小,整体而言,各处理组之间及与对照组之间,均无显著差异。对于足长而言,各 Pb^{2+} 浓度处理下均是足 最长,足 最短。各浓度 Pb^{2+} 处理下,雄成螨足长均受到抑制,显著短于对照组。雌成螨

足 、足 均短于对照组,足 、足 在 12.5 mg/kg、100 mg/kg 显著长于对照组,在 25 mg/kg、50 mg/kg Pb^{2+} 处理下显著短于对照组。

2.2 铅胁迫对椭圆食粉螨抗氧化酶活性影响

2.2.1 不同铅浓度胁迫下不同螨态体内 SOD 活力的变化

不同铅浓度处理下,椭圆食粉螨体内 SOD 活性如图 7 所示。对照组及各处理组椭圆食粉螨体内 SOD 活性随着发育历期,呈现先升高后降低的趋势,卵期活性最低,第一若螨最高,各发育阶段不同铅浓度处理下 SOD 活性差异显著。

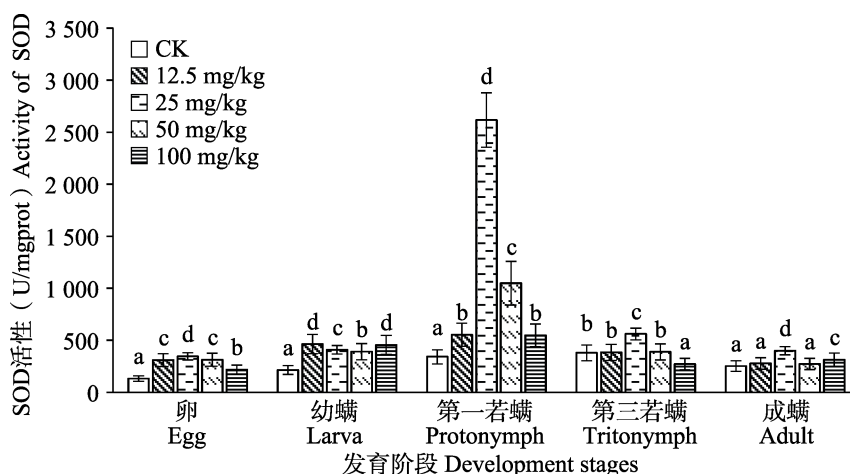


图 7 不同浓度铅胁迫对椭圆食粉螨 SOD 活性 (U/mgprot) 的影响

Fig. 7 Effects of lead stress on superoxide dismutase (SOD) activity (U/mgprot) of *Aleuroglyphus ovatus*

随着 Pb^{2+} 浓度升高,处理组椭圆食粉螨各螨态体内 SOD 活性也呈先升高后降低趋势,但均高于对照组,表明 Pb^{2+} 促进 SOD 酶活性表达。各处理组之间差异显著,其中,在 25 mg/kg Pb^{2+} 浓度下各螨态 SOD 活性最高,显著高于其他处理组,尤以第一若螨为最 (2617.35 ± 6.35 U/mgprot),是对照组的 7.65 倍。此后 SOD 活性随浓度升高而降低。

2.2.2 不同铅浓度处理下不同螨态体内 GST 活力的变化

不同铅浓度处理下,椭圆食粉螨体内 GST 活性如图 8 所示。不论对照组和各处理组,螨体内 GST 酶活性总体随着发育历期先升高后下降,在幼螨时期酶活性最低,在第一若螨均达到峰值,不同发育历期间差异显著。

随着 Pb^{2+} 浓度的增加,椭圆食粉螨各螨态体内 GST 活性也表现为先升高后降低的趋势。总体而言,处理组 GST 活性显著高于对照组,表明 Pb^{2+} 促进了 GST 活性的表达。各处理组间 GST 活性差异显著,25 mg/kg Pb^{2+} 处理组活性最高,而其中又以第一若螨为最,高达 19358.94 U/mgprot,为对照的 3 倍多。此后随 Pb^{2+} 浓度的升高,GST 活性逐渐下降;在 100 mg/kg Pb^{2+} 处理下,GST 活性甚至显著低于对照组。幼螨随着 Pb^{2+} 浓度的增加,其体内 GST 活性总体呈现逐渐增加的趋势,均显著低于对照组,其次在 100 mg/kg 浓度处理组下达到最大。此外,各螨态 GST 活性与对照组有显著差异且各处理组间均有显著差异。

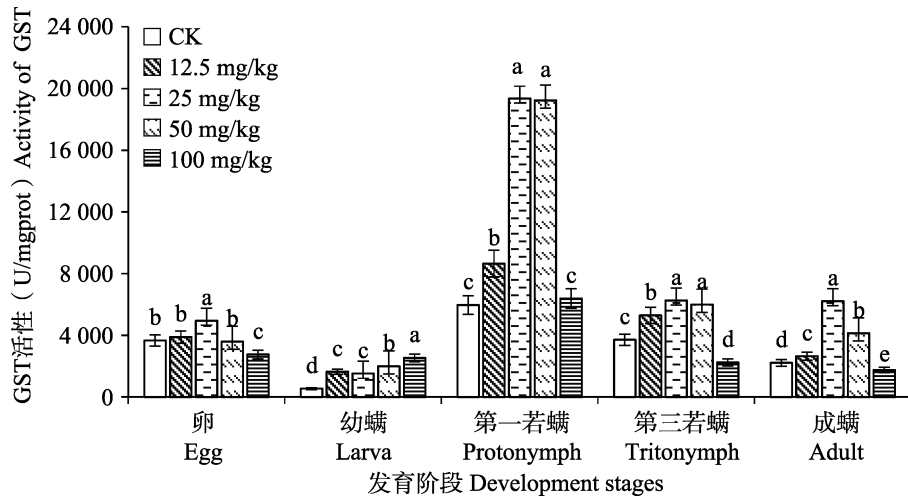


图 8 不同浓度铅胁迫对椭圆食粉螨 GST 活性 (U/mgprot) 的影响

Fig. 8 Effects of lead stresses on glutathione S-transferase (GST) activity (U/mgprot) of *Aleuroglyphus ovatus*

3 讨论

一般而言,动物可以使用两种繁殖策略来应对恶劣的环境,一种策略是减少后代数量,但生产更大的卵子,另一种策略是生产更小的卵子,但数量更多(Thomas, 2011)。拟水狼蛛(*Pirata subpiraticus*)在高浓度重金属胁迫下,个体较小,产较少但较大尺寸的卵(张征田等, 2009)。相反的是,与对照区相比,污染区的花背蟾蜍产更多窝尺寸较小的卵(Zhang *et al.*, 2018)。以添加 20-300 mg/L 铅的培养基培养黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*, 卵长和卵宽均无显著变化,但产卵量及孵化率均明显下降,这是由雄性和雌性昆虫发育过程中铅金属积累的负面影响导致的(Safaei *et al.*, 2014)。在本研究中,不同浓度 Pb^{2+} 胁迫下椭圆食粉螨卵体型表现为随着浓度升高卵体型先增大后减小,在低浓度 12.5 mg/kg 下卵长、宽均被显著抑制,卵的个体显著减少。闵强等(2017)对不同铅胁迫下椭圆食粉螨种群生态学研究表明,在 12.5 mg/kg 下其产卵量相较于对照组有所增加。这表明在低浓度铅胁迫下,椭圆食粉螨以减小卵体积并增加产卵量来抵抗不利的环境因素。

重金属胁迫会显著影响昆虫的生长和发育。据报道,随着 Pb^{2+} 浓度升高,黑腹果蝇幼虫长、幼虫宽、蛹长、蛹宽、成虫胸长均呈变短趋势

(Safaei *et al.*, 2014); Cd^{2+} 处理浓度越高,棕尾别麻蝇幼虫和蛹体长越短(吴国星等, 2006); 有趣的是,低浓度 Cu^{2+} 可增加昆虫体重,促进体长增长,而高浓度 Cu^{2+} 胁迫则使昆虫体重显著下降,体长显著变短(柳琳和夏婧, 2016)。本文中,铅胁迫处理抑制了椭圆食粉螨的体型增长,这与前人的研究结果是一致的;但其形态数据随着 Pb^{2+} 浓度升高变化规律不同于前人的研究,尤其是雌成螨,呈现先降后升的规律,而在雄成螨及未成熟期均表现为先升后降,这表明 Pb 胁迫对于不同发育阶段、不同性别作用效果是不同的(Safaei *et al.*, 2014)。体型是适应性的一个重要决定因素,维持体型对于比表面积更高的低龄螨态比较重要,受到进化压力的驱动(Sowa and Skalski, 2019)。在高浓度 100 mg/kg Pb^{2+} 处理下雌成螨体型表现为显著增大,而雄成螨却完全相反。这可能是雌螨对生殖的投资比雄螨高,须通过增大体型来减少比表面积(面积/体积),以缓解铅胁迫的压力。

SOD 和 CAT 是生物体内最重要的两种抗氧化酶,对重金属胁迫能作出迅速的响应。大型溞 *Daphnia magna* 体内的 SOD 和 CAT 随溶液中 Zn^{2+} 质量浓度逐渐升高, SOD 和 CAT 活性值也随之上升,当 Zn^{2+} 质量浓度大于 0.79 mg/L 时,溞组织中 CAT 活性值随着 Zn^{2+} 质量浓度增大逐渐降低(张楠等, 2017)。红裸须摇蚊 *Prosilocerus*

akamusi 幼虫随着汞 (Hg^{2+}) 浓度的增大, SOD 和 CAT 酶的活性呈先增加后减少的变化趋势 (耿飞飞等, 2018)。椭圆食粉螨 SOD、GST 活性随着 Pb^{2+} 浓度先升高后降低, 且仅在高浓度 100 mg/kg Pb^{2+} 时 GST 活性被抑制, 这与前人研究结果是一致的。这可能是低浓度 Pb^{2+} 增强细胞内 ROS 的形成并诱导细胞氧化应激 (Xu *et al.*, 2011), 当浓度持续增加时, 防御能力下降, 保护酶被抑制, 造成氧化损伤, 导致自由基清除系统失效 (潘京津, 2015; Ali *et al.*, 2016)。

椭圆食粉螨 SOD、GST 具有发育阶段的特异性, 两者酶活均以第一若螨活性最高, 而最低值分别出现在卵期和幼螨期等低龄虫态。研究表明, 经不同亚致死剂量除虫脲处理的朱砂叶螨 *Tetranychus cinnabarinus* 在若虫和雌性成虫中的 SOD 活性高于卵和幼虫, GST 活性顺序为卵 < 幼虫 < 若虫 < 雌性成虫 (Xin *et al.*, 2017)。药剂处理下斜纹夜蛾幼虫羧酸酯酶、多功能氧化酶、谷胱甘肽-S-转移酶和乙酰胆碱酯酶活力随虫龄的增加而提高 (王泽华等, 2014)。这可能是由于 SOD 与 GST 在不同的发育阶段被激活, 且在早期发育阶段抗氧化胁迫的能力相对较弱 (Xin *et al.*, 2017)。也可能是由于低龄幼虫取食量较低, 外源化合物摄入量较少, 体内抗氧化酶活性较低 (王泽华等, 2014)。

值得一提的是, 铅胁迫下椭圆食粉螨形态参数与 SOD、GST 活性存在一致性, 如 12.5 mg/kg 和 100 mg/kg 浓度处理下规律相同, 而 25 mg/kg 和 50 mg/kg 规律相同。其机理和机制有待进一步研究。

螨类比表面积很高, 在同样的环境胁迫下比大中型动物要遭受更多的氧化损伤 (Suzuki *et al.*, 2009), 因而抗氧化酶和解毒酶对其非常重要。研究表明, 将 SOD 添加至害虫天敌饲料中, 可延长其寿命, 增强繁殖力和抗逆能力 (黄晓峰等, 2013); 相反, 有效的 SOD 抑制剂能通过增加 ROS 的积累来提高害虫死亡率 (Feng *et al.*, 2015)。未来可开发 SOD 作为靶标, 进行害螨的防治以及益螨的利用。

本研究揭示了 Pb 胁迫下椭圆食粉螨体型长

度及 SOD、GST 活性变化规律。其数据结果可为进一步研究重金属毒性效应提供信息, 同时表明椭圆食粉螨 SOD、GST 活性可作为监测储藏物重金属污染的指示物。

参考文献 (References)

- Ali A, Rashid MA, Huang QY, Wong C, Lei CL, 2016. Response of antioxidant enzymes in *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) exposed to thermal stress. *Bulletin of Entomological Research*, 107(3): 382–390.
- Feng YC, Liao CY, Xia WK, Jiang XZ, Shang F, Yuan GR, Wang JJ, 2015. Regulation of three isoforms of SOD gene by environmental stresses in citrus red mite, *Panonychus citri*. *Experimental and Applied Acarology*, 67(1): 49–63.
- Geng FF, Yu HX, Liu MH, Meng Y, 2018. Effect of Hg (II) exposure on activities of antioxidant enzyme in the aarva of *Prospilocerua akamusi*. *Journal of Northeast Forestry University*, 46(4): 97–100. [耿飞飞, 于洪贤, 刘曼红, 孟瑶, 2018. 汞胁迫对红裸须摇蚊幼虫抗氧化酶活性的影响. 东北林业大学学报, 46(4): 97–100.]
- Huang XF, Lin XD, Zhu QT, Zhang WQ, 2013. Effects of four superoxide dismutases (sods) from different sources on the lifespan, fecundity and tolerance to environmental stress of *Drosophila melanogaster*. *Acta Entomologica Sinica*, 56(7): 765–771. [黄晓峰, 林夏丹, 朱倩婷, 张文庆, 2013. 四种不同来源的超氧化物歧化酶(SOD)对黑腹果蝇寿命、繁殖力和抗逆能力的影响. 昆虫学报, 56(7): 765–771.]
- Jiang D, Yan S, 2017. Effects of Cd, Zn or Pb stress in *populus alba berolinensis* on the development and reproduction of *lymantria dispar*. *Ecotoxicology*, 26(1): 1–9.
- Li N, Xu P, Jing WX, Hwang JS, Wang L, 2017. Toxic effects of Pb^{2+} entering sperm through Ca^{2+} channels in the freshwater crab, *Sinopotamon henanense*. *Aquatic Toxicology*, 192(6): 24–29.
- Liu L, Xia Q, 2016. Research progresses about the effect of Copper pollution on the growth and reproduction of insects. *Journal of Environmental Entomology*, 38(2): 451–456. [柳琳, 夏婧, 2016. 铜污染对昆虫生长发育及繁殖影响的研究进展. 环境昆虫学报, 38(2): 451–456.]
- Min Q, 2017. Experimental population ecology studies of *Aleuroglyphus ovatus* (Troupeau) (Acarina: Acaridae) under the stress of the heavy mental lead. Master dissertation. Nanchang University. [闵强, 2017. 重金属铅胁迫下椭圆食粉螨实验种群生态学研究. 硕士学位论文. 南昌: 南昌大学.]
- Pan JJ, 2015. Single and combined effects of mercury and cadmium on mussel *Mytilus edulis*. Master dissertation. Ocean University

- of China. [潘京津, 2015. 汞和镉对紫贻贝(*Mytilus edulis*)的单一与联合作用效应. 硕士学位论文. 青岛: 中国海洋大学.]
- Räsänen K, Laurila A, Merilä J, 2005. Maternal investment in egg size: environment-and population-specific effects on offspring performance. *Oecologia*, 142(4): 546–553.
- Safaei S, Fereidoni M, Shahri, MN, Haddad F, Mirshamsi O, 2014. Effects of lead on the development of *drosophila melanogaster*. *Periodicum Biologorum*, 116(3): 259–265.
- Shu YH, Du Y, Wang JW, 2012. Effects of lead stress on the growth and reproduction of *Spodoptera litura* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23(6): 1562–1568. [舒迎花, 杜艳, 王建武, 2012. 铅胁迫对斜纹夜蛾生长发育与生殖的影响. 应用生态学报, 23(6): 1562–1568.]
- Sowa G, Skalski T, 2019. Effects of chronic metal exposure on the morphology of beetles species representing different ecological niches. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 102(2): 191–197.
- Suzuki T, Watanabe M, Takeda M, 2009. UV tolerance in the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*. *Journal of Insect Physiology*, 55(7): 649–654.
- Thomas F, 2011. Survival costs of reproduction in *drosophila*. *Experimental Gerontology*, 46(5): 369–375.
- Valdivieso R, Iraola V, Estupiñán M, Fernández-Caldas E, 2006. Sensitization and exposure to house dust and storage mites in high-altitude areas of Ecuador. *Annals of Allergy, Asthma & Immunology*, 97(4): 532–538.
- Wang ZH, Shi BC, Kang ZJ, Zhu L, Jin GH, Wei SJ, Gong YJ, 2014. The sensitivity of different larval instars of the beet armyworm *Spodoptera exigua* to insecticides and correlation with enzyme activity. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(1): 185–193. [王泽华, 石宝才, 康总江, 朱亮, 金桂华, 魏书军, 宫亚军, 2014. 甜菜夜蛾不同龄期幼虫对药剂的敏感性及其与酶活力的关系. 应用昆虫学报, 51(1): 185–193.]
- Wu GX, Ye GY, Hu C, Cheng JA, 2006. Cadmium effects on growth and development as well as reproduction of *Boettcherisca peregrina* in the parental generation and first filial generation. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 32(1): 71–76. [吴国星, 叶恭银, 胡萃, 程家安, 2006. 重金属镉对棕尾别麻蝇亲代及子代生长发育与繁殖的影响. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 32(1): 71–76.]
- Xie YH, Chen HB, Zheng SY, Zhang XL, Mu SN, 2018. Molecular characterization of Cu/Zn SOD gene in Asian clam, *Corbicula fluminea*, and mRNA expression and enzymatic activity modulation induced by metals. *Gene*, 663: 189–195.
- Xin TR, Li XY, Cui XP, Gao SR, Liu XY, Zou ZW, Xia B, 2017. Alterations in antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation induced by diflubenzuron in the carmine spider mite, *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval) (Acari: Tetranychidae). *International Journal of Acarology*, 43(5): 366–373.
- Xu H, Song P, Gu W, Yang ZR, 2011. Effects of heavy metals on production of thiol compounds and antioxidant enzymes in *Agaricus bisporus*. *Ecotoxicol Environmental Safety*, 74(6): 1685–1692.
- Yang HL, Nie LJ, Zhu SG, Zhou XW, 2006. Structure and catalytic mechanism of the glutathione transferases. *Journal of Chengdu University (Natural Science)*, 25(1): 19–24. [杨海灵, 聂力嘉, 朱圣庚, 周先碗, 2006. 谷胱甘肽硫转移酶结构与功能研究进展. 成都大学学报(自然科学版), 25(1): 19–24.]
- Yang J, Shang SQ, Zhang XH, 2013. Effect of temperature on developmental duration of *Aleuroglyphus ovatus*. *Journal of Gansu Agricultural University*, 48(5): 86–88. [杨洁, 尚素琴, 张新虎, 2013. 温度对椭圆食粉螨发育历期的影响. 甘肃农业大学学报, 48(5): 86–88.]
- Zhang N, Zhang QJ, Jia CX, Qu JQ, Lv GJ, 2017. Effects of heavy metal zinc on SOD and CAT activities and GSH content of *Daphnia magna*. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 39(1): 69–75. [张楠, 张清靖, 贾成霞, 曲疆奇, 吕光俊, 2017. 重金属锌对大型溞 SOD、CAT 酶活性和 GSH 含量的影响. 西南大学学报(自然科学版), 39(1): 69–75.]
- Zhang WY, G Rui, Ai SW, Yang Ying, Ding J, Zhang YM, 2018. Long-term heavy metal pollution varied female reproduction investment in free-living anura, *Bufo raddei*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 159: 136–142.
- Zhang ZT, Pang ZL, Liang ZA, Peng Y, Du RQ, 2010. Distribution of heavy metals in *pirata subpiraticus* (Araneae: Lycosidae) and their effect on activities of antioxidant enzymes. *Acta Entomologica Sinica*, 53(6): 618–625. [张征田, 庞振凌, 梁子安, 彭宇, 杜瑞卿, 2010. 重金属在拟水狼蛛体内的分布及其体内抗氧化酶活性的影响. 昆虫学报, 53(6): 618–625.]