

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20170214

3种植物次生代谢物质对舞毒蛾的杀虫活性分析

王亚军 邹传山 王若茜 林连男 张国财
(东北林业大学林学院)

摘要:为探究苦参碱、氧化苦参碱和山奈酚对舞毒蛾3龄幼虫的杀虫活性以及杀虫机理,本研究通过生物测定、离体和体内酶活性实验,分析了上述3种植物次生代谢物质对舞毒蛾的杀虫效果及其对谷胱甘肽S-转移酶(GST)、乙酰胆碱酯酶(AChE)和羧酸酯酶(CarE)活性的影响。实验结果表明:苦参碱、氧化苦参碱和山奈酚均对舞毒蛾3龄幼虫有良好的杀虫效果,其中苦参碱杀虫效果最强,致死中质量浓度(LC₅₀)为0.420 mg/mL;离体酶活性实验发现,3种植物次生代谢物质对舞毒蛾离体GST、AChE和CarE活性均有抑制效果,其中氧化苦参碱对GST和AChE抑制作用最强,抑制中质量浓度(IC₅₀)分别为0.928和0.717 mg/mL,而苦参碱对CarE抑制作用最强,IC₅₀为0.436 mg/mL;而体内酶活性实验结果显示,苦参碱对GST抑制作用最强,在处理后48 h,GST活性达到最低,仅为同时期对照组的39%;而氧化苦参碱对AChE和CarE抑制作用最强,在处理后72 h,AChE和CarE活性最低,分别为对照组的44%和40%。以上结果表明苦参碱、氧化苦参碱和山奈酚对舞毒蛾幼虫GST、AChE和CarE活性的抑制作用是其具有杀虫活性的原因之一。

关键词:苦参碱;氧化苦参碱;山奈酚;舞毒蛾;解毒酶

中图分类号:S763.42 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2017)11-0075-07

WANG Ya-jun; ZOU Chuan-shan; WANG Ruo-xi; LIN Lian-nan; ZHANG Guo-cai. **Insecticidal activity analysis of three plant secondary metabolites on *Lymantria dispar*.** *Journal of Beijing Forestry University* (2017) **39** (11) 75-81 [Ch, 33 ref.] School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang, 150040, P. R. China.

In order to investigate the insecticidal activity and mechanism of matrine, oxymatrine and kaempferol on 3rd instar larvae of *Lymantria dispar*, the effects of three plant secondary metabolites on the survival and three enzymes (GST, AChE and CarE) of *L. dispar* were analyzed by bioassay, *in vitro* and *in vivo* enzyme activity assay. The results indicated that matrine, oxymatrine and kaempferol all possessed a highly insecticidal activity on 3rd instar larvae of *L. dispar*, and matrine showed the highest insecticidal activity among three plant secondary metabolites with a LC₅₀ value of 0.420 mg/mL. *In vitro* enzyme activity assays showed that the activities of GST, AChE and CarE could be inhibited by three plant secondary metabolites. The IC₅₀ values of oxymatrine against GST and AChE were 0.928 and 0.717 mg/mL, respectively, while the IC₅₀ value of matrine against CarE was 0.436 mg/mL, which was the highest inhibition. Furthermore, the results of *in vivo* enzyme activity assay indicated that matrine had the highest inhibition on GST, which showed the lowest activity at 48 hours after treatment and was 39% of the control at the same stage. Moreover, oxymatrine had the highest inhibition on AChE and CarE, and their activities were 44% and 40% of the control at 72 hours after treatment, respectively. The above results indicate that the inhibition of matrine, oxymatrine and kaempferol on three enzymes (GST, AChE and CarE) of *L. dispar* is one of the reasons for their insecticidal activity.

Key words matrine; oxymatrine; kaempferol; *Lymantria dispar*; detoxifying enzyme

收稿日期: 2017-06-16 修回日期: 2017-07-14
基金项目: 中央高校基本科研业务费专项(2572014CA15)、哈尔滨市应用技术与开发项目(2016RAXXJ035)、黑龙江省森工总局科研项目(sgzjT2015005)。
第一作者: 王亚军。主要研究方向: 森林有害生物综合管理。Email:1404259265@qq.com 地址:150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路26号东北林业大学林学院。
责任作者: 张国财,教授,博士生导师。主要研究方向: 森林有害生物综合管理。Email:Zhang640308@126.com 地址:同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

植物为了抵御植食性昆虫的取食,在长期进化过程中,形成了通过形态学、生物化学及分子调控等多种方式,对植食性昆虫产生防御的机制。其中,植物次生代谢物质在植物与昆虫的防御关系中发挥了重要作用^[1-2]。植物次生代谢物质种类繁多,性质各异。目前,结构已知的植物次生代谢物质超过 10 万种^[3-4],主要有生物碱类、萜类化合物以及包括黄酮、醌等在内的酚类化合物^[5-6]。一些植物次生代谢物质能对植食性昆虫的取食、生长发育、繁殖等产生不利影响甚至具有毒杀作用。

苦参碱(matrine)和氧化苦参碱(oxymatrine)是生物碱类植物次生代谢物质,主要存在于豆科植物苦参(*Sophora flavescens*)、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)等植物中^[7],苦参碱和氧化苦参碱作为植物源农药,对多种农林害虫和病原菌均有活性^[8];而山奈酚(kaempferol)是一种黄酮类化合物,主要存在于姜科植物山奈(*Kaempferia galanga*)等植物中^[9]。很多种黄酮类化合物对昆虫都具有毒杀或拒食作用^[10]。而昆虫凭借自身行为防御机制和生理、生化防御机制来抵御这些外源有毒物质对其造成的影响^[11-12]。在生理、生化防御机制中,利用解毒酶系和保护酶系来进行解毒和排毒是昆虫适应其寄主植物防御的重要方式^[13]。谷胱甘肽 S-转移酶(glutathione S-transferase, GST)和羧酸酯酶(carboxylesterase, CarE)是昆虫体内重要的解毒酶,而乙酰胆碱酯酶(acetylcholine esterase, AChE)是有机磷类、氨基甲酸酯类以及一些植物次生物质的作用靶标,它们都参与外源有毒物质的分解和代谢^[14-15]。

舞毒蛾(*Lymantria dispar*)是一种世界性的食叶害虫。根据国内外报道,舞毒蛾危害的植物多达 500 多种^[16-18],给我国农林业生态效益和经济效益造成了巨大损失。而目前对该害虫的控制仍是以化学防治为主要措施,但化学农药的长期使用会导致严重的“3R”问题。因此,寻找一种防治该害虫的新型无公害药剂显得尤为重要。植物源杀虫剂的有效成分是植物体内产生的次生代谢物质,其来源于自然,具有低毒、低残留、对环境无污染等优点,已成为当今科研人员研制新型杀虫剂的热点。本研究以舞毒蛾为供试昆虫,测定了 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾 3 龄幼虫的杀虫活性及对其 GST、AChE 和 CarE 活性的影响,为进一步研究这 3 种植物次生代谢物质的杀虫效果和杀虫机理提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试昆虫

舞毒蛾卵块购自中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所昆虫病毒实验室,于 4℃ 冰箱保存,幼虫培养温度为(25±1)℃,光照周期为 14L:10D,相对湿度 75%±1%,取健康、大小一致的舞毒蛾 3 龄幼虫为试虫。

1.1.2 供试药剂

苦参碱、氧化苦参碱、山奈酚标品均购自成都克洛玛生物科技有限公司,纯度大于 98%。用 10% 二甲基亚砜(DMSO)将上述 3 种植物次生代谢物质分别配制成 0.125、0.250、0.500、1.000 和 2.000 mg/mL 5 个质量浓度梯度。

1.2 试验方法

1.2.1 生物测定

采用饲料混药法^[19]测定 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾 3 龄幼虫的杀虫效果。用微量点滴仪在每个养虫杯的饲料上滴 300 μL 药液,用涂布器将药剂均匀涂抹在饲料上,自然晾干,对照组涂抹相同体积的 10% DMSO 溶液。然后将饥饿处理 10 h 后的幼虫接入盛有已涂抹药剂后的培养杯中,每个培养杯中接入 20 头虫,每个处理重复 3 次,最后放在养虫室内培养,观察并记录试虫死亡情况,72 h 后统计死亡数。

1.2.2 GST、AChE 和 CarE 的提取及离体活性测定

GST 酶液提取及活性测定参照张凯等^[20]方法略加修改。每个处理重复 3 次。GST 活性单位以 mmol/(min·mg)表示。

AChE 酶液提取及活性测定参照邹传山等^[21]方法略加修改。每个处理重复 3 次。AChE 活性单位以 mmol/(min·mg)表示。

CarE 酶液提取及活性测定参照 Van Asperen 等^[22]方法略加修改。每个处理重复 3 次。根据 α-萘酚标准曲线获得单位时间内单位质量的蛋白水解 α-乙酸萘酯生成 α-萘酚的含量,计算出羧酸酯酶的比活力,CarE 活性单位以 μmol/(min·mg)表示。

1.2.3 蛋白质含量测定

参照 Bradford^[23]的考马斯亮蓝 G-250 染色法对虫体中的蛋白质进行含量测定。

1.2.4 GST、AChE 和 CarE 的提取及体内活性测定

根据生物测定结果,分别用 LC₂₅ 质量浓度的 3 种植物次生代谢物质处理舞毒蛾 3 龄幼虫,每个处理 20 头幼虫,重复 3 次,对照组为 10% DMSO 溶

液,于处理后 12、24、48 和 72 h 随机挑取活泼的试虫,液氮冷冻后于 -80 ℃ 冰箱保存备用。GST、AChE 和 CarE 3 种酶的提取及活性测定方法同 1.2.2。

1.3 数据处理及分析

使用 SPSS 22.0 软件计算 3 种药剂的致死中质量浓度 (LC₅₀)、亚致死质量浓度 (LC₂₅) 以及离体酶活性抑制实验中的抑制中质量浓度 (IC₅₀),并统计 GST、AChE 和 CarE 活性的平均值和标准误,采用 one-way ANOVA 进行差异显著性方差分析,以 Duncan's 新复极差法比较不同处理间的差异显著性

($P < 0.05$)。最后用 Origin Pro 9.0 绘图。

2 结果与分析

2.1 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾幼虫的毒力

3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾 3 龄幼虫 72 h 毒力测定结果见表 1。苦参碱、氧化苦参碱和山奈酚对舞毒蛾 3 龄幼虫都具有一定的杀虫活性,LC₅₀ 分别为 0.420、0.730 和 3.860 mg/mL。在这 3 种次生物质中,苦参碱的杀虫活性最强,氧化苦参碱次之,而山奈酚的杀虫活性则相对较弱。

表 1 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾 3 龄幼虫的毒力

Tab. 1 Toxicity of three plant secondary metabolites on 3rd instar larvae of *Lymantria dispar*

药剂 Agent	回归方程 Regression equation	R^2	LC ₅₀ / (mg·mL ⁻¹)	95% 置信区间 95% confidence limit	LC ₂₅ / (mg·mL ⁻¹)	95% 置信区间 95% confidence limit
苦参碱 Matrine	$y = 0.342x + 5.299$	0.991	0.420	0.311 ~ 0.556	0.060	0.035 ~ 0.086
氧化苦参碱 Oxymatrine	$y = 0.225x + 5.072$	0.952	0.730	0.617 ~ 0.964	0.040	0.023 ~ 0.071
山奈酚 Kaempferol	$y = 0.377x + 4.491$	0.995	3.860	2.051 ~ 5.866	0.650	0.461 ~ 0.924

注:LC₅₀为致死中质量浓度,LC₂₅为亚致死质量浓度。Notes: LC₅₀ means median lethal mass concentration, LC₂₅ means sublethal mass concentration.

2.2 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾幼虫离体酶活性的影响

不同质量浓度的苦参碱、氧化苦参碱和山奈酚对舞毒蛾 3 龄幼虫离体 GST、AChE 和 CarE 活性均有不同程度的抑制作用,而且具有明显的剂量-效应关系(山奈酚对离体 GST、AChE 的影响除外),随药剂质量浓度增大,各次生代谢物质对 3 种酶活性的抑制率也随之增大(图 1)。根据剂效关系,利用 SPSS 22.0 分别计算得到 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾幼虫 3 种离体酶活性的 IC₅₀ 见表 2。

由图 1A 和表 2 可知,随着质量浓度增加,苦参碱、氧化苦参碱对 GST 活性的抑制率呈明显上升趋势,两者的 IC₅₀ 分别为 1.209 和 1.199 mg/mL。用最高质量浓度 2 mg/mL 处理后,两种生物碱对 GST 活性的抑制率分别达到了 65.84% 和 69.70%;而山奈酚对 GST 的抑制率无明显剂量效应。

同样,随着药剂质量浓度增加,苦参碱和氧化苦参碱对离体 AChE 活性的抑制率也呈现明显上升趋势,两者对 AChE 的 IC₅₀ 分别为 1.095 和 1.002 mg/mL。2 mg/mL 的两种生物碱对 AChE 活性的抑制率分别为 69.47% 和 72.02%。山奈酚对 AChE 的抑制率随质量浓度增大缓慢上升,2 mg/mL 时对 AChE 的抑制率仅为 31.52% (图 1B、表 2)。

3 种植物次生代谢物质对离体 CarE 活性的抑制率均具有明显的质量浓度效应,随质量浓度增大,抑制率增大。用 2 mg/mL 的 3 种次生物质处理,对 CarE 活性的抑制率分别为 75.29%、63.85% 和

61.60%,而 3 者对离体 CarE 的 IC₅₀ 分别为 0.664、1.283 和 1.311 mg/mL。由此可知,苦参碱对 CarE 活性的抑制作用明显强于氧化苦参碱和山奈酚(图 1C、表 2)。

2.3 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾幼虫体内酶活性的影响

2.3.1 对舞毒蛾幼虫体内 GST 的影响

LC₂₅ 质量浓度的 3 种药剂处理后,舞毒蛾幼虫体内 GST 活性变化见图 2。处理后 12、24、48 和 72 h,3 个处理组的 GST 活性均显著低于对照组 ($P < 0.05$),说明这 3 种植物次生代谢物质均对体内 GST 活性同样具有一定的抑制作用。随处理时间延长,各处理组酶活性呈现出先减小后增大的趋势,在处理 48 h,苦参碱和氧化苦参碱两个处理组的 GST 活性都达到最低,分别为同时期对照组的 0.39 和 0.40 倍;而经山奈酚处理后的 GST 活性随时间延长变化并不明显,在处理 72 h 达到最低,为同时期对照组的 0.87 倍。

2.3.2 对舞毒蛾幼虫体内 AChE 的影响

3 个处理组的 AChE 活性在处理 12、24、48 和 72 h,均显著低于对照组 ($P < 0.05$),表明这 3 种植物次生代谢物质对 AChE 活性也有一定的抑制作用。随处理时间延长,苦参碱和氧化苦参碱处理组酶活性呈现逐渐减小的趋势,在处理 72 h,两个处理组的 AChE 活性都达到最低,分别为同时期对照组的 0.47 和 0.44 倍;而山奈酚处理组 AChE 的活性则随着处理时间的增长变化并不明显(图 3)。

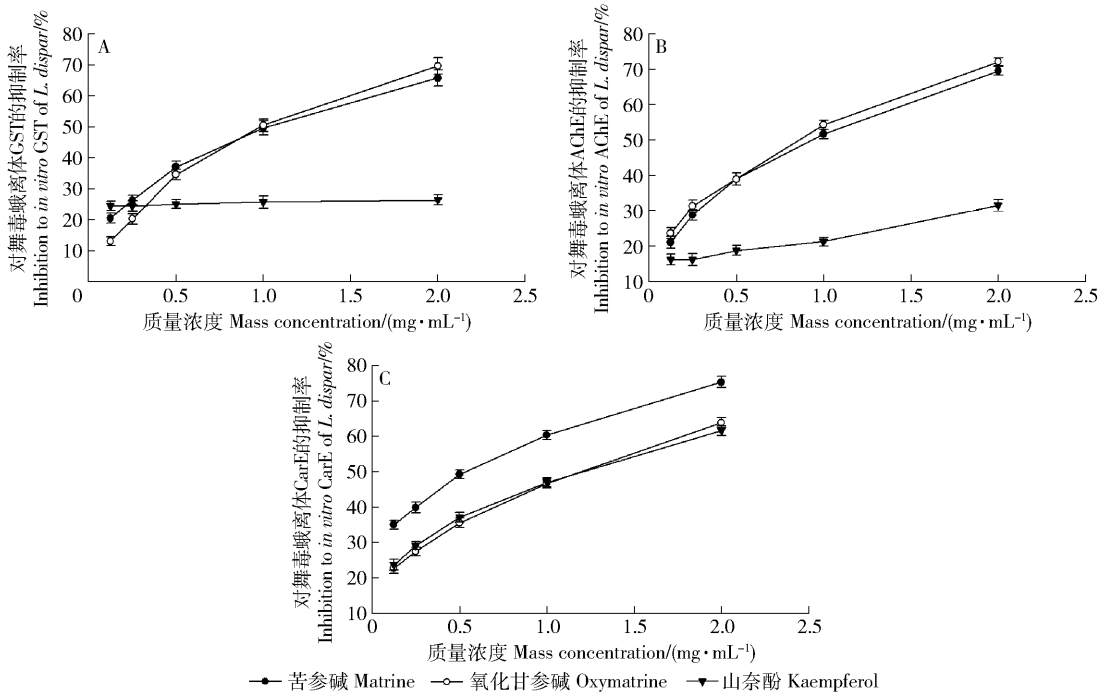


图 1 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾幼虫离体 GST、AChE 和 CarE 活性的影响

Fig. 1 Effects of three plant secondary metabolites on *in vitro* GST, AChE and CarE activities of *L. dispar*

表 2 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾 3 龄幼虫离体解毒酶活性的抑制中质量浓度 (IC₅₀)

Tab. 2 IC₅₀ values of three plant secondary metabolites to *in vitro* detoxifying enzymes of 3rd instar *L. dispar* larvae

酶 Enzyme	药剂 Agent	IC ₅₀ / (mg·mL ⁻¹)	95% 置信区间 95% confidence limit	R ²
GST	苦参碱 Matrine	1.209 ± 0.144 a	1.011 ~ 1.476	0.972
	氧化苦参碱 Oxymatrine	1.199 ± 0.153 a	1.039 ~ 1.401	0.977
	山奈酚 Kaempferol	19.051 ± 0.150 b	—	0.932
AChE	苦参碱 Matrine	1.095 ± 0.146 b	0.913 ~ 1.327	0.974
	氧化苦参碱 Oxymatrine	1.002 ± 0.148 a	0.826 ~ 1.217	0.960
	山奈酚 Kaempferol	3.683 ± 0.154 c	2.536 ~ 6.714	0.790
CarE	苦参碱 Matrine	0.664 ± 0.148 a	0.446 ~ 0.872	0.967
	氧化苦参碱 Oxymatrine	1.283 ± 0.141 b	1.063 ~ 1.600	0.947
	山奈酚 Kaempferol	1.311 ± 0.139 c	1.068 ~ 1.681	0.966

注:IC₅₀为抑制 50% 酶活性所需要的药剂质量浓度。不同小写字母表示不同药剂对同种酶的 IC₅₀ 之间差异显著 ($P < 0.05$)。Notes: IC₅₀ values represent concentration for 50% inhibition of detoxifying enzymes. Different lowercase letters mean there is significant difference among IC₅₀ values of varied treatments of plant secondary substances ($P < 0.05$).

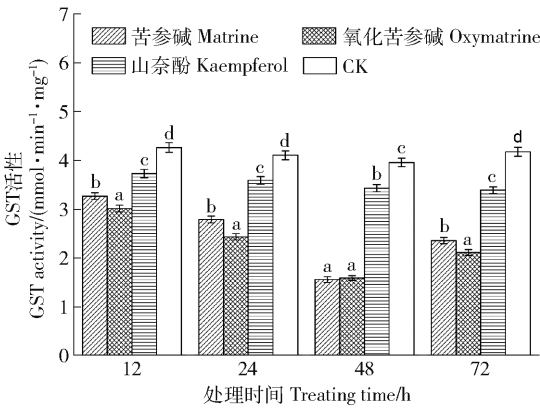
2.3.3 对舞毒蛾幼虫体内 CarE 的影响

而由图 4 可知,在处理后的 4 个时间点,3 个处理组的 CarE 活性均显著低于对照组 ($P < 0.05$),说明这 3 种植物次生代谢物质同样对 CarE 活性也有一定的抑制作用。随处理时间延长,苦参碱和氧化苦参碱处理组 CarE 活性均呈现逐渐减小的趋势,在处理 72 h 后,两个处理组的抑制作用都达到最强,CarE 活性都达到最低,分别为各自对照组的 0.43、0.40 和 0.67 倍;而山奈酚处理组 CarE 的活性随着处理时间的增长,呈现出先减小后增大的趋势,在处理后 48 h

达到最低,为对照组的 0.67 倍。

3 结论与讨论

植物次生代谢物质中具有良好杀虫活性的成分主要包括生物碱类、酚类、萜类和精油等^[24],而许多植物次生代谢物质已被证明具有良好杀虫活性^[25-26]。本研究表明,苦参碱、氧化苦参碱、山奈酚对舞毒蛾 3 龄幼虫都具有一定的杀虫活性,其中苦参碱杀虫效果最好,氧化苦参碱次之,而山奈酚杀虫活性相对较低。但黄继光等^[27]研究发现,从羽裂蟹甲



柱形图上不同小写字母表示不同药剂处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。Different lowercase letters in the same time bar chart mean there is significant difference among varied treatments of plant secondary substances ($P < 0.05$). The same as below.

图 2 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾幼虫体内 GST 活性的影响
Fig. 2 Effects of three plant secondary metabolites on *in vivo* GST activity of *L. dispar*

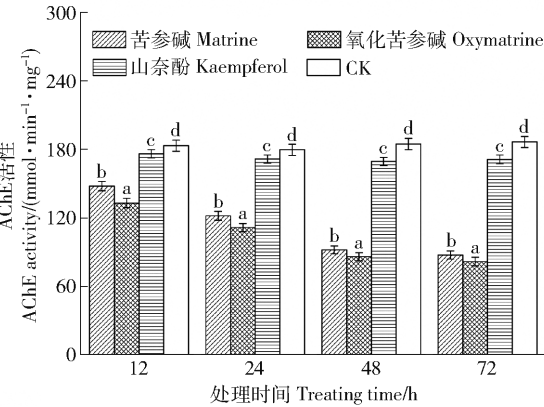


图 3 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾幼虫体内 AChE 活性的影响
Fig. 3 Effects of three plant secondary metabolites on *in vivo* AChE activity of *L. dispar*

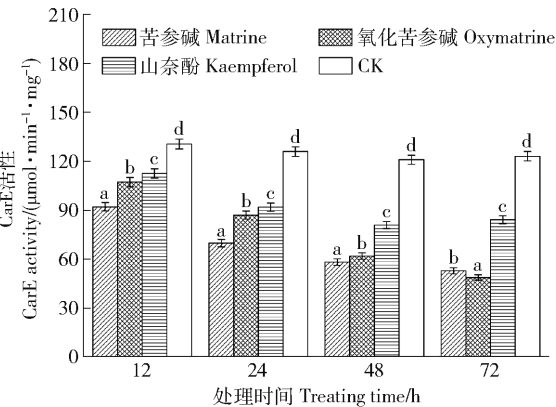


图 4 3 种植物次生代谢物质对舞毒蛾幼虫体内 CarE 活性的影响
Fig. 4 Effects of three plant secondary metabolites on *in vivo* CarE activity of *L. dispar*

草 (*Cacalia tangutica*) 中提取的山奈酚对致倦库蚊 (*Culex quinquefasciatus*) 4 龄幼虫有毒杀活性, 72 h 校正死亡率达到 82.00%。为了应对植物次生代谢物

质的不利影响,昆虫在长期的进化过程中,通过忌避取食、解毒代谢等多种机制对寄主植物产生适应性。其中,解毒代谢酶包括昆虫细胞色素 P450 酶系 (P450s)、谷胱甘肽 S-转移酶 (GST) 以及酯酶等,在昆虫对植物次生代谢物质的解毒代谢中发挥着重要作用^[1]。离体酶活实验可以更准确测定 3 种次生物质是否会对舞毒蛾 3 龄幼虫解毒酶产生直接抑制作用。Gade 等^[28]研究发现,豆甾醇和二十六烷醇对致倦库蚊 (*C. quinquefasciatus*) 和埃及伊蚊 (*Aedes aegypti*) 离体 AChE 活性具有显著的抑制作用;同样, Tong 等^[29]证明了单萜类物质香芹酚对家蝇 (*Musca domestica*) 离体 AChE 活性也具有显著的抑制作用, IC₅₀ 为 1.4 μmol/L。本研究中的离体酶活试验结果表明,苦参碱、氧化苦参碱对舞毒蛾幼虫 GST、AChE 和 CarE 均表现出明显的抑制作用。其中,苦参碱对 CarE 的抑制作用强于氧化苦参碱,而氧化苦参碱对 GST、AChE 的抑制作用强于苦参碱;而山奈酚并未有效抑制舞毒蛾幼虫离体 GST 和 AChE 的活性。

进一步的体内酶活实验表明,经苦参碱、氧化苦参碱处理后, GST 活性随着处理时间的增长表现为先降低后升高的趋势,说明两种生物碱对 GST 活性的抑制作用不能维持较长时间。黄露^[30]研究发现低剂量的苦参碱可抑制家蚕 (*Bombyx mori*) 体内多种保护酶和解毒酶的活性,随着处理时间的增长,抑制作用减弱,并在一定时间后激活部分酶的活性;而经山奈酚处理后的 GST 活性并未被有效抑制,且在各个处理时间点变化都不大,均维持在对照组的 0.86 倍左右。苦参碱和氧化苦参碱对舞毒蛾的 AChE 和 CarE 表现出持续的抑制作用,在处理时间延长至 72 h 时活性仍在降低,说明 AChE 和 CarE 是这两种生物碱的主要作用靶标酶。许多研究表明,苦参碱、氧化苦参碱对昆虫的 AChE 和 CarE 活性有明显的抑制作用^[31-32],这与本研究结果相互印证,进一步表明昆虫体内的酯酶可能是部分生物碱类植物次生代谢物质的作用靶标,而李春梅等^[33]研究结果已经表明,血根碱对菜青虫 (*Pieris rapae*) 具有一定的毒杀作用,而 AChE 很可能是血根碱的重要作用靶标之一;而与苦参碱和氧化苦参碱相比,山奈酚对 AChE 和 CarE 活性的抑制作用较弱,且不能维持较长时间。因此,可以推测 AChE 和 CarE 并不是山奈酚等部分黄酮类物质主要作用靶标酶。

研究昆虫体内解毒酶对外源有毒植物次生代谢物质的响应,有助于进一步了解植物次生代谢物质对昆虫的作用机制,从而为今后植物源农药的开发提供可靠的原材料,同时也为今后林业害虫的综合治理提供一个新途径。植物次生代谢物质杀虫作用机制

复杂多样,而且一种植物次生物质作用于昆虫的方式及靶标往往有多种。在本研究中,苦参碱、氧化苦参碱和山奈酚对舞毒蛾 3 龄幼虫 GST、AChE 和 CarE 活性的抑制作用是其产生杀虫活性的原因之一,但这 3 种植物次生代谢物质是否存在其他毒理机制以及作用靶标尚不明确,有待于进一步的研究。

参 考 文 献

[1] 陈澄宇,康志娇,史雪岩,等. 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[J]. 昆虫学报,2015,58(10):1126-1139.
CHEN C Y, KANG Z J, SHI X Y, et al. Metabolic adaptation mechanisms of insects to plant secondary metabolites and their implications for insecticide resistance of insects [J]. Acta Entomologica Sinica,2015,58(10):1126-1139.

[2] 李明,曾任森,骆世明. 次生代谢产物在植物抵抗病虫害中的作用[J]. 中国生物防治,2007,23(3):269-273.
LI M, ZENG R S, LUO S M. Secondary metabolites related with plant resistance against pathogenic microorganisms and insect pests [J]. Chinese Journal of Biological Control,2007,23(3):269-273.

[3] 孔垂华. 21 世纪植物化学生态学前沿领域[J]. 应用生态学报,2002,13(3):349-353.
KONG C H. Frontier fields of plant chemical ecology in the 21st century[J]. The Journal of Applied Ecology,2002,13(3):349-353.

[4] 陈晓亚,刘培. 植物次生代谢物的分子生物学及基因工程[J]. 生命科学,1996,8(2):8-11.
CHEN X Y, LIU P. Molecular biology and genetic engineering of plant secondary metabolites[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences,1996,8(2):8-11.

[5] 杜近义,胡国赋,秦际威. 植物次生代谢产物的生态学意义[J]. 生物学杂志,1999,16(5):9-10.
DU J Y, HU G F, QIN J W. The ecological significance of plant secondary metabolites[J]. Journal of Biology,1999,16(5):9-10.

[6] 高微微,佟建明,郭顺星. 植物次生代谢产物的生态学功能研究进展[J]. 中国药理学杂志,2006,41(13):961-964.
GAO W W, LING J M, GUO S X. Advances in ecological functions of plant secondary metabolites[J]. Chinese Pharmaceutical Journal,2006,41(13):961-964.

[7] 胡会平,刘建慧,孙鑫,等. 苦参碱及衍生物的生物活性和合成研究进展[J]. 鲁东大学学报(自然科学版),2015,31(4):339-345.
HU H P, LIU J H, SUN X, et al. Research progress in biological activity and synthesis on matrine and its derivatives[J]. Journal of Ludong University (Natural Science Edition),2015,31(4):339-345.

[8] 杨雪云,赵博光,巨云为. 苦参碱和氧化苦参碱的抑菌活性及增效作用[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2008,32(2):79-82.
YANG X Y, ZHAO B G, JU Y W. Antifungal activities and synergetic tests of matrine and oxymatrine to some tree pathogens [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition),2008,32(2):79-82.

[9] 赵妍. 山奈酚对脂多糖诱导小鼠急性肺损伤的保护作用[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2013.
ZHAO Y. Protective effect of kaempferol on acute lung injury induced by lipopolysaccharide in mice [D]. Harbin: Northeast Agricultural University,2013.

[10] ZHANG J F, SUN J Z, WU Z B, et al. Identification of cotton varieties resistant to cannme spider mite and exploration of resistance mechanism[J]. Acta Phytophylacica Sinica,1993,20(2):155-161.

[11] 彭露,严盈,刘万学,等. 植食性昆虫对植物的反防御机制[J]. 昆虫学报,2010,53(5):572-580.
PENG L, YAN Y, LIU W X, et al. Counter-defense mechanisms of phytophagous insects towards plant defense[J]. Acta Entomologica Sinica,2010,53(5):572-580.

[12] 姜敬,孟昭军,严善春. 用茉莉酸甲酯局部喷施长白落叶松苗对落叶松毛虫体内防御酶的影响[J]. 北京林业大学学报,2017,39(2):58-63.
JIANG D, MENG Z J, YAN S C. Effects of partially spraying *Larix olgensis* seedlings with exogenous methyl jasmonate on the defensive enzyme activities of *Dendrolimus superans* larvae [J]. Journal of Beijing Forestry University,2017,39(2):58-63.

[13] FELTON G W, TUMLINSON J H. Plant-insect dialogs: complex interactions at the plant-insect interface [J]. Current Opinion in Plant Biology,2008,11(4):457-463.

[14] YANG S, WU H, XIE J, et al. Depressed performance and detoxification enzyme activities of *Helicoverpa armigera* fed with conventional cotton foliage subjected to methyl jasmonate exposure [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata,2013,147(2):186-195.

[15] 张鑫乾,严俊鑫,杨杰莹,等. 重瓣玫瑰诱导抗性对双斑萤叶甲成虫解毒酶的影响[J]. 东北林业大学学报,2014,42(5):125-128.
ZHANG X Q, YAN J X, YANG J Y, et al. Effect of induced resistance of *Rosa rugosa* 'plena' on the activities of detoxifying enzymes in *Monolepta hieroglyphica* (Motschulsky) [J]. Journal of Northeast Forestry University,2014,42(5):125-128.

[16] 李菁,骆有庆,石娟. 利用植物源引诱剂监测与控制舞毒蛾[J]. 北京林业大学学报,2011,33(4):85-90.
LI J, LUO Y Q, SHI J. Use of phyto-attractant in monitoring and controlling gypsy moth [J]. Journal of Beijing Forestry University,2011,33(4):85-90.

[17] 胡春祥. 舞毒蛾生物防治研究进展[J]. 东北林业大学学报,2002,30(4):40-43.
HU C X. Research progress of the biological control for *Lymantria dispar* L. [J]. Journal of Northeast Forestry University,2002,30(4):40-43.

[18] LAZAREVIC J, PERIC-MATARUGA V, IVANOVIC J, et al. Host plant effects on the genetic variation and correlations in the individual performance of the gypsy moth[J]. Functional Ecology,1998,12(1):141-148.

[19] 丁吉同,唐桦,阿地力·沙塔尔,等. 4 种植物源杀虫剂对亚洲型舞毒蛾幼虫的毒性与拒食作用[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2013,37(4):80-84.
DING J T, TANG H, ADILI·SHATAER, et al. Comparison of the

toxicities and antifeedant effects of four botanical insecticides against the larvae of *Lymantria dispar asiatica* Vnukovskij[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition) , 2013, 37(4):80-84.

[20] 张凯,周艳涛,王哲玮,等. 铜、镉胁迫对舞毒蛾排毒代谢酶的影响[J]. 北京林业大学学报,2016,38(2):61-67.
ZHANG K, ZHOU Y T, WANG X W, et al. Effects of copper and cadmium stress on the activities of detoxifying metabolic enzymes in *Lymantria dispar*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2016, 38(2):61-67.

[21] 邹传山,曹传旺,王志英. 落叶松毛虫 AChE 最佳反应体系建立及其对 3 种杀虫剂敏感性比较[J]. 北京林业大学学报,2013,35(3):102-107.
ZOU C S, CAO C W, WANG Z Y. Determination of optimized reaction system for AChE in *Dendrolimus superans* and comparison of its sensitivity to three pesticides[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2013, 35(3):102-107.

[22] VAN ASPEREN K. A study of housefly esterases by means of a sensitive colorimetric method [J]. Journal of Insect Physiology, 1962, 8(4):401-416.

[23] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. Analytical Biochemistry, 1976, 72(1-2):248-254.

[24] 贾明慧,张辉,张爱华,等. 植物次生代谢产物在国内农药开发方面的研究进展[J]. 中国植保导刊,2012,32(3):15-18.
JIA M H, ZHANG H, ZHANG A H, et al. Research progress on plant secondary metabolites in field of pesticide development in China[J]. China Plant Protection, 2012, 32(3):15-18.

[25] PATCHARAPORN V. Insecticidal activity of five chinese medicinal plants against *Plutella Xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) [D]. Chongqing: Southwest University, 2010.

[26] ISMAN M B, WAN A J, PASSREITER C M. Insecticidal activity of essential oils to the tobacco cutworm, *Spodoptera litura* [J]. Fitoterapia, 2001, 72(1):65-68.

[27] 黄继光,杨文杰,桑晓清,等. 从羽裂蟹甲草分离的 9 种化合物的杀虫活性[J]. 华南农业大学学报, 2014, 35(1):64-68.
HUANG J G, YANG W J, SANG X Q, et al. Insecticidal activities of nine compounds extracted from *Cacalia tangutica*[J]. Journal of South China Agricultural University, 2014, 35(1):64-68.

[28] GADE S, RAJAMANIKYAM M, VADLAPUDI V, et al. Acetylcholinesterase inhibitory activity of stigmasterol & hexacosanol is responsible for larvicidal and repellent properties of *Chromolaena odorata*[J]. Biochimica et Biophysica Acta-General Subjects, 2017, 1861(3):541-550.

[29] TONG F, GROSS A D, DOLAN M C, et al. The phenolic monoterpenoid carvacrol inhibits the binding of nicotine to the housefly nicotinic acetylcholine receptor [J]. Pest Management Science, 2013, 69(7):775-780.

[30] 黄露. 苦参碱对家蚕的毒害作用研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2014.
HUANG L. Study on matrine toxicity to *Bombyx mori* L. [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2014.

[31] 穆荣娟. 7 种苦豆子生物碱对豆蚜 *Aphis Craccinora* Koch 几种酶系的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
MU R J. Effect of seven alkaloids from *Sophora alopecuroids* on several enzymes of *Aphis craccinora* Koch[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2014.

[32] 罗万春,慕立义,李云寿. 植物源生物碱的杀虫作用[J]. 农药, 1997, 11(7):8-12.
LUO W C, MU L Y, LI Y S. Insecticidal effects of plant alkaloids [J]. Pesticides, 1997, 11(7):8-12.

[33] 李春梅,郁建平. 血根碱对菜青虫的生物活性[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(31):15245-15246.
LI C M, YU J P. Bioactivity of sanguinarine against *Pieris rapae* L. [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2012, 40(31):15245-15246.

(责任编辑 范娟
责任编辑委 张真)