

茶皂素对飞蝗解毒酶与保护酶活性的影响*

王铭铭^{1**} 张勇娟² 崔国盈² 季 荣¹ 张永军^{1***} 何 岚^{1***}

(1. 中亚区域跨境有害生物联合控制国际研究中心, 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室, 新疆师范大学生命科学学院, 乌鲁木齐 830054; 2. 乌鲁木齐市园林绿化工程质量监督站(乌鲁木齐市林草种苗站), 乌鲁木齐 830000)

摘要 【目的】明确茶皂素对飞蝗 *Locusta migratoria* 解毒酶与保护酶活性的影响, 以阐明茶皂素对飞蝗毒性的作用机制。【方法】通过腹部注射低、中和高 3 种不同浓度的茶皂素溶液, 比较不同浓度茶皂素对飞蝗谷胱甘肽-S-转移酶 (GST)、羧酸酯酶 (CarE)、细胞色素 P450 (CYP450)、过氧化物酶 (POD)、超氧化物歧化酶 (SOD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性的影响, 分析低浓度茶皂素溶液处理 0、12、24 和 48 h 后试虫体内解毒酶与保护酶活性的变化规律。【结果】3 种解毒酶活性在低浓度溶液处理后即迅速增加, 但 GST 活性随后被抑制, CarE 活性在中浓度溶液处理时最高, CYP450 活性随茶皂素浓度的增加而持续增加。随茶皂素处理时间延长, CarE 和 CYP450 活性在处理 12 h 后显著增加, GST 活性在处理 24 h 后显著增加。POD 和 CAT 在低浓度溶液处理下活性最高, SOD 活性在中浓度溶液处理时开始显著增加。3 种保护酶在低浓度溶液处理 24 h 时开始显著增加, 其中, POD 和 SOD 活性在茶皂素处理 48 h 后持续增高, 而 CAT 活性在处理 48 h 后下降。【结论】茶皂素可影响飞蝗解毒酶和保护酶活性, 从而对飞蝗产生毒性作用。

关键词 茶皂素; 解毒酶; 保护酶; 飞蝗

Effects of tea saponin on the detoxification and protective enzyme activity of *Locusta migratoria*

WANG Ming-Ming^{1**} ZHANG Yong-Juan² CUI Guo-Ying²
JI Rong¹ ZHANG Yong-Jun^{1***} HE Lan^{1***}

(1. International Center for the Collaborative Management of Cross-border Pest in Central Asia, Xinjiang Key International Research Center of Cross-border Pest Management in Central Asia, College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China; 2. Quality Supervision Station of Landscaping Project in Urumqi (Urumqi Forest and Grass Seedling Station), Urumqi 830000, China)

Abstract 【Objectives】To investigate the effects of tea saponin on detoxification and protective enzyme activity of *Locusta migratoria*. 【Methods】The effects of different concentrations of tea saponin on the activity of glutathione-S-transferase (GST), carboxylatetasse (CarE), cytochrome P450 (CYP450), peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) were compared by injecting low, medium and high concentrations of tea saponin solution into the abdomen of adult *L. migratoria* and monitoring changes in detoxification and protective enzyme activity after 0, 12, 24 and 48 h. 【Results】The activity of the three detoxification enzymes increased rapidly in the low concentration treatment group, but GST activity was subsequently inhibited, and CarE activity was highest in the medium concentration treatment group. The activity of CYP450 increased with tea saponin dosage. CarE and CYP450 activity increased significantly after 12 h, and the activity of GST increased significantly after 24 h. POD and CAT had the highest activity in the low-concentration treatment group, whereas SOD activity increased significantly in the medium concentration treatment group. Protective enzyme activity began to increase significantly after 24 h in the low

*资助项目 Supported projects: 新疆维吾尔自治区区域协同创新专项 (上海合作组织科技伙伴计划及国际科技合作计划) 项目 (2021E01003); 新疆师范大学生青年拔尖人才项目 (XJNUQB2023-12); 新疆师范大学博士启动基金项目 (XJNUBS2101)

**第一作者 First author, E-mail: 510503725@qq.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: heie@sina.com.cn; 517804636@qq.com

收稿日期 Received: 2022-04-15; 接受日期 Accepted: 2022-09-25

concentration treatment group. POD and SOD activity continued to increase, but CAT activity decreased, after 48 h. [Conclusion]

Tea saponin can affect the activity of both detoxifying and protective enzyme in *Locusta migratoria*.

Key words tea saponin; detoxifying enzyme; protective enzyme; *Locusta migratoria*

蝗灾是世界三大自然灾害之一, 严重危害农业和畜牧业 (Guo *et al.*, 2020)。近年来, 全球气候变化导致蝗灾频发 (Ye *et al.*, 2020)。2020年初, 沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 在东非造成了严重破坏, 导致 2 000 多万人面临粮食安全风险 (Kimathi *et al.*, 2020)。目前, 化学防治在蝗虫防治中占据主导地位 (石旺鹏和谭树乾, 2019), 但长期使用化学农药产生严重的环境污染问题, 迫切需要寻求环境友好型防治方式。植物次生代谢物是植物产生的能够抑制植食性昆虫取食和消化甚至导致死亡的物质 (陈澄宇等, 2015)。因其具有对非靶标生物毒性低和低残留的特性, 成为环境友好型农药的重要潜在替代物 (Akhtaret al., 2008)。

在长期进化过程中, 为应对植物的化学防御策略, 昆虫已经进化出了一系列解毒机制 (Després *et al.*, 2007; Poreddy *et al.*, 2015; Roy *et al.*, 2016)。解毒酶是昆虫抵抗或建立耐受的关键防御机制 (Wu *et al.*, 2011), 对农药的敏感性、耐受性和抗药性方面具有重要作用 (Baker *et al.*, 1998)。解毒酶包括谷胱甘肽 *S*-转移酶 (Glutathione *S*-transferase, GST)、羧酸酯酶 (Carboxylesterase, CarE) 及细胞色素 P450 (Cytochrome P450, CYP450) 等 (Wang *et al.*, 2013; Hu *et al.*, 2014; Hafeez *et al.*, 2019)。GST 可以催化谷胱甘肽 (GSH) 偶联反应, 并在化合物的解毒过程中发挥作用 (Tu and Akgül, 2005), 昆虫体内 GST 还具有耐受有机磷、有机氯、环二烯和拟除虫菊酯类杀虫剂的作用 (Kostaropoulos *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2014)。CarE 可以通过水解作用来解毒化合物 (Montella *et al.*, 2012; Hatfield *et al.*, 2016)。CYP450 是存在于所有真核生物和原核生物中的主要超家族基因 (Werck-Reichhart and Feyereisen, 2000; Scott and Wen, 2001; Liu *et al.*, 2015), 能催化昆虫体内植物次生代谢物 (Feyereisen, 2012;

Hoy and Wu, 2016)。研究表明, 昆虫通过改变解毒酶活性, 可耐受或者代谢寄主植物中的有毒次生代谢物, 从而增加对寄主植物的适应性 (Berenbaum, 2002; William *et al.*, 2011; 陈澄宇等, 2015)。

超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (Peroxidase, POD) 和过氧化氢酶 (Catalase, CAT) 是昆虫中重要的保护酶, 可以去除超氧自由基并保持动态平衡状态, 使昆虫体内自由基保持在较低水平, 以防止自由基中毒 (Wertlieb and Guttman, 1963; Colinet *et al.*, 2011; Dias *et al.*, 2016)。SOD 可将超氧化物转化为氧和过氧化氢, 后者通过 POD 和 CAT 的作用被清除 (Dubovskiy *et al.*, 2008), 当这种平衡被破坏时, 昆虫可能会受到损伤。在外来刺激物的作用下, 这些保护酶的活性也会发生相应变化, 以维持昆虫正常代谢 (Yin *et al.*, 2012; 刘建业等, 2014)。因此, 对保护酶活性的研究也是研究植物源农药作用效应的重要内容。

茶皂素 (Tea saponin) 是山茶科 Theaceae 山茶属 *Camellia* L. 植物中皂素的统称 (麻程军等, 2021)。茶皂素具有良好的分散性、渗透性和润湿性, 是一种很有前景的生物农药 (Cui *et al.*, 2018, 2019)。许多研究报道了茶皂素对昆虫的毒性作用, 例如, 茶皂素对小菜蛾 *Plutella xylostella* 和蚜虫 *Aphis craccivora* 表现出毒性作用 (Dolma *et al.*, 2018)。用 LC₂₀ 和 LC₅₀ 剂量茶皂素处理后, 小菜蛾幼虫生长速度降低、取食量减小、化蛹率降低、成虫繁殖力下降等 (Cai *et al.*, 2016)。茶皂素还能显著增加苏云金芽孢杆菌对甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Rizwan-Ul-Haq *et al.*, 2009) 和小菜蛾 (李耀明等, 2005) 的感染效率。茶皂素具有较强的杀菌和杀虫活性, 但是对哺乳动物毒性较低 (Lin *et al.*, 2018)。研究显示, 口饲 50-150 mg·kg⁻¹·d⁻¹ 茶皂素 3 个月

对雌雄大鼠均无明显影响 (Kawaguchi *et al.*, 1994)。茶皂苷已被证明安全、环保, 而且容易被微生物分解 (Cui *et al.*, 2018), 是非常有应用潜力的生物农药 (张远聪等, 2022)。

值得注意的是, 在长期进化过程中, 植食性昆虫进化出一系列解毒酶和保护酶用来抵御食物中的有毒物质。Lin 等 (2018) 研究显示, 以 LC₂₀ 或 LC₅₀ 茶皂素浸泡的卷心菜饲喂小菜蛾幼虫后, 试虫体内 SOD、POD 和 CAT 活性较对照组个体增加, 但是用 LC₂₀ 和 LC₅₀ 茶皂素浸泡的油菜饲喂 24 h 后, 试虫体内 SOD 活性均较对照组个体下降, 说明小菜蛾更适应取食卷心菜。研究表明, 昆虫体内解毒酶活性的变化规律可以反应昆虫对有毒物质的适应程度。

尽管目前已有很多研究报道了茶皂素对其他昆虫的毒性作用, 但是茶皂素对蝗虫的毒性作用规律尚未见报道。本研究旨在研究茶皂素对飞蝗解毒酶与保护酶活性的影响, 研究结果将为理解茶皂素对飞蝗的毒性作用机理提供依据, 为合理应用茶皂素防治蝗虫提供参考。

1 材料与方 法

1.1 供试昆虫

试验用飞蝗 *Locusta migratoria* 卵于温度 30 ℃、相对湿度 50%、光周期 14L:10D 的人工气候箱 (GTOP-260B, 浙江托普有限公司) 内孵化饲养, 饲喂新鲜充足的小麦苗, 保证蝗蝻健康存活, 以备进一步试验。

1.2 主要试剂

试验用 30% 茶皂素溶液由湖北绿天地生物科技有限公司生产, 由新疆维吾尔自治区蝗虫鼠害预测预报防治中心提供。前期使用浓度为 600.00、230.77、150.00、60.00 和 30.00 mg/L 的茶皂素稀释液浸泡小麦苗后饲喂 3 龄飞蝗蝗蝻, 记录 2 d 死亡率, 经过回归分析, 得到毒力回归方程为 $Y=0.2873X+1.1895$ ($R^2=0.9465$)。根据该结果, 本实验将 13.26、82.88 和 169.89 mg/L 作为低、中、高浓度茶皂素溶液对试虫进行处理。

谷胱甘肽-S-转移酶 (GST) 活性检测试剂盒

(D799612)、羧酸酯酶 (CarE) 活性检测试剂盒 (D799812)、过氧化物酶 (POD) 活性检测试剂盒 (D799592)、超氧化物歧化酶 (SOD) 活性检测试剂盒 (D799594) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性检测试剂盒 (D799598) 购于上海生工生物工程股份有限公司。细胞色素 P450 酶 (CYP450) 检测试剂盒 (J90006) 购于江苏晶美生物科技有限公司。

1.3 茶皂素对飞蝗解毒酶活性的影响

1.3.1 不同浓度茶皂素对飞蝗解毒酶活性的影响 选择同龄期体重相近且健康的 3 龄蝗蝻为试验对象。将茶皂素稀释为低、中和高 3 种浓度溶液备用, 同时设置蒸馏水对照组。用微量注射器取 5 μL 茶皂素稀释液注入蝗蝻腹部第 2 腹节侧面, 每个浓度注射 30 头, 对照组注射蒸馏水。饲养条件如 1.1, 处理后 24 h 将存活个体液氮速冻, 置于 -80 ℃ 保存, 用于后续酶活性测定。

1.3.2 茶皂素不同处理时间对飞蝗解毒酶活性的影响 将茶皂素稀释至低浓度溶液备用, 同时设置蒸馏水对照组。用微量注射器取 5 μL 茶皂素稀释液注入 3 龄蝗蝻腹部第 2 腹节侧面, 注射蒸馏水作为对照。饲养条件如 1.1, 于处理后 0、12、24 和 48 h 将存活蝗虫液氮速冻, 置于 -80 ℃ 保存, 用于后续酶活性测定。

1.4 茶皂素对飞蝗保护酶活性的影响

1.4.1 不同浓度茶皂素对飞蝗保护酶活性的影响 实验方法同 1.3.1。

1.4.2 茶皂素不同处理时间对飞蝗保护酶活性的影响 实验方法同 1.3.2。

1.5 酶活性测定方法

随机选取处理后的单头试虫, 去除足后 (李爽等, 2016), 冰浴匀浆, 操作步骤根据试剂盒说明进行。将反应后的酶标板置于多功能酶标仪 (Infinite M200 PRO, 瑞士 Tecan) 内检测。GST 活性测定波长为 340 nm, CarE 活性测定波长为 450 nm, CYP450 活性测定波长为 450 nm, POD 活性测定波长为 470 nm, CAT 活性测定波长为

240 nm, SOD 活性测定波长为 560 nm。每个浓度做生物学重复 5 次, 技术重复 2 次。

1.6 数据分析

采用单因素方差分析法比较各处理间酶活性的差异, 采用独立样本 t 检验法比较茶皂素处理组与对照组酶活性的差异。差异显著水平设为 $\alpha=0.05$ 。所有分析在 SPSS26.0 软件中进行。

2 结果与分析

2.1 茶皂素对飞蝗解毒酶活性的影响

2.1.1 不同浓度茶皂素处理后飞蝗解毒酶活性的变化 蒸馏水和不同浓度的茶皂素稀释液处理飞蝗 3 龄蝗蛹 24 h 后试虫解毒酶活性的变化如图 1 所示。结果显示, 茶皂素稀释液显著增加

了试虫 GST ($F_{3,16}=14.975$, $P=0.000$)、CarE ($F_{3,16}=10.045$, $P=0.001$) 和 CYP450 ($F_{3,16}=45.019$, $P=0.000$) 的活性。如图 1 (A) 所示, 低、中和高 3 种茶皂素浓度处理下试虫 GST 酶活性较对照组分别增加 298.90%、254.21% 和 197.80%, GST 活性在低浓度茶皂素溶液处理时最高, 随后下降, 但仍显著高于对照组。如图 1 (B) 所示, 经低、中和高 3 种茶皂素浓度处理后, 试虫 CarE 活性较对照组分别增加 167.64%、215.00% 和 164.64% ($F_{3,16}=10.045$, $P=0.001$), CarE 活性在中浓度茶皂素溶液处理时最高, 随后下降, 但仍高于对照组。如图 1 (C) 所示, 随茶皂素浓度增加, 试虫 CYP450 活性持续增加, 分别较对照组上升了 158.17%、178.04% 和 203.54% ($F_{3,16}=45.019$, $P=0.000$)。

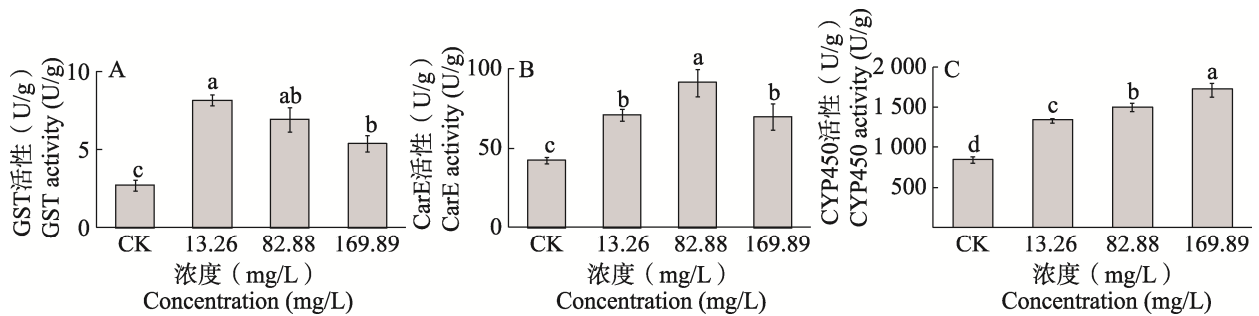


图 1 不同浓度茶皂素处理后飞蝗解毒酶活性的变化

Fig. 1 Changes of detoxifying enzyme activity of *Locusta migratoria* after treatment with tea saponin of different concentration

A. GST 活性; B. CarE 活性; C. CYP450 活性。图中数据均为平均值 \pm 标准误, 柱上标有不同小写字母表示不同稀释倍数之间酶活性存在显著差异 ($P < 0.05$, t 检验)。下同。

A. GST activity; B. CarE activity; C. CYP450 activity. Data are mean \pm SE, histograms with different lowercase letters indicate significant differences in detoxifying enzyme between different dilution multiples ($P < 0.05$, t -test). The same below.

2.1.2 茶皂素处理不同时间后飞蝗解毒酶活性的变化 蒸馏水和低浓度茶皂素溶液处理 0、12、24 和 48 h 后试虫解毒酶活性的变化如图 2 所示。低浓度茶皂素溶液处理 24 h 后, 试虫体内 GST 活性开始显著增加, 在 48 h 后继续增加, 由 0 h 的 2.09 U/g 显著上升至 5.60 U/g, 上升了 2.68 倍 ($F_{3,16}=14.714$, $P=0.000$); 蒸馏水对照组处理试虫在 0-24 h 期间 GST 活性无明显变化, 处理 48 h 后, GST 活性显著增加到 3.03 U/g ($F_{3,16}=4.645$,

$P=0.016$), 但仍显著低于茶皂素处理组 ($t_{4,146}=-3.35$, $P=0.027$)。低浓度茶皂素处理组试虫 GST 活性在 0 h 和 12 h 后与对照组接近, 无显著差异 (0 h: $t_8=0.542$, $P=0.602$; 12 h: $t_8=0.336$, $P=0.745$); 但是处理 24 h 和 48 h 后, 茶皂素处理组试虫 GST 活性较对照组显著增加 (24 h: $t_8=-3.98$, $P=0.004$; 48 h: $t_{4,146}=-3.35$, $P=0.027$) (图 2: A)。

低浓度茶皂素溶液处理组试虫在 12 h 时体

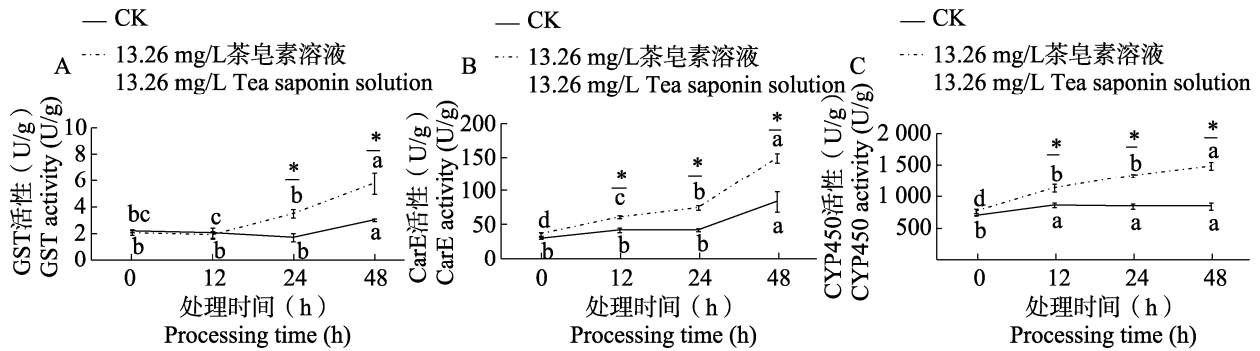


图 2 茶皂素处理不同时间后飞蝗解毒酶活性的变化

Fig. 2 Changes of detoxification enzyme activity of *Locusta migratoria* after tea saponin treatment for different time

A. GST 活性; B. CarE 活性; C. CYP450 活性。*表示相同处理时间对照组和茶皂素处理组之间存在显著差异 ($P < 0.05$, t 检验)。图 4 同。

A. GST activity; B. CarE activity; C. CYP450 activity. * means significant difference between the control group and the tea saponin treatment group at the same treatment time ($P < 0.05$, t -test). The same as Fig. 4.

内 CarE 活性显著增加,在 24 h 和 48 h 时进一步增加,在 48 h 时由 0 h 的 36.17 U/g 显著上升至 148.92 U/g ($F_{3,16}=8.818$, $P=0.001$) (图 2: B)。对照组蒸馏水处理的试虫体内 CarE 活性在 0-24 h 期间无明显变化,在处理 48 h 时显著增加到 83.93 U/g ($F_{3,16}=8.818$, $P=0.001$),但仍显著低于茶皂素处理组个体 ($t_8 = -3.914$, $P=0.004$)。

与 CarE 活性表达规律相似,试虫体内 CYP450 活性在低浓度茶皂素溶液处理 12 h 时即显著增加,且在 24 h 和 48 h 时持续增加,48 h 时由 0 h 的 765.85 U/g 显著上升至 1 482.32 U/g ($F_{3,16}=41.415$, $P=0.000$)。对照组试虫体内 CYP450 活性在 12 h 开始即显著高于 0 h,但在 12-48 h 期间没有明显变化 ($F_{3,16}=4.185$, $P=0.023$) (图 2: C)。

2.2 茶皂素对飞蝗保护酶活性的影响

2.2.1 不同浓度茶皂素处理后飞蝗保护酶活性的变化

蒸馏水和不同浓度的茶皂素溶液处理 24 h 后试虫保护酶活性的变化如图 3 所示。不同浓度的茶皂素溶液处理后试虫 POD ($F_{3,16}=17.36$, $P=0.000$)、SOD ($F_{3,16}=11.285$, $P=0.000$) 和 CAT ($F_{3,16}=10.701$, $P=0.000$) 活性发生显著变化。如图 3 (A) 所示,低、中、高 3 种浓度茶皂素溶液处理后试虫体内 POD 酶活性较对照组分别增加 168.02%、134.90%和 116.43%,低浓度茶皂素溶液处理组试虫 POD 活性最高,随后下降。如图 3 (B) 所示,随着茶皂素浓度的增加,试虫体内 SOD 活性逐渐升高,低、中和高浓度处理组个体较对照组分别上升了 110.60%、

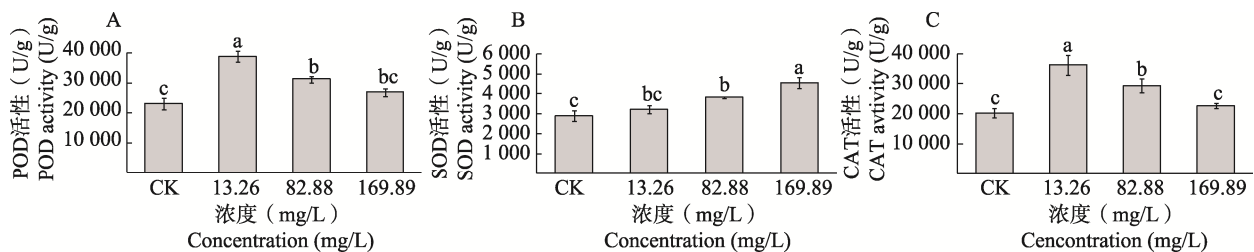


图 3 不同浓度茶皂素处理后飞蝗保护酶活性的变化

Fig. 3 Changes of protective enzyme activities of *Locusta migratoria* treated with tea saponin of different concentrations

A. POD 活性; B. SOD 活性; C. CAT 活性。

A. POD activity; B. SOD activity; C. CAT activity.

131.36%和 156.43%，SOD 活性在高浓度茶皂素溶液处理时最强。如图 3 (C) 所示，低、中和高浓度处理组试虫体内 CAT 酶活性较对照组分别增加 178.93%、145.23%和 111.90%，低浓度处理组个体 CAT 活性最高，随后下降。

2.2.2 茶皂素处理不同时间后飞蝗保护酶活性的变化 对照组蒸馏水和低浓度茶皂素溶液处理蝗蚬 0、12、24 和 48 h 后其体内保护酶活性的变化如图 4 所示。如图 4 (A) 所示，茶皂素溶液处理 24 h 后试虫体内 POD 活性开始显著增加 ($F_{3,16}=23.528$, $P=0.000$)；对照组个体 POD 活性在处理 24 h 和 48 h 后显著高于 0 h ($F_{3,16}=16.35$, $P=0.000$)。与对照组相比，处理 24 h 和 48 h 后试虫 POD 活性显著高于对照组 (24 h: $t_8=$

- 5.729, $P=0.000$; 48 h: $t_8=-2.864$, $P=0.021$)。

如图 4 (B) 所示，茶皂素处理 24 h 后试虫 SOD 活性开始显著增加 ($F_{3,16}=19.396$, $P=0.000$)，并在处理 48 h 时显著高于对照组 ($t_8= - 2.438$, $P=0.041$)；对照组个体 SOD 活性在处理 48 h 后显著增加 ($F_{3,16}=6.215$, $P=0.005$)，但显著低于茶皂素处理组个体 ($t_8= - 2.438$, $P=0.041$)。

如图 4 (C) 所示，处理 24 h 后，茶皂素处理组个体 CAT 活性达到最强，48 h 后又显著下降 ($F_{3,16}=14.305$, $P=0.000$)，茶皂素处理 24 h 和 48 h 后 CAT 均显著高于对照组 (24 h: $t_{5,703}= - 4.405$, $P=0.005$; 48 h: $t_8= - 3.9$, $P=0.005$)；对照组个体 CAT 活性在处理 24 h 和 48 h 后显著升高 ($F_{3,16}=3.96$, $P=0.027$)。

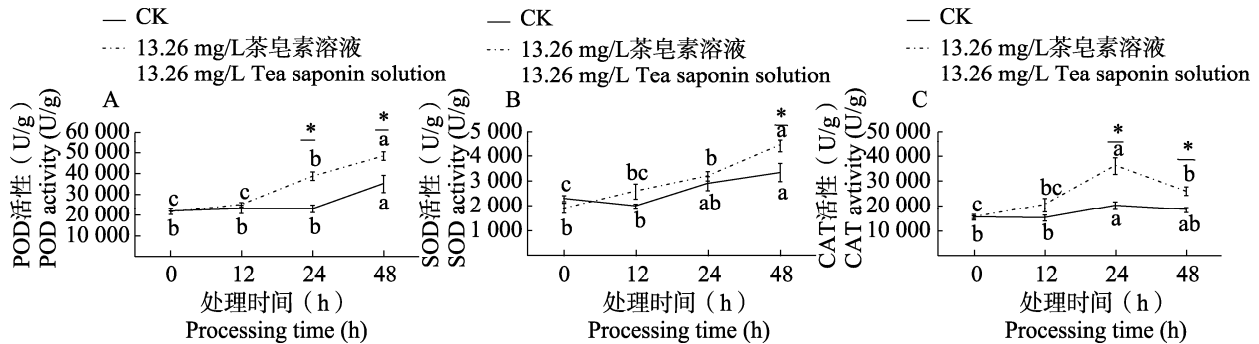


图 4 茶皂素处理不同时间后飞蝗保护酶活性的变化

Fig. 4 Changes of protective enzyme activities in *Locusta migratoria* treated with tea saponin for different time

A. POD 活性; B. SOD 活性; C. CAT 活性。

A. POD activity; B. SOD activity; C. CAT activity.

3 讨论

茶皂素因其高靶标性、低残留等特性，是良好的生物农药 (Cui *et al.*, 2018, 2019; 张远聪等, 2022)。已有大量研究报道了茶皂素对农业昆虫的作用机理。研究发现，茶皂素提取物可破坏小茶尺蠖 *Ectropis obliqua* 幼虫表皮蜡质层，造成严重水分流失，试虫肠绒毛缩短，肠壁破坏 (Cui *et al.*, 2019)。皂苷减缓了食物在粘虫 *Spodoptera littoralis* 肠道中的通过速度，干扰消化酶作用，从而抑制食物消化吸收，导致昆虫死亡率增加 (Ishaaya and Birk, 1965; Adel *et al.*,

2000)。它们还通过与胆固醇形成复合物发挥强大的杀虫活性 (Taylor *et al.*, 2004; Ellen *et al.*, 2007)。也有大量研究报道了茶皂素对昆虫解毒酶和保护酶活性的影响，且这种影响受到取食植物类型的影响 (白艳, 2010; Lin *et al.*, 2018)，酶活性的变化可以衡量昆虫对茶皂素的适应程度及对寄主植物的偏好 (Lin *et al.*, 2018)。

本研究探讨了茶皂素对飞蝗解毒酶和保护酶活性的影响，结果显示，茶皂素可以诱导飞蝗 GST、CarE 和 CYP450 活性显著升高。GST 活性在低浓度茶皂素处理组最高，但是，随着茶皂素浓度的增加，GST 酶活性逐渐降低。低浓度植

物次生代谢物诱导 GST 活性是昆虫的一种应激适应,但高浓度次生代谢物产生较强毒害作用,反而抑制酶活性 (Zhou *et al.*, 2016)。本研究结果表明,飞蝗 GST 可迅速对低浓度茶皂素溶液处理产生迅速解毒反应,但是高浓度可能产生应激损伤。飞蝗 CarE 活性随茶皂素浓度的增加呈先增后降趋势,中浓度茶皂素处理下活性最强,说明 CarE 可在较低浓度茶皂素溶液下可参与解毒代谢,当受到高浓度茶皂素胁迫时酶活性受抑制。与 GST 和 CarE 活性表达不同的是, CYP450 活性随茶皂素浓度增加呈持续显著增加趋势。昆虫体内不能产生甾醇结构,需要从食物中获取植物甾醇作为蜕皮激素的原料。皂苷与甾醇形成与蜕皮激素结构类似的复合物,从而抑制昆虫蜕皮激素的合成 (Roopashree and Naik, 2019)。CYP450 活性增加可以一定程度抵消茶皂素对蜕皮激素合成的抑制作用。同时, CYP450 也是昆虫耐受外源有毒物质的重要解毒酶 (Li *et al.*, 2016)。值得注意的是,尽管低浓度即诱导 3 种解毒酶活性显著增加,但是 GST 和 CarE 活性分别在中浓度和高浓度茶皂素处理时下降,而 CYP450 则持续增加,说明飞蝗体内 CYP450 对茶皂素的解毒代谢更持久。

解毒酶活性的诱导不仅受到有毒物质浓度的影响,同时不同昆虫解毒酶对不同有毒物质的响应也存在差异。例如,舞毒蛾 *Lymantria dispar* 在亚致死浓度甲维盐处理 24 h 后,其 GST 活性增加 (张振威等, 2019); 雌性西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 成虫体内 GST 活性经低剂量辣椒素诱导明显升高 (侯晓琳等, 2018)。草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 3 龄幼虫在 LC₂₀ 甲维盐处理 48 h 后 CarE 活性显著增加 (蒋兴川等, 2019)。尚素琴和薛玉丽 (2019) 报道了截形叶螨 *Tetranychus truncatus* 经 LC₁₀ 和 LC₃₀ 联苯腈酯处理后 GST 和 CarE 活性均显著升高,且 LC₁₀ 处理组 GST 和 CarE 活性显著低于 LC₃₀ (除 24 h 外)。棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 经亚致死剂量氯虫苯甲酰胺处理 48 h 后 CYP450 活性增加 (欧善生等, 2012)。斑蝥素类衍生物对粘虫 *Mythimna separata* 体内 CYP450 活性有

明显抑制作用,但是激活 CarE 活性, GST 活性表现出先激活后抑制的趋势 (席娜等, 2018)。西花蓟马体内 GST、CarE、和 CYP450 活性在亚致死浓度乙基多杀菌素处理下显著升高,在乙虫腈处理下 CarE 和 CYP450 活性显著升高, GST 活性无明显变化 (李定银等, 2020)。本研究发现, CarE 和 CYP450 酶活性在低浓度茶皂素溶液处理 12 h 后显著增加,而 GST 活性则在处理 24 h 后显著增加,说明低浓度茶皂素首先诱导飞蝗 CarE 和 CYP450 的活性,随茶皂素处理时间延长, GST 也被激活参与解毒代谢。用蒸馏水处理时,飞蝗 GST 和 CarE 活性在处理 48 h 也显著高于 0 h, CYP450 在蒸馏水处理 12 h 时即显著高于 0 h,随后保持在稳定水平,说明无论是茶皂素还是蒸馏水,对试虫而言都是外来入侵物质,都会诱解毒酶的活性增加,飞蝗可以区分外来入侵物质的毒性大小,并做出相应的解毒反应。

解毒酶活性诱导是一个复杂的过程,不同酶之间相互协调进行解毒代谢 (朱香镇等, 2018)。本研究仅从代谢水平分析了飞蝗解毒酶活性随茶皂素浓度的变化规律,其潜在的分子调控机制值得进一步深入研究。

有毒物质的入侵会激发昆虫体内保护酶的防御应答 (Wuet *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2020)。本研究发现,经茶皂素处理后飞蝗体内 SOD、POD 和 CAT 保护酶活性均高于对照组,但是 3 种酶对茶皂素浓度的响应程度存在差异。低浓度处理组试虫体内 POD 和 CAT 活性最强,而中、高浓度组试虫两种酶活性下降至对照组水平。低浓度组试虫 SOD 活性与对照组无显著差异,但随着茶皂素浓度增加, SOD 活性逐渐增加。这些研究结果说明低浓度茶皂素胁迫主要诱导飞蝗 POD 和 CAT 活性,中浓度和高浓度茶皂素胁迫主要诱导 SOD 活性。张彦丰等 (2015) 研究发现,绿僵菌首先诱导东亚飞蝗 *Locusta migratoria migratorioides* SOD 活性,接着诱导 POD、CAT 活性,3 种酶处于动态平衡。付文华等 (2021) 报道经哒螨灵处理的截形叶螨敏感品系和抗性品系体内 SOD、CAT 和 POD 活性均高

于对照。以上表明不同昆虫体内保护酶对不同外来入侵物质的响应规律不同。

本研究还发现, 蒸馏水对照组个体 SOD 和 CAT 活性在处理 48 h 开始显著增加, CAT 活性在处理 24 h 开始显著增加, 但仍显著低于处理组个体, 说明外来物质入侵均会诱导飞蝗保护酶进行防御应答。飞蝗体内 POD 活性在低浓度茶皂素溶液处理时表现出最高活性, 且在处理 24 h 后即迅速启动, 在 48 h 后仍进一步增加, 说明 POD 是抵御低浓度茶皂素胁迫的主要保护酶。SOD 活性在高浓度茶皂素处理时最高, 且在 24 h 后显著持续增加, SOD 是飞蝗防御高浓度茶皂素胁迫的重要保护酶。

本研究较为全面地分析了飞蝗解毒酶与保护酶活性随茶皂素浓度和处理时间的响应规律, 结果显示, 茶皂素可影响飞蝗体内解毒酶和保护酶活性变化, 影响其正常生理代谢功能, 可以作为蝗虫潜在的生物农药。

致谢: 感谢新疆维吾尔自治区蝗虫鼠害预测预报防治中心站提供茶皂素剂。

参考文献 (References)

- Adel MM, Sehnaal F, Jurzysta M, 2000. Effects of alfalfa saponins on the moth *Spodoptera littoralis*. *Journal of Chemical Ecology*, 26(4): 1065–1078.
- Akhtar Y, Yeoung YR, Isman MB, 2008. Comparative bioactivity of selected extracts from Meliaceae and some commercial botanical insecticides against two noctuid caterpillars, *Trichoplusia ni* and *Pseudaletia unipuncta*. *Phytochemistry Reviews*, 7(1): 77–88.
- Bai Y, 2010. Sub-lethal effects and mechanisms of tea saponin levels on the diamondback moth, *Plutella xylostella*. Master dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [白艳, 2010. 茶皂素对小菜蛾的亚致死效应及其机理. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Baker JE, Mendoza PJ, Beeman RW, Throne JE, 1998. Fitness of a malathion-resistant strain of the parasitoid *Anisopteromalus calandrae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Economic Entomology*, 91(1): 50–55.
- Berenbaum MR, 2002. Postgenomic chemical ecology: from genetic code to ecological interactions. *Journal of Chemical Ecology*, 28(5): 873–896.
- Cai H, Bai Y, Wei H, Lin S, Chen YX, Tian HJ, Gu XJ, Murugan K, 2016. Effects of tea saponin on growth and development, nutritional indicators, and hormone titers in diamondback moths feeding on different host plant species. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 131: 53–59.
- Chen CY, Kang ZJ, Shi XY, Gao XW, 2015. Metabolic adaptation mechanisms of insects to plant secondary metabolites and their implications for insecticide resistance of insects. *Acta Entomologica Sinica*, 58(10): 1126–1139. [陈澄宇, 康志娇, 史雪岩, 高希武, 2015. 昆虫对植物次生物质的代谢适应机制及其对昆虫抗药性的意义. *昆虫学报*, 58(10): 1126–1139.]
- Colinet D, Cazes D, Belghazi M, Gatti JL, Poirie M, 2011. Extracellular superoxide dismutase in insects: Characterization, function, and interspecific variation in parasitoid wasp venom. *Journal of Biological Chemistry*, 286(46): 40110–40121.
- Cui CJ, Yang YQ, Zhao TY, Zhou KK, Peng CY, Cai HM, Wan XC, Hou RY, 2019. Insecticidal activity and insecticidal mechanism of total saponins from *Camellia oleifera*. *Molecules*, 24(24): 4518–4529.
- Cui CJ, Zong JF, Sun Y, Zhang L, Ho CT, Wan XH, Hou R, 2018. Triterpenoid saponins from the genus *Camellia*: Structures, biological activities, and molecular simulation for structure–activity relationship. *Food Function*, 9(6): 3069–3091.
- Després L, David JP, Gallet C, 2007. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(6): 298–307.
- Dias FA, Gandara ACP, Perdomo HD, Gonçalves RS, Oliveira CR, Oliveira RLL, Citelli M, Polycarpo CR, Santesmasses D, Mariotti M, Guigó R, Braz GR, Missirlis F, Oliveira P, 2016. Identification of a selenium-dependent glutathione peroxidase in the blood-sucking insect *Rhodnius prolixus*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 69: 105–114.
- Dolma SK, Sharma E, Gulati A, Eswara Reddy SG, 2018. Insecticidal activities of tea saponin against diamondback moth, *Plutella xylostella* and aphid, *Aphis craccivora*. *Toxin Reviews*, 37(1): 52–55.
- Dubovskiy IM, Martemyanov VV, Vorontsova YL, Rantala MJ, Gryzanova EV, Glupov VV, 2008. Effect of bacterial infection on antioxidant activity and lipid peroxidation in the midgut of *Galleria mellonella* L. larvae (Lepidoptera, Pyralidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology &*

- Pharmacology*, 148(1): 1–5.
- Ellen D, Lambert E, Geelen D, Smagghe G, 2007. Novel advances with plant saponins as natural insecticides to control pest insects. *Pest Technology*, 1(2): 96–105.
- Feyereisen R, 2012. Insect CYP genes and P450 enzymes// Gilbert L(ed.). *Insect Molecular Biology and Biochemistry*. France: Academic Press. 236–316.
- Fu WH, Qiao WQ, Zhang CW, Zhang SH, Wang JL, Yu CL, Wang SS, Song LW, 2021. Stress response of *Tetranychus truncatus* to pyridaben and high temperatures. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 58(5): 1152–1158. [付文华, 乔万强, 张翠文, 张双红, 王继组, 俞才兰, 王森山, 宋丽雯, 2021. 哒螨灵和高温胁迫下截形叶螨的应激反应. *应用昆虫学报*, 58(5): 1152–1158.]
- Guo X, Yu Q, Chen D, Wei JN, Yang PC, Yu J, Wang XH, Kang L, 2020. 4-Vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts. *Nature*, 584(7822): 584–588.
- Hafeez M, Liu S, Jan S, Ali B, Shahid M, Fernández-Grandon M, Nawaz M, Ahmad A, Wang M, 2019. Gossypol-induced fitness gain and increased resistance to deltamethrin in beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). *Pest Management Science*, 75(3): 683–693.
- Hatfield MJ, Umans RA, Hyatt JL, Edwards CC, Wierdl M, Tsurkan L, Taylor MR, Potter PM, 2016. Carboxylesterases: General detoxifying enzymes. *Chemico-biological Interactions*, 259(Pt. B): 327–331.
- Hou XL, Zhi JR, Hu X, Ye M, 2018. Effects of capsaicin on detoxification enzyme activity in adult female *Frankliniella occidentalis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(2): 230–236. [侯晓琳, 邹军锐, 胡雄, 叶茂, 2018. 辣椒素对西花蓟马雌成虫体内解毒酶活性的影响. *应用昆虫学报*, 55(2): 230–236.]
- Hoy MA, Wu K, 2016. The glutathione-S-transferase, cytochrome P450 and carboxyl/cholinesterase gene superfamilies in predatory mite *Metaseiulus occidentalis*. *PLoS ONE*, 11(7): e0160009.
- Hu ZD, Xia F, LIN QS, Chen HY, Li ZY, Yin F, Liang P, Gao XW, 2014. Biochemical mechanism of chlorantraniliprole resistance in the diamondback moth, *Plutella xylostella* Linnaeus. *Journal of Integrative Agriculture*, 13(11): 2452–2459.
- Ishaaya I, Birk Y, Soybean saponins IV, 1965. The effect of proteins on the inhibitory activity of soybean saponins on certain enzymes. *Journal of Food Science*, 30: 118–120.
- Jiang XC, Shen YD, Sun JC, Li XX, Huang Y, Dong YC, Cao HQ, 2019. Effect of chlorantraniliprole and emamectin benzoate on toxicity and detoxification enzymes activity in *Spodoptera frugiperda* larva. *Journal of Environmental Entomology*, 41(5): 961–967. [蒋兴川, 沈怿丹, 孙劲超, 李秀霞, 黄勇, 董永成, 操海群, 2019. 氯虫苯甲酰胺和甲维盐对草地贪夜蛾幼虫的毒力及解毒酶活性的影响. *环境昆虫学报*, 41(5): 961–967.]
- Kawaguchi M, Kato T, Kamada S, Yahata A, 1994. Three-month oral repeated administration toxicity study of seed saponins of *Thea sinensis* L. (Ryokucha saponin) in rats. *Food and Chemical Toxicology*, 32(5): 431–442.
- Kimathi E, Tonnang HEZ, Subramanian S, Cressman K, Abdel-Rahman EM, Tesfayohannes M, Niassy S, Torto B, Dubois T, Tanga TM, Kassie M, Ekesi S, Mwangi D, Kelemu S, 2020. Prediction of breeding regions for the desert locust *Schistocerca gregaria* in East Africa. *Scientific Reports*, 10(1): 1–10.
- Kostaropoulos I, Papadopoulos AI, Metaxakis A, Boukouvala E, Mourkidou EP, 2001. Glutathione S-transferase in the defence against pyrethroids in insects. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 31(4/5): 313–319.
- Li S, Cai MT, Ma WY, Ji R, 2016. Difference in heat tolerance and enzyme activity between *Cailiptamus italicus* (Orthoptera: Acrididae) and *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera: Acrididae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(5): 1077–1083. [李爽, 蔡梦婷, 马婉颖, 季荣, 2016. 意大利蝗和西伯利亚蝗高温耐受能力及酶活性比较研究. *应用昆虫学报*, 53(5): 1077–1083.]
- Li YM, He KJ, Wang XY, Chen BQ, 2005. The synergistic effect of tea saponin on BT against *Plutella xylostella* (L.). *Human Agricultural Sciences*, 2005(4): 55–57. [李耀明, 何可佳, 王小艺, 陈柏青, 2005. 茶皂素对 Bt 防治小菜蛾的增效作用. *湖南农业科学*, 2005(4): 55–57.]
- Li YX, Lian XH, Wan YG, Wang DY, Chen W, Di FJ, Wu WJ, Li ZM, 2016. Modulation of the Ca²⁺ signaling pathway by celangulin I in the central neurons of *Spodoptera exigua*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 127: 76–81.
- Li DY, Zhi JR, Zhang T, Zeng G, 2020. Effects of spinetoram and ethiprole on detoxification enzyme and acetylcholin esterase activity in *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(6): 1385–1393. [李定银, 邹军锐, 张涛, 曾广, 2020. 乙基多杀菌素和乙虫腈对西花蓟马解毒酶和乙酰胆碱酯酶活性的影响. *应用昆虫学报*, 57(6): 1385–1393.]

- Lin S, Chen Y, Bai Y, Cai HJ, Wei H, Tian HJ, Zhao JW, Chen Y, Yang G, Gu XJ, Murugan K, 2018. Effect of tea saponin-treated host plants on activities of antioxidant enzymes in larvae of the diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Environmental Entomology*, 47(3): 749–754.
- Liu JY, Qian L, Jiang XC, He SQ, Li ZY, Gui FR, 2014. Effects of elevated CO₂ concentration on the activities of detoxifying enzymes and protective enzymes in adults of *Frankliniella occidentalis* and *F. intonsa* (Thysanoptera: Thripidae). *Acta Entomologica Sinica*, 57(7): 754–761. [刘建业, 钱蕾, 蒋兴川, 和淑琪, 李正跃, 桂富荣, 2014. CO₂ 浓度升高对西花蓟马和花蓟马成虫体内解毒酶和保护酶活性的影响. 昆虫学报, 57(7): 754–761.]
- Liu N, Li M, Gong Y, Liu F, Li T, 2015. Cytochrome P450s-their expression, regulation, and role in insecticide resistance. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 120: 77–81.
- Ma CJ, Wang R, Liu B, Huang B, Hou YM, Tang BZ, 2021. Molluscicidal activity of tea saponin to *Pomacea canaliculata* and its safety evaluation against three aquatic organisms. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 23(1): 139–145. [麻程军, 王瑞, 刘彬, 黄斌, 侯有明, 汤宝珍, 2021. 茶皂素杀螺活性及对 3 种水生生物的安全性. 农药学报, 23(1): 139–145.]
- Montella IR, Schama R, Valle D, 2012. The classification of esterases: An important gene family involved in insecticide resistance—a review. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 107(4): 437–449.
- Ou SS, Liang P, Song DL, Shi XY, Gao XW, 2012. Effects of sublethal dosage of chlorantraniliprole on development and detoxifying enzymes activity of *Helicoverpa armigera*. *Plant Protection*, 38(4): 1–8. [欧善生, 梁沛, 宋敦伦, 史雪岩, 高希武, 2012. 氯虫苯甲酰胺亚致死剂量对棉铃虫生长发育和解毒酶活性的影响. 植物保护, 38(4): 1–8.]
- Poreddy S, Mitra S, Schöttner M, Chandran J, Schneider B, Baldwin LT, Kumar P, Pandit SS, 2015. Detoxification of hostplant's chemical defence rather than its anti-predator co-option drives β -glucosidase-mediated lepidopteran counteradaptation. *Nature Communications*, 6(1): 1–13.
- Rizwan-Ul-Haq M, Hu QB, Hu MY, Zhong GH, Weng QF, 2009. Study of destruxin B and tea saponin, their interaction and synergism activities with *Bacillus thuringiensis* kurstaki against *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Applied Entomology and Zoology*, 44(3): 419–428.
- Roopashree KM, Naik D, 2019. Saponins: properties, applications and as insecticides: Are view. *Bioscience Trends*, 8(1): 1–14.
- Roy A, Walker III W B, Vogel H, Chattington S, Larsson MC, Anderson P, Heckel DG, Schlyter F, 2016. Diet dependent metabolic responses in three generalist insect herbivores *Spodoptera* spp. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 71: 91–105.
- Scott JG, Wen Z, 2001. Cytochromes P450 of insects: The tip of the iceberg. *Pest Management Science*, 57(10): 958–967.
- Shang SQ, Xue YL, 2019. Effect of sublethal concentrations of bifentazate on detoxifying enzymes in *Tetranychus truncatus*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(4): 728–735. [尚素琴, 薛玉丽, 2019. 亚致死质量浓度联苯腈酯对截形叶螨解毒酶系的影响. 应用昆虫学报, 56(4): 728–735.]
- Shi WP, Tan SQ, 2019. Current status and trend on grasshopper and locust biological control. *Chinese Journal of Biological Control*, 35(3): 307–324. [石旺鹏, 谭树乾, 2019. 蝗虫生物防治发展现状及趋势. 中国生物防治学报, 35(3): 307–324.]
- Taylor WG, Fields PG, Sutherland DH, 2004. Insecticidal components from field pea extracts: Soyasaponins and lysolecithins. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(25): 7484–7490.
- Tu CPD, Akgül B, 2005. *Drosophila* glutathione S-transferases. *Methods in Enzymology*, 401: 204–226.
- Wang X, Khakame SK, Ye C, Yang YH, Wu YD, 2013. Characterisation of field-evolved resistance to chlorantraniliprole in the diamondback moth, *Plutella xylostella*, from China. *Pest Management Science*, 69(5): 661–665.
- Wang Y, Huang X, Chang BH, Zhang Z, 2020. Growth performance and enzymatic response of the grasshopper, *Calliptamus abbreviatus* (Orthoptera: Acrididae), to six plant-derived compounds. *Journal of Insect Science*, 20(3): 1–14.
- Wang Z, Zhao Z, Abou-Zaid MM, Arnason JT, Liu R, Roussel BW, Wayne A, Liu S, Saleem A, Caceres LA, Wei Q, Scott IM, 2014. Inhibition of insect glutathione S-transferase (GST) by conifer extracts. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 87(4): 234–249.
- Werck-Reichhart D, Feyereisen R, 2000. Cytochromes P450: A success story. *Genome Biology*, 1(6): 1–9.
- Wertlieb DM, Guttman HN, 1963. Catalase in insect trypanosomatids. *The Journal of Protozoology*, 10(1): 109–112.
- William HK, Calos MDR, Wnrique CV, 2011. Ecological

- physiology of diet and digestive systems. *Annual Review of Physiology*, 73: 69–93.
- Wu G, Yi Y, Lv Y, Li M, Wang J, Qiu LH, 2015. The lipopolysaccharide (LPS) of *Photorhabdus luminescens* TT01 can elicit dose- and time-dependent immune priming in *Galleria mellonella* larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, 127: 63–72.
- Wu SW, Yang YH, Yuan GR, Campbell PM, Teese MG, Russell RJ, Oakeshott JG, Wu Y, 2011. Overexpressed esterases in a fenvalerate resistant strain of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 41(1): 14–21.
- Xi N, Sun H, Sun WB, Zheng SL, Zhang YL, 2018. The effect of cantharidin derivatives on the stomach poison activity to *Mythimna separata* and its detoxification enzyme system. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(3): 464–473. [席娜, 孙红, 孙文博, 郑胜礼, 张雅林, 2018. 斑蝥素类衍生物对粘虫胃毒活性及解毒酶系的影响. *应用昆虫学报*, 55(3): 464–473.]
- Ye SJ, Lu SH, Bai XS, Gu JF, 2020. ResNet-Locust-BN network-based automatic identification of East Asian migratory locust species and instars from RGB images. *Insects*, 11(8): 458.
- Yin J, Feng HL, Kebin L, 2012. Effects of host plants on the activities of some detoxification enzymes and protective enzymes in the meadow moth. *Plant Protection*, 38: 35–39.
- Zhang YC, Liu T, Wang M, Zeng XY, Shen LC, 2022. Application progress of tea saponin activities in pesticides. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 34(4): 70–74. [张远聪, 刘婷, 王玫, 曾秀英, 沈乐丞, 2022. 茶皂素的活性在农药中的应用研究进展. *江西农业学报*, 34(4): 70–74.]
- Zhang YF, Wang ZH, Nong XQ, Cao GC, Zhao L, Wang GJ, Zhang ZH, 2015. Effect of *Metarhizium anisopliae* on protective enzyme and detoxification enzyme in the midgut of *Locusta migratoria manilensis*. *Chinese Journal of Biological Control*, 31(6): 876–881. [张彦丰, 王正浩, 农向群, 曹广春, 赵莉, 王广君, 张泽华, 2015. 绿僵菌侵染对东亚飞蝗中肠保护酶和解毒酶的影响. *中国生物防治学报*, 31(6): 876–881.]
- Zhang ZW, Zhao QQ, Hao X, Pan JL, Ma L, 2019. Effect of avermectin and emamectin benzoate on toxicity and detoxifying enzymes activity in *Lymntria dispar* larva. *Journal of Northeast Forestry University*, 47(5): 118–122. [张振威, 赵清泉, 郝昕, 潘佳亮, 马玲, 2019. 阿维菌素和甲维盐对舞毒蛾幼虫的毒力及解毒酶活性的影响. *东北林业大学学报*, 47(5): 118–122.]
- Zhou BG, Wang S, Dou TT, Liu S, Li MY, Hua RM, Li SG, Lin HF, 2016. Aphicidal activity of *Illicium verum* fruit extracts and their effects on the acetylcholinesterase and glutathione S-transferases activities in *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Insect Science*, 16(1): 11.
- Zhu XZ, Luo JY, Zhang S, Lv LM, Wang CY, Cui JJ, 2018. Effects of plant secondary metabolites gossypol and rutin on the activities of protective enzymes and detoxification enzymes in green mirid bug *Apolygus lucorum*. *Journal of Plant Protection*, 45(5): 1044–1053. [朱香镇, 雒珺瑜, 张帅, 吕丽敏, 王春义, 崔金杰, 2018. 植物源次生物质棉酚和芸香苷对绿盲蝽保护酶与解毒酶活性的影响. *植物保护学报*, 45(5): 1044–1053.]